

罗氏沼虾(*Macrobrachium rosenbergii*)雌雄虾不同形态阈值性状的遗传变异分析*

王靖文^{1,2} 杨国梁^{3,4} 孔杰² 夏正龙⁴ 隋娟² 唐琼英³
罗坤² 代平² 孟宪红² 陈丽梅¹ 栾生²

(1. 天津农学院水产学院 天津 300384; 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. 湖州师范学院 浙江湖州 313000; 4. 江苏数丰水产种业有限公司 江苏高邮 225600)

摘要 罗氏沼虾(*Macrobrachium rosenbergii*)雄虾有四种不同形态: 小雄虾(SM)、橙色螯(OC)、蓝色螯(BC)和老蓝色螯(OBC)雄虾; 雌虾分为四种: 性腺未发育(IF)、性腺成熟(MOF)、抱卵(BF)和已产幼体(SF)的雌虾。已有研究表明不同形态的雌雄虾的体重存在显著差异, 为了探讨是否可以对罗氏沼虾不同形态雌雄虾所占比例开展选择来间接提高产量, 首次对上述性状的遗传参数及其与收获体重的遗传相关进行了评估。记录了罗氏沼虾核心育种群体两代共计 40 935 尾个体的形态和体重信息, 使用父母本育种分析模型和阈值统计模型估计不同形态二分类(0 和 1)阈值性状在世代间和世代内的遗传参数, 并使用两性状模型估计其与体重性状的遗传相关。方差组分估计结果表明, 雄、雌虾不同形态阈值性状的遗传力估计值分别为 0.08~0.12 和 0.04~0.22。雄虾形态 OC、BC 阈值性状与收获体重间为低度正相关(0.01~0.43)。雌虾形态 IF、BF、SF 阈值性状和收获体重性状之间为中等程度相关(-0.61~0.53)。在我国土塘养殖模式下, 罗氏沼虾雌雄个体不同形态阈值性状存在可利用的加性遗传变异, 具有较大的改良空间; 选择 OC 形态雄虾并增加其在育种群体中比例, 并不会降低其生长速度; 选择 IF 形态雌虾并增加其在育种群体中的比例, 可能会降低其生长速度。

关键词 罗氏沼虾; 螯色; 不同形态; 阈值性状; 遗传参数

中图分类号 Q953; Q789; S966.1 **doi:** 10.11693/hyh20211100289

罗氏沼虾(*Macrobrachium rosenbergii*)隶属甲壳纲(Crustacea)、十足目(Decapoda)、长臂虾科(Palaemonidae)、沼虾属(*Macrobrachium*)。根据它们在群体中的相对大小、第二步足的颜色及其与体长的比例等特征, 雄虾可以分为四种形态: 小雄虾(small male, SM)、橙色螯(orange-clawed male, OC)、蓝色螯(blue-clawed male, BC)和老蓝色螯(old blue-clawed male, OBC)雄虾(Wortham *et al.*, 2014)。根据繁殖状态, 雌虾可以分为: 性腺未发育(immature female, IF)、性

腺成熟(mature ovary female, MOF)、抱卵(berried female, BF)和已产卵(spawned female, SF)四种形态。不同形态的雄虾体重差异显著(Ranjeet *et al.*, 2002), 其中 SM 是雄虾生长发育的起始阶段, OC 为快速生长期(Cohen *et al.*, 1981); BC 是雄虾形态变化的最终阶段, 体型大, 生长速度变慢; OBC 雄虾色深蓝、外壳坚硬、头胸甲和第二步足发达, 其第二步足长多为体长的 1.5 倍以上(唐琼英等, 2019), 从外型看起来更为老气, 被养殖户俗称为“老头虾”。BC 雄虾处于终

* 蓝色粮仓国家重点研发计划项目, 2018YFD0901301 号, 2018YFD0901300 号; 财政部和农业农村部: 国家现代农业产业技术体系资助, CARS-48 号; 浙江省农业(水产)新品种培育重大科技专项计划项目, 2016C02055-2-1 号。王靖文, 硕士研究生, E-mail: wjw_4x@163.com

通信作者: 陈丽梅, 副教授, E-mail: chenlimeicc@163.com; 栾生, 博士生导师, 研究员, E-mail: luansheng@ysfri.ac.cn

收稿日期: 2021-11-23, 收修改稿日期: 2021-12-21

治地位, 会抑制 SM 和 OC 雄虾的生长速度和形态转变。只有当 OC 个体的体型和争斗能力不弱于其附近最大的 BC 个体时, OC 雄虾才有机会转变为 BC 雄虾 (Kuris *et al*, 1987)。未性成熟的 IF 雌虾的体重小于性成熟的 MOF、BF 和 SF 雌虾, 但达到性成熟状态后, 后三种形态雌虾生长速度变慢 (Ra'anan *et al*, 1991)。

