

DOI: 10.12264/JFSC2021-0051

凡纳滨对虾不同品系繁育性状的比较分析

樊云鹏^{1,2}, 谭建^{2,3}, 栾生^{2,3}, 孟宪红^{2,3}, 罗坤^{2,3}, 隋娟^{2,3}, 陈宝龙^{2,3},
曹家旺^{2,3}, 孔杰^{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可持续发展重点实验室, 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

摘要: 为了评估不同品系凡纳滨对虾(*Litopenaeus vannamei*)雌虾繁殖性能和后代幼体发育情况, 在相同养殖条件下, 选取野生群体雌虾 90 尾, P 品系雌虾 166 尾, S 品系雌虾 115 尾, 构建了 103 个家系。其中, 野生群体家系 56 个, P 家系 28 个, S 家系 19 个。本研究共进行 30 d, 记录了整个生产周期内每尾雌虾的繁殖参数及后代幼体的发育数据。结果显示, 与 P 品系和 S 品系相比, 野生群体雌虾在交配率和孵化率方面具有显著优越性。在雌虾产卵性能方面, P 品系雌虾产卵量极显著低于另外两个品系($P < 0.01$), 产卵周期极显著高于另外两种品系($P < 0.01$)。关于幼体发育, 无论是在幼体存活率还是变态时长方面, 野生群体都表现出一定的优越性。分析凡纳滨对虾各繁殖性状间相关关系, 发现在 3 个品系中均可以观察到体重与产卵量呈显著正相关($P < 0.05$), 野生群体、P 品系和 S 品系体重与产卵量的相关系数分别为 0.364、0.278 和 0.553。凡纳滨对虾的受精卵孵化率与幼体变态($Z_1 \rightarrow P_1$)发育时长呈显著负相关($P < 0.05$), 相关系数为 -0.211, 这表明凡纳滨对虾受精卵孵化率越高, 其幼体变态发育时长越短。研究表明, 凡纳滨对虾雌虾不同品系间的繁育性能具有较大选择潜力, 在筛选高繁育性能亲虾品系的过程中可以根据雌虾繁殖力高低及后代幼体发育情况综合进行选择。

关键词: 凡纳滨对虾; 品系; 繁殖性状; 幼体发育; 连续产卵; 相关分析

中图分类号: S917

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2021)09-1141-11

凡纳滨对虾(*Litopenaeus vannamei*)又称南美白对虾, 原产于厄瓜多尔等国家, 是对虾养殖的主要品种。我国凡纳滨对虾养殖面积最大, 产量最高^[1], 2019 年养殖总产量达 181.5 万 t, 占我国对虾养殖总产量的 85.58%^[2]。种虾繁育环节处于整个凡纳滨对虾产业链的最上游, 种虾资源的优劣直接影响凡纳滨对虾产业的发展。然而, 我国凡纳滨对虾的优质种质资源较少, 大部分种虾是由国外进口种虾的扩繁苗种培育产生的^[3]。因此, 我国亟须摆脱对进口种虾的依赖性, 建立独立自

主的凡纳滨对虾遗传选育体系。

凡纳滨对虾的遗传选育主要针对生长性状、抗病性能和存活能力^[4], 目前国内通过的 9 个凡纳滨对虾新品种, 目标改良性状也多倾向于生长与存活率。然而, 在遗传选育工作中, 凡纳滨对虾种虾的繁殖性能是决定种虾质量的关键因素。Ibarra 等^[5]基于贝叶斯方法, 根据凡纳滨对虾 30 d 的繁殖数据计算出产卵量的遗传力为 0.2, 表明该性状可以通过选择育种进行改良。Arcos 等^[6]研究发现凡纳滨对虾体重与产卵量的遗传相关系

收稿日期: 2021-03-03; 修订日期: 2021-04-05.

基金项目: 国家自然科学基金项目(31702338); 国家自然科学基金联合基金项目(U1706203); 国家重点研发计划“蓝色粮仓科技创新”重点专项子课题项目(2018YFD0901301); 山东省农业重大应用技术创新项目(SD2019YY001).

作者简介: 樊云鹏(1995-), 男, 硕士研究生, 研究方向为水产动物遗传育种. E-mail: 1064152453@qq.com

谭建(1986-), 并列第一作者, 男, 博士, 助理研究员, 研究方向为水产动物遗传育种. E-mail: tannjian@163.com

通信作者: 孔杰, 研究员, 研究方向为水产动物遗传育种. E-mail: kongjie@ysfri.ac.cn

数为-0.13, 表型相关系数为 0.34。Arcos 等^[6]还发现凡纳滨对虾剪眼柄初次产卵时间间隔、受精卵甘油三酯、卵黄蛋白含量呈中高水平的遗传力, 表明可从遗传上改良凡纳滨对虾繁殖能力。袁瑞鹏等^[7]对凡纳滨对虾不同家系繁殖参数进行比较, 发现雌虾繁殖性能具有较大的家系选择潜力, 可通过家系选育提高雌虾繁殖能力。

在商业化生产中, 雌虾繁殖性能的高效性对幼体产量至关重要, 同时, 后代幼体的发育情况又是反映雌虾繁殖力优劣的重要指标。本研究选用野生群体、P 品系和 S 品系 3 种品系对虾, P 品系为高抗品系, 具有抗病力强的特点; S 品系为快大品系, 具有生长速度快的特点。本研究记录了各品系雌虾的交配率、产卵量等繁殖参数与幼体变态率、变态时长等数据, 通过单因素方差分析和相关性分析, 比较了凡纳滨对虾不同品系的繁殖性能及后代发育情况, 探讨了各繁殖性状与幼体发育的关系, 旨在了解不同品系雌虾繁殖及幼体发育特点, 为以后通过杂交育种获得高繁育性能凡纳滨对虾品系奠定基础。

1 材料与方法

1.1 实验材料

实验材料取自山东省潍坊市邦普种业科技有限公司, 2019 年选择其中 3 个凡纳滨对虾引进群体作为亲虾, 所选亲虾均在 10 月龄左右。选取野生群体雌虾 90 尾, P 品系雌虾 166 尾, S 品系雌虾 115 尾, 3 个品系雌虾共计 371 尾。其中, 野生群体由海茂公司 2018 年从厄瓜多尔地区进口亲虾繁育而来; P 品系雌虾由海茂公司 2018 年从美国进口亲虾繁育而来; S 品系雌虾来源于山东省日照市, 其亲本来自美国进口种虾。每个品系的亲虾单独养殖, 每尾雌虾对应一个眼标号。2019 年 9—10 月, 通过自然交配的方式进行 3 个品系凡纳滨对虾的品系内自交, 构建了 103 个家系。其中, 野生群体家系 56 个, P 品系家系 28 个, S 品系家系 19 个。每个家系选取 20000 尾无节幼体, 跟踪观察其幼体发育情况。待生产结束后, 随机选取野生群体雌虾 16 尾, P 品系雌虾 14 尾, S 品系雌虾 10 尾, 取肌肉组织, 进行单核苷酸多态性

