

斑节对虾耐氨氮和淡水应激性状的遗传参数估计

周发林^{1,2}, 杨其彬², 黄建华², 姜松^{1,2}, 杨丽诗², 张汤生³, 江世贵²

(1. 中国水产科学研究院南海水产研究所深圳试验基地, 广东深圳 518121; 2. 中国水产科学研究院南海水产研究所, 农业农村部南海渔业资源开发利用重点实验室, 广东广州 510300; 3. 饶平晟源水产育苗场, 潮州市饶平县海山镇东港管理区, 广东饶平 515724)

摘要: 该研究以高氨氮和淡水胁迫致死时间为衡量指标, 估计了斑节对虾 (*Penaeus monodon*) 耐氨氮和淡水应激性状的遗传参数。以斑节对虾“南海 1 号”和非洲品系为亲本, 建立了 27 个全同胞家系, 含 5 个半同胞家系。利用单性状动物模型和 ASReml 软件估计斑节对虾幼体阶段的耐氨氮和淡水应激性状的方差组分和遗传参数。通过最佳线性无偏预测法估计所有个体和家系耐氨氮和淡水应激性状的育种值。斑节对虾耐氨氮和耐低盐的遗传力分别为 0.11 ± 0.04 和 0.29 ± 0.08 , 且统计检验达到显著水平。斑节对虾耐氨氮和淡水应激性状的家系表型值相关系数为 0.15, 表现为低度线性正相关。斑节对虾耐氨氮和淡水应激性状的家系育种值相关系数为 0.57, 表现为中度线性正相关。因此在进行斑节对虾耐氨氮性状选育时, 耐淡水应激性状也能得到一定的改良。

关键词: 斑节对虾; 耐氨氮; 耐淡水应激; 遗传参数

中图分类号: S 917.4

文献标志码: A

开放科学 (资源服务) 标识码 (OSID):



Estimation of genetic parameters for ammonia nitrogen and freshwater tolerance traits in *Penaeus monodon*

ZHOU Falin^{1,2}, YANG Qibing², HUANG Jianghua², JIANG Shong^{1,2},
YANG Lishi², ZHANG Tangsheng³, JIANG Shigui²

(1. Shenzhen Base of South China Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Shenzhen 518121, China; 2. Key Laboratory of South China Sea Fishery Resources Exploitation & Utilization, Ministry of Agriculture and Rural Affairs; South China Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Guangzhou 510300, China; 3. Raoping Shengyuan Aquatic Nursery Farm, East Port Management Zone of Haishan Town, Raoping 515724, China)

Abstract: Taking lethal time of high ammonia nitrogen and freshwater tolerance as indices, we estimated the heritability of ammonia nitrogen tolerance and freshwater tolerance of *Penaeus monodon*. We established 27 full-sib families including five half-sib families of *P. monodon* based on two breeding populations of *P. monodon* from Nanhai No.1 and African strain. Besides, we estimated the variance components and genetic parameters for ammonia nitrogen tolerance and freshwater tolerance by using one trait animal model and ASReml software. Then we calculated the estimated breeding values of all animals and families with best linear unbiased prediction. The heritability for ammonia nitrogen tolerance and freshwater tolerance were 0.11 ± 0.04 and 0.29 ± 0.08 , respectively ($P < 0.05$). The family phenotypic value correlation coefficients between ammonia nitrogen tolerance and freshwater tolerance was

收稿日期: 2019-04-21; 修回日期: 2019-06-18

资助项目: 现代农业产业技术体系建设专项资金 (CARS-48); 广东省 2018 年促进经济发展专项 (SDYY-2018-02); 广东省海洋渔业科技攻关与研发项目 (A201701A01); 深圳市现代农业和海洋生物产业扶持计划 (生物产业类 20170428152352908); 广东省科技计划项目 (2014B020202003)

作者简介: 周发林 (1975—), 男, 博士, 研究员, 从事水产动物遗传育种与分子生物学研究。E-mail: zhoufalun@aliyun.com

通信作者: 江世贵 (1964—), 男, 博士, 研究员, 从事水产动物遗传育种与分子生物学研究。E-mail: jiangsg@21cn.com

0.15, showing low linear positive correlation and statistically insignificant difference. The family breeding value correlation coefficients between ammonia nitrogen tolerance and freshwater tolerance was 0.57, showing moderate linear positive correlation and statistically significant difference ($P < 0.01$). Thus, the resistance to freshwater stress can also be improved to some extent with selection of characteristics of ammonia tolerance of *P. monodon*.

