

DOI: 10.3724/SP.J.1118.2019.18409

罗氏沼虾开放和闭锁核心育种群生长和存活性能分析

刘峻宇^{1,2}, 杨国梁^{3,4}, 孔杰^{1,2}, 夏正龙⁴, 罗坤^{1,2}, 唐琼英³, 卢霞^{1,2}, 孟宪红^{1,2},
李景芬³, 栾生^{1,2}

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资源可持续利用重点开放实验室, 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 266300;
3. 湖州师范学院, 浙江 湖州 313000;
4. 江苏数丰水产种业有限公司, 江苏 扬州 225651

摘要: 开放核心育种体系可增加核心群体的选择强度, 进而增加育种目标性状的遗传进展。本研究以罗氏沼虾 (*Macrobrachium rosenbergii*) 为研究对象, 向闭锁核心群(closed nucleus population, NP)内引入扩繁群(multiplier population, MP)个体, 构建两个杂交群体(正交群体 NP/MP, 反交群体 MP/NP), 并以闭锁核心群(NP/NP)为对照, 应用线性混合效应模型(linear mixed effects model, LME)和广义线性混合模型(generalized linear mixed model, GLMM)对不同群体收获体重和存活率的估计边际均值进行比较, 评估在虾类选择育种中构建开放核心育种体系的可行性。结果显示: (1) NP/NP、MP/NP 和 NP/MP 群体的收获体重估计边际均值分别为 45.83 g、49.57 g 和 46.62 g; 与 NP/NP 群体相比, MP/NP 和 NP/MP 群体分别提高了 8.16% 和 1.72%。(2) NP/NP、MP/NP 和 NP/MP 群体的存活率估计边际均值分别为 72.92%、68.04% 和 66.55%; 与 NP/NP 群体相比, MP/NP 和 NP/MP 群体分别降低了 6.69% 和 8.74%。综上所述, 在罗氏沼虾核心群中引入扩繁群个体, 构建开放核心育种群体, 可以有效地增加收获体重的遗传进展; 同时在制定选择指数时, 应加大存活性状的权重, 选择生长和存活性能均优良的家系生产扩繁群体, 导入闭锁核心育种群, 构建生长和存活性能均优良的开放核心育种群。

关键词: 罗氏沼虾; 开放核心育种群; 闭锁核心群; 估计边际均值; 收获体重; 存活率

中图分类号: S917

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2019)05-0861-08

罗氏沼虾(*Macrobrachium rosenbergii*)是一种大型长臂淡水虾, 原产于东南亚^[1]。据统计, 2016 年中国罗氏沼虾的养殖产量约 13 万 t 以上, 经济效益极为可观^[2]。但是, 近年来随着引进群体的累代自繁, 加之缺乏种质资源的更新, 罗氏沼虾种质退化现象较为严重^[3-6], 迫切需要对罗氏沼虾开展人工选育, 进行遗传改良。利用规模化的家系选育技术, 2009 年成功培育出罗氏沼虾新品种‘南太湖 2 号’, 具有生长速度快, 成活率高, 生长

同步性较好的特性^[7]。国内已报道的罗氏沼虾核心育种群为多代闭锁选育群体, 基因单向流动, 有效群体的选择范围较小, 选择强度低。且由于其奠基者群体多为国内累代养殖群体, 构建的基础群体遗传变异丰富度较低, 收获体重的遗传力估计值小, 遗传进展的增加速度慢。因此, 采取有效的选育策略, 进一步提高选育强度, 增加核心群的遗传进展, 已成为罗氏沼虾持续选育亟待解决的一个关键问题。

收稿日期: 2018-12-14; 修订日期: 2019-03-01.

基金项目: 农业农村部现代农业产业技术体系专项资金资助项目(CARS-48); 浙江省农业(水产)新品种选育重大科技专项资金项目(2016C02055-2-1).

