

DOI: 10.12264/JFSC2020-0530

凡纳滨对虾育种基础群体收获体重的未知亲本组效应分析

陈美佳^{1,2}, 孔杰², 谭建², 罗坤², 孟宪红², 卢霞⁴, 隋娟², 代平², 陈宝龙²,
曹宝祥², 陈国良³, 栾生²

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可持续发展重点实验室, 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 266071;

3. 海茂种业科技集团有限公司, 广东 湛江 524001;

4. 中国科学院烟台海岸带研究所, 山东 烟台 264003

摘要: 由于凡纳滨对虾(*Litopenaeus vannamei*)属国外引进种, 国内引进群体间(内)的亲缘关系及其遗传背景不清楚。为分析凡纳滨对虾基础群体中这些未知亲本组(unknown parent group, UPG)的效应, 本研究收集生长速度和养殖存活率差异较大的 3 个凡纳滨对虾群体作为奠基者群体, 通过双列杂交方法构建育种基础群体, 利用 pBLUP (best linear unbiased prediction based on pedigree)、包含遗传组的 pBLUP-GG (pBLUP with genetic groups), ssGBLUP (single step genomic BLUP)和包含 Metafounders 的 ssGBLUP-MF (ssGBLUP with Metafounders)等 4 种模型, 对比分析 UPG 对基础群体收获体重遗传参数和育种值估计值的影响。结果显示, 利用 pBLUP 模型获得的加性遗传方差(22.58 ± 4.39)和遗传力(0.91 ± 0.10)最高, 与之相比, pBLUP-GG、ssGBLUP、ssGBLUP-MF 模型获得的加性遗传方差降低了 16.25%~61.20%, 遗传力降低了 15.38%~46.15%。5 折交叉验证结果表明: pBLUP 模型的预测准确性最低(0.64~0.68), 与之相比, 其他 3 种模型的预测准确性高 7.25%~10.53%; pBLUP 模型的预测偏差较大(1.06~1.19), 其他 3 种模型的预测偏差降低了 2.83%~7.56%。综上所述, 与 pBLUP 模型相比, 在模型中考虑 UPG 效应可避免基础群体收获体重加性遗传方差组分被高估, 且进一步提高了 EBV (GEBV)的预测准确性。本研究旨在为准确评估凡纳滨对虾育种基础群体的遗传参数提供可借鉴的遗传评估模型和方法。

关键词: 凡纳滨对虾; 生长; 未知亲本组效应; 遗传参数; 单步基因组评估

中图分类号: S961

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2021)07-0863-08

凡纳滨对虾(*Litopenaeus vannamei*), 俗称南美白对虾, 自然分布于墨西哥 Sonora 州西北部至秘鲁北部的太平洋沿岸海域, 具有生长速度快、肉质鲜美、盐度适应性广等特性。自 1988 年由张伟权研究员引进中国, 并在 20 世纪 90 年代突破人工繁育技术后, 开始大规模养殖推广^[1]。目前, 我国凡纳滨对虾养殖产量连续多年超过 100 万 t, 占世界养殖总产量的 37%以上, 为我国最重要的

水产养殖种类之一^[2]。然而, 随着养殖规模的逐渐扩大, 凡纳滨对虾出现种质衰退现象, 主要包括生长速度减慢、抗逆性差、繁殖力降低, 因此对凡纳滨对虾进行遗传改良, 成为凡纳滨对虾产业的迫切需求。规模化家系选育技术, 是当前在凡纳滨对虾遗传改良工作中应用的一项重要技术。利用该技术开展选择育种工作, 需要大规模收集奠基者群体, 构建遗传变异丰富的基础群体。由

收稿日期: 2020-12-01; **修订日期:** 2021-02-01.

基金项目: 山东省农业良种工程项目(2017LZN011); 所级基本科研业务费项目(20603022020003); 科技部重点研发计划项目(2018YFD0901301); 中国水产科学研究院基本科研业务费专项(2020TD26); 山东省农业重大应用技术创新项目(SD2019YY001).

作者简介: 陈美佳(1996-), 女, 硕士研究生, 研究方向水产遗传育种. E-mail: chenmjwork@163.com

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

于凡纳滨对虾属国外引进种,因此国内可利用的种质资源群体多为已改良的商业群体,存在不同群体间的遗传性能差异大,群体内和群体间的亲缘关系及其遗传背景不清楚的问题。如果在遗传评估中忽略这种未知亲本组(unknown parent group, UPG)效应,会导致育种群体目标性状的遗传力及加性遗传方差被高估,进而影响育种决策^[3]。因此,采取有效的策略,对凡纳滨对虾奠基者群体的 UPG 效应进行分析,是一项提高遗传评估准确度的重要研究内容^[4]。