Key words: *Penaeus monodon*; ammonia nitrogen tolerance; freshwater tolerance; genetic parameter

斑节对虾 (*Penaeus monodon*) 是养殖对虾中体形最大、经济价值较高的一种, 也是我国南方传统养殖对虾种类之一, 在半咸淡水或海水、淡水资源丰富的对虾养殖区都适合养殖, 特别适合大规模虾养殖^[1-2]。在“十一五”、“十二五”期间, 中国水产科学研究院南海水产研究所在国家和省部级项目资助下, 已开展了斑节对虾育种研究, 培育出了生长快的斑节对虾新品种“南海1号”和生长快、成活率高的杂交新品种“南海2号”, 此外还培育了多个具有不同遗传性状差异的育种材料。但是, 仅仅改善生长性状、瞄准产量目标是远远不够的, 对抗逆性状以及与养殖生态环境相适应的性状的选育, 成为当前斑节对虾产业可持续发展亟待解决的重要问题。盐度和氨氮含量是斑节对虾养殖过程中非常重要的环境因子, 对其生长、呼吸代谢、免疫防御、存活都有着非常重要的影响^[3-5]。培育抗逆性状得到明显改良的斑节对虾品种(耐氨氮品系和低盐品系)是其产业的迫切需要。

估计遗传参数是开展育种工作的重要依据, 对选择育种方案的制定具有非常重要的指导意义^[6]。目前, 水产动物遗传参数的研究主要集中在数量性状遗传力的估计, 如草鱼 (*Ctenopharyngodon idellus*)^[7]、鳊 (*Siniperca chuatsi*)^[8]、日本囊对虾 (*Mar-supenaeus japonicus*)^[9]、斑点叉尾鲷 (*Ictalurus punctatus*)^[10]、文蛤 (*Meretrix meretrix*)^[11]、凡纳滨对虾 (*Litopenaeus vannamei*)^[12]、脊尾白虾 (*Exopalaemon carinicauda*)^[13]、缢蛏 (*Sinonovacula constricta*)^[14]、中间球海胆 (*Strongylocentrotus intermedius*)^[15] 等生长性状的遗传力估计, 以及长牡蛎 (*Crassostrea gigas*) 肉质和壳色性状的遗传力分析^[16] 等。目前, 关于水产动物抗逆性状的遗传参数估计研究不多。已报道的有虹鳟 (*Oncorhynchus mykiss*) 耐低溶解氧等性状^[17-18], 凡纳滨对虾存活和耐低氧性状^[19-20], 大黄鱼 (*Larimichthys crocea*) 耐低氧、低盐、低 pH 等抗逆性状^[21], 三疣梭子蟹 (*Portunus trituberculatus*) 耐低盐性状^[22], 以及中国明对虾 (*Fenneropenaeus chinensis*) 耐高氨氮、高

pH 遗传力^[23] 等。

目前, 有关斑节对虾遗传参数的估计主要集中在生长和存活性状方面。Sun 等^[24] 估计了 6 月龄斑节对虾体长、体质量等生长性状的遗传力。Macbeth 等^[25] 对斑节对虾繁殖性状的遗传力进行了估计。Kenway 等^[26] 对池塘养殖斑节对虾生长性状的遗传力和遗传相关进行了估计。Benzie 等^[27] 对斑节对虾幼虾生长性状的遗传力进行了估计。Krishna 等^[28] 对斑节对虾生长和存活性状的遗传力进行了估计。有关斑节对虾抗逆性状遗传参数的研究尚未见报道。

