

DOI: 10.3724/SP.J.1118.2018.18015

限制投喂环境下中国对虾体重的间接遗传效应分析

仲伟鹏^{1, 2, 3}, 罗坤^{2, 3}, 孟宪红^{2, 3}, 陈宝龙^{2, 3}, 隋娟^{2, 3}, 孔杰^{2, 3}, 曹宝祥^{2, 3},
邢群^{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, 农业农村部海洋渔业资源可持续利用重点开放实验室, 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

摘要: 为研究竞争性环境下中国对虾(*Fenneropenaeus chinensis*)体重性状的间接遗传效应, 设计多家系多分组方案, 对来源于中国对虾 G11 代育种群体的 103 个测试家系限制配合饲料投喂量(正常投喂量 50%), 利用经典动物模型和包含间接遗传效应的扩展动物模型估算收获体重的遗传参数。基于 2 种模型估计出的经典遗传力分别为 0.581 ± 0.071 和 0.616 ± 0.074 。似然比率检验表明, 体重的间接遗传效应显著, 对总遗传方差的贡献度高达 75.03%。由于存在一个较大的负直接遗传效应与间接遗传效应协方差(-2.1982), 导致总遗传方差与表型方差的比值仅为 0.524 ± 0.212 , 小于经典的遗传力估计值。基于协方差获得的直接遗传效应与间接遗传效应的遗传相关系数为 -0.495 ± 0.184 , 暗示测试个体间存在较强的竞争交互。本研究表明, 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。今后在设计中国对虾育种方案时, 应避免在资源受限的强竞争环境下开展性状测试和遗传评估。

关键词: 中国对虾; 间接遗传效应; 竞争环境; 多家系多分组设计; 遗传参数

中图分类号: S917

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2018)06-1245-07

在经典的数量遗传学理论中, 加性效应是决定数量性状表型值的主要遗传因素。但是, 加性效应只对自身性状产生作用, 是一种直接遗传效应(direct genetic effect, DGE), 忽略了同一组内个体间社会交互行为的遗传影响。譬如, 携带攻击性相关基因的个体, 竞争能力强, 会获取更多食物, 从而影响组内其他个体的摄食量, 进而影响其他个体的生长和存活性能。这种个体自身基因的表达, 对同一组内其他伙伴个体表型值的影响, 称为间接遗传效应(indirect genetic effect, IGE)^[1]。社会交互行为广泛存在于动植物群体中^[2], 由其产生的 IGE, 对生物既有正面也有负面影响。动物如蚂蚁的捕食协作和甲虫的母体效应^[3]是积极的社会互作的典型例子, 而对有限资源的竞争和

个体间互相残杀则是消极的社会互动的例子^[4]。对虾在恶劣环境下, 处于饥饿状态时很容易出现互相攻击、同类相食的行为^[5-6]。这种社会互做可能会影响个体的生长, 存活和规格整齐度等社会福利性状。

为了探索动植物群体社会交互行为的遗传改良潜力, 对受其影响性状的 IGE 参数进行了研究。动物 IGE 遗传参数的估计主要集中在畜牧、水产动物以及昆虫相关性状, 如猪体重增长率和进食量^[7]、攻击性^[8], 牛社会支配地位^[9], 鸡生存率^[10-11], 大西洋鳕(*Gadus morhua*)生长和鳍损伤性状^[12], 尼罗罗非鱼(*Oreochromis niloticus*)收获体重^[13], 对甲虫母体效应^[3, 14]等。在植物群体中, 已报道了拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)的生长相

收稿日期: 2018-01-11; 修订日期: 2018-04-13.

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; 现代农业产业技术体系专项(CARS-48).