(SNP)分型。

1.2 实验方法

1.2.1 亲虾促熟及产卵 实验开始前将亲虾按雌雄分别放入水泥池中, 每种品系的虾单独养殖, 雄虾放入直径为 1 m 的圆池中, 每池放入 5~6 尾; 雌虾放入 16 m² 水泥池中, 每尾雌虾对应一个眼标号, 放养密度为 10 尾/m²。暂养 7 d 以适应水质、饵料的变化, 投喂商品亲虾强化饲料和鲑鱼进行营养强化。营养强化 20 d 后, 采用镊烫法摘除雌虾单侧眼柄。生产繁殖期间, 不同品系的雌虾和雄虾均改为每天投喂 2 次沙蚕, 2 次鲑鱼; 每天投喂 4 次, 每次投喂量约为亲虾体重的 5%。投饵量可根据亲虾实际摄食情况灵活掌握, 确保亲虾得到足量营养强化。每天换水 1 次, 每次换水量 80%, 雌虾池养殖水温 28 ℃, 雄虾池养殖水温 27 ℃, 盐度均为 31, pH 8.0~8.2, 氨氮 \leq 0.5 mg/L, 亚硝酸盐 \leq 0.05 mg/L。

每天上午 10:00 观察雌虾性腺的大小和颜色以评估性腺的发育。雌虾卵巢宽大, 前、侧叶饱满, 后叶贯穿整个身体背部, 色泽为黄褐色或红褐色, 即为成熟雌虾^[8]。挑选性腺发育成熟的雌虾放入相对应品系的雄虾池中进行自然交配, 每个雄虾池只放 1 尾雌虾。每天 19:00 检查雄虾池中雌虾交配情况, 随后将雌虾放入 140 L 产卵桶中, 每虾一桶。

翌日早晨, 用捞网将雌虾从产卵桶中捞出, 量取体长(L)与体重(W), 记录雌虾眼标号与所属品系, 统计产卵量(EN)与产卵周期(SC)。随机抽取部分受精卵保存在 4%甲醛溶液中, 用于受精卵卵径(ED)的测量。随后将卵捞出, 消毒后移入 30 L 孵化桶等待孵化。下午, 待受精卵孵化成无节幼体后, 用捞网将无节幼体捞出, 消毒后移入 200 L 养殖桶养殖。在此过程中, 统计受精卵孵化率(HR), 记录雌雄亲本信息和家系信息。本研究统计的产卵量(EN)均为绝对产卵量, 产卵量(EN)的统计方法为抽样统计记法, 轻轻搅动产卵桶水体, 使受精卵均匀分布, 用 50 mL 烧杯从产卵桶中部取带卵海水 3 次, 统计受精卵数量平均值, 根据比例扩大原则估测雌虾产卵量。孵化出的无节幼体数量也是采用类似的方法进行统计。

连续统计 30 d, 待生产结束后分析各品系雌虾的交配率(MR)和繁殖率(RR)。繁殖率的计算公式参考袁瑞鹏等^[7]。此外, 为了进行受精卵形态计量学分析, 每尾雌虾随机抽取 30 粒受精卵, 使用奥林巴斯显微镜并利用 DP 管理软件进行拍照, 再用 Photoshop CS6 软件的标尺工具测定卵径长度(ED)。实验所用到的相关公式如下:

$$\text{肥满度}(K)=\text{体重}/\text{体长}^3;$$

$\text{交配率}(MR)=(\text{交配的雌虾数量}\div\text{放入雄虾池的雌虾总数})\times 100\%;$

$$\text{产卵周期}(SC)=\text{产卵时刻}-\text{上次产卵时刻};$$

$\text{孵化率}(HR)=(\text{孵化出无节幼体的数量}\div\text{受精卵数量})\times 100\%;$

$\text{繁殖率}(RR)=(\text{产卵亲虾数量}\div\text{亲虾总数})\times 100\%^[7];$

$$\text{卵径}(ED)=(\text{长径}+\text{短径})/2$$

1.2.2 幼体培育 在幼体期主要投喂的饵料包括微藻类(主要是小球藻和海链藻)、卤虫和人工配合饲料等。每天投喂 8 次人工配合饲料, 蚤状幼体阶段每天再喂 2 次藻, 变态至糠虾后将藻改为卤虫, 每天投喂 4 次。投喂比例和投喂量根据幼体生长发育的不同阶段及摄食情况、桶中幼体数量和水质情况进行适当调整。投喂时还应根据幼体的发育阶段以适当网目的筛绢袋搓洗过滤, 并均匀投入养殖桶中^[9]。生长至仔虾 1 d 后每天换水, 换水量逐渐增加至每天换水 40%。每天上午 10 点观察幼体变态情况, 当一个家系内超过 50% 的个体变态至下一发育阶段即认为该家系已发育至下一阶段。以和产卵量统计类似的方法, 根据比例扩大原则统计各发育时期幼体的存活数量, 记录各发育时期的变态时长, 按以下公式计算仔虾存活率($N_1 \rightarrow P_1$):

$\text{仔虾存活率}(N_1 \rightarrow P_1)=(\text{仔虾数量}\div\text{无节幼体数量})\times 100\%$

1.2.3 数据分析 通过 PLINK 软件和 R 语言完成 SNP 的质量控制, 计算个体间的基因组亲缘系数矩阵, 根据矩阵系数绘制热图。统计凡纳滨对虾产卵量、产卵周期等繁殖性状与幼体变态时长、存活率等发育数据, 通过 SPSS 23.0 软件比较平均值中的单因素方差分析程序, 运用 Duncan 多

重比较, 以 $P<0.05$ 作为差异显著性水平, 比较不同品系繁殖性状与后代幼体发育间的差异。通过双变量相关分析程序, 计算不同品系凡纳滨对虾各繁殖性状间的 Pearson 相关系数以及繁殖性状与幼体发育的 Pearson 相关系数, 分析其显著性, $P<0.01$ 时极显著相关, $P<0.05$ 时显著相关。