养殖群体中不同形态雌雄虾所占比例会影响养殖产量和经济效益。如果群体中 BC 雄虾比例过高, 一方面 BC 个体间争斗会降低养殖存活率, 另一方面 BC 个体会抑制 SM 和 OC 个体的生长, 导致群体生长速度变慢, 降低养殖产量 (Aflalo *et al*, 2014)。在养殖收获期前如果雌虾 BF 和 SF 形态个体的比例过高, 也会导致群体的生长速度变慢, 影响产量。

当前, 关于罗氏沼虾雌雄虾不同形态个体所占比例的遗传参数估计研究较少。Dinh 等 (2014) 对罗氏沼虾核心育种群体 5 个世代 21 459 尾雌雄个体不同形态阈值性状的方差组分和遗传参数进行了估计。但是该群体的养殖测试密度非常低 (2 尾/m²), 个体的收获规格较大 (BC 雄虾收获体重均值为 81.2 g), 与我国常规土塘养殖模式 and 市场规格存在较大差异 (杨雁等, 2019)。已有研究表明, 养殖密度对罗氏沼虾雄虾不同形态及社会等级结构的影响较大 (徐晔等, 2021)。因此在不同养殖模式下获得的形态阈值性状的遗传参数, 可能会存在较大差异。本文评估了土塘养殖模式下罗氏沼虾不同形态雌雄虾占比的选择潜力, 以及改良性状后对罗氏沼虾生长速率的影响, 以期为进一步改良罗氏沼虾的产量性状提供关键的遗传参数支撑。

1 材料与方法

1.1 实验对象

实验群体来自位于江苏省高邮市的江苏数丰水产种业有限公司。奠基群体包括两个商业群体和两个野生群体 (Liu *et al*, 2020)。2019 年, 将来自三个扩繁群体的 9 个雄虾和 7 个雌虾引入核心群体, 并在 G3 代产生了 21 个新的家系。扩繁群体为 G0~G2 世代高选择指数家系的后代。本实验使用有形态记录的 G3~G4 两代群体的信息。

1.2 家系的交配和生产

使用基于系谱信息的最佳线性无偏预测方法 (best linear unbiased prediction based on pedigree, pBLUP) (G0~G2 世代)、单步基因组 BLUP 方法 (single step genomic BLUP, ssGBLUP) (Meuwissen *et al*, 2001) (G3 世代) 结合个体动物模型预测每个世代个体体重的估计育种值 (estimated breeding value, EBV)。使用

pBLUP (G0~G2) 或 ssGBLUP (G3) 方法结合父母本阈值 (连接函数 PROBIT) 模型预测家系存活性状的 EBV。综合体重和存活性状的育种值, 计算个体的综合选择指数, 挑选高选择指数个体作为候选配种亲本。优先挑选外形健康、爪长且粗的 OC 形态雄虾个体, 以及卵巢呈橙色且占头胸甲面积较大的雌虾个体作为亲本。挑选出的个体单独养殖至性成熟。

利用最佳遗传贡献理论 (optimum contribution selection, OCS), 平衡近交水平和遗传进展, 将来自不同家系的 1 尾雄虾和 3~5 尾雌虾饲养在 3 m² 的混凝土水池中交配。将受精后的雌虾转移到单独的 120 L 桶中, 饲养 15~18 d, 直到卵开始孵化。每个家系随机抽取 5 000 尾幼体, 移至 120 L 的育苗桶中。

1.3 幼体中间培育与家系和个体标记

当每个家系 80% 以上幼体变态为仔虾时, 开始淡化直至全部幼体变为仔虾。每个家系数数 600 尾仔虾移入 3 m² 的暂养池内进行中间培育。当家系内最小个体的体长超过 2.5 cm 时, 在仔虾的第 5、6 腹节处选取 4 个部位中的 2 个位置注射可视嵌入性胶条 (visible implant elastomer, VIE), 每个家系用不同的颜色组合进行标记。

1.4 生长与个体形态测试

使用 P10 (2 133 m²) 和 P11 (2 000 m²) 两个土塘对 G3 和 G4 代个体进行共同饲养测试。每个世代每个家系挑选 100 尾以上标记过 VIE 的仔虾, 并平均分配到每个池塘。放养密度在 2 代间的变化范围为 12.5~14.39 尾/m²。各世代的家系生产和管理如表 1 所示。G3 和 G4 分别混养测试 110 d 和 89 d 后, 共收获 40 935 尾个体。收获时记录每只虾的体重、性别、VIE 代码、池塘 ID 和收获日期。根据第二步足的颜色和长度将雄虾分为 SM、OC、BC 和 OBC 四种形态。根据第二步足的个数 (0、1 或 2), 进一步将雄虾分为 M0C、M1C 和 M2C 三种类型。雌虾按其繁殖状态 IF、MOF、BF 和 SF 四种形态。