作者简介: 仲伟鹏(1992-), 男, 硕士研究生, 主要从事水产动物遗传育种研究. E-mail: pingtanxue@163.com

通信作者: 栾生, 研究员, 从事水产动物遗传育种研究. E-mail: luansheng@ysfri.ac.cn

关性状、景天科植物相邻植株密度对花青素沉积的影响和蓝桉、火炬松等林业植物的生长、抗病等性状^[15-19]。对虾属生物的相关研究,目前主要是在低密度养殖环境下,对凡纳滨对虾(*Litopenaeus vannamei*)收获体重的 DGE 和 IGE 遗传参数进行了评估^[20],发现包括 IGE 方差的总遗传方差占表型方差的 73%,表明对虾个体间的社会交互行为产生了大量可利用的遗传变异。

中国对虾(*Fenneropenaeus chinensis*)又称东方对虾、明虾,隶属节肢动物门(Arthropoda),甲壳纲(Crustacea),十足目(Decapoda),枝鳃亚目(Dendrobranchiata),对虾总科(Penaeoidea),对虾科(Penaeidae),明对虾属(*Fenneropenaeus*)^[21],曾是我国最具代表性的本土养殖虾类之一^[22]。对中国对虾仔虾的行为观察表明,中国对虾群体内自残行为高发、运动活跃、间隔行为明显,攻击频率高,竞争行为激烈^[5]。因此,在资源受限制的竞争性环境下,研究对虾社会交互行为对重要生产

性状的遗传效应,对后续的遗传改良工作具有重要的现实意义。目前,限制投喂竞争性环境下中国对虾收获体重 IGE 的研究尚未见报道。本研究利用中国对虾多代育种群体,设计多家系多组测试方案,限制饲料投喂量,在竞争性的养殖环境下,测试中国对虾的生长速度,构建包括 IGE 的扩展动物模型,估计收获体重 DGE 和 IGE 的遗传参数,分析社会交互行为的强度以及对育种的影响,为虾类社会福利性状的遗传改良提供理论依据和技术参数。

1 材料与方法

1.1 实验材料

本实验于 2016 年,在农业部海水养殖遗传育种中心进行。实验群体为中国对虾 G11 代核心育种群体^[23],从中选择 103 个家系(28 个父半同胞家系),参与后续的多家系多分组测试。参与测试个体的家系结构见表 1。

表 1 中国对虾 G11 代测试群体的家系结构和收获体重描述性统计参数
Tab. 1 Family structure and descriptive statistical parameters for body weight of the tested population in the generation G11 of *Fenneropenaeus chinensis*

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	性别 sex	N ₁	N ₂	体重 weight					存活率/% survival rate
								平均值/g mean	最低值/g min	最高值/g max	标准差 SD	变异系数/% CV	
G11	89	103	103	28	全体 all	3000	2329	8.53	3.07	19.00	2.12	24.89	77.63
					雄性 male	—	1065	7.94	3.20	15.83	1.79	22.53	—
					雌性 female	—	1264	9.04	3.07	19.00	2.25	24.90	—

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

1.2 实验设计

将实验所用家系单独养殖一段时间(2016 年 4 月 4 日—8 月 1 日,共计 119 天),平均体重到达 2 g 左右后,在个体第 5、6 尾节注射可视嵌入性橡胶标志(visible implant elastomer, VIE),通过不同的颜色组合区分家系。VIE 标记后的家系个体,移入 2 个 36 m³水泥池 100 个网箱中养殖。每个养殖池安装 50 个网箱,长宽高规格为:70 cm×70 cm×100 cm。为了准确地计算 IGE,采用多家系多分组实验设计方案^[24]。每一个家系均分为 3

组,每组 10 尾个体,3 组分别放置到 3 个网箱中;每个网箱包括 3 个不同家系的个体;任意两个家系组合在同一个网箱中出现的次数最多为 1 次;一个家系将在 3 个网箱中,与 6 个不同家系组合测试。记录每个家系个体每个分组的入池体重,结合系谱信息,利用“水产竞争性效应测试家系分配系统”计算分配方案。尽量使同一网箱内的家系个体体重相近,排除体重差异对结果的影响;并尽可能使家系间亲缘关系较远,排除半同胞家系分配到同一网箱的情况,以期更加有效的估计