1981 年, Quaas 和 Pollak 首次提出将不同群体的遗传贡献值通过一个 Q 矩阵纳入混合模型方程中的方法,基于系谱信息建立了剖分 UPG 效应的最佳线性无偏预测(best linear unbiased prediction based on pedigree, pBLUP)模型^[5]。在系谱中,加入代表不同群体的虚拟个体信息,可以简便地剖分出 UPG 效应。该方法已在凡纳滨对虾育种群体的遗传参数估计研究中得到应用^[6-7]。然而,经典的遗传组方法并没有考虑奠基者群体内和群体间可能存在的亲缘关系,也没有考虑由于选择和漂变导致的方差组分降低等情况。随着高通量基因型鉴定技术的发展,育种学家已建立了复合系谱和基因组亲缘关系的 H 矩阵,通过对不同群体的奠基者个体进行基因型鉴定,可以更为准确的计算奠基者群体间(内)的亲缘关系,进而更为准确的评估基础群体的遗传参数。基于 H 矩阵的单步基因组 BLUP (single step genomic BLUP, ssGBLUP)方法,已在凡纳滨对虾、罗氏沼虾等育种群体中开展应用^[8-9]。然而,由于 ssGBLUP 方法假定不同基础群体祖先个体间没有亲缘关系,这种方法并不适用于可能有亲缘关系的多个基础群体的联合遗传评估。因此, Legarra 等^[10]和 Garcia-Baccino 等^[11]提出了“元奠基者”(Metafounders)方法,基于奠基者及其后代基因型信息,构建多个基础群体间(内)奠基者祖先个体间的亲缘关系矩阵,进一步提升 ssGBLUP 遗传评估的准确性。

水产动物选育研究相对于畜禽育种发展历程较短,对 UPG 效应研究报道较少。特别是在基因组水平上,缺少 UPG 效应的对比分析研究^[12-14]。本文收集生长速度和养殖存活率差异较大的 3 个

凡纳滨对虾种质资源群体作为奠基者群体,利用不完全双列杂交方法生产家系,组建育种基础群体,并对家系部分个体进行高通量 SNP 基因型鉴定,然后建立多个 pBLUP 和 ssGBLUP 模型,对比分析 UPG 对遗传参数估计值和估计育种值(estimated breeding value, EBV)或基因组 EBV (genomic EBV, GEBV)的影响。研究结果为准确地评估凡纳滨对虾育种基础群体提供可借鉴的育种分析模型和评估方法。

1 材料与方法

1.1 实验对象

课题组在广东海茂投资有限公司东海岛育种基地开展育种基础群体构建工作。奠基者群体包括 3 个:生长速度中等存活率高的 E 群体、生长速度慢存活率中等的 P 群体、生长速度快存活率低的 S 群体。2018 年,从奠基者群体中选择 93 个父本和 86 个母本,构建了 G0 代基础群体,共包括 93 个家系。本实验所用材料为其中的 60 个全同胞家系(包括 13 个母系半同胞家系),这些家系由 60 个父本和 53 个母本产生。

1.2 实验方法

1.2.1 亲虾交配 每天观察亲虾的性腺发育情况,2018 年 11 月开始,按照群体间不完全双列杂交配种方案,挑选生长健康、性腺发育成熟的雌虾,移入雄虾池,通过自然交尾方式生产家系。将每个家系受精卵转移到 120 L 的圆桶内进行孵化。

1.2.2 苗种培育 孵化出幼体后,进行第一次家系标准化:每个家系随机挑选 20000 尾幼体放入孵化桶培育至仔虾。P15 阶段时进行第二次家系标准化:每个家系随机准确计数 2000 尾活力强的仔虾放入圆桶中继续培育。经过 14 d 左右的养殖后进行第三次家系标准化:每个家系随机准确计数 600 尾活力强的仔虾放入圆桶中继续培育。再经 20 d 左右养殖后,挑选 450 尾活力强的仔虾转移到 1 m³ 圆桶继续培育。仔虾培育期间投喂虾片、卤虫及凡纳滨对虾配合饲料。每 4 h 投喂一次,投喂量及比例根据不同发育时期适时调整。换水方式采用流水方法,日换水量逐渐增加,幼体后期换水量为每天 55%。每 3 天测量一次水环境中亚

硝酸盐、氨氮浓度。

1.2.3 荧光标记及混合养殖 当仔虾平均体长为 3~4 cm 时, 将每个家系个体以不同的颜色组合在虾第 6 腹节注射“可视嵌入性荧光标记”(visible implant elastomer, VIE)荧光染料, 以区分不同的家系^[15]。标记后, 每个家系分别放置 20 尾虾在 1 号和 2 号养殖池内进行混合养殖, 养殖池的面积为 14.5 m³。