1.5 遗传参数的估计

本研究收集了国内罗氏沼虾核心育种群体 2 个世代 40 935 尾雌雄个体在较高养殖密度 (10.65~14.39 尾/m²) 下个体形态的记录。对于雄虾, 设置是否为 OC 形态和 BC 形态两个阈值性状进行分析。如当雄虾形态为 OC 时, 将该性状记为 1, 否则记为 0。由于 SM 和 OBC 形态雄虾所占比例较小 (1.0%~2.5%), 难以准确地估计其遗传参数, 文中未做分析。雌虾设置为 IF、BF 和 SF 等 3 个阈值性状, 估计其遗传参数。由

表 1 罗氏沼虾多世代家系生产和管理信息表
Tab.1 Schedule of family reproduction and management from G3 to G4 generations

世代	家系生产同步性			家系暂养 期天数	家系测试池 ^a	放苗密度 /(尾/m ²)	养成期信息			收获时养殖密 度/(尾/m ²)	存活率/%
	开始日期 (月.日)	结束日期 (月.日)	天数 /d				放苗日期 (月.日)	收获日期 (月.日)	天数 /d		
2019	03.27	04.20	24	48~65	P10 ^b	14.39	06.26	10.14	110	9.60	66.7
					P11	10.65				7.99	75.0
2020	03.26	04.22	27	49~70	P11	12.50	06.28	09.25	89	6.80	70.9

注: ^a P10: 2 133 m²; P11: 2 000 m²; ^b 在该池养殖的群体包括 21 150 尾 VIE 标记个体和 9 540 尾未标记个体

于 MOF 雌虾所占比例较小(3.4%~12.1%), 难以准确估计其遗传参数, 本文中未做分析。

利用 R 包 psych 计算不同世代雌、雄罗氏沼虾收获体重性状的描述性统计参数, 包括个体数量、平均值、最大值、最小值、标准差和变异系数等。使用

$$y_{ijklm} = \begin{cases} 0, \eta_{ijklm} \leq 0 \\ 1, \eta_{ijklm} \geq 0 \end{cases}; \eta_{ijklm} = \mu + G_i + b_1 M2Age_m (G_i \times Tank_j) + Sire_k + Dam_l + e_{ijklm}, \quad (1)$$

式中, y_{ijklm} 表示第 m 尾虾的形态(是=1; 否=0)(i 表示包含世代的固定效应, j 表示包含测试池效应, k 和 l 表示包含第 k 个父本和第 l 个母本的加性遗传效应; 潜在变量和随机残差下同); η_{ijklm} 为 y_{ijklm} 的潜在变量, 假设其符合累积标准正态分布; μ 表示总体均值; G_i 表示第 i 个世代的固定效应; $M2Age_m$ 表示嵌套在世代和测试池互作中的第 m 尾虾日龄的线性协变量; $Sire_k$ 和 Dam_l 表示第 k 个父本和第 l 个母本的加性遗传效应, $Sire$ 和 $Dam \sim (0, A\sigma_{sd}^2)$ ($\sigma_{sd}^2 = \sigma_s^2 + \sigma_d^2$), σ_{sd}^2 为父本 σ_s^2 和母本 σ_d^2 加性遗传方差的均值, A 为加性遗传相关矩阵; e_{ijklm} 表示第 m 尾虾的随机残差, $e \sim (0, I\sigma_e^2)$, 其中 σ_e^2 是残差方差, I 是单位矩阵。当评估单个世代不同形态的遗传参数时, 从模型中剔除 G_i 效应。

形态相关阈值性状在潜在变量尺度上的遗传力 (h_u^2):

$$h_u^2 = \frac{4\sigma_{sd}^2}{2\sigma_{sd}^2 + \sigma_e^2}, \quad (2)$$

形态相关阈值性状经过转换后在观测值尺度上的遗传力 (h_p^2):

$$h_p^2 = h_u^2 \frac{z^2}{p(1-p)}, \quad (3)$$

式中, p 是某一形态在全部个体中的比例, z 是正态分布的最高点的纵坐标(Robertson *et al.*, 1949)。

使用两性状阈值-动物模型估计雌雄虾不同形态阈值性状与其收获体重的遗传相关, 其中收获体重的线性模型如下:

ggplot2 包在家系水平上绘制各世代雌雄虾不同形态个体所占比例的箱形图。

利用 ASReml 4.2 软件的平均信息约束最大似然 (AIREML) 方法, 结合父母本阈值性状模型估计罗氏沼虾不同形态阈值性状的遗传参数。育种分析模型如下:

$$y_{ijklm} = \mu + G_i + SexSpec_j + Tank_k + G_i \times Tank_k + b_1 M2Age_l (G_i \times Tank_k) + a_l + c_m + e_{ijklm}, \quad (4)$$