间接遗传效应。

实验共使用了 103 个家系, 其中 100 个为计划内家系, 直接采用上述流程进行网箱分配。由于在进行实验时, 部分家系个体出现了缺失, 所以使用了 3 个计划外家系, 填补缺失的家系, 使每个网箱的密度保持一致, 排除养殖密度对结果的影响。实验开始时, 网箱内的密度为 60 尾/m³。

1.3 养殖管理及性状测试

养殖过程中, 每天按照正常投喂量的 50%, 即网箱中所有对虾个体总体重的 2.5%, 投喂高蛋白配合饲料(蛋白含量 45%)。养殖过程采用流水养殖, 每天 24 小时不间断进水, 换水量为每天 55%。养殖池每周泼洒一次药品, 包括水质改善剂, 免疫增强剂。每 3 天测试一次水体亚硝酸盐、氨氮浓度, 每 10 天抽取一个网箱测试个体体重, 根据结果计算饲料投喂量。

实验时间为 2016 年 8 月 1 日到 2016 年 10 月 27 日, 共 87 d。养殖过程结束后, 于 10 月 28—30 日 3 天时间进行性状测试, 记录每一尾虾的体重、网箱号、性别、标记颜色。体重测量记录精确到 0.01g。性状测试结束后, 对所有实验个体进行无害化处理。

1.4 统计分析

利用 Excel 软件汇总统计所有个体的信息, 分别计算雌雄个体体重的描述性统计参数, 包括个体平均体重、体重标准差、变异系数等。构建传统的单性状个体动物模型, 以及包含 IGE 的扩展个体动物模型, 使用 ASReml4 软件^[25], 估计收获体重 DGE 和 IGE 的方差组分。

模型 1:

$$y_{iklm} = \mu + \text{Sex}_l + \text{TBW}_m(\text{Sex}_l) + a_{d_i} + t_k + e_{iklm}$$

模型 2:

$$y_{ijklm} = \mu + \text{Sex}_l + \text{TBW}_m(\text{Sex}_l) + a_{d_i} + \sum_{j \neq i}^{n-1} a_{s_j} + t_k + e_{ijklm}$$

其中, y_{iklm} 和 y_{ijklm} 是第 i 尾虾的收获体重观测值; μ 是群体均值; Sex_l 是第 1 个性别的固定效应; $\text{TBW}_m(\text{Sex}_l)$ 是嵌套在第 1 个性别中的入网箱前家系体重均值(协变量); a_{d_i} 是第 i 尾虾的 DGE 值,

$a_d \sim (0, A\sigma_{a_d}^2)$, 其中 A 是所有测试个体及其可追溯祖先个体间的加性遗传相关矩阵, $\sigma_{a_d}^2$ 是 DGE 的方差; $\sum_{j \neq i}^{n-1} a_{s_j}$ 是同组中除第 i 尾虾外的 $n-1$ 个关联个体对第 i 尾虾的 IGE 的总和($n=30$), $a_s \sim (0, A\sigma_{a_s}^2)$, 其中 $\sigma_{a_s}^2$ 是 IGE 的方差; $\sigma_{a_{ds}}$ 是 IGE 与 DGE 的协方差, $r_{a_{ds}}$ 是 IGE 与 DGE 的相关系数; t_k 是第 k 个测试网箱的随机效应, $t \sim (0, I\sigma_t^2)$, 其中 σ_t^2 是网箱效应方差; e_{iklm} 和 e_{ijklm} 是第 i 尾虾的随机残差, $e \sim (0, I\sigma_e^2)$, 其中 σ_e^2 是残差方差。