1.2.4 性状测试 2019 年 5 月 8 日至 5 月 10 日, 即荧光标记后第 74 天, 对混合养殖的凡纳滨对虾进行回捕, 并进行性状测试。初始总数量为 2400 尾, 收获时 1 号池和 2 号池的实际数量分别为 945 尾和 996 尾, 存活率约为 80%。测量每尾虾的收获体重, 记录家系编号、性别、池号和收获日期等信息。

1.2.5 基因分型 对 60 个家系进行取样, 每个家系随机取样 3~7 尾, 共 326 尾个体, 样品放置在 -80 °C 保存, 用于基因分型。用 SDS 法提取对虾肌肉组织的基因组 DNA, 然后于北京诺禾致源生物信息科技有限公司对 326 尾个体进行重测序。重测序基于 Illumina 测序平台和双端测序方法, 首先使用 BWA 软件将有效高质量测序数据与参考基因组进行比较, 根据比对率、覆盖深度和覆盖范围确定每个样本与参考基因组的相似性是否达到重测序分析的要求^[16]。然后用 SAMTOOLS 软件检测群体 SNPs, 通过筛选获得高质量的 SNPs^[17]。用 ANNOVAR 软件对 SNPs 检测结果进行注释^[18]。

由于 createHmf 软件生成包含 Metafounders 的 H 矩阵时不允许有缺失基因型^[19], 本研究使用 Beagle 5.1 软件进行了基因型填充, 窗口为 1 Mb, 重叠区域为 100 kb^[20]。

使用 PLINK 软件进行质量控制, 质控标准为最小等位基因频率(MAF) > 0.05。质量控制后, 保留的个体数量为 326 尾, SNP 位点数 3004471 个^[21]。由于 createHmf 软件对读取的 SNP 位点数量有限, 因此随机选择了 40 万个 SNP 位点用于后续分析。

1.3 数据分析

1.3.1 遗传参数估计 利用 EXCEL 软件汇总所

有个体的信息, 计算凡纳滨对虾不同群体收获体重性状的描述性统计参数, 包括个体数量、家系数量、平均值、标准差和变异系数等。

本文建立了 4 种模型: pBLUP 模型, 包含遗传组的 pBLUP-GG (pBLUP with genetic groups) 模型, ssGBLUP 模型和包含 Metafounders 的 ssGBLUP-MF (ssGBLUP with Metafounders)模型。利用 4 种模型进行分析时, 采用了 1、2 号池的 945 尾和 996 尾虾的系谱及表型数据。

使用 ASRemlR V4 包的 ainverse 函数, 生成亲缘关系 A 矩阵和包含遗传组的 A 矩阵^[22]。与生成一般的 A 矩阵不同, 生成包含遗传组的 A 矩阵需要在系谱中加入遗传组信息, 即将 3 个奠基者群体设为虚拟的 UPG 个体, 作为系谱祖先个体^[3]。利用 BLUPF90 软件中的 preGSf90 模块, 生成包括系谱和 SNP 信息的 H 矩阵^[23]。利用 createHmf 软件生成包含 Metafounder 的 H 矩阵, 位点间的平均 ρ 值为 0.5^[19]。

利用 ASReml-R V4 包的平均信息 REML 方法, 结合个体动物模型估计凡纳滨对虾收获体重的遗传参数^[22]。育种分析模型如下:

$$y_{ijkm} = \mu + S_i + T_j + T_j(S_i) + b_1 M_k(S_i \cdot T_j) + a_m + \varepsilon_{ijkm} \quad (1)$$

其中, y_{ijkm} 表示第 m 尾虾的收获体重; μ 表示收获体重的总体均值; S_i 表示第 i 个性别的固定效应; T_j 表示第 j 个测试池的固定效应; $T_j(S_i)$ 表示第 i 个性别和第 j 个测试池的交互效应; $M_k(S_i \cdot T_j)$ 表示嵌套在第 i 个性别和第 j 个测试池交互固定效应内的第 m 尾虾标记时初始体重协变量, b_1 为回归系数; a_m 表示第 m 尾虾的加性遗传效应, 假设该效应呈正态分布, $a \sim (0, A\sigma_a)$ 或 $a \sim (0, H\sigma_a)$, 其中 σ_a 是加性遗传方差, A 为加性亲缘关系矩阵, H 为复合系谱和基因组信息的亲缘关系矩阵; ε_{ijkm} 表示第 m 尾虾的随机残差, $e \sim (0, I\sigma_e)$, 其中 σ_e 是残差方差, I 是单位矩阵。