作者简介: 刘峻宇(1995-), 男, 硕士研究生, 研究方向水产遗传育种. E-mail: 15192647897@163.com

通信作者: 栾生, 研究员. E-mail: luansheng@ysfri.ac.cn

一般的选择育种体系呈金字塔形结构，在开放核心育种体系(open nucleus breeding system, ONBS)中，基因双向流动，核心群的替换亲本来源于核心群或基础群(基础群体包括扩繁群和商品群)^[8]。自设计了开放核心群育种方案以来，很多国家和地区应用这一方法，在绵羊(*Ovis aries*)^[9]、家禽^[10]、奶牛^[11]等性状的选育中取得了较大的进展；中国西门塔尔牛(*Bos taurus*)经过 20 年的开放核心育种体系的选择，产奶量群体平均育种值呈上升趋势，且近交系数得到有效控制^[12]。

大部分虾类繁殖力高，扩繁群数量庞大，理论上预测利用该体系可进一步提高育种目标性状的遗传进展。由于虾类选育体系相对于牛羊等家畜的发展时间较短，在该领域未见相关研究报道。本研究以罗氏沼虾核心群内选育群体为对照，构建核心群和扩繁群杂交群家系，比较不同群体收获体重和存活率的估计边际均值差异，以期对虾类开放核心育种体系构建及优化提供参考。

1 材料与方法

1.1 实验对象

实验用虾均由江苏数丰水产种业有限公司提供，其奠基群体为国内养殖群体、孟加拉、缅甸和泰国群体。主要包括：闭锁核心育种群(NP/NP)，父母本均来自留种的罗氏沼虾核心群 G1 家系个体，通过控制近交的配种方案设计生产 28 个 G2 家系；开放核心育种群(NP/MP, MP/NP)，共计 12 个家系，包括核心群与扩繁群正反交两种类型；扩繁群，指的是从 G0 核心群家系中，依据综合选择指数选择性能最好的 8 个家系交配产生的后代群体。G1 核心群为父本，扩繁群为母本的 NP/MP 类型家系 8 个；扩繁群为父本，G1 核心群为母本的 MP/NP 类型家系 4 个。本实验中，核心群的留种率为 1.2%，扩繁群的留种率为 0.01%。

1.2 实验方法

1.2.1 家系构建及培育 从个体网箱内选取待配对雌雄虾，核对家系编号及性别，按交配组号集中暂养，消毒，移入面积为 3 m² 的小型水泥池进行配种。配种后定期检查每个交配池抱卵虾情况，发现虾卵颜色变灰后，把抱卵虾抓出，消毒后放

入预先加有盐度为 7 的半咸水、体积为 120 L 的白桶内，曝气孵化。

用纱绢网将幼体移出，计数 2000 尾(第 1 次数量标准化)放入已预先加入 50 L 盐度为 14 半咸水的白桶内进行培育，剩余幼体移入扩繁培育池。前一周投喂 5 个/mL 密度的卤虫无节幼体，第 8 天左右开始增加投喂人工制作的蛋羹。当 80% 以上幼体变态成仔虾时，分两次将海水盐度淡化至 3 以内。淡化后第 2 天上午将仔虾捞出。计数 600 尾(第 2 次数量标准化)移入家系虾苗暂养车间的 3 m² 的暂养池内进行中间培育。

1.2.2 荧光标记 应用“可视嵌入性橡胶标志”(visible implant elastomer, VIE)作为家系标记方法，标记材料选用美国 NMT 公司生产的荧光颜料，在仔虾的第 6 腹节处选取 4 个部位中的 2 个位置进行 VIE 注射，每个家系用不同的颜色组合进行标记。

1.2.3 性状测试 利用人工定向交尾技术，通过巢式交配设计，共成功建立包括本试验所用的 40 个家系在内的共 78 个家系。个体标记 VIE 后，每个家系挑选 150 尾虾，设置两个平行，平分在两个养殖测试塘饲养，并测量平均体重，每个家系每个池塘放养 75 尾虾，所有构建家系在两个池塘饲养，每个池塘包含所有家系。2 个池塘的面积分别为：一号池 2000 m²；二号池 1933 m²。本试验中所用的 40 个家系并非是独立饲养，所以实际的总放苗密度约为 3 尾/m²。池塘的养殖环境与当地养殖环境一致，管理模式同商业养殖场的管理。混养 109 d 后，捕获测验个体，两个池中的虾全部移入温室内暂养，对所有个体进行标记颜色读取，体长、体重等性状的测量和存活率的计算。