总育种值(total breeding value, TBV), 即个体的总遗传效应值^[26]:

$$\text{TBV}_i = a_{d_i} + (n-1)^2 a_{s_i}$$

TBV 方差:

$$\sigma_{\text{TBV}}^2 = \sigma_{a_d}^2 + 2(n-1)\sigma_{a_{ds}} + (n-1)^2 \sigma_{a_s}^2$$

表型方差:

$$\sigma_p^2 = \sigma_{a_d}^2 + (n-1)\sigma_{a_s}^2 + \sigma_c^2 + \sigma_t^2 + \sigma_e^2$$

在经典的数量遗传学理论中, 使用直接遗传方差与表型方差的比值来表示遗传力, 即: $h^2 = \sigma_{a_d}^2 / \sigma_p^2$ 。为了衡量 IGE 方差和 DGE-IGE 协方差对总遗传变异的贡献, 引入: $T^2 = \sigma_{\text{TBV}}^2 / \sigma_p^2$, 用来表示包括 IGE 方差和 DGE-IGE 协方差在内的总遗传方差在表型方差中所占比例。与 h^2 相比, T^2 同时包括了 DGE 和 IGE 方差, 可以显示出 IGE 对遗传方差的贡献程度。

2 结果与分析

2.1 描述性统计

中国对虾测试群体收获体重的描述性统计参数见表 1。测试群体收获体重均值为(8.53±2.12) g, 变异系数为 24.89%, 整体存活率为 77.63%。其中雌虾的平均体重[(9.04±2.25) g]高于雄虾[(7.94±1.79) g]。分别以家系和网箱为单位绘制收获体重的箱线图, 中位数分别为 8.41 g 和 8.49 g, 标准差分别为 1.187 g 和 0.784 g, 变异系数分别为 13.96%

和 9.17%。与个体收获体重变异系数相比, 家系平均体重的离散程度更低(图 1)。基于网箱的收获体重均值变异系数表明, 网箱间环境差异小。

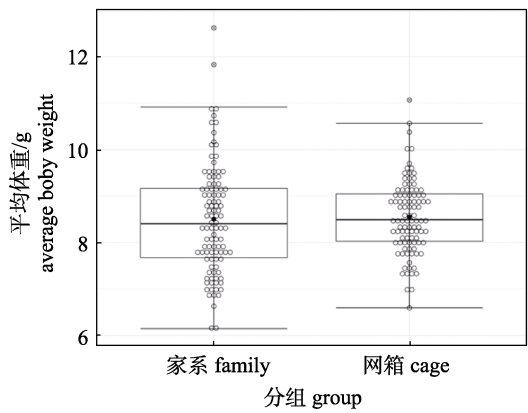


图 1 中国对虾 G11 代测试群体不同网箱和不同家系体重均值的箱线图
Fig. 1 Boxplots of different cages and different families for the average body weight of the tested population in the generation G11 of *Fenneropenaeus chinensis*

2.2 方差组分与遗传参数

中国对虾 G11 代测试群体收获体重 DGE 和 IGE 方差组分和遗传参数估计值见表 2。使用模型 1 和模型 2 均可以估算出 DGE 方差, 估计值分别为 2.602 ± 0.440 和 2.770 ± 0.473 , 据此获得的传统遗传力 h^2 估计值分别为 0.581 ± 0.071 和 0.616 ± 0.074 。似然比率检验表明, 需要将 IGE 效应包括在个体动物模型中(LRT=8.06, $P<0.005$)。依据模型 2, 获得的 IGE 方差为 0.0021 ± 0.0012 , 虽然数值相对于 DGE 方差而言很小, 但个体的 IGE 会作用于处于同一网箱中的其他个体($n=30$), 是一个放大的遗传效应值, 因此 IGE 产生的实际方差为 $(n-1)^2\sigma_{a_i}^2=1.7661$, 对于总遗传方差贡献度为 75.03%。由于存在负的 DGE-IGE 协方差($\sigma_{a_{ds}}$, -0.0379 ± 2.1900), T^2 估计值(0.524 ± 0.212)小于传统的遗传力 h^2 估计值(0.616 ± 0.074)。与 IGE 方差类似, 放大后的 IGE 与 DGE 协方差的实际估计值为 $2(n-1)\sigma_{a_{ds}}=-2.1982$, 据此估计出 IGE 与 DGE 的相关系数为 -0.495 ± 0.184 。根据模型 1 和 2 估计获得的网箱效应方差分别为 0.236 ± 0.062 和 0.153 ± 0.076 。此外, 两个模型均未剖分出共同环境效应方差组分。