式中, y_{ijklm} 表示第 l 尾虾的收获体重; μ 表示总体均值; G_i 表示第 i 个世代的固定效应; $SexSpec_j$ 表示第 j 个性别的固定效应(雄虾: M0C, M1C 和 M2C); $Tank_k$ 表示第 k 个测试池的固定效应; $G_i \times Tank_k$ 表示第 i 个世代和第 k 个测试池的交互效应; $M2Age_l$ 表示嵌套在世代和测试池互作固定效应中的第 l 尾虾日龄的线性协变量, b_1 为回归系数; a_l 表示第 l 尾虾的加性遗传效应, 假设该效应符合正态分布, $a \sim (0, A\sigma_a^2)$, 其中 σ_a^2 是加性遗传方差, A 为加性遗传相关矩阵; c_m 是第 m 个全同胞家系的随机效应; e_{ijklm} 表示第 l 尾虾的随机残差, $e \sim (0, I\sigma_e^2)$, 其中 σ_e^2 是残差方差, I 是单位矩阵。当评估单个世代不同形态阈值性状与收获体重的遗传相关时, 从模型中剔除 G_i 效应。

1.6 遗传力和相关评估的显著性检验

Z-score 用来检验遗传力及遗传相关估计值与 0 之间是否存在显著差异(王明珠等, 2017)。其公式为:

$$Z = x_i / \sigma_i, \quad (5)$$

式中, x_i 是不同形态阈值性状的遗传力或遗传相关估计值, σ_i 是相应的遗传力或遗传相关的标准误。如果 $Z \geq 1.96$, 遗传力或遗传相关估计值与 0 存在显著差异; 如果 $Z \geq 2.58$, 遗传力或遗传相关估计值与 0 存在极显著差异。

2 结果

2.1 描述性统计

罗氏沼虾各世代不同形态雌雄虾的个体数及比

例、收获体重的描述性统计参数见表 2 (雄虾)和表 3 (雌虾)。G3 和 G4 世代不同形态的雄虾所占比例分别为: 1.7% vs 4.5% (SM)、56.1% vs 72.7% (OC)、39.7% vs 21.7% (BC)、2.5% vs 1.0% (OBC)。G3 世代 OC 雄虾的比例明显低于 G4 世代, BC 雄虾的比例高于 G4 世代。G3 和 G4 世代不同形态的雌虾所占比例分别为: 19.3% vs 29.9% (IF)、3.4% vs 12.1% (MOF)、31.3% vs 25.9% (BF)、46.1% vs 32.1% (SF)。G3 世代 IF 雌虾的比例明显低于 G4 世代, BF 和 SF 雌虾的比例高于 G4 世代。G3 和 G4 世代雄虾的体重均值分别为 (46.32±14.28) g、(39.73±15.49) g; 雌虾的体重均值分别为(31.17±6.19) g、(29.10±7.13) g。此外, 值得注意

的是 G3 世代 OC 雄虾的平均体重比 BC 雄虾高 8.71%, 与之相反, G4 世代 OC 雄虾的平均体重比 BC 雄虾低 1.69%; G3 世代 IF 雌虾的平均体重比 BF 雌虾低 15.06%, G4 世代 IF 雌虾的平均体重比 BF 雌虾低 26.89%。雌雄虾不同形态个体的体重差异幅度在两代间有较大差异, 间接表明, 雌雄虾性成熟后生长速度明显变慢。

雌雄虾不同形态个体在家系水平上的比例见图 1。在 G3 世代不同家系中, OC 雄虾占比最大为 83.3%, 最小为 16.5%, 而在 G3 世代不同家系中, IF 雌虾占比最大为 83.3%, 最小为 16.5%。雌雄虾不同形态个体在家系中占比有明显差异。

表 2 罗氏沼虾不同世代、不同形态雄虾的个体信息和变异系数

Tab.2 Individual information and the coefficient of variation of male *M. rosenbergii* in different generations and morphotypes

世代	形态	数量	比例/%	收获体重				
				平均值/g	最小值/g	最大值/g	标准差/g	变异系数/%
G3	SM	222	1.67	10.95	3.70	24.50	3.38	30.87
	OC	7 442	56.12	48.66	6.80	116.30	13.62	27.99
	BC	5 263	39.69	44.75	10.80	132.00	13.38	29.90
	OBC	333	2.51	42.35	16.00	79.40	11.18	26.40
	All	13 260	—	46.32	3.70	132.00	14.28	30.83
G4	SM	275	4.54	10.82	4.40	71.30	6.29	58.13
	OC	4 410	72.74	40.83	7.10	107.60	14.19	34.75
	BC	1 315	21.69	41.53	8.90	97.70	14.96	36.02
	OBC	63	1.04	51.40	25.50	92.10	15.17	29.51
	All	6 063	—	39.73	4.40	107.60	15.49	38.99

注: SM 为小型雄虾; OC 为橙色螯雄虾; BC 为蓝色螯雄虾; OBC 为老蓝色螯雄虾

表 3 罗氏沼虾不同世代、不同形态雌虾的个体信息和变异系数

Tab.3 Individual information and the coefficient of variation of female *M. rosenbergii* in different generations and morphotypes