1.3 数据分析

利用 Excel 软件进行数据的整理，包括均值、最大值、最小值、标准差、变异系数等。

利用 R 语言中 lme4 包和 emmeans 包，应用线性混合效应模型(linear mixed effects model, LME)和广义线性混合模型(generalized linear mixed model, GLMM)，估计罗氏沼虾不同群体收获体重和存活性状的估计边际均值。

收获体重的线性混合效应模型为

$$y_{ijklm} = \mu + P_i + S_j + T_k(S_j) + \\ \text{Age}_m(S_j) + F_l(P_i) + \varepsilon_{ijklm} \quad (1)$$

式中, y_{ijklm} 表示第 m 尾虾的收获体重; μ 表示收获体重的总体均值; P_i 为第 i 个群体的固定效应; S_j 表示第 j 个性别的固定效应; $T_k(S_j)$ 表示嵌套在第 j 个性别内第 k 个测试池的固定效应; $\text{Age}_m(S_j)$ 表示嵌套在第 j 个性别内第 m 个日龄协变量; $F_l(P_i)$ 表示嵌套在第 i 个群体内第 l 个全同胞家系的随机效应; ε_{ijklm} 表示第 m 尾虾的随机残差。

对模型内的各因素进行方差分析, 结果显示 TankID 效应统计检验不显著, 故在确定模型时剔除该因素。模型中, 性别作为固定效应, 统计检验结果差异显著, 表明雌雄虾体重差异比较大, 这也与罗氏沼虾生物学特征相一致; 以日龄作为协变量, 统计检验结果差异显著, 表明不同家系间个体的出生日期差异较大, 对后期体重产生了较大的影响。嵌套在群体内的家系作为随机效应, 统计检验结果差异显著, 表明前期家系单独养殖产生了较大的全同胞组效应(共同环境效应)。

存活率的广义线性模型为

$$\lambda_{ijk} = \mu + P_i + F_j(P_i) + \varepsilon_{ijk} \\ y_{ijk} = \begin{cases} 0 & \text{if } \lambda_{ijk} \leq 0 \\ 1 & \text{if } \lambda_{ijk} > 0 \end{cases} \quad (2)$$

式中, y_{ijk} 代表第 k 尾虾的存活状态(1 为存活, 0 为死亡)。 λ_{ijk} 表示 y_{ijk} 的潜在变量, 符合累积标准正

态分布; μ 表示存活的总体均值; P_i 代表第 i 个群体的固定效应; $F_j(P_i)$ 表示嵌套在第 i 个群体内第 j 个家系的随机效应; ε_{ijk} 表示第 j 个家系的随机残差; 该模型的连接函数为 probit。

2 结果与分析

2.1 罗氏沼虾不同群体收获体重和存活率的描述性统计参数

罗氏沼虾不同群体收获体重的描述性统计结果见表 1。其中, NP/NP 群体收获体重最小, 为 (44.77 ± 14.92) g; MP/NP 和 NP/MP 群体的平均体质量均高于 NP/NP 群体, 分别为 (51.50 ± 16.25) g 和 (47.35 ± 16.24) g。罗氏沼虾不同群体存活率的描述性统计结果见表 2。其中, NP/NP 群体的平均存活率最高, 为 72.67%; MP/NP 和 NP/MP 群体的存活率低于 NP/NP 群体, 分别为 68% 和 66.42%。

3 个群体的收获体重和存活率的变异系数范围分别为 31.56%~34.30% 和 9.07%~13.14%, 收获体重的变异系数属于较高的变异水平, 表明罗氏沼虾个体间收获体重存在一定差异, 而家系间存活率则无明显差异。

闭锁核心育种群和开放核心育种群内, 家系间收获体重箱型图结果如图 1 所示。开放核心育种群和闭锁核心育种群内家系平均收获体重分别为 (48.77 ± 16.36) g 和 (44.77 ± 14.92) g, 最大值为 $(59.79 \pm$

表 1 罗氏沼虾不同群体收获体重的样本数、平均值、标准差、最大值、最小值及变异系数
Tab. 1 The number, mean, standard deviation, maximum, minimum and coefficient of variation of body weight for different populations in *Macrobrachium rosenbergii*