表 2 两种动物模型下中国对虾 G11 代测试群收获体重的遗传参数

Tab. 2 Genetic parameters estimated using two animal models for body weight of the tested population in the generation G11 of *Fenneropenaeus chinensis*

参数 parameter	不包含 IGE 的动物模型 animal model without IGE	包含 IGE 的扩展动物模型 animal model with IGE
LogL	-2571.39	-2567.36
$\sigma_{a_d}^2$	2.602 ± 0.440	2.770 ± 0.473
$\sigma_{a_i}^2$	—	0.0021 ± 0.0012
$\sigma_{a_{ds}}$	—	-0.0379 ± 2.1900
σ_c^2	—	—
σ_t^2	0.236 ± 0.062	0.153 ± 0.076
σ_{TBV}^2	—	2.354 ± 0.945
σ_e^2	1.643 ± 0.237	1.509 ± 0.261
σ_p^2	4.481 ± 0.243	4.492 ± 0.261
T^2	—	0.524 ± 0.212
h^2	0.581 ± 0.071	0.616 ± 0.074
$r_{a_{ds}}$	—	-0.495 ± 0.184

注: LogL-模型对数似然值; $\sigma_{a_d}^2$ -直接遗传效应(DGE)方差; $\sigma_{a_i}^2$ -间接遗传效应(IGE)方差; $\sigma_{a_{ds}}$ -DGE 与 IGE 的协方差; σ_c^2 -共同环境效应方差; σ_t^2 -网箱效应方差; σ_{TBV}^2 -总遗传方差; σ_e^2 -残差; σ_p^2 -表型方差; T^2 -总遗传方差与表型方差的比值; h^2 -遗传力; $r_{a_{ds}}$ -DGE 与 IGE 的遗传相关。

Note: LogL-logarithmic likelihood value; $\sigma_{a_d}^2$ -direct genetic variance (DGE); $\sigma_{a_i}^2$ -indirect genetic variance (IGE); $\sigma_{a_{ds}}$ -direct-indirect covariance; σ_c^2 -common environmental variance; σ_t^2 -variance of the test net effect; σ_{TBV}^2 -variance of the total breeding value; σ_e^2 -residual variance; σ_p^2 -phenotypic variance; T^2 -ratio of σ_{TBV}^2 to σ_p^2 ; h^2 -heritability; $r_{a_{ds}}$ -correlation between the DGE and IGE.

3 讨论

本文在限制性投喂竞争环境下获得了中国对虾收获体重 IGE 相关遗传参数。结果表明, 总遗传方差中 IGE 方差所占比例超过 75%。在已报道的研究中, IGE 对总遗传方差的贡献率在 6%~98%^[4]。其中, IGE 方差在尼罗罗非鱼体重总遗传方差中占比为 48%^[13], 在大西洋鳕第一背鳍长度总遗传方差中所占比例为 45.4%^[12]。本研究结果与上述报道相符合, 这表明个体间的社会交互行为对生长和社会福利性状产生了显著的可遗