在本研究中, 体重的表型方差 (σ_p) 通过以下方法计算:

$$\sigma_p^2 = \sigma_a^2 + \sigma_e^2 \quad (2)$$

体重的遗传力 (h^2) 计算方法如下:

$$h^2 = \sigma_a^2 / \sigma_p^2 \tag{3}$$

1.3.2 预测精度 使用交叉验证方法来比较不同模型的预测精度。共设置两种交叉验证场景，进行 5 折交叉验证。两种交叉验证场景的目的分别为评估不同模型对分型和未分型个体的 EBV (GEBV)估计准确性的影响。在第一种交叉验证场景中，分型个体被随机分成 5 组，每个组包括相同数量的个体，在每次分析中，随机选取 1 组作为验证集，验证个体的体重值被设为缺失，其余 4 组加未分型个体作为训练集。在第二种交叉验证场景中，未分型个体被随机分成 5 组，每个组包括相同数量的个体，在每次分析中，随机选取 1 组作为验证集，验证个体的体重值被设为缺失，其余 4 组加分型个体作为训练集。用训练群体来预测验证群体的估计育种值。

在每个场景下，5 折交叉验证重复了 10 次。预测精度用两个参数衡量，分别是预测准确性和偏差。预测准确性为验证集的表型值和 EBV (GEBV)的皮尔逊相关系数。预测偏差被计算为表型值对 EBV(GEBV)的回归系数，回归系数与 1 的

偏离程度表示了偏差大小，回归系数为 1 时表示对育种值的估计没有偏差。计算 50 次相关系数和回归系数的平均值，作为预测准确性和偏差。

2 结果与分析

2.1 描述性统计分析

凡纳滨对虾不同群体收获体重的描述性统计参数见表 1。5 个群体的平均体重为(20.70±5.23) g。其中，群体 S 平均收获体重最大，为(26.04±5.43) g, 同时存活率最低，为 69.62%，表明该群体生长速度快；群体 E 平均收获体重介于群体 S 和 P 之间，为(19.50±3.66) g, 存活率最高，为 91.83%；群体 P 平均收获体重最小，为(16.58±3.40) g, 存活率低于群体 E 和两个杂交群体 PS 和 SP, 为 77.54%；杂交群体 PS 和 SP, 平均收获体重高于群体 P, 分别为(20.86±3.89) g 和(22.99±4.58) g, 存活率高于群体 S 和 P, 分别为 80.50%和 82.92%，体现出杂种优势。5 个群体的收获体重的变异系数范围分别为 18.65%~20.85%，属于中高等的变异水平，表明收获体重性状进行遗传改良具有较大潜力。

表 1 凡纳滨对虾不同群体收获体重性状的描述性统计参数
Tab. 1 Descriptive statistical of harvested weight traits in different populations in *Litopenaeus vannamei*

群体 population	家系数量/个 number of families	个体数量/尾 number of individuals	最大值/g maximum	最小值/g minimum	平均值/g mean	标准差/g standard deviation	变异系数/% coefficient of variation	存活率/% survival rate
E	15	551	32.04	4.80	19.50	3.66	18.76	91.83
S	13	362	44.91	12.25	26.04	5.43	20.85	69.62
P	15	435	36.46	7.50	16.58	3.40	20.51	77.54
PS	5	161	33.57	13.51	20.86	3.89	18.65	80.50
SP	14	432	36.40	9.90	22.99	4.58	19.90	82.92

注: PS 和 SP 为杂交群体。
Note: PS and SP are the hybrid strains.

2.2 方差组分和遗传力

利用 ssGBLUP-MF 模型估计的奠基者群体间的亲缘关系矩阵(表 2)。其中群体 P 和群体 E 的亲缘关系最高，为 0.049，其次为群体 S 和群体 E 的亲缘关系，为 0.046，群体 S 和群体 P 的亲缘关系最低，为-0.021。

利用四种模型估计的凡纳滨对虾收获体重遗传参数见表 3。其中，pBLUP-GG 模型估计的加性遗传方差和遗传力最低，为 8.76±1.83 和 0.49±

0.08；其次为 ssGBLUP 和 ssGBLUP-MF，两种模型估计的加性遗传方差分别为 11.34±2.17 和 18.91±3.92，遗传力分别为 0.59±0.08 和 0.77±0.09；pBLUP 模型估计的加性遗传方差和遗传力最高，为 22.58±4.39 和 0.91±0.10。与利用 pBLUP 模型获得的估计值相比，利用 pBLUP-GG、ssGBLUP 和 ssGBLUP-MF 模型获得的加性遗传方差分别降低了 61.20%、49.78%、16.25%，遗传力分别降低了 46.15%、35.16%、15.38%。

表 2 ssGBLUP-MF 模型估计的奠基者
群体间的亲缘关系矩阵
Tab. 2 Genetic relationship matrix between founder
population estimated by the ssGBLUP-MF model

群体 population	P	S	E
P	0.184	-0.021	0.049
S	-	0.151	0.046
E	-	-	0.112

表 3 凡纳滨对虾 4 种模型下估计的收获体重遗传参数
Tab. 3 Genetic parameters of harvest weight estimated
under four models in *Litopenaeus vannamei*