群体 population	个体数量/尾 number of individuals	体重平均值/g mean	标准差/g standard deviation	最大值/g maximum	最小值/g minimum	变异系数/% coefficient of variation
NP/NP	3029	44.77	14.92	92.70	3.8	33.31
NP/MP	786	47.35	16.24	92.60	5.5	34.30
MP/NP	406	51.50	16.25	98.98	7.1	31.56

表 2 罗氏沼虾不同群体存活率的样本数、平均值、标准差、最大值、最小值及变异系数
Tab. 2 The number, mean, standard deviation, maximum, minimum and coefficient of variation of family survival rate for different populations in *Macrobrachium rosenbergii*

群体 population	家系数量/个 number of families	平均值/% mean	标准差/% standard deviation	最大值/% maximum	最小值/% minimum	变异系数/% coefficient of variation
NP/NP	28	72.67	7.25	94.67	58.67	9.98
NP/MP	8	66.42	8.73	84	48	13.14
MP/NP	4	68	6.17	76	58.67	9.07

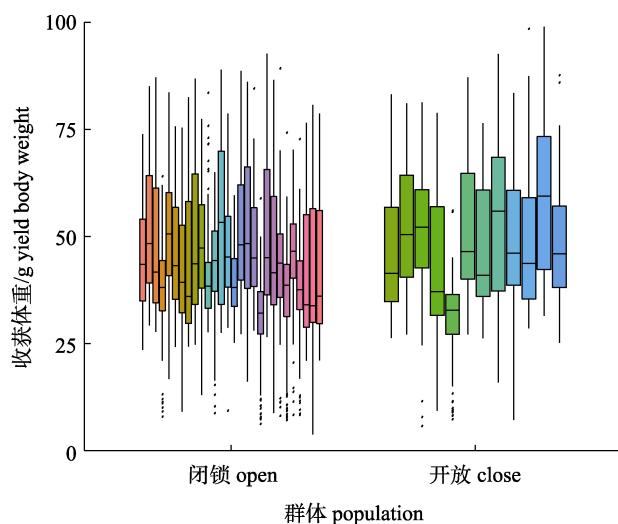


图 1 罗氏沼虾不同群体家系间收获体重比较分析

Fig. 1 Comparative analysis of body weight between different families of *Macrobrachium rosenbergii*

18.56) g 和(53.35±19.26) g, 最小值为(30.01±11.06) g 和(30.52±10.85) g, 变异系数为 33.54% 和 33.32%。两群体内家系间变异系数属于较高的变异水平, 故在模型中将家系效应作为随机效应。

2.2 罗氏沼虾不同群体估计边际均值比较

2.2.1 罗氏沼虾不同群体收获体重的估计边际均值比较

在收获体重估计边际均值分析模型中,

嵌套在群体内的家系随机效应的方差组分为 20.01, 占表型方差的 16.26%, LRT 检验结果表明 $P<0.01$, 模型中加入随机效应后, 对样本数据拟合得更好。罗氏沼虾不同群体收获体重的估计边际均值结果见表 3。其中, NP/NP 群体收获体重的估计边际均值最小, 为 45.83 g; MP/NP 群体收获体重的估计边际均值最大, 为 49.57 g, 比 NP/NP 群体高 3.74 g, 提高 8.16%; NP/MP 群体收获体重的估计边际均值为 46.62 g, 比 NP/NP 群体高 0.79 g, 提高 1.72%。 t 检验结果表明, 不同群体间收获体重的差异均未达到显著水平($P>0.05$)。

2.2.2 罗氏沼虾不同群体存活率的估计边际均值比较 罗氏沼虾 3 个群体存活率的估计边际均值结果见表 4。其中, NP/NP 群体存活率的估计边际均值最大, 为 72.92%; NP/MP 群体收获体重估计边际均值最小, 为 66.55%, 比 NP/NP 群体存活率低 6.37%, 降低百分比为 8.74%; MP/NP 群体存活率的估计边际均值为 68.04%, 比 NP/NP 群体存活率低 4.88%, 降低百分比 6.69%。 t 检验结果表明, MP/NP 群体与 NP/NP 群体之间的存活率差异不显著($P>0.05$); NP/MP 群体与 NP/NP 群体之间的存活率差异显著($P<0.05$)。