2 结果与分析

2.1 不同品系个体间基因组亲缘关系

采用 45K SNP 芯片对个体进行分型, 40 尾个体共获得 43544 个 SNP 标记, 经过质控(MAF>0.05, 单 SNP 位点不同个体基因型检出率大于 0.9, 单个体不同位点基因型检出率大于 0.8)后, 获得有效个体 40 个, SNP 标记 40229 个。计算个体间的基因组亲缘系数矩阵, 并根据矩阵系数绘制热图。由图 1 可以看出, 3 个品系的雌虾亲缘关系较远, 且互为独立品系; 各个品系内的个体则聚集在一起, 有较强的亲缘关系。

2.2 不同品系间相关繁殖性状的比较

如表 1 所示, 凡纳滨对虾 3 种品系雌虾间体重差异极显著($P<0.01$), 其中 S 品系体重最大, 极显著高于野生群体和 P 两种品系; S 品系体长极显著高于另外两个品系($P<0.01$), 肥满度极显著低于另外两个品系($P<0.01$)。在雌虾交配方面, 野生群体雌虾交配率极显著高于另外两种品系($P<0.01$), 为 76.74%, S 品系的交配率最低, 为 49.30%。在受精卵孵化方面, 野生群体的受精卵孵化率最高, 为 49.49%, 显著高于 S 品系($P<0.05$), 极显著高于 P 品系($P<0.01$); P 品系的受精卵孵化率最低, 为 36.57%。野生群体卵径极显著高于另外两种品系($P<0.01$)。关于繁殖率方面, 野生群体繁殖率最高, 为 60.00%, 不过与 P 品系相差不大, S 品系繁殖率最低, 为 24.35%。关于雌虾产卵量和产卵周期方面, P 品系雌虾产卵量极显著低于野生群体和 S 品系($P<0.01$), 产卵周期极显著长于另外两种品系($P<0.01$)。

2.3 不同品系繁殖性状间的相关性

2.3.1 凡纳滨对虾野生群体各繁殖性状间的相关性 分析凡纳滨对虾野生群体各繁殖性状间的相关性, 结果显示, 凡纳滨对虾体重与体长的相关

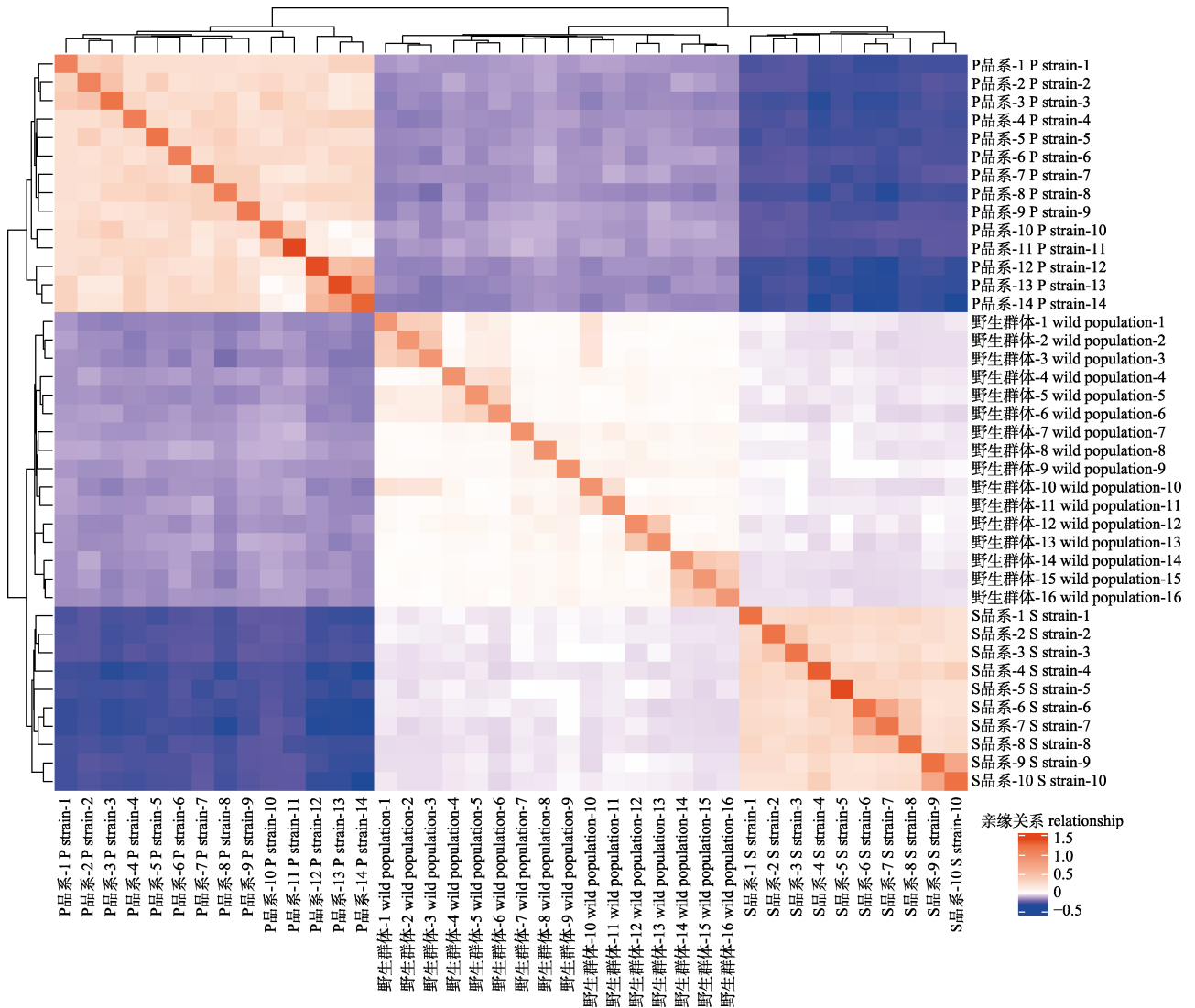


图 1 凡纳滨对虾 3 个品系个体间的基因组亲缘关系热图
 Fig. 1 Heat map of genomic relationships among three strains of *Litopenaeus vannamei*

表 1 凡纳滨对虾不同品系繁殖相关性状比较

Tab. 1 Comparison of reproductive traits among different strains of *Litopenaeus vannamei*