模型 model	遗传参数 genetic parameter			
	σ_a^2	σ_e^2	σ_p^2	h^2
pBLUP	22.58±4.39	2.24±2.24	24.82±2.23	0.91±0.10
pBLUP-GG	8.76±1.83	9.14±1.02	17.90±1.01	0.49±0.08
ssGBLUP	11.34±2.17	7.81±1.16	19.15±1.18	0.59±0.08
ssGBLUP-MF	18.91±3.92	5.61±1.63	24.52±2.39	0.77±0.09

2.3 预测精度

利用 4 种模型获得的凡纳滨对虾收获体重 EBV (GEBV)的准确性和偏差见表 4。当以分型个体作为验证个体时, pBLUP-GG、ssGBLUP 和 ssGBLUP-MF 模型的预测准确性最高(0.76), pBLUP 模型的预测准确性最低(0.68)。与 pBLUP 模型相比, 利用其他 3 种模型获得的预测准确性高 10.53%。4 种模型的预测偏差范围在 1.10±0.11~1.19±0.13, 其中 ssGBLUP 模型的预测偏差最小(1.10), pBLUP 模型的预测偏差最大(1.19), 前者比后者低 9%。

表 4 不同模型对凡纳滨对虾体重性状
进行交叉验证的结果
Tab. 4 Results of cross-validation of weight traits by
different models in *Litopenaeus vannamei*

方法 method	交叉验证方法 cross-validation methods			
	分型个体 genotyped individuals		未分型个体 ungenotyped individuals	
	预测准确性 prediction accuracy	偏差 bias	预测准确性 prediction accuracy	偏差 bias
pBLUP	0.68±0.06	1.19±0.13	0.64±0.03	1.06±0.08
pBLUP-GG	0.76±0.05	1.19±0.12	0.69±0.03	1.03±0.08
ssGBLUP	0.76±0.04	1.10±0.11	0.69±0.03	1.07±0.08
ssGBLUP-MF	0.76±0.04	1.16±0.11	0.69±0.03	1.03±0.08

当以未分型个体作为验证个体时, pBLUP-GG、ssGBLUP 和 ssGBLUP-MF 模型的预测准确性最高(0.69), pBLUP 模型的预测准确性最低(0.64)。与 pBLUP 模型相比, 利用其他 3 种模型获得的预测准确性高 7.25%。4 种模型的预测偏差范围在 1.03±0.08~1.07±0.08, 其中 pBLUP-GG 和 ssGBLUP-MF 模型的预测偏差最低(1.03), ssGBLUP 模型的预测偏差最大(1.07), 前者比后者低 4%。

3 讨论

本文利用 pBLUP、pBLUP-GG、ssGBLUP 和 ssGBLUP-MF 4 种模型, 首次系统分析了 UPG 对凡纳滨对虾收获体重遗传参数估计值的影响。结果表明, 与 pBLUP 模型相比, 在模型中考虑 UPG 效应可避免基础群体加性遗传方差组分被高估, 且进一步提高了 EBV (GEBV)的预测准确性。

在本研究中, 与利用 pBLUP 模型获得的估计值相比, 利用 pBLUP-GG 模型获得的加性遗传方差降低了 61.20%, 遗传力降低了 46.15%, 预测准确性提高了 7.25%~10.53%, 未分型个体预测偏差降低了 2.83%。这表明, 遗传组模型可有效地避免基础群体的加性遗传方差被高估^[24-25]。Lu 等^[6]利用包括遗传组效应的个体动物模型估计凡纳滨对虾基础群体收获体重的遗传参数, 其遗传力从 0.09±0.08 降低到 0.07±0.05, 也表明不同奠基者群体的遗传性能存在差异。Pieramati 等^[25]模拟了加入遗传组效应对加性遗传方差的影响, 包含遗传组效应后加性方差从 9.48±2.66 降低到 9.15±2.72。Díaz 等^[24]对西班牙 Limousine 肉牛育种群体 210 d 体重进行遗传参数估计, 包括遗传组的分析模型使加性遗传方差估计值降低 13.63%。

由于加入基因组信息可以更精确的评估群体及个体间的亲缘关系^[9], 本文将 *H* 矩阵引入模型, 利用 ssGBLUP 模型对基础群体收获体重进行遗传评估。结果表明, 与 pBLUP 模型相比, 利用 ssGBLUP 模型获得的加性遗传方差降低了 49.78%, 遗传力降低了 35.16%, 预测准确性增加了 7.25%~10.53%, 分型个体预测偏差降低了 7.56%。这表明利用家系内部分同胞个体的基因型信息构建 *H* 矩阵, 可以修正群体间(内)家系间的亲缘关系,