传效应。

在饲料受限竞争性环境下, 包括 IGE 方差在内的中国对虾收获体重总遗传方差占表型方差的比例为 52.4% (T^2), 低于传统遗传力估计值(61.6%)。这主要是因为存在一个放大的负 DGE-IGE 协方差(-93%), 抵消了同样放大后的 IGE 方差(75%)所致。在尼罗罗非鱼 IGE 相关研究中存在相同情况, 当限制投喂量为正常投喂量 60%时, 负 DGE-IGE 协方差占总遗传方差的比例为-55%, 高于 IGE 方差占总遗传方差的比例(48%)。当测试环境为非竞争性环境时, 由于 DGE-IGE 方差组分为正值, 总遗传方差占表型方差的比例将会大幅度提高。譬如, 猪生长率和摄食量总遗传方差占表型方差的比例为 70%和 71%。在低密度养殖条件下, 凡纳滨对虾收获体重总遗传方差占表型方差的比例为 73%^[20]。在拟南芥社会互作研究中, 大多数性状的 DGE-IGE 协方差为正值^[7], 表明在合适的环境下植株间社会互作形式表现为协作而不是竞争。

由于存在负的 DGE-IGE 协方差, 中国对虾收获体重 DGE 与 IGE 之间的相关系数为-0.495, 这表明在竞争性环境下, 如果忽略 IGE 效应, 只考虑 DGE 效应, 选留的个体, 其社会交互行为, 表现为攻击等侵略性行为的概率更高, 影响生长速度和存活率等生产性状。美国学者 Muir^[2]建立了鹌鹑选育系, 对第 6 周体重进行遗传改良。如果仅依据个体的 DGE 值进行留种和配种, 选择 23 个世代后, 选择反应为负值(-0.10 g/世代), 死亡率个体数增加了 0.32 个, 饵料系数也明显偏高。但在竞争性环境下, 即便以 TBV 作为选择标准, 如果存在大的负 DGE-IGE 协方差, 选择反应也将会受到抑制^[27]。在对林木胸径、直径的研究中发现, DGE-IGE 相关系数高达-0.8 到-0.9^[17-19]。从理论上讲, 当 DGE 与 IGE 的相关系数接近-1 时, 总育种值和总遗传方差趋向于 0, 选择将不再会有遗传进展^[28]。在人工养殖环境中, 为了提高养殖的经济效益, 通常会提供充足的饲料以提高个体的生长速度, 养殖个体很少处于食物资源匮乏等竞争性环境。因此, 在实际的遗传改良研究中, 可以采取下述方式, 利用间接遗传效应: 设置混

合养殖和多家系多分组两种测试方式, 在非竞争或微竞争环境下测试生长速度, 前者用来测试家系个体的 DGE 效应, 后者用来测试 IGE 效应, 然后基于 TBV 选择性能表现优良的家系及个体。多代选择后, 育种群体的生长速度将会更快, 个体的社会交互行为表现更加温顺, 出池成虾的规格整齐度将会更高。

本文计算结果中, DGE-IGE 协方差估计值的标准误过大, 其原因可能是样本量和测试组数受限所致, 这种现象也在其他 IGE 相关研究中观察到^[7, 13]。设计更为优化的分组测试方案, 进一步增加测试组数、增加测试家系和个体数, IGE 相关遗传参数的估计精确度将会进一步提高^[26]。此外, 关于中国对虾收获体重传统遗传力的估计值, 基于连续测试五代测试数据获得的结果为 0.21 ± 0.04 ^[23]。本研究通过两种模型获得的测试群体收获体重遗传力的估计值分别为 0.581 和 0.616, 与之前的报道结果相比偏高。推测主要原因是模型中未剖分出共同环境效应, 导致遗传力估计值偏高。未估计出共同环境效应的原因, 可能是测试群体家系之间遗传关系比较弱, 父系或母系半同胞家系数量少, 并且个体的系谱深度不够, 因此个体间的遗传联系较弱, 导致无法有效的剖分出共同环境效应^[20]。