表 3 罗氏沼虾不同群体收获体重估计边际均值对比分析
Tab. 3 Comparative analysis of the estimated marginal means of body weight for different populations in *Macrobrachium rosenbergii*

群体 population	家系数量/个 number of families	个体数量/尾 number of individuals	估计边际均值/g estimated marginal means	对比分析 comparative analysis	
				差值/g difference	提高百分比/% percentage
MP/NP 群体	4	406	49.57	3.74	8.16
NP/MP 群体	8	786	46.62	0.79	1.72
NP/NP 群体	28	3029	45.83	-	-

表 4 罗氏沼虾不同群体存活率估计边际均值对比分析
Tab. 4 Comparative analysis of the estimated marginal means of family survival rate for different populations in *Macrobrachium rosenbergii*

群体 population	家系数量/个 number of families	估计边际均值/% estimated marginal means	对比分析 comparative analysis	
			差值/% difference	提高百分比/% percentage
MP/NP 群体	4	68.04	-4.88	-6.69
NP/MP 群体	8	66.55	-6.37	-8.74
NP/NP 群体	28	72.92	-	-

3 讨论

3.1 罗氏沼虾不同群体收获体重和存活率的遗传差异分析

本研究首次在罗氏沼虾育种群体中, 测试了开放核心育种体系的生长和存活性能, 探索了构建虾类开放核心育种体系的可能性。研究结果表明, 开放核心育种群的平均收获体重高于闭锁核心育种群, 其中 MP/NP 群体生长速度提高了 8.16%。这表明在核心群中引入扩繁群优秀个体, 可以有效地增加收获体重的遗传进展。分析其原因, 一方面扩繁群的亲本来自于前代核心群选择指数排名靠前的少量(8~10 个)优秀家系, 整体性能优于核心群; 另外一方面, 扩繁群生产过程中, 进一步施加选择压力, 选择强度要远高于核心群体, 故其生长性能要优于核心群。因此, 将其引入核心群后, 整个育种群体的性能得以进一步提高。在传统的虾类选择育种过程中, 核心群父母本的替换全部来自核心群内部, 有效群体的选择范围较小。与闭锁核心群育种体系相比, 开放核心群育种体系扩大了选择范围, 同时还增加了核心群的有效群体含量, 降低了群体近交系数上升的速度^[13-15]。

但值得注意的是, 与闭锁核心群体相比, 开放核心群体的存活率降低了 6.84%~8.22%。从数量遗传学角度分析, 如果对同一个性状如生长速度进行持续选择, 会导致遗传变异不断降低^[16], 与此性状不相关的基因型可能会被淘汰掉, 其他性状如存活性能的表现将会受到影响。加之在定向选择的过程中, 突变可能会产生与主育种目标性状相关的大效应等位基因, 且会逐代累加, 从而影响后代的生理功能, 导致存活率降低。许多研究表明, 快速生长可能会影响其他生理或生活史特征和功能^[17-19]。快速生长的太阳鱼(*Lepomis gibbosus*)个体相对于生长缓慢的同类骨化的发育会延迟^[20]; 同样, 快速生长的鲑(*Oncorhynchus* sp.)比生长缓慢的个体更容易发生冠状动脉的损伤^[21]。在鸡和火鸡等家禽选育项目中, 生长速度快、产蛋率高的个体更容易受到各种病原体的影响^[22-25]。在家畜动物选育研究中, 例如, 牛的生长

速度和对病原体的易感性也存在负相关关系^[26]。罗氏沼虾扩繁群体来自于核心群生长最快的少数家系, 并且在生产过程中进一步对生长速度施加了选择压力, 因此其存活性能可能会受到更大的影响。但对罗非鱼(*Oreochromis* spp.)^[27]、鲤(*Cyprinus carpio*)^[28]的相关报道表明, 对生长速度进行持续选育, 不会影响存活性能; 对黄尾鮰(*Seriola lalandi*)^[29]、凡纳滨对虾(*Litopenaeus vannamei*)^[30]的相关研究表明, 生长和存活性状存在中度正相关。综上所述, 制定选择指数时, 应加大存活性状的权重, 选择生长和存活性能均优良的家系生产扩繁群体, 导入闭锁核心群, 构建开放核心育种群。