世代	形态	数量	比例/%	收获体重				
				平均值/g	最小值/g	最大值/g	标准差/g	变异系数/%
G3	IF	2 901	19.25	28.18	6.00	68.80	6.69	23.74
	MOF	512	3.40	31.69	12.40	57.20	5.68	17.92
	BF	4 711	31.26	33.20	10.00	62.10	5.85	17.62
	SF	6 945	46.09	31.01	9.40	77.60	5.68	18.32
	All	15 069	—	31.17	6.00	77.60	6.19	19.86
G4	IF	1 959	29.94	24.20	4.30	51.00	6.24	25.79
	MOF	789	12.06	27.81	12.00	52.30	5.46	19.63
	BF	1 697	25.94	33.10	10.00	61.00	6.47	19.55
	SF	2 098	32.06	30.94	12.70	57.90	6.13	19.81
	All	6 543	—	29.10	4.30	61.00	7.13	24.50

注: IF 为性腺未发育雌虾; MOF 为性腺成熟雌虾; BF 为抱卵雌虾; SF 为已产幼体雌虾

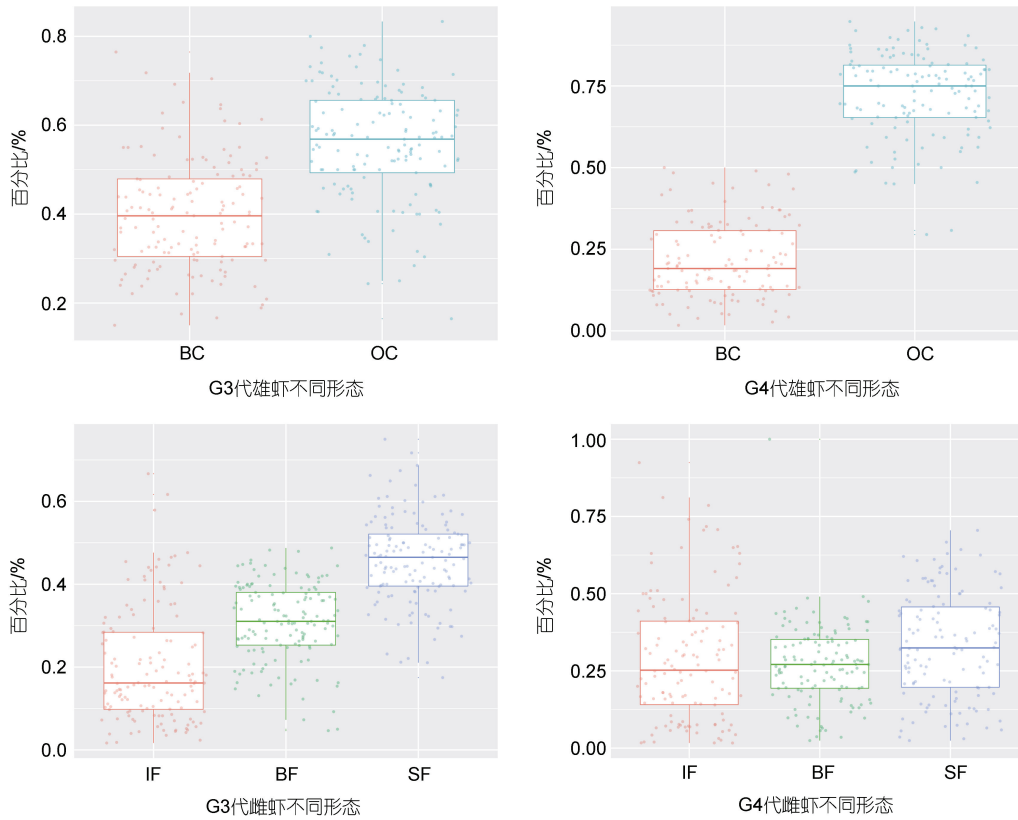


图 1 罗氏沼虾不同家系多种形态雌雄虾占比的箱形图

Fig.1 Box plot of the proportion of female and male morphotypes in different families of *M. rosenbergii*
注: OC 为橙色螯雄虾; BC 为蓝色螯雄虾; IF 为性腺未发育雌虾; BF 为抱卵雌虾; SF 为已产幼体雌虾

2.2 方差组分和遗传参数

罗氏沼虾雄、雌虾不同形态阈值性状的方差组分、遗传力及其与收获体重的遗传相关见表 4 和表 5。雄虾 OC、BC 两个阈值性状的遗传力估计值范围分别为(0.10±0.01)~(0.12±0.02)、(0.08±0.02)~(0.10±0.02)，属于低遗传力水平。雄虾 OC、BC 阈值性状与收获体重的遗传相关估计值范围分别为(0.01±0.15)~(0.23±0.20)、(0.11±0.14)~(0.43±0.20)；雌虾 IF、BF、