4 结论

本研究表明, 在饲料投喂量受限制的竞争性环境下, 中国对虾个体间存在强烈的竞争性交互行为, 并且对中国对虾收获体重产生了可遗传的影响, 对虾个体间的社会交互产生的 IGE 方差在总遗传方差中所占比例超过 75%。对虾个体间较强的竞争交互, 产生了一个大的负 DGE-IGE 协方差, 减少了可利用的总遗传变异, 影响目标性状的长期遗传进展。在设计育种方案时, 应避免在资源受限的强竞争环境下开展性状测试和遗传评估。

参考文献:

- [1] Wolf J B, Brodie Iii E D, Cheverud J M, et al. Evolutionary consequences of indirect genetic effects.[J]. Trends in Ecology & Evolution, 1998, 13(2): 64.

- [2] Muir W M. Incorporation of competitive effects in forest tree or animal breeding programs[J]. *Genetics*, 2005, 170(170): 1247-1259.
- [3] Hunt J, Simmons L W. The genetics of maternal care: direct and indirect genetic effects on phenotype in the dung beetle *Onthophagus taurus*[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2002, 99(10): 6828-6832.
- [4] 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.
- [5] Zhang P D, Zhang X M, Jian L, et al. Observation of behavior in *Fenneropenaeus chinensis* and *Litopenaeus vannamei* postlarvae[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2008, 32(2): 223-228. [张沛东, 张秀梅, 李健, 等. 中国明对虾、凡纳滨对虾仔虾的行为观察[J]. *水产学报*, 2008, 32(2): 223-228.]
- [6] Abdussamad E M, Thampy D M. Cannibalism in the tiger shrimp *Penaeus monodon* Fabricius in nursery rearing phase[J]. *Journal of Aquaculture in the Tropics*, 1994, 9(1): 67-75.
- [7] 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.
- [8] Camerlink I, Turner S P, Bijma P, et al. Indirect genetic effects and housing conditions in relation to aggressive behaviour in pigs[J]. *PLoS ONE*, 2013, 8(6): e65136.
- [9] Sartori C, Mantovani R. Indirect genetic effects and the genetic bases of social dominance: evidence from cattle[J]. *Heredity*, 2013, 110(1): 3-9.
- [10] Ellen E D, Visscher J, van Arendonk J A, et al. Survival of laying hens: genetic parameters for direct and associative effects in three purebred layer lines[J]. *Poultry Science*, 2008, 87(2): 233-239.
- [11] Peeters K, Eppink T T, Ellen E D, et al. Indirect genetic effects for survival in domestic chickens (*Gallus gallus*) are magnified in crossbred genotypes and show a parent-of-origin effect[J]. *Genetics*, 2012, 192(2): 705-713.
- [12] 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(1): 1-11.
- [13] 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.
- [14] Rauter C M, Moore A J. Evolutionary importance of parental care performance, food resources, and direct and indirect genetic effects in a burying beetle[J]. *Journal of Evolutionary Biology*, 2010, 15(3): 407-417.
- [15] Mutic J J, Wolf J B. Indirect genetic effects from ecological interactions in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Molecular Ecology*, 2007, 16(11): 2371.
- [16] Andersson S. Indirect genetic effects from competition in the clonal herb *Sedum album* (*Crassulaceae*)[J]. *PLoS ONE*, 2014, 9(8): e106104.
- [17] Cappa E P, Cantet R J C. Direct and competition additive effects in tree breeding: Bayesian estimation from an individual tree mixed model[J]. *Silvae Genetica*, 2008, 57(2): 45-56.
- [18] Brotherstone S, White I M S, Sykes R, et al. Competition effects in a young sitka spruce (*Picea sitchensis*, Bong. Carr) clonal trial[J]. *Silvae Genetica*, 2011, 60(3): 149-155.
- [19] 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): 631-41.
- [20] 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(1): 1-8.
- [21] Deng J Y, Ye C C, Liu Y C. Shrimp and Its Resource Management in Bohai Sea and Yellow Sea[M]. Beijing: China Ocean Press, 1990. [邓景耀, 叶昌臣. 刘永昌. 渤、黄海的对虾及其资源管理[M]. 北京: 海洋出版社, 1990.]
- [22] 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. [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.]
- [23] 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.
- [24] Ødegård J, Olesen I. Comparison of testing designs for genetic evaluation of social effects in aquaculture species[J]. *Aquaculture*, 2011, 317(1-4): 74-78.
- [25] Gilmour A R, Gogel B J, Cullis B R, et al. ASReml user guide release 3.0[J]. VSN International Ltd, Hemel Hempstead, UK, 2009.
- [26] Bijma P. Estimating indirect genetic effects: precision of estimates and optimum designs[J]. *Genetics*, 2010, 186(3): 1013-1028.
- [27] Bijma P. The quantitative genetics of indirect genetic effects: a selective review of modelling issues[J]. *Heredity*, 2014, 112(1): 61-69.
- [28] Bijma P. A general definition of the heritable variation that determines the potential of a population to respond to selection[J]. *Genetics*, 2011, 189(4): 1347-1359.