3.2 影响开放核心育种群性能的因素分析

影响开放核心育种群性能的因素有很多, 如核心群所占比例、开放程度、开放方式等均会影响育种目标性状的遗传进展。在开放核心育种金字塔体系中, 核心群的比例并不是越高越好。畜牧业研究表明, 当核心群种畜数占总群体的 5%~10%时可获得最大的遗传进展。在不限制公、母畜迁移方向的情况下, 当核心群 50% 的母本和 5%~20% 的父本更新自扩繁群或商品群, 所获得的遗传进展最大^[13, 31]。在本研究中, 扩繁群的数量为 100000 尾, 核心群数量为 23400 尾, 故核心群数量占总群体数量的 18.9%, 体重估计边际均值增益为 3.74 g, 应进一步优化配种方案, 加大扩繁群的基数, 进一步增加选择强度, 以获得最大的遗传进展。

目前对于水产动物, 开放核心育种体系的研究处于初始阶段。栾生等^[32]利用计算机模拟方法, 分析了扩大凡纳滨对虾家系数量、家系内测试个体数对核心群和扩繁群收获体重遗传进展的影响, 研究表明扩大家系规模特别是家系内测试个体数可以进一步提高核心群和扩繁群的遗传进展, 且扩繁群体的性能要优于核心群。结合基因组选择技术和最佳贡献理论, 可进一步开展模拟分析, 对核心群所占比例、开放程度等重要因素进行分析, 探索构建开放核心群最佳方案。