SF 三个阈值性状的遗传力估计值范围分别为(0.13±0.02)~(0.22±0.03)、(0.05±0.01)~(0.13±0.02)、(0.04±0.01)~(0.07±0.01)。雌虾 IF、BF 和 SF 阈值性状与收获体重的遗传相关估计值范围分别为-(0.61±0.09)~-(0.12±0.11)、(0.15±0.11)~(0.51±0.10)、-(0.18±0.12)~(0.53±0.14)。大部分性状在 G4 世代的遗传参数估计值高于 G3 世代，跨世代遗传参数估计值在 G3 和 G4 世代相应值之间。

表 4 罗氏沼虾不同世代雄虾不同形态阈值性状的方差组分、遗传力和遗传相关

Tab.4 Variance components, heritability and genetic correlation of threshold trait of male morphotypes in different generations of *M. rosenbergii*

形态	世代	$4\sigma_a^2$	σ_a^2	σ_p^2	h_u^2	h_p^2	r_g
OC	G3	0.17±0.03	1.00	1.08±0.01	0.16±0.02**	0.10±0.01**	0.01±0.15
	G4	0.23±0.05	1.00	1.12±0.02	0.21±0.04**	0.12±0.02**	0.23±0.20
	Across	0.22±0.03	1.00	1.11±0.01	0.20±0.02**	0.12±0.01**	0.17±0.15
BC	G3	0.18±0.03	1.00	1.09±0.01	0.17±0.02**	0.10±0.02**	0.11±0.14
	G4	0.17±0.04	1.00	1.09±0.02	0.16±0.03**	0.08±0.02**	0.43±0.20*
	Across	0.19±0.03	1.00	1.10±0.01	0.17±0.02**	0.10±0.01**	0.26±0.14

注: OC 为橙色螯雄虾; BC 为蓝色螯雄虾; $4\sigma_a^2$ 为加性遗传方差; σ_a^2 为残差方差; σ_p^2 为表型方差; h_u^2 为潜在变量尺度上的遗传力; h_p^2 为观测值尺度上的遗传力; r_g 为遗传相关; **表示差异极显著($P<0.01$); *表示差异显著($P<0.05$)

表 5 罗氏沼虾不同世代雌虾不同形态阈值性状的方差组分、遗传力和遗传相关

Tab.5 Variance components, heritability and genetic correlation of threshold trait of female morphotypes in different generations of *M. rosenbergii*

形态	世代	$4\sigma_a^2$	σ_a^2	σ_p^2	h_u^2	h_p^2	r_g
IF	G3	0.32±0.05	1.00	1.16±0.02	0.27±0.04**	0.13±0.02**	-0.12±0.11
	G4	0.48±0.08	1.00	1.24±0.04	0.39±0.05**	0.22±0.03**	-0.61±0.09**
	Across	0.45±0.05	1.00	1.23±0.03	0.37±0.04**	0.19±0.02**	-0.46±0.08**
BF	G3	0.09±0.02	1.00	1.04±0.01	0.09±0.02**	0.05±0.01**	0.15±0.11
	G4	0.26±0.05	1.00	1.13±0.02	0.23±0.04**	0.13±0.02**	0.51±0.10**
	Across	0.16±0.02	1.00	1.08±0.01	0.15±0.02**	0.08±0.01**	0.41±0.09**
SF	G3	0.07±0.01	1.00	1.03±0.01	0.06±0.01**	0.04±0.01**	-0.18±0.12
	G4	0.12±0.03	1.00	1.06±0.01	0.11±0.03**	0.07±0.01**	0.53±0.14**
	Across	0.09±0.02	1.00	1.04±0.01	0.08±0.01**	0.05±0.01**	0.24±0.11*

注: IF 为性腺未发育雌虾; BF 为抱卵雌虾; SF 为已产幼体雌虾; $4\sigma_a^2$ 为加性遗传方差; σ_a^2 为残差方差; σ_p^2 为表型方差; h_u^2 为潜在变量尺度上的遗传力; h_p^2 为观测值尺度上的遗传力; r_g 为遗传相关; **表示差异极显著($P<0.01$); *表示差异显著($P<0.05$)

3 讨论

本研究结果表明 OC (BC)雄虾的比例在两世代间存在显著差异。推测原因有三点: 一是生长测试周期和养殖密度不同造成差异, G3 代生长测试周期较长, 有更多的 OC 雄虾转变为 BC 个体, 造成群体中 OC 个体的比例降低; 二是每个世代对 OC 个体的优先选择留种会产生遗传增益, 进而增加 G4 代 OC 个体的比例, 第三是随着密度的增加, 部分雄虾可能会在较小的规格下提前转变为 BC 形态, 这在以往的研究中得到证实(Wenner, 1985)。