本研究利用定向交尾技术建立斑节对虾全同胞(半同胞)家系, 分别以高氨氮和淡水胁迫致死时间为衡量指标, 采用方差分析法估计了斑节对虾氨氮耐受性和淡水应激性状的遗传参数, 首次对斑节对虾抗逆性状进行了遗传评估, 为其抗逆良种选育提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 实验材料

以保存在斑节对虾遗传育种中心(中国水产科学研究院南海水产研究所深圳试验基地)的斑节对虾“南海1号”和非洲品系亲虾构建家系, 用于氨氮和淡水应激性状的遗传参数估计。雌性和雄性亲虾分池暂养并用眼柄数字环对其标记。已经自然交配成熟的雌虾, 单独对其进行产卵和苗种培育, 构建家系。未自然交配的雌虾蜕壳后, 参照杨其彬等^[29] 方法, 用挤压或解剖法将雄虾精荚取出, 并移植到雌虾纳精囊中, 完成定向交尾, 构建家系。

2014年4月, 成功建立了全同胞家系27个, 其中包括5个父系半同胞家系。27个家系虾苗培育到P₁₅后, 随机取1000尾移入标粗车间水泥池, 分别单独培育30d后用于耐氨氮和淡水应激实验。

1.2 实验方法

1.2.1 氨氮胁迫 实验在斑节对虾遗传育种中心进行。在正式氨氮胁迫实验前, 需进行预实验, 确

定氨氮胁迫浓度。预实验共设计了5个氨氮浓度梯度(50 mg·L⁻¹、90 mg·L⁻¹、110 mg·L⁻¹、130 mg·L⁻¹和150 mg·L⁻¹), 氨氮浓度用氯化铵(分析纯)来调节。实验结果表明, 氨氮质量浓度为90 mg·L⁻¹时实验虾96 h全部死亡, 因此确定本次实验用此浓度进行耐氨氮性状遗传参数估计。

从标粗池中每个家系挑选100尾大小均匀的幼虾[(3.46±0.10)g]进行荧光标记, 并暂养24 h, 然后将100尾个体随机分成2组, 每组50尾, 分别混养于2个6 m³水体的水泥池中, 采用高浓度氨氮(90 mg·L⁻¹)进行胁迫实验。实验期间不充气, 每12 h换1次实验用水, 每次全部换掉。每隔2 h统计1次每个水泥池的对虾死亡数据, 捞取死虾, 并记录死亡对虾对应的家系, 直至全部对虾死亡, 实验结束。

1.2.2 淡水应激胁迫 从标粗池中每个家系挑选100尾大小均匀的幼虾(3.5±0.10)g进行荧光标记, 并暂养24 h, 然后每个家系分成2份, 每份50尾, 混养于2个6 m³水体的水泥池中, 进行淡水应激胁迫实验。实验期间, 每隔10 min统计1次每个水泥池的对虾死亡数据, 捞取死虾, 并记录死亡对虾对应的家系, 直至全部对虾死亡, 实验结束。

1.3 统计分析

采用SPSS 19.0软件一般线性模型(general linear model, GLM), 检验家系间在耐氨氮和淡水应激性状上是否存在显著性差异。

统计模型为单性状动物模型和ASReml软件进行方差组分估计, 具体模型形式:

$$y = \mu + t_i + \alpha_j + e_{ij}$$

式中 y 为高氨氮或淡水应激胁迫中的个体存活时间, μ 为总体均值, t_i 为池子固定效应, α_j 为个体加性遗传效应, e_{ij} 为随机残差。

家系全同胞效应包括环境效应、非加性遗传效应和母本效应。已有的研究表明, 应用动物模型分析方差组分时, 加入和未加入家系全同胞效应, 遗

传力估计值差异较大^[30-32]。当模型加入和未加入家系全同胞效应时, 似然比率检验(likelihood ratio test, LRT)差异不显著, 则模型中不应加入家系全同胞效应, 遗传力估值更为准确^[10, 32]。本研究在收获高氨氮或淡水应激性状方差组分估计时, 模型加入和未加入家系全同胞效应, 似然比率检验差异不显著, 因此在模型中剔除了家系全同胞效应。