从而能够更为准确地估计方差组分^[9]。因此,当构建基础群体的奠基者个体其群体归属不明确时,利用 ssGBLUP 模型进行遗传评估可有效的避免加性遗传方差估计不准确的问题。国内外利用 ssGBLUP 模型对虾类育种群体进行遗传评估的报道较少, Liu 等^[9]利用 pBLUP 模型和 ssGBLUP 模型估计了罗氏沼虾核心育种群体(由 4 个奠基者群体组成)四个世代收获体重性状的遗传力,分别为 0.11 ± 0.02 和 0.25 ± 0.03 , 结果显示,利用家系亲本的基因型信息进行遗传评估可以避免加性遗传方差被低估。在其他水产动物中, Sae-Lim 等^[26]发现 ssGBLUP 模型对大西洋鲑体重均一性的预测能力比 pBLUP 模型提高了 19%。

利用 ssGBLUP 模型对育种群体进行遗传评估,理论上要求奠基者个体来自同一祖先群体。当基础群体由多个来源的奠基者组成时,在 **A** 或 **H** 矩阵中包括 UPG, 利用 ssGBLUP 模型进行评估会产生偏差,使用 ssGBLUP-MF 模型进行评估可能更为有效^[27]。本研究中,与 pBLUP 模型相比,利用 ssGBLUP-MF 模型获得的加性遗传方差降低了 16.25%, 遗传力降低了 15.38%, 预测准确性增加了 7.25%~10.53%, 预测偏差降低了 2.52%~2.83%。与 ssGBLUP 模型相比, ssGBLUP-MF 模型的预测准确性并没有提升,推测主要原因是 3 个奠基者群体间为低度的亲缘相关,亲缘关系较远所致(表 2)。Granado-Tajada 等^[28]比较了 pBLUP 和 ssGBLUP-MF 模型对奶羊遗传评估效果的影响,结果显示二者的预测准确性相同,主要是因为青年公羊同胞个体数量少(仅 2~3 只)、基因分型个体比例低(只对雄性分型,仅占全部动物的 0.19%)等导致参考群体与验证群体间的遗传联系不够紧密所致。

在本研究中,凡纳滨对虾收获体重的遗传力估计值($0.49 \pm 0.08 \sim 0.91 \pm 0.10$)高于大部分已报道的估计值($0.07 \pm 0.05 \sim 0.52 \pm 0.03$)^[6,29-30]。推测其原因,主要是因为基础群体家系间缺乏有效的遗传联系,半同胞家系占比仅为 21%,导致加性遗传效应和共同环境效应混淆在一起,遗传力被高估^[31]。在斑节对虾^[32]、日本囊对虾^[33]、斑点叉尾鲷体重^[31]和凡纳滨对虾饲料转化率^[34]的遗传参数估计报

道中,均存在由于家系间遗传联系较弱,导致遗传力估计值偏高问题。因此,进一步增加单世代半同胞家系数量占比,以及利用多世代数据进行综合遗传评估,是避免遗传力被高估的有效途径^[9]。然而利用多世代数据,可能会存在由于亲子代间遗传联系不足以剖分出世代间环境差异,从而导致遗传力被低估的问题,已在罗氏沼虾^[35]和罗非鱼^[36-37]等相关研究中报道。

参考文献:

- [1] Wang X Q, Ma S, Dong S L. Studies on the biology and cultural ecology of *Litopenaeus vannamei*: A review[J]. Transactions of Oceanology and Limnology, 2004(4): 94-100. [王兴强, 马胜, 董双林. 凡纳滨对虾生物学及养殖生态学研究进展[J]. 海洋湖沼通报, 2004(4): 94-100.]
- [2] Yu X J, Xu L J, Wu F X. China Fishery Statistical Yearbook, 2020[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2020: 22. [于秀娟, 徐乐俊, 吴反修. 2020 中国渔业统计年鉴[M]. 北京: 中国农业出版社, 2020: 22.]
- [3] Isik F, Holland J, Maltecca C. Genetic data analysis for plant and animal breeding[M]. Cham: Springer International Publishing, 2017: 134.
- [4] Aguilar I, Misztal I, Johnson D L, et al. Hot topic: A unified approach to utilize phenotypic, full pedigree, and genomic information for genetic evaluation of Holstein final score[J]. Journal of Dairy Science, 2010, 93(2): 743-752.
- [5] Quaas R L, Pollak E J. Modified equations for sire models with groups[J]. Journal of Dairy Science, 1981, 64(9): 1868-1872.
- [6] Lu X, Luan S, Luo K, et al. Genetic analysis of the Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*): Heterosis and heritability for harvest body weight[J]. Aquaculture Research, 2016, 47(11): 3365-3375.
- [7] 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): 95.
- [8] Dai P, Kong J, Liu J Y, et al. Evaluation of the utility of genomic information to improve genetic evaluation of feed efficiency traits of the Pacific white shrimp *Litopenaeus vannamei*[J]. Aquaculture, 2020, 527: 735421.
- [9] Liu J Y, Yang G L, Kong J, et al. Using single-step genomic best linear unbiased prediction to improve the efficiency of genetic evaluation on body weight in *Macrobrachium rosenbergii*[J]. Aquaculture, 2020, 528: 735577.
- [10] Legarra A, Christensen O F, Vitezica Z G, et al. Ancestral