繁殖性状 reproductive trait	品系 strain		
	野生群体 wild population	P 品系 P strain	S 品系 S strain
体重/g weight, W	51.24±5.85 ^{Bb}	49.46±5.00 ^{Cc}	62.77±9.35 ^{Aa}
体长/cm length, L	15.68±0.83 ^{Bb}	15.57±0.92 ^{Bb}	17.20±0.92 ^{Aa}
肥满度/% fullness, K	1.35±0.20 ^{Aa}	1.33±0.20 ^{Aa}	1.24±0.13 ^{Bb}
交配率/% mating rate, MR	76.74±21.05 ^{Aa}	65.82±28.50 ^{Bb}	49.30±39.63 ^{Cc}
孵化率/% hatching rate, HR	49.49±28.78 ^{Aa}	36.57±26.98 ^{Bc}	41.61±21.41 ^{ABb}
繁殖率/% reproduction rate, RR	60.00	59.04	24.35
卵径/mm egg diameter, ED	0.237±0.006 ^{Aa}	0.232±0.010 ^{Bb}	0.232±0.007 ^{Bb}
产卵量/×10 ⁴ egg number, EN	27.83±7.13 ^{Aa}	24.81±7.71 ^{Bb}	28.86±8.90 ^{Aa}
产卵周期/d spawning cycle, SC	4.61±2.81 ^{Bb}	8.01±3.70 ^{Aa}	4.25±1.98 ^{Bb}

注: 同行数据上标不同大写字母表示差异极显著 ($P < 0.01$), 上标不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$).

Note: Data within the same row with different uppercase letters indicate highly significant difference ($P < 0.01$), and different lowercase letters indicate significant difference ($P < 0.05$).

性呈极显著水平($P<0.01$), 体重与产卵量之间、卵径与孵化率之间的相关性均呈显著水平($P<0.05$)。其中, 体重与产卵量的相关系数为 0.364, 卵径与孵化率的相关系数为 0.279 (表 2)。

2.3.2 凡纳滨对虾 P 品系各繁殖性状间的相关性分析 凡纳滨对虾 P 品系各繁殖性状间的相关性, 结果显示, 凡纳滨对虾体重与体长之间、体重与产卵量之间的相关性均呈极显著水平($P<0.01$)。其中, 体重与产卵量呈正相关, 相关系数为 0.278 (表 3)。

2.3.3 凡纳滨对虾 S 品系各繁殖性状间的相关性分析 凡纳滨对虾 S 品系各繁殖性状间的相关性, 结果显示, 凡纳滨对虾体重与体长之间、体重与产卵量之间、体长与产卵量之间、产卵周期与卵径之间极显著相关($P<0.01$)。体长与交配率之间、交配率与产卵量之间均显著相关($P<0.05$)。其中, 体重与产卵量的相关系数为 0.553, 体长与产卵量的相关系数为 0.569, 体长与交配率的相关系数分别为-0.453, 交配率与产卵量的相关系数为-0.389 (表 4)。

表 2 凡纳滨对虾野生群体繁殖性状间相关性分析

Tab. 2 Correlation analysis among reproductive traits in wild *Litopenaeus vannamei* population

性状 trait	体重 weight, W	体长 length, L	肥满度 fullness, K	交配率 mating rate, MR	孵化率 hatching rate, HR	卵径 egg diameter, ED	产卵量 egg number, EN	产卵周期 spawning cycle, SC
体重 W	1							
体长 L	0.484**	1						
肥满度 K	0.325*	-0.663**	1					
交配率 MR	-0.044	-0.133	0.070	1				
孵化率 HR	-0.136	-0.044	0.069	-0.053	1			
卵径 ED	0.058	0.096	-0.032	-0.110	0.279*	1		
产卵量 EN	0.364*	-0.067	0.178	0.148	-0.150	-0.085	1	
产卵周期 SC	-0.035	0.257	-0.269	-0.022	-0.014	0.261	-0.268	1

注: **表示极显著相关($P<0.01$), *表示显著相关($P<0.05$)。

Note: ** indicates highly significant correlation ($P<0.01$), and * indicates significant correlation ($P<0.05$).

表 3 凡纳滨对虾 P 品系繁殖性状间相关性分析

Tab. 3 Correlation analysis among reproductive traits in *Litopenaeus vannamei* P strain

性状 trait	体重 weight, W	体长 length, L	肥满度 fullness, K	交配率 mating rate, MR	孵化率 hatching rate, HR	卵径 egg diameter, ED	产卵量 egg number, EN	产卵周期 spawning cycle, SC
体重 W	1							
体长 L	0.503**	1						
肥满度 K	0.124	-0.782**	1					
交配率 MR	-0.108	-0.176	0.125	1				
孵化率 HR	-0.213	-0.156	0.103	0.134	1			
卵径 ED	0.051	0	-0.091	0.053	0.067	1		
产卵量 EN	0.278**	0.220	-0.120	0.055	-0.049	-0.129	1	
产卵周期 SC	-0.226	0.046	-0.240	-0.085	0.228	0.210	0.241	1

注: **表示极显著相关($P<0.01$)。

Note: ** indicates highly significant correlation ($P<0.01$).

2.4 不同品系幼体各阶段变态发育时长

M_1 表示糠虾幼体 I 期。以凡纳滨对虾无节幼体期完成变态为统计时间的起始点, 不同品系凡纳滨对虾幼体各阶段的变态时间如表 5 所示。结果显示, 当从溞状幼体变态发育至糠虾时, 各品

系幼体间变态发育时长没有显著差异($P>0.05$); 而当从糠虾发育至仔虾时, P 品系幼体变态发育时长极显著高于野生群体与 S 品系幼体($P<0.01$)。从整体上看, 从溞状幼体变态至仔虾, P 品系幼体变态发育时长显著高于野生群体与 S 品系幼体($P<0.05$)。

表 4 凡纳滨对虾 S 品系繁殖性状间相关性分析

Tab. 4 Correlation analysis among reproductive traits in *Litopenaeus vannamei* S strain

性状 trait	体重 weight, W	体长 length, L	肥满度 fullness, K	交配率 mating rate, MR	孵化率 hatching rate, HR	卵径 egg diameter, ED	产卵量 egg number, EN	产卵周期 spawning cycle, SC
体重 W	1							
体长 L	0.766**	1						
肥满度 K	0.030	-0.615**	1					
交配率 MR	-0.044	-0.453*	0.168	1				
孵化率 HR	-0.247	0.151	-0.086	0.009	1			
卵径 ED	0.089	-0.033	0.165	-0.141	-0.154	1		
产卵量 EN	0.553**	0.569**	-0.210	-0.389*	0.153	-0.216	1	
产卵周期 SC	0.084	0.034	0.136	-0.747	-0.287	0.936**	-0.203	1

注: **表示极显著相关($P<0.01$), *表示显著相关($P<0.05$).