收获高氨氮或淡水应激的遗传力(h^2)计算公式为:

$$h^2 = \frac{\sigma_a^2}{\sigma_a^2 + \sigma_e^2}$$

式中 σ_a^2 为加性遗传方差组分, σ_e^2 为残差方差组分。

因为高氨氮或淡水应激胁迫实验是分开进行的, 故无法在个体水平上估计性状间的表型相关, 因此, 本研究进行了性状间家系表型值和育种值的相关分析。通过ASReml V4.1软件的单性状动物模型, 估计出收获高氨氮和淡水应激性状间的表型相关系数和育种值相关系数。

2 结果

2.1 氨氮耐受性和淡水应激性状的描述性统计量

27个家系幼虾阶段的耐氨氮存活平均时间为35.66 h, 变异系数达到68.26%; 27个家系耐淡水应激存活平均时间为122.56 min, 变异系数达到43.63%(表1)。图1以箱线图的形式给出了斑节对虾27个家系耐氨氮和淡水应激存活时间的平均值、最小值、最大值、异常值、中位数、第一四分位数以及第三四分位数。家系间耐氨氮和淡水应激存活时间的中位数存在较大差异, 且一般线性模型分析表明家系间耐氨氮和淡水应激性状差异极显著($P<0.01$)。

2.2 氨氮耐受性和淡水应激性状的方差组分、遗传力和遗传相关

斑节对虾耐氨氮性状的遗传力为0.11±0.04, 属于低遗传力(表2)。耐淡水应激的遗传力为0.29±

表1 斑节对虾27个家系耐氨氮耐和淡水应激存活时间的表型参数

Tab.1 Phenotypic parameters of ammonia nitrogen tolerance and freshwater tolerance for 27 families of *P. monodon*

性状 trait	平均值 mean	标准差 standard deviation	变异系数/% coefficient of variation	最大值 maximum	最小值 minimum
耐氨氮存活/h survival for ammonia nitrogen tolerance	35.66	24.34	68.26	98	2
耐淡水应激存活/min survival for freshwater tolerance	122.56	53	43.63	330	15

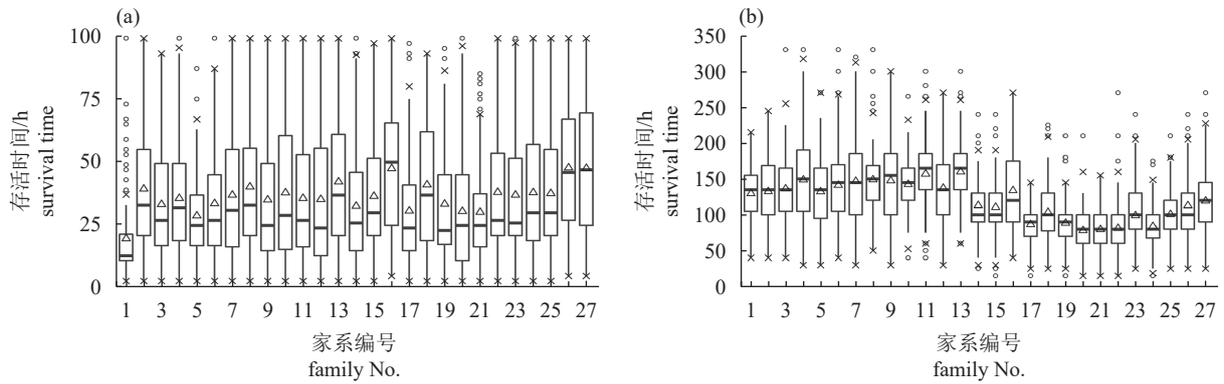


图1 斑节对虾家系耐氨氮 (a) 和淡水应激 (b) 存活时间的箱线图

盒子包含了中位数、第一四分位数和第三四分位数；×、-、△和○依次表示平均值、最小值、最大值和异常值

Fig.1 Box plots of ammonia nitrogen tolerance (a) and freshwater tolerance (b) survival time for *P. monodon* families

The boxes contain median, 25th and 75th percentiles; ×, -, △ and ○ represent mean, minimum, maximum and outliers, respectively.