罗氏沼虾雌雄 OC、BC 形态阈值性状的遗传力估计值较为接近, 分别为 0.10~0.12 和 0.08~0.10, 低于越南育种群体的遗传力估计值(0.10~0.21) (Dinh *et al.*, 2014)。推测可能是因为两个养殖群体测试密度差异较大所致(10.65~14.39 尾/m² vs 2 尾/m²)。雌虾 BF 阈值性状的遗传力估计值(0.05~0.13)高于 SF 的估计值(0.04~0.07), 与越南育种群体的估计结果(0.06~0.10)较一致。此外本研究首次获得了雌虾 IF 阈值性状的遗传力(0.13~0.22), 表现为中低等遗传力水平。阈值性状的遗传力估计值多表现为中低水平, 如 Medrado 等(2021)分析表明, 多种养殖虾类存活性状的遗传均值为(0.15±0.003)。上述结果表明, 改良罗氏沼虾育种群体中雌雄虾不同形态的比例具有数量遗传学基础。较大的估计值范围, 可能是受不同世代群体的遗传结构、测试模式等因素影响。

在本研究中, 雌虾不同形态阈值性状与收获体重的遗传相关估计值在两个世代间存在较大差异。如,

G3 和 G4 世代雌虾 IF 形态阈值性状与收获体重的遗传相关分别为-0.12±0.11 和-0.61±0.09。雌虾从 IF 转变为 MOF、BF 和 SF 后均达到性成熟状态, 生长速度变慢可能是导致世代间遗传相关估计值存在差异的主要原因之一。由于 G3 世代混养测试周期长于 G4 世代(110 d vs 89 d), 导致 G3 代 MOF、BF 和 SF 性成熟雌虾的比例高于 G4 世代(80.75% vs 70.06%)。由于性成熟雌虾的生长速度变慢, 导致 G3 世代未性成熟个体(IF)和性成熟个体(MOF、BF 和 SF)间的体重差异幅度要小于 G4 世代相应值, 这是 G3 世代雌虾不同形态阈值性状与收获体重的遗传相关绝对值低于 G4 世代相应估计值的主要原因。研究资料表明, 雄虾可能存在着“跨级”生长模式(Karplus, 2005), 从而导致不同形态阈值性状与收获体重遗传相关估计值在两个世代间存在差异。由于 G3 世代混养测试周期更长, OC 雄虾要转变为 BC 雄虾, 其生长规格和争斗能力必须要不弱于甚至强于已存在的 BC 雄虾, 便导致 G3 世代存在体重大于 BC 个体的“跨级生长”OC 个体。与 G3 世代相比, G4 世代观测值受到社会等级结构等非加性遗传效应的影响更小, 因此获得的 BC 形态阈值性状与收获体重的遗传相关估计值更大 [(0.11±0.14) vs (0.43±0.20)], 标准误更小, 估计值更为精确。此外, 本文获得的雄虾 OC、BC 形态阈值性状与收获体重的遗传相关估计值 [(0.01±0.15)~(0.43±0.20)] 低于越南育种群体相关性状的估计值 [(0.25±0.14)~(0.70±0.10)] (Dinh *et al.*, 2014), 推测可能是因为两个群体在数据结构(2 个世代 vs 5 个世代)、测试密度(10.65~14.39 尾/m² vs 2 尾/m²)、混养

周期 (89~110 d vs 182~196 d)、收获规格 (OC: 40.83~48.66 g vs 60.2 g) 等因素的差异所致。

4 结论

本文在较高密度的土塘养殖模式下, 首次利用父母本育种分析模型和阈值统计模型估计了罗氏沼虾核心育种群体雌雄虾 5 个形态阈值性状的遗传参数, 其中遗传力为中低水平, 表明存在可利用的加性遗传方差。雄虾 OC、BC 型阈值性状与收获体重间存在中低度遗传相关, 表明利用一个核心育种群体, 可同时实现增加 OC 型雄虾比例和提高生长速度两个育种目标。部分世代雌虾形态阈值性状与收获体重间为中度遗传相关, 表明如增加雌虾群体中未性成熟 IF 个体的比例, 会降低雌虾群体的生长速度, 因此难以同时改良这两个性状。