Note: ** indicates highly significant correlation ($P<0.01$), and * indicates significant correlation ($P<0.05$).

表 5 不同品系凡纳滨对虾幼体的变态发育时长

Tab. 5 Metamorphosis duration of different strains of *Litopenaeus vannamei* larvae

发育期 developmental stage	变态发育时长/d metamorphosis duration		
	野生群体 wild population	P 品系 P strain	S 品系 S strain
Z ₁ →M ₁	4.93±0.38 ^{Aa}	4.93±0.38 ^{Aa}	5.00±0.33 ^{Aa}
M ₁ →P ₁	4.36±0.84 ^{Bb}	4.89±0.45 ^{Aa}	4.32±0.67 ^{Bb}
Z ₁ →P ₁	9.29±1.00 ^{Ab}	9.82±0.61 ^{Aa}	9.32±0.75 ^{Ab}

注: 同行数据上标不同大写字母表示差异极显著($P<0.01$), 上标不同小写字母表示差异显著($P<0.05$); Z₁为蚤状幼体 I 期; M₁为糠虾幼体 I 期; P₁为仔虾第 1 天.

Note: Data in the same row with different uppercase letters indicate highly significant difference ($P<0.01$), and different lowercase letters indicate significant difference ($P<0.05$); Z₁ is zoea I; M₁ is mysid I; P₁ is the 1st day of postlarve.

2.5 不同品系幼体各阶段变态率与存活率

不同品系凡纳滨对虾幼体各发育期变态率如表 6 所示。凡纳滨对虾从无节幼体期发育至蚤状幼体期时, 野生群体幼体的变态率显著高于 P 品系与 S 品系($P<0.05$); 从蚤状幼体期发育至糠虾时, 野生群体幼体的变态率显著高于 S 品系($P<0.05$), P 品系幼体的变态率与野生群体和 S 品系均无显著差异($P>0.05$); 从糠虾发育至仔虾时, 3 种品系幼体变态率间无显著差异($P>0.05$)。从整个幼体发育期看, 凡纳滨对虾无节幼体至蚤状幼体(N₁→Z₁)的变态率普遍低于蚤状幼体至糠虾(Z₁→M₁)与糠虾至仔虾(M₁→P₁)的变态率, 这就意味着当幼体发育至蚤状幼体时, 之后的变态阶段淘汰程度会有所降低。

表 6 不同品系凡纳滨对虾幼体各发育期变态率

Tab. 6 Metamorphosis rate of different strains of *Litopenaeus vannamei* larvae at different developmental stages

发育期 developmental stage	变态率/% metamorphosis rate		
	野生群体 wild population	P 品系 P strain	S 品系 S strain
N ₁ →Z ₁	66.05±19.48 ^{Aa}	53.56±22.08 ^{Ab}	50.04±24.67 ^{Ab}
Z ₁ →M ₁	77.79±18.55 ^{Aa}	73.87±18.69 ^{Ab}	66.13±22.17 ^{Ab}
M ₁ →P ₁	67.71±21.31 ^{Aa}	68.08±27.44 ^{Aa}	66.71±24.90 ^{Aa}

注: 同行数据上标不同大写字母表示差异极显著($P<0.01$), 上标不同小写字母表示差异显著($P<0.05$); N₁为无节幼体 I 期; Z₁为蚤状幼体 I 期; M₁为糠虾幼体 I 期; P₁为仔虾第 1 天.

Note: Data in the same row with different uppercase letters indicate highly significant difference ($P<0.01$), and different lowercase letters indicate significant difference ($P<0.05$); N₁ is nauplius I; Z₁ is zoea I; M₁ is mysid I; P₁ is the 1st day of postlarve.

表 7 为不同品系凡纳滨对虾以无节幼体 I 期为基数的各发育期累计存活率。结果显示, 无论是当无节幼体发育至蚤状幼体, 还是发育至糠虾, 又或是发育至仔虾, 野生群体的幼体存活率都最高, 显著高于 P 品系幼体($P<0.05$), 极显著高于 S 品系幼体($P<0.01$)。

2.6 各繁殖性状与幼体发育的关系

各繁殖性状与幼体发育情况的关系如表 8 所示。结果显示, 凡纳滨对虾的受精卵孵化率与其幼体变态发育时长(Z₁→P₁)呈显著负相关($P<0.05$), 相关系数为-0.211。这表明凡纳滨对虾受精卵孵化率越高, 其幼体变态发育时长越短。

表 7 不同品系凡纳滨对虾各发育期累计存活率

Tab. 7 Cumulative survival rates of different *Litopenaeus vannamei* strains at different developmental stages

发育期 developmental stage	累计存活率/% cumulative survival rate		
	野生群体 wild population	P 品系 P strain	S 品系 S strain
无节幼体 nauplius, N	100±0.00 ^{Aa}	100±0.00 ^{Aa}	100±0.00 ^{Aa}
溞状幼体 zoea, Z	66.05±19.48 ^{Aa}	53.06±22.08 ^{ABb}	50.04±24.67 ^{Bb}
糠虾幼体 mysid, M	51.90±19.58 ^{Aa}	38.69±18.15 ^{ABb}	35.25±22.34 ^{Bb}
仔虾第 1 天 1st day of postlarve, P ₁	34.08±16.34 ^{Aa}	24.44±13.62 ^{ABb}	22.71±15.62 ^{Bb}

注: 同行数据上标不同大写字母表示差异极显著($P<0.01$), 上标不同小写字母表示差异显著($P<0.05$).

Note: Data in the same row with different uppercase letters indicate highly significant difference ($P<0.01$), and different lowercase letters indicate significant difference ($P<0.05$).

表 8 凡纳滨对虾繁殖性状与幼体发育的相关系数

Tab. 8 Correlation coefficient between reproductive traits and larval development of *Litopenaeus vannamei*

繁殖性状 reproductive character	仔虾存活率($N_1 \rightarrow P_1$) survival rate	幼体变态时长($Z_1 \rightarrow P_1$) metamorphosis duration
产卵量 egg number, EN	0.166	0.034
孵化率 hatching rate, HR	-0.038	-0.211*
卵径 egg diameter, ED	0.143	-0.065

注: *表示显著相关($P<0.05$). Z_1 : 溞状幼体 I 期; P_1 : 仔虾第 1 天; N_1 : 无节幼体 I 期.