0.08，属于中等遗传力。通过 LRT 检验分析表明，耐氨氮性状和耐淡水应激性状的遗传力达到显著水平。

斑节对虾耐氨氮和淡水应激家系表型值相关系数为 0.15，遗传相关系数为 0.57。统计检验分析表

明，家系表型相关系数不显著 ($P>0.05$)，家系遗传相关系数达到了极显著水平 ($P<0.01$)。根据本研究构建的散点图 (图 2)，各个家系的耐氨氮和淡水应激性状育种值的数据点分布分散，但有明显的直线关系。各个家系的耐氨氮和淡水应激性状表型值的

表2 斑节对虾耐氨氮和淡水应激性状的方差组分和遗传力

Tab.2 Variance components, heritabilities of ammonia nitrogen tolerance and freshwater tolerance for *P. monodon*

性状 trait	方差 variance				
	表型方差 (σ_p^2) phenotypic variance	加性方差 (σ_a^2) additive genetic variance	残差方差 (σ_e^2) residual variance	遗传力 (h^2) heritability	遗传力显著性 significantly different heritability
耐氨氮/h ammonia nitrogen tolerance	588.27	66.30	521.97	0.11±0.04	* ($P<0.05$)
耐淡水应激/min freshwater tolerance	2 663.50	783.48	1 880.00	0.29±0.08	* ($P<0.05$)

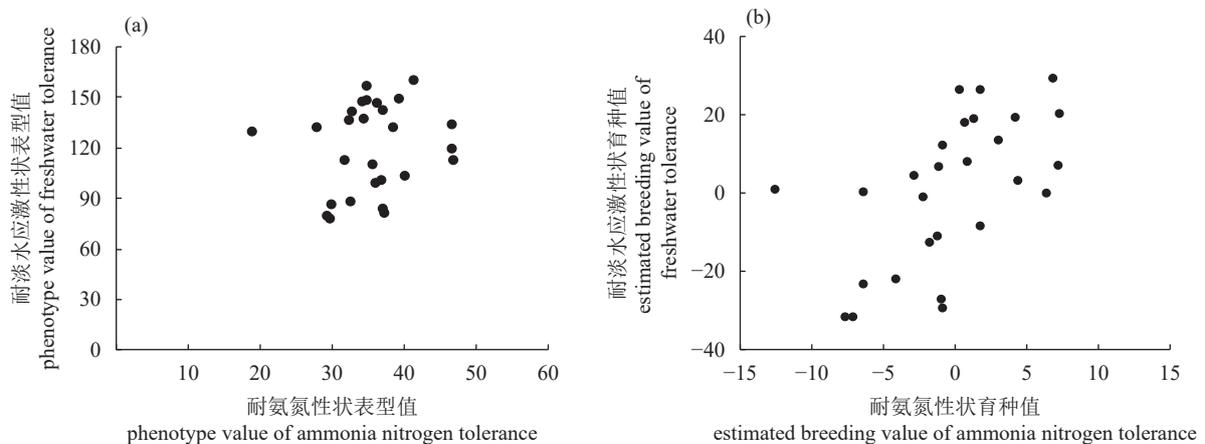


图2 斑节对虾家系耐氨氮性状和耐淡水应激性状表型值 (a) 与育种值 (b) 散点图

Fig.2 Scatter plot of phenotype value (a) and breeding value (b) of ammonia nitrogen tolerance and freshwater tolerance for *P. monodon*