- relationships using metafounders: Finite ancestral populations and across population relationships[J]. *Genetics*, 2015, 200(2): 455-468.
- [11] Garcia-Baccino C A, Legarra A, Christensen O F, et al. Metafounders are related to F_{st} fixation indices and reduce bias in single-step genomic evaluations[J]. *Genetics Selection Evolution*, 2017, 49(1): 34.
- [12] Leeds T D, Silverstein J T, Weber G M, et al. Response to selection for bacterial cold water disease resistance in rainbow trout[J]. *Journal of Animal Science*, 2010, 88(6): 1936-1946.
- [13] Lu X, Luan S, Cao B X, et al. Heterosis and heritability estimates for the survival of the Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*) under the commercial scale ponds[J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 2017, 36(2): 62-68.
- [14] Cheng F, Liu M, Wu Q J, et al. Genetic structures of *Lepurichthys fimbriata* population in the Pingshan section of the Yangtze River[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2013, 37(1): 145-149. [程飞, 柳明, 吴清江, 等. 长江屏山江段犁头鳅种群的遗传结构[J]. *水生生物学报*, 2013, 37(1): 145-149.]
- [15] Liu H Y, Wang X L, Tian Y, et al. Culture experiment of a scale of fluorescent tagged *Fenneropenaeus chinensis*[J]. *Biotechnology Bulletin*, 2010(10): 185-187. [刘海映, 王秀丽, 田燚, 等. 中国对虾荧光标记虾的大规模制作与养殖试验[J]. *生物技术通报*, 2010(10): 185-187.]
- [16] Li H, Durbin R. Fast and accurate short read alignment with Burrows-Wheeler transform[J]. *Bioinformatics (Oxford, England)*, 2009, 25(14): 1754-1760.
- [17] Li H, Handsaker B, Wysoker A, et al. The sequence alignment/map format and SAMtools[J]. *Bioinformatics (Oxford, England)*, 2009, 25(16): 2078-2079.
- [18] Wang K, Li M Y, Hakonarson H. ANNOVAR: Functional annotation of genetic variants from high-throughput sequencing data[J]. *Nucleic Acids Research*, 2010, 38(16): e164.
- [19] Legarra A. CreateHm[CP/OL]. <https://github.com/alegarra/metafounders>.
- [20] Das S. Next generation of genotype imputation methods[D]. Ann Arbor: University of Michigan, 2017.
- [21] Purcell S, Neale B, Todd-Brown K, et al. PLINK: A tool set for whole-genome association and population-based linkage analyses[J]. *The American Journal of Human Genetics*, 2007, 81(3): 559-575.
- [22] Gilmour A R, Gogel B J, Cullis B R, et al. ASReml user guides release 3.0. VSN[EB/OL]. International Ltd, <http://www.vsn.co.uk>, Hemel, Hempstead, HP1 1ES, UK, 2009.
- [23] Misztal I, Tsuruta S, Strabel T, et al. BLUPF90 and related programs (BGF90)[C]//Proceedings of the 7th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production. Montpellier, 2002: 743-744.
- [24] Díaz C, Moreno A, Carabaño M J. Effects of genetic groups on estimates of variance components for a maternally influenced trait in the Spanish Limousine[J]. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 2002, 119(5): 325-334.
- [25] Pieramati C, van Vleck L D. Effect of genetic groups on estimates of additive genetic variance[J]. *Journal of Animal Science*, 1993, 71(1): 66-70.
- [26] Sae-Lim P, Kause A, Lillehammer M, et al. Estimation of breeding values for uniformity of growth in Atlantic salmon (*Salmo salar*) using pedigree relationships or single-step genomic evaluation[J]. *Genetics, Selection, Evolution*, 2017, 49(1): 33.
- [27] Macedo F L, Christensen O F, Astruc J M, et al. Bias and accuracy of dairy sheep evaluations using BLUP and SSGBLUP with metafounders and unknown parent groups[J]. *Genetics Selection Evolution*, 2020, 52(1): 47.
- [28] Granado-Tajada I, Legarra A, Ugarte E. Exploring the inclusion of genomic information and metafounders in Latxa dairy sheep genetic evaluations[J]. *Journal of Dairy Science*, 2020, 103(7): 6346-6353.
- [29] Zhang J C, Cao F J, Liu J Y, et al. Estimation on genetic parameters and genetic gain in growth and hypoxic tolerance traits of *Litopenaeus vannamei*[J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2016, 47(4): 869-875. [张嘉晨, 曹伏君, 刘建勇, 等. 凡纳滨对虾(*Litopenaeus vannamei*)生长和耐低溶氧性状的遗传参数估计和遗传获得评估[J]. *海洋与湖沼*, 2016, 47(4): 869-875.]
- [30] Pérez-Rostro C I, Ibarra A M. Heritabilities and genetic correlations of size traits at harvest size in sexually dimorphic Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*) grown in two environments[J]. *Aquaculture Research*, 2003, 34(12): 1079-1085.
- [31] Luan S, Bian W J, Deng W, et al. Genetic parameters for growth and survival of the base population in channel catfish (*Ictalurus punctatus*)[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2012, 36(9): 1313-1321. [栾生, 边文冀, 邓伟, 等. 斑点叉尾鲷基础群体生长和存活性状遗传参数估计[J]. *水产学报*, 2012, 36(9): 1313-1321.]
- [32] 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.
- [33] Jiang X, Zheng J J, Xie M, et al. Estimation of genetic parameters for high ammonia nitrogen tolerance and growth in kuruma prawn *Marsupenaeus japonicus*[J]. *Fisheries Science*, 2017, 36(6): 700-706. [蒋湘, 郑静静, 谢妙, 等. 日本囊对虾耐高氨氮与生长性状的遗传参数估计[J]. *水产科学*, 2017, 36(6): 700-706.]
- [34] Dai P, Luan S, Lu X, et al. Genetic assessment of residual