参 考 文 献

- 王明珠, 2017. 中国对虾生长和耐低温性状的遗传参数评估 [D]. 上海: 上海海洋大学: 15-18.
- 杨雁, 王雪龙, 朱丽艳, 2019. 罗氏沼虾土池高密度养殖试验 [J]. 渔业致富指南(2): 61-63.
- 徐晔, 杨国梁, 夏正龙, 等, 2021. 罗氏沼虾雄性个体异质生长研究进展[J]. 水产学杂志, 34(4): 93-98.
- 唐琼英, 夏正龙, 蔡缪荧, 等, 2019. 罗氏沼虾养殖群体表型性状间的相关性及类群差异分析[J]. 中国水产科学, 26(6): 1075-1085.
- AFLALO E D, DANDU R S N, VERGHESE J T, *et al*, 2014. Neo-females production and all-male progeny of a cross between two Indian strains of prawn (*Macrobrachium rosenbergii*): Population structure and growth performance under different harvest strategies [J]. Aquaculture, 428/429: 7-15.
- COHEN D, RAANAN Z, BRODY T, 1981. Population profile development and morphotypic differentiation in the giant freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* (de Man) [J]. Journal of the World Mariculture Society, 12(2): 231-243.
- DINH H, NGUYEN N H, 2014. Genetic inheritance of female and male morphotypes in giant freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* [J]. PLoS One, 9(2): e90142.
- KARPLUS I, 2005. Social control of growth in *Macrobrachium rosenbergii* (De Man): a review and prospects for future research [J]. Aquaculture Research, 36(3): 238-254.
- KURIS A M, RA'ANAN Z, SAGI A, *et al*, 1987. Morphotypic differentiation of male malaysian giant prawns, *Macrobrachium rosenbergii* [J]. Journal of Crustacean Biology, 7(2): 219-237.
- LIU J Y, YANG G L, KONG J, *et al*, 2020. Using single-step genomic best linear unbiased prediction to improve the efficiency of genetic evaluation on body weight in *Macrobrachium rosenbergii* [J]. Aquaculture, 528: 735577.
- MEDRADO B D, PEDROSA V B, PINTO L F B, 2021. Meta-analysis of genetic parameters for economic traits in sheep [J]. Livestock Science, 247: 104477.
- MEUWISSEN T H E, HAYES B J, GODDARD M E, 2001. Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps [J]. Genetics, 157(4): 1819-1829.
- RA'ANAN Z, SAGI A, WAX Y, *et al*, 1991. Growth, size rank, and maturation of the freshwater prawn, *Macrobrachium rosenbergii*: analysis of marked prawns in an experimental population [J]. The Biological Bulletin, 181(3): 379-386.
- RANJEET K, KURUP B M, 2002. Heterogeneous individual growth of *Macrobrachium rosenbergii* male morphotypes [J]. Naga, 25(2): 13-18.
- ROBERTSON A, LERNER I M, 1949. The heritability of all-or-none traits: viability of poultry [J]. Genetics, 34(4): 395-411.
- WENNER A M, 1985. Factors in Adult Growth [M]. Rotterdam, Netherlands: A.A. Balkema: 277-312.
- WORTHAM J L, VANMAURIK L N, PRICE W W, 2014. Setal morphology of the grooming appendages of *Macrobrachium rosenbergii* (Crustacea: Decapoda: Caridea: Palaemonidae) and review of decapod setal classification [J]. Journal of Morphology, 275(6): 634-649.

AN ANALYSIS ON GENETIC VARIATION OF THRESHOLD TRAITS OF FEMALE AND MALE MORPHOTYPES IN *MACROBRACHIUM ROSENBERGII*

WANG Jing-Wen^{1,2}, YANG Guo-Liang^{3,4}, KONG Jie², XIA Zheng-Long⁴, SUI Juan², TANG Qiong-Ying³,
LUO Kun², DAI Ping², MENG Xian-Hong², CHEN Li-Mei¹, LUAN Sheng²

(1. College of Fisheries, Tianjin Agricultural University, Tianjin 300384, China; 2. Key Laboratory for Sustainable Development of Marine Fisheries, 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. Huzhou University, Huzhou 313000, China; 4. Jiangsu Shufeng Prawn Breeding Co. Ltd., Gaoyou 225600, China)

Abstract In morphology of the second pereopod, male *Macrobrachium rosenbergii* could be divided into four types: small clawed (SM) male, orange clawed (OC) male, blue clawed (BC) male, and old blue clawed (OBC) male. In gonadal development status, female shrimp could be divided into four types: immature female (IF), mature ovary female (MOF), berried female (BF), and spawned female (SF). Results show that body weight between the male and female shrimps in different morphotypes are significantly different. To explore whether the proportion of different types of male and female can be selected to indirectly improve the yield, genetic parameters of the above-mentioned traits and their genetic correlation with the harvest weight in high-density pond culture mode were evaluated for the first time. A total of 40 935 individual records were collected in two generations of the *M. rosenbergii* population. Genetic parameters for binary traits (0 and 1) of different morphotypes were estimated using sire-dam breeding analysis model and threshold statistical model. A multi-trait threshold-animal model was established to estimate the genetic correlation between the morphotypes and the harvest weight of males and females. The estimated heritability of threshold traits for male and female morphotypes between and within generations were 0.08~0.12 and 0.04~0.22, respectively. The genetic correlation between threshold traits of OC or BC morphotypes and the harvest weight varied from 0.01 to 0.43, and those between threshold traits of female morphotypes and the harvest weight traits were moderate (-0.61~0.53). This study confirmed that the threshold traits of male and female morphotypes had additive genetic variation in high-density pond culture mode. For male shrimp, the two breeding goals of increasing the proportion of OC male shrimp and increasing the growth rate can be achieved simultaneously. For females, increasing the proportion of IF individuals in the population will reduce the whole growth rate, and it is difficult to improve the two traits at the same time.

Key words *Macrobrachium rosenbergii*; claw color; morphotypes; threshold trait; genetic parameter