数据点分布分散, 且无明显的直线关系。

3 讨论

本研究显示, 利用斑节对虾“南海1号”和非洲品系群体构建的27个家系耐氨氮性状和耐淡水应激性状变异系数较大, 分别为68.26%和43.63%(表1), 且一般线性模型分析表明家系间耐氨氮和淡水应激性状差异极显著($P < 0.01$), 因此, 本研究认为斑节对虾“南海1号”和非洲品系群体耐氨氮性状和耐淡水应激性状具有较大的选育潜力。

在进行抗逆性状遗传力分析时, 成活率或存活时间常被作为动物抗性大小的指标^[33-35], 成活率为阈性状, 其遗传参数估计有多种, 在水产动物中应用的有线性动物模型^[22, 36-37]和公母畜阈模型^[10, 21, 38]等方法。有学者认为采用常规性线性模型估计阈性状的遗传参数, 结果不是很理想^[39], 而利用广义线性混合模型(GLMM)方法或公母畜阈模型对阈性状的遗传参数进行估计更为合适^[40]。当把存活时间作为动物抗性大小的指标时, 抗逆性状为连续性性状, 对其遗传参数进行估计时, 应用常规线性模型分析能得到理想的结果^[35]。本研究在进行氨氮耐受性和淡水应激性状遗传力分析时, 存活时间被作为斑节对虾抗性大小的指标。因此, 本研究采用一般线性动物模型估计了斑节对虾氨氮耐受性和淡水应激性状遗传力。有关水产动物抗逆性状遗传力的报道较少, 且都属于中低遗传力, 如九孔鲍(*Haliotis diversicolor supertexta*)养殖群体耐低盐性状遗传力估计值为 0.056 ± 0.022 ^[38]; 大黄鱼耐低盐、低溶解氧和低pH值遗传力估计值分别为0.23、0.10和0.23^[21]; 大菱鲆(*Scophthalmus maximus*)耐高温性状遗传力为0.026^[32]; 三疣梭子蟹Ⅱ期幼蟹和80日龄稚蟹耐低盐性状的遗传力为0.18~0.20^[22]等。本研究与上述结果类似, 斑节对虾耐氨氮性状的遗传力为低遗传力(0.11 ± 0.04), 耐淡水应激性状的遗传力为中遗传力(0.29 ± 0.08)。性状遗传力水平是选择育种的重要依据, 一般认为高遗传力性状, 通过个体选育或群体选育的方法能够达到较好的选育效果, 对于中低遗传力的性状, 采用家系选育或家系内选育效果会更好^[41]。因此, 在开展斑节对虾耐氨氮或淡水应激性状选育时, 家系选育更为合适。

育种工作中, 性状间的相关参数是制定目标性状的重要依据。有的性状可通过与其他相关性较高性状的选育达到间接选育的目的^[42]。研究发现, 生

长与抗逆性状的相关性较小或不相关, 如斑节对虾收获体质量与成活率的育种值相关系数为0.05($P > 0.05$)^[28], 大菱鲆生长和耐高温性状的相关系数仅为0.04($P > 0.05$)^[32], 斑点叉尾鲷基础群体家系收获体质量和存活性状育种值相关系数为0.065($P > 0.05$)^[10], 九孔鲍生长性状与耐低盐性状无显著相关^[38]。因此, 在开展斑节对虾等上述物种的良种选育时, 育种目标只考虑生长性状, 育种核心群体经过多代选育后, 其抗逆性状(存活、耐高温或耐低盐性状)不会得到有效改良, 甚至可能会衰退。因此, 在育种规划时有必要采用经济加权系数或百分比赋值方式, 对抗逆性状进行一定的加权。目前有关抗逆性状之间的相关性分析很少, 栾生等^[35]研究表明中国对虾抗WSSV存活时间与成活率之间为负相关。本研究中斑节对虾耐氨氮和淡水应激性状的家系表型值相关系数较小, 表现为低度线性正相关($R = 0.15$, $P > 0.05$)。斑节对虾耐氨氮和淡水应激性状的家系育种值相关系数表现为中高度线性正相关($R = 0.57$, $P < 0.01$)。因此在进行耐氨氮选育时, 核心育种群体多代选育后, 其耐淡水应激性状也能得到一定的改良。