参考文献：

- [1] New M B. Farming freshwater prawns: A manual for the culture of the giant river prawn (*Macrobrachium rosenbergii*) [J]. *Aquaculture Research*, 2003, 23(1): 597-599.
- [2] Bureau of Fisheries and Fisheries Administration, Ministry of Agriculture of China. *China Fisheries Statistical Yearbook*[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2017: 24. [农业部渔业渔政管理局. 中国渔业统计年鉴[M]. 北京: 中国农业出版社, 2017: 24.]
- [3] Chen Z Y. Discussion on the causes and countermeasures of poor quality and insufficient quantity of spawning of *Macrobrachium rosenbergii*[J]. *Guangxi Fisheries Science and Technology*, 2000(4): 26-28. [陈宗永. 罗氏沼虾抱卵亲虾质量差和数量不足的成因与对策探讨[J]. 广西水产科技, 2000(4): 26-28.]
- [4] Luo K, Yang G L, Kong J, et al. Analysis of the effect of hybridization between different groups of *Macrobrachium rosenbergii*[J]. *Marine Fisheries Research*, 2008, 29(3): 67-73. [罗坤, 杨国梁, 孔杰, 等. 罗氏沼虾不同群体杂交效果分析[J]. 海洋水产研究, 2008, 29(3): 67-73.]
- [5] Shi J H, Xiao Y, Xu Q Y. Studies on the introduced and reimproved technique of *Macrobrachium rosenbergii*[J]. *Fisheries Science & Technology Information*, 2001, 28(2): 64-67. [史建华, 肖雨, 徐琴英. 罗氏沼虾引种复壮技术的研究[J]. 水产科技情报, 2001, 28(2): 64-67.]
- [6] Zhou J S, Cao Z M, Yang G L, et al. Study on hybrid of Burma introduced and Zhejiang locally-cultured populations of giant prawn *Macrobrachium rosenbergii* de man and SRAP marker[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2006, 13(4): 667-673. [周劲松, 曹哲明, 杨国梁, 等. 罗氏沼虾缅甸引进种和浙江本地种及其杂交种的生长性能与SRAP分析[J]. 中国水产科学, 2006, 13(4): 667-673.]
- [7] Wang J. A new species of *Macrobrachium rosenbergii* "South Taihu 2"[J]. *Rural Know-How*, 2016(12): 37. [王军. 罗氏沼虾新品种“南太湖 2 号”[J]. 农村百事通, 2016(12): 37.]
- [8] Lu S X, Lian L S. Open nucleus breeding system and its application[J]. *Yunnan Journal of Animal Science and Veterinary Medicine*, 2003(2): 8-10. [鲁绍雄, 连林生. 开放核心群育种体系及其应用[J]. 云南畜牧兽医, 2003(2): 8-10.]
- [9] Yapi-Gnaoré C V, Rege J E O, Oya A, et al. Analysis of an open nucleus breeding programme for Djallonké sheep in the Ivory Coast. 2. Response to selection on body weights[J]. *Animal Science*, 1997, 64: 301-307.
- [10] Jin L. Poultry open nucleus breeding system[J]. *China Poultry*, 2008, 30(8): 60-62. [金良. 家禽开放核心群育种体系[J]. 中国家禽, 2008, 30(8): 60-62.]
- [11] Kahi A K, Nitter G. Developing breeding schemes for pasture based dairy production systems in Kenya: I. Derivation of economic values using profit functions[J]. *Livestock Production Science*, 2004, 88(1-2): 161-177.
- [12] Ren H Y, Xu S Z, Li J Y, et al. Analysis of breeding effect of Chinese simmental using open nucleus breeding system[J]. *Chinese Herbivores*, 2004, 24(1): 8-10. [任红艳, 许尚忠, 李俊雅, 等. 中国西门塔尔牛育种效果分析[J]. 中国草食动物, 2004, 24(1): 8-10.]
- [13] James J W. Open nucleus breeding systems[J]. *Animal Science*, 1977, 24(3): 287-305.
- [14] Mueller J P, James J W. Effects of reduced variance due to selection in open nucleus breeding systems[J]. *Australian Journal of Agricultural Research*, 1983, 34(1): 53-62.
- [15] Wu C X. Lectures of animals comparative breeding (1)[J]. *Chinese Journal of Animal Science*, 1999, 35(1): 53-54. [吴常信.“动物比较育种学”讲座(一)[J]. 中国畜牧杂志, 1999, 35(1): 53-54.]
- [16] Falconer D S, Mackay T F C. *Introduction to Quantitative Genetics*[M]. 4th ed. Edinburgh: Longman, 1996: 169-173.
- [17] Dmitriew C M. The evolution of growth trajectories: What limits growth rate?[J]. *Biological Reviews*, 2011, 86(1): 97-116.
- [18] Gotthard K, Nylin S, Wiklund C. Adaptive variation in growth rate: Life history costs and consequences in the speckled wood butterfly, *Pararge aegeria*[J]. *Oecologia*, 1994, 99(3-4): 281-289.
- [19] Stockhoff B A. Starvation resistance of gypsy moth, *Lymantria dispar* (L.) (Lepidoptera: Lymantriidae): Tradeoffs among growth, body size, and survival[J]. *Oecologia*, 1991, 88(3): 422-429.
- [20] Arendt J D, Wilson D S. Population differences in the onset of cranial ossification in pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*), a potential cost of rapid growth[J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2000, 57(2): 351-356.
- [21] Saunders R L, Farrell A P, Knox D E. Progression of coronary arterial lesions in Atlantic salmon (*Salmo salar*) as a function of growth rate[J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1992, 49(5): 878-884.
- [22] Bayyari G R, Huff W E, Rath N C, et al. Effect of the genetic selection of turkeys for increased body weight and egg pro-