Note: * indicates significantly correlated ($P<0.05$). Z_1 : zoea I; P_1 : 1st day of postlarve; N_1 : nauplius I.

3 讨论

3.1 不同品系凡纳滨对虾繁殖性状的差异性分析

亲虾在促熟过程中仅有高存活率和较长的寿命还不够, 更重要的是要有高繁殖力, 这样才能生产出更多的无节幼体。P 品系和 S 品系凡纳滨对虾均为国外种虾公司经人工定向选育之后形成的具有各自特色的品系。但是本研究所用的这 3 种品系雌虾并非由国外种虾公司直接进口, 而是经国内苗种企业引进后自主繁育产生, 因此作为奠基者群体, 其亲缘关系需要重新确认, 以防在育种过程中出现近交衰退的现象。对不同品系的个体进行 SNP 分型, 发现这 3 个品系的雌虾亲缘关系较远, 属于 3 种独立的品系。因此, 可以对这 3 种品系进行繁殖性状与幼体发育间的比较分析, 以探讨不同品系凡纳滨对虾各自的繁育特点。

在凡纳滨对虾的生产繁殖中, 不产卵或只产卵 1 次的雌虾在种虾群体中占有较高比例^[6,10]。

本研究共对 371 尾雌虾进行单侧眼柄摘除, 历经 30 d 的生产, 发现大约一半(51%)的雌虾不产卵, 26%产卵 1 次, 只有 23%的雌虾产卵 2 次或 2 次以上。实验中不同品系雌虾的繁殖率差异也较大, S 品系繁殖率最低, 为 24.35%, 野生群体与 P 品系繁殖率较高, 分别为 60.00%、59.04%。

交配产卵是凡纳滨对虾生产繁殖中的重要环节。对虾的交配率可通过改变雌雄比例^[11]、增加换水量^[12]、在新虾池中混入“经产”雌虾^[13]等方式提高。对虾的孵化率不仅与雌虾自身营养状况有关, 也与孵化时水体的盐碱度、温度^[14]等相关。本研究探讨了不同品系凡纳滨对虾在交配、产卵和孵化方面的差异。在雌虾交配和受精卵孵化方面, 野生群体均表现出一定的优越性。野生群体雌虾的交配率与孵化率均最高, 显著高于另外两个品系($P<0.05$)。此外, 野生群体的卵径也极显著高于另外两种品系($P<0.01$)。在雌虾产卵方面, P 品系雌虾产卵量最低, 且产卵周期最高, 与另外两种品系呈极显著差异($P<0.01$); 而野生群体和 S 品系雌虾在产卵量和产卵周期之间没有显著差异($P>0.05$)。该结果表明, 不同品系的凡纳滨对虾在繁殖性能上具有一定的差异, 可根据实际生产需求选择不同品系的对虾进行生产繁殖, 以此来获得更多的无节幼体产量。

3.2 不同品系凡纳滨对虾幼体发育的差异性分析

生产实践中, 大多数无节幼体的产量往往是由亲虾中少数雌虾贡献的。Bray 等^[15]发现无节幼体 70%的产量是由不到 25%的亲虾提供的。Palacios 等^[16]观察到大约 10%的雌虾贡献出无节幼体总产量的 50%, 并提出 1 尾多次产卵的野生

亲虾生产的无节幼体产量相当于 30 尾只产一次的野生亲虾产量。本研究也发现在留种雌虾中, 23% 的个体贡献了此次凡纳滨对虾无节幼体总产量的 70%。因为不产卵或繁殖力低的雌虾会增大饲养成本^[17], 因此, 选择高繁殖力和高质量的雌虾是非常重要的措施。

目前, 无节幼体不变态的情况时有发生^[18]。在本研究中, 也观察到不同品系凡纳滨对虾无节幼体至蚤状幼体的变态率普遍低于蚤状幼体至糠虾与糠虾至仔虾的变态率, 这就意味着幼体如果度过无节幼体期, 之后的变态阶段淘汰率会有所降低。受精卵和幼体质量可从生化组分、形态学、行为、生产变量和胁迫实验存活率等方面进行评价^[19]。本研究从幼体各阶段变态时长与存活率的角度, 分析了不同品系凡纳滨对虾幼体发育之间的差异。在幼体变态时长方面, 凡纳滨对虾从蚤状幼体变态至仔虾, 野生群体的幼体变态时长最短; P 品系幼体变态时长最长, 显著高于野生群体与 S 品系幼体($P < 0.05$)。在幼体存活率方面, 无论是当无节幼体发育至蚤状幼体, 还是发育至糠虾, 又或是发育至仔虾, 野生群体的幼体存活率都最高, 显著高于 P 品系幼体($P < 0.05$), 极显著高于 S 品系幼体($P < 0.01$)。综合考虑幼体的变态时长与存活率, 可以看出, 与另外两个品系相比, 野生群体的幼体质量具有优越性。

关于造成这 3 种不同品系凡纳滨对虾繁殖与幼体发育差异的原因, 推测可能是由于种虾公司针对凡纳滨对虾某一特定性状对基础群体进行多年定向选择, 导致其对其他性状出现负向选择的结果。Tan 等^[20]就曾发现凡纳滨对虾的生长率与繁殖性状(产卵频次、平均产卵周期等)呈负相关, 这就表明以生长为目标进行选择会造成对繁殖性状的负面选择。本研究所使用的 P 品系与 S 品系分别是以凡纳滨对虾抗病与生长为目标进行选择的, 因此可能就会造成它们与野生群体繁殖与幼体发育间的差异。