- feed intake as a feed efficiency trait in the Pacific white shrimp *Litopenaeus vannamei*[J]. Genetics, Selection, Evolution, 2017, 49(1): 61.
- [35] Luan S, Yang G L, Wang J Y, 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.
- [36] Maluwa A. Genetic selection for growth of a Malawian indigenous tilapia, *Oreochromis shiranus*[D]. Ås: Norwegian University of Life Sciences, 2005.
- [37] Rezk M A, Ponzoni R W, Khaw H L, et al. Selective breeding for increased body weight in a synthetic breed of Egyptian Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*: Response to selection and genetic parameters[J]. Aquaculture, 2009, 293(3-4): 187-194.

Unknown parental group effects on harvest body weight in the base population of *Litopenaeus vannamei*

CHEN Meijia^{1,2}, KONG Jie², TAN Jian², LUO Kun², MENG Xianhong², LU Xia⁴, SUI Juan², DAI Ping², CHEN Baolong², CAO Baoxiang², CHEN Guoliang³, LUAN Sheng²

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 and Rural Affairs; Laboratory for Marine Fisheries Science and Food Production Processes, Pilot National Laboratory for Marine Science and Technology (Qingdao); Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Qingdao 266071, China;
3. Haimao Seed Technology Group Co. Ltd., Zhanjiang 524001, China;
4. Yantai Institute of Coastal Zone Research, Chinese Academy of Sciences, Yantai 264003, China

Abstract: The whiteleg shrimp, *Litopenaeus vannamei*, is an introduced species in China; the genetic relationship and genetic background among introduced populations in China are not clear. To analyze the effects of these unknown parent groups (UPG) in the basic population of *L. vannamei*, three populations with different growth rates and survival rates were collected as founder populations and were established as the base population by the diallel-cross design. Four models, namely, the Best Linear Unbiased Prediction based on Pedigree (pBLUP), the pBLUP with genetic groups (pBLUP-GG), the Single Step Genomic BLUP (ssGBLUP), and the ssGBLUP with Metafounders (ssGBLUP-MF), were used to estimate variance components for the body weight of the base population. The effects of UPG on genetic parameters and breeding value across the four models were compared and analyzed by cross validation. The results showed that the highest additive genetic variance (22.58 ± 4.39) and heritability (0.91 ± 0.10) were obtained using the pBLUP model. The pBLUP-GG, ssGBLUP, and ssGBLUP-MF models decreased additive genetic variance by 16.25%–61.20% and heritability by 15.38%–46.15% compared with that of the pBLUP model. The 5-fold cross validation for genotyped and ungenotyped individuals indicated that the accuracy of the pBLUP model was the lowest (0.64–0.68) of all estimates, and the accuracies of the other three models increased by 7.25%–10.53% compared with that of the pBLUP model. The prediction bias of the other three models decreased by 2.83%–7.56% compared with that of the pBLUP model (1.06–1.19). In conclusion, the models considering UPG effects could avoid the overestimation of additive genetic variance components for body weight in the basic population of *L. vannamei*.

Key words: *Litopenaeus vannamei*; growth; unknown parental group effect; genetic parameters; single step genomic BLUP

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