- duction on immune and physiological responses[J]. Poultry Science, 1997, 76(2): 289-296.
- [23] Nestor K E, Noble D O, Zhu N J, et al. Direct and correlated responses to long-term selection for increased body weight and egg production in turkeys[J]. Poultry Science, 1996, 75(10): 1180-1191.
- [24] Praharaj N K, Reddy M R, Rama Rao S V, et al. Growth, immune competence and disease resistance in diverse stocks of broiler parents reared under various energy levels[J]. European Poultry Science, 1999, 63: 270-276.
- [25] Reddy R P. Symposium: The effects of long-term selection on growth of poultry. Introduction[J]. Poultry Science, 1996, 75(10): 1164-1167.
- [26] Frisch J E, Vercoe T E. An analysis of growth of different cattle genotypes reared in different environments[J]. The Journal of Agricultural Science, 1984, 103(1): 137-153.
- [27] Hamzah A, Mekkawy W, Khaw H L, et al. Genetic parameters for survival during the grow-out period in the GIFT strain of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) and correlated response to selection for harvest weight[J]. Aquaculture Research, 2017, 48(1): 47-55.
- [28] Dong Z J, Nguyen N H, Zhu W B. Genetic evaluation of a selective breeding program for common carp *Cyprinus carpio* conducted from 2004 to 2014[J]. BMC Genetics, 2015, 16: 94.
- [29] Knibb W, Miller A, Quinn J, et al. Comparison of lines shows selection response in kingfish (*Seriola lalandi*)[J]. Aquaculture, 2016, 452: 318-325.
- [30] Campos-Montes G R, Montaldo H H, Martínez-Ortega A, et al. Genetic parameters for growth and survival traits in Pacific white shrimp *Penaeus (Litopenaeus) vannamei* from a nucleus population undergoing a two-stage selection program[J]. Aquaculture International, 2013, 21(2): 299-310.
- [31] Shepherd R K, Kinghorn B P. Optimising multi-tier open nucleus breeding schemes[J]. Theoretical and Applied Genetics, 1992, 85(2-3): 372-378.
- [32] 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): 1582-1588. [栾生, 仲伟鹏, 谭健, 等. 凡纳滨对虾收获体重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): 1582-1588.]

Growth and survival analysis of open and closed nucleus breeding populations in *Macrobrachium rosenbergii*

LIU Junyu^{1,2}, YANG Guoliang^{3,4}, KONG Jie^{1,2}, XIA Zhenglong⁴, LUO Kun^{1,2}, TANG Qiongying³, LU Xia^{1,2}, MENG Xianhong^{1,2}, LI Jingfen³, LUAN Sheng^{1,2}

1. The 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. Laboratory for Marine Fisheries Science and Food Production Processes, Pilot National Laboratory for Marine Science and Technology (Qingdao), Qingdao 266300, China;
3. Huzhou University, Huzhou 313000, China;
4. Jiangsu Shufeng Prawn Breeding Co. Ltd, Yangzhou 225651, China

Abstract: *Macrobrachium rosenbergii* is the main cultured freshwater shrimp in China and has brought substantial economic benefits. However, the accumulation of inbreeding due to uncontrolled mating within the introduced population over many generations has caused a serious depression in the genetic resources of *M. rosenbergii*; therefore, there is an urgent need to select effective strategies to improve the genetic gain. Many studies have reported that the open nucleus breeding system can greatly improve the genetic progress of objective traits during the breeding process of cattle and sheep; thus, this study aimed to explore the possibility of constructing an open nucleus breeding population of shrimps. In the selection process of *M. rosenbergii*, the multiplier population (MP) was introduced into the closed nucleus population (NP), and two hybrid populations between NP and MP populations (the cross population denoted by NP/MP, the reciprocal population denoted by MP/NP) were constructed. The NP population was used as the control, and estimated marginal means for the harvest weight and survival rate for different populations were compared using a linear mixed-effects model (LME) and generalized linear mixed model (GLMM). The results showed that: (1) the estimated marginal means of harvest body weight for the NP/NP, MP/NP, and NP/MP populations were 45.83 g, 49.57 g, and 46.62 g, respectively. Compared with the NP/NP population, the MP/NP and NP/MP populations increased by 8.16% and 1.72%, respectively. (2) The estimated marginal means of survival rates for the NP/NP, MP/NP, and NP/MP populations were 72.92%, 68.04%, and 66.55%, respectively. Compared with the NP/NP population, the MP/NP and NP/MP populations decreased by 6.69% and 8.74%, respectively. In conclusion, the genetic gain of harvest weight can be effectively increased by introducing foreign individuals to the NP population and constructing an open nucleus breeding system for the selective breeding of shrimp. Furthermore, the weight of survival traits should be increased when the selection index is formulated. The family presenting excellent growth and survival performance should be selected to produce the MP population, introduce the NP population, and construct the open nucleus breeding population.

Key words: *Macrobrachium rosenbergii*; open nucleus breeding population; closed nucleus population; estimated marginal means; harvest weight; survival rate

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