3.3 不同品系凡纳滨对虾各繁殖性状间相关性研究

目前, 相关性分析已在水产育种中得以运用。Caballero Zamora 等^[21]估计了凡纳滨对虾繁

殖和生长性状的遗传相关和表型相关; 董世瑞等^[22]采用通径分析的方法计算以中国明对虾(*Fenneropenaeus chinensis*)体长、全长等性状对体重的通径系数、决定系数。本研究也采用双变量相关性分析, 对 3 种品系凡纳滨对虾的各繁殖性状进行研究。结果显示, 野生群体体重与产卵量的相关性呈显著水平($P < 0.05$), 相关系数为 0.364; P 品系和 S 品系体重与产卵量的相关性呈极显著水平($P < 0.01$), 相关系数分别为 0.278、0.553。Zamora 等^[21]和 Acros 等^[6]曾分别报道凡纳滨对虾体重与产卵量的相关系数为 0.49 和 0.34, 本研究结果也与之类似。这就表明在实际生产中可以挑选一些体重较大的雌虾作为亲虾, 这样会有利于提高产卵量, 从而能提高无节幼体的产量。除了凡纳滨对虾, 在其他物种如沼虾(*Macrobrachium macrobrachion*)、中国对虾、印度对虾(*Penaeus indicus*)^[23-25]中也发现了对虾体重与产卵量呈正相关关系。本研究还发现在野生群体中, 卵径与孵化率呈显著正相关($P < 0.05$), 相关系数为 0.279。在克氏原螯虾(*Procambarus clarkia*)中曾观察到卵径与孵化率呈二次函数关系^[26], 这表明在一定范围内, 受精卵越大, 孵化率越高。此外, 本研究还发现, 在 S 品系中, 体长与产卵量的相关性呈极显著水平($P < 0.01$), 相关系数为 0.569, 这也再次表明了挑选个头较大的雌虾有利于提高产卵量, 进而提高无节幼体的产量。S 品系体长与交配率呈显著负相关($P < 0.05$), 相关系数为 -0.453, 这可能是由于 S 品系雌虾在 3 种品系中体长最长, 而雄虾体长普遍偏小, 因而造成交配率偏低的缘故。

3.4 雌虾繁殖性状与幼体发育的关系

雌虾自身身体情况和营养状况直接影响着无节幼体的产量和质量。本研究从雌虾繁殖方面探讨影响幼体质量的因素, 结果显示, 凡纳滨对虾的受精卵孵化率与幼体变态发育时长($Z_1 \rightarrow P_1$)呈显著负相关($P < 0.05$), 相关系数为 -0.211。这表明凡纳滨对虾受精卵孵化率越高, 其幼体变态发育时长越短。

综上所述, 在苗种生产中, 可以以体重作为选育目标, 达到间接选育高产卵量雌虾的育种目的。此外, 不同品系间的凡纳滨对虾雌虾繁育性

能也具有较大的选择潜力, 在筛选高繁育性能凡纳滨对虾品系的过程中, 可以根据雌虾繁殖力高低及后代幼体发育情况综合进行选择。

参考文献:

- [1] Zhang L X, Shen Q, Hu C Q. A review of genetics and breeding of *Litopenaeus vannamei*[J]. Marine Sciences, 2008, 32(2): 91-95. [张灵侠, 沈琪, 胡超群. 凡纳滨对虾的遗传育种研究现状[J]. 海洋科学, 2008, 32(2): 91-95.]
- [2] Fisheries and Fisheries Administration Bureau of the Ministry of Agriculture and Rural Affairs, National Fisheries Technology Extension Center, China Society of Fisheries. China Fishery Statistical Yearbook 2019[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2019. [农业农村部渔业渔政管理局, 全国水产技术推广总站, 中国水产学会. 2019 中国渔业统计年鉴[M]. 北京: 中国农业出版社, 2019.]
- [3] Dai P, Kong J, Luan S. Introduction and analysis of germplasm resources of *Litopenaeus vannamei* in China[J]. Scientific Fish Farming, 2018(1): 3-5. [代平, 孔杰, 栾生. 我国凡纳滨对虾种质资源引进与分析[J]. 科学养鱼, 2018(1): 3-5.]
- [4] Benzie J A H. Use and exchange of genetic resources of penaeid shrimps for food and aquaculture[J]. Reviews in Aquaculture, 2009, 1(3-4): 232-250.
- [5] Ibarra A M, Arcos F G, Famula T R, et al. Heritability of the categorical trait 'number of spawns' in Pacific white female shrimp *Penaeus (Litopenaeus) vannamei*[J]. Aquaculture, 2005, 250(1-2): 95-101.
- [6] Arcos F G, Racotta I S, Ibarra A M. Genetic parameter estimates for reproductive traits and egg composition in Pacific white shrimp *Penaeus (Litopenaeus) vannamei*[J]. Aquaculture, 2004, 236(1-4): 151-165.
- [7] Yuan R P, Liu J Y, Zhang J C, et al. A comparative study of reproductive traits among different *Litopenaeus vannamei* families[J]. Haiyang Xuebao, 2016, 38(6): 89-97. [袁瑞鹏, 刘建勇, 张嘉晨, 等. 凡纳滨对虾不同家系间繁殖性状的比较[J]. 海洋学报, 2016, 38(6): 89-97.]
- [8] Yan S F, Jiang Y H. Histology of the ovarian structure and development of *Penaeus vannamei*[J]. Transactions of Oceanology and Limnology, 2004(2): 52-58. [颜素芬, 姜永华. 南美白对虾卵巢结构及发育的组织学研究[J]. 海洋湖沼通报, 2004(2): 52-58.]
- [9] Luo J, Liu C W, Du T, et al. Effects of different feed on the growth and development of larvae of *Litopenaeus vannamei*[J]. Marine Sciences, 2004, 28(1): 11-14. [罗杰, 刘楚吾, 杜涛, 等. 不同饲料对凡纳滨对虾幼体生长与发育的影响[J]. 海洋科学, 2004, 28(1): 11-14.]
- [10] Arcos F G, Ibarra A M, Palacios E, et al. Feasible predictive criteria for reproductive performance of white shrimp *Litopenaeus vannamei*: Egg quality and female physiological condition[J]. Aquaculture, 2003, 228(1-4): 335-349.
- [11] Yu L J, Yu K J, Zhang N Y. Preliminary studies on the artificial reproduction of *Penaeus vannamei*[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2001, 32(5): 575-579. [于琳江, 于奎杰, 张乃禹. 南美白对虾人工繁育技术的初步研究[J]. 海洋与湖沼, 2001, 32(5): 575-579.]
- [12] Liu Y. A preliminary study on the artificial reproduction of *Litopenaeus vannamei*[J]. Journal of Zhanjiang Ocean University, 2002, 22(4): 19-23. [刘永. 凡纳滨对虾人工繁殖的初步研究[J]. 湛江海洋大学学报, 2002, 22(4): 19-23.]
- [13] Lin Q W, Ai C X, Li S J, et al. Gonad maturing rhythm and mating rate in *Litopenaeus vannamei* broodstock[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2006, 13(4): 579-584. [林琼武, 艾春香, 李少菁, 等. 凡纳滨对虾亲虾性腺成熟节律和交配率[J]. 中国水产科学, 2006, 13(4): 579-584.]
- [14] Zhao Y C, Wang R J, Shen M, et al. Effects of temperature and high salinity on eggs hatching, metamorphosis rate and salinity tolerance of larva in *Litopenaeus vannamei*[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2019, 50(2): 347-354. [赵玉超, 王仁杰, 沈敏, 等. 高盐和温度对凡纳滨对虾(*Litopenaeus vannamei*)受精卵孵化及幼体发育的影响[J]. 海洋与湖沼, 2019, 50(2): 347-354.]
- [15] Bray W A, Lawrence A L, Leung-Trujillo J R. Reproductive performance of ablated *Penaeus stylirodstris* fed a soy lecithin supplement[J]. Journal of the World Aquaculture Society, 1990, 20: 19A.
- [16] Palacios E, Racolta I S, Paz A. Spawning frequency analysis of wild and pond-reared Pacific white shrimp *Penaeus vannamei* broodstock under large-scale hatchery conditions[J]. Journal of the World Aquaculture Society, 1999, 30(2): 180-191.
- [17] Hansford S W, Marsden G E. Temporal variation in egg and larval productivity of eyestalk ablated spawners of the prawn *Penaeus monodon* from Cook Bay, Australia[J]. Journal of the World Aquaculture Society, 1995, 26(4): 396-405.
- [18] Lin Q W, Li S J. Intensive ripening technique and its some problems of broodstock, *Litopenaeus vannamei*[J]. Open Journal of Fisheries Research, 2015, 2(2): 11-20. [林琼武, 李少菁. 凡纳滨对虾(*Litopenaeus vannamei*)亲虾集约促熟技术及其若干问题的探讨[J]. 水产研究, 2015, 2(2): 11-20.]
- [19] Racotta I S, Palacios E, Hernández-Herrera R, et al. Criteria for assessing larval and postlarval quality of Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*, Boone, 1931)[J]. Aquaculture, 2004, 233(1-4): 181-195.
- [20] Tan J, Luan S, Cao B X, et al. Evaluation of genetic param-