An analysis of the indirect genetic effect on the body weight of *Fenneropenaeus chinensis* under restrictive feeding conditions

ZHONG Weipeng^{1,2,3}, LUO Kun^{2,3}, MENG Xianhong^{2,3}, CHEN Baolong^{2,3}, SUI Juan^{2,3}, KONG Jie^{2,3}, CAO Baoxiang^{2,3}, XING Qun^{2,3}, LUAN Sheng^{2,3}

1. College of Fisheries and Life Science, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;
2. Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Key Laboratory of Sustainable Development of Marine Fisheries, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Qingdao 266071, China;
3. Qingdao National Laboratory of Marine Science and Technology, Functional Laboratory of Marine Fishery Science and Food Production Process, Qingdao 266071, China

Abstract: An additive effect is the main genetic determinant of the phenotypic value of a quantitative trait, but it is a direct genetic effect (DGE) of the trait itself, ignoring the genetic influence of social interaction among individuals in the same group. The expression of genes of an individual has an influence on the phenotypic values of others in the same group, which is an indirect genetic effect (IGE). IGE is generated by social interaction among individuals in the group. IGE has been widely reported in animals and plants. For aquatic animals, IGE has been determined in Nile tilapia, Atlantic cod, and the Pacific white shrimp. The Chinese shrimp (*Fenneropenaeus chinensis*) is one of the most representative aquaculture species in China. In *F. chinensis*, cannibalism and frequent attacks are common phenomena. Attacks among individuals under environmental stress and the fight for food may affect the growth of shrimps. In order to study the indirect genetic effects of body weight in *F. chinensis* under restrictive feeding conditions, 103 families of the eleventh generation of the breeding population were tested using a multi-family by multi-group design. They were reared for about three months with limited feed and harvest body weight was measured for each individual. Genetic parameters of harvest body weight were estimated using an extended animal model, including IGE. The results showed that the IGE of body weight was significant, with a contribution to the total genetic variance reaching up to 75.03%. There was a negative covariance (−2.1900) between DGE and IGE. Based on the model with IGE, the ratio of total genetic variance to phenotypic variance was 0.524 ± 0.212 , which was less than the traditional estimate of heritability (0.616 ± 0.074). In addition, there was a negative genetic correlation between the direct and indirect genetic effects (−0.495), implying that the existence of competitive effects may be detrimental to selective responses. This study demonstrated strong social interaction (competition among individuals) exists in a population of *F. chinensis* under restrictive feeding conditions, which had a heritable effect on body weight. Considering that the indirect genetic effect under the competitive environment has a greater negative impact on selection, it is inadvisable to conduct breeding programs under a competitive environment.

Key words: *Fenneropenaeus chinensis*; indirect genetic effect; competitive environment; multi-family by multi-group design; genetic parameters

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