- ters for reproductive traits and growth rate in the Pacific white shrimp *Litopenaeus vannamei* reared in brackish water[J]. Aquaculture, 2019, 511: 734244.
- [21] Caballero-Zamora A, Cienfuegos-Rivas E G, Montaldo H H, et al. Genetic parameters for spawning and growth traits in the Pacific white shrimp (*Penaeus (Litopenaeus) vannamei*)[J]. Aquaculture Research, 2015, 46(4): 833-839.
- [22] Dong S R, Kong J, Wan C K, et al. Path analysis of effects of morphometric attributes on body weight of *Fenneropenaeus chinensis*[J]. Marine Fisheries Research, 2007, 28(3): 15-22. [董世瑞, 孔杰, 万初坤, 等. 中国对虾形态性状对体重影响的通径分析[J]. 海洋水产研究, 2007, 28(3): 15-22.]
- [23] Deekae S N, Abowei J F N. The fecundity of *Macrobrachium macrobrachion* (Herklots, 1851) from Luubara Creek Ogoni Land, Niger Delta, Nigeria[J]. International Journal of Animal & Veterinary Advances, 2010, 2(4): 568-573.
- [24] Primavera J H. A review of maturation and reproduction in closed thelycum penaeids[C]//Taki Y, Primavera J H, Llorbrera J A. Proceedings of the First International Conference on the Culture of *Penaeid* Prawns/Shrimps. Iloilo City, Philippines: Aquaculture Department, Southeast Asian Fisheries Development Center, 1985: 47-64.
- [25] Makinouchi S, Honculada-Primavera J. Maturation and spawning of *Penaeus indicus* using different ablation methods[J]. Aquaculture, 1987, 62(1): 73-81.
- [26] Wang S H, Zhang J H, Kou X M, et al. Study on correlation between egg size and hatching rate of *Procambarus clarkii*[J]. Acta Agriculturae Jiangxi, 2011, 23(8): 156-157, 163. [王守红, 张家宏, 寇祥明, 等. 克氏原螯虾卵粒大小与孵化率相关性研究[J]. 江西农业学报, 2011, 23(8): 156-157, 163.]

Comparative analysis of breeding characteristics of different strains of *Litopenaeus vannamei*

FAN Yunpeng^{1,2}, TAN Jian^{2,3}, LUAN Sheng^{2,3}, MENG Xianhong^{2,3}, LUO Kun^{2,3}, SUI Juan^{2,3}, CHEN Baolong^{2,3}, CAO Jiawang^{2,3}, KONG Jie^{2,3}

1. College of Fisheries and Life Science, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;
2. 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;
3. Laboratory for Marine Fisheries Science and Food Production Processes, Qingdao National Laboratory for Marine Science and Technology, Qingdao 266071, China

Abstract: In the commercial production of *Litopenaeus vannamei*, the reproductive performance of female shrimp and the development of larval offspring have been used as important indicators to measure the quality of shrimp. In order to evaluate the reproductive performance and larval development of different strains of *Litopenaeus vannamei*, 103 families were constructed by selecting 90 wild female shrimp, 166 female shrimp of strain P and 115 female shrimp of strain S under the same culture conditions. There were 56 wild population families, 28 P families, and 19 S families. The experiment lasted for 30 days. Reproductive parameters such as mating rate, spawning rate, hatching rate, metamorphosis duration, and survival rate were recorded for each female shrimp. The results showed that compared with the P and S strains, the wild population had significantly more desirable mating and hatching rates. In terms of female spawning performance, the spawning volume of the P strain was significantly lower than that of the other two strains ($P < 0.01$), and the spawning cycle was significantly higher than that of the other two strains ($P < 0.01$). In terms of larval development, the wild population showed certain advantages in terms of larval survival rate and metamorphosis duration. By analyzing the correlation between reproductive traits of *Litopenaeus vannamei*, it was found that there was a significant positive correlation between body weight and egg number in all three strains ($P < 0.05$). The correlation coefficients between body weight and egg number of the wild population, P, and S strains were 0.364, 0.278, and 0.553, respectively. In addition, this study also found that the hatching rate of fertilized eggs of *Litopenaeus vannamei* was significantly negatively correlated with duration of metamorphosis ($Z_1 \rightarrow P_1$) ($P < 0.05$), and the correlation coefficient was -0.211 which indicated that the higher the hatching rate of fertilized eggs, the shorter the metamorphosis development time of the larvae. The results showed that the breeding performance of females of different strains of *Litopenaeus vannamei* carry significant potential for manipulation. During the process of selecting parental shrimp strains with high breeding performance, it is possible to select according to the reproductive capacity of female shrimp and the development of larval offspring.

Key words: *Litopenaeus vannamei*; strain; reproductive trait; larval development; continuous spawning; correlation analysis

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