参考文献:

- [1] 江世贵, 杨丛海, 周发林, 等. 斑节对虾种虾繁育技术 [M]. 北京: 海洋出版社, 2013: 1-5.
- [2] 周凯敏, 江世贵, 黄建华, 等. 斑节对虾 *Chitinase-2* 基因的克隆及其在蜕皮和幼体发育过程中的表达分析 [J]. 南方水产科学, 2017, 13(4): 59-68.
- [3] 孙苗苗, 黄建华, 杨其彬, 等. 13个斑节对虾家系的生长及抗氨氮特性比较 [J]. 上海海洋大学学报, 2011, 20(4): 510-516.
- [4] 李永, 杨其彬, 苏天凤, 等. 氨氮对斑节对虾的毒性及免疫指标的影响 [J]. 上海海洋大学学报, 2012, 21(3): 358-362.
- [5] 黄建华, 李永, 杨其彬, 等. 斑节对虾家系氨氮耐受性的比较 [J]. 南方水产科学, 2012, 8(6): 37-43.
- [6] 盛志廉, 陈瑶生. 数量遗传学 [M]. 北京: 科学出版社, 2001: 42-74.
- [7] 姜鹏, 韩林强, 白俊杰, 等. 草鱼生长性状的遗传参数和育种值估计 [J]. 中国水产科学, 2018, 25(1): 18-25.
- [8] 卢薛, 孙际佳, 王海芳, 等. 鳊鱼生长性状遗传参数的估计 [J]. 中国水产科学, 2016, 23(6): 1268-1278.
- [9] 郑静静, 刘建勇, 蒋湘, 等. 日本囊对虾早期生长性状遗传参数估计 [J]. 中国水产科学, 2017, 24(4): 710-717.
- [10] 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.
- [11] 梁冰冰, 王鸿霞. 文蛤早期发育阶段生长性状遗传参数的估计 [J]. 海洋科学, 2016, 40(3): 47-52.

- [12] 郑静静, 刘建勇, 刘加慧, 等. 凡纳滨对虾 (*Litopenaeus vannamei*) 不同生长阶段体重的遗传参数和育种值估计 [J]. 海洋与湖沼, 2016, 47(5): 1005-1012.
- [13] 李吉涛, 李健, 刘萍, 等. 脊尾白虾 (*Exopalaemon carinicauda*) 体长和体重遗传力的估计 [J]. 海洋与湖沼, 2013, 44(4): 968-972.
- [14] 李浩, 薛宝宝, 李炼星, 等. 缙蛭快长选育系早期生长性状的遗传参数估计 [J]. 海洋渔业, 2018, 40(3): 342-349.
- [15] 韩奋杰, 张伟杰, 秦宇博, 等. 中间球海胆幼体及稚海胆生长性状的遗传参数估计 [J]. 大连海洋大学学报, 2017, 32(2): 145-149.
- [16] 王雪磊, 李琪, 于红, 等. 长牡蛎壳金性状遗传参数评估及与生长性状的关联分析 [J]. 水产学报, 2016, 40(12): 1889-1896.
- [17] HYUMA K, NOBUYUKI I, AKIHIRO K. Estimation of heritability of tolerance to low-salinity by factorial mating system in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) [J]. Suisan Zoshoku, 2001b, 49(2): 253-260.
- [18] HYUMA K, NOBUYUKI I, AKIHIRO K. Estimation of heritability of tolerance to low-oxygen water in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) [J]. Suisan Zoshoku, 2002, 50(3): 369-374.
- [19] 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.
- [20] 郝登春, 栾生, 曹宝祥, 等. 凡纳滨对虾家系幼虾淡化和养殖阶段存活性状遗传参数估计 [J]. 渔业科学进展, 2018, 39(1): 90-97.
- [21] 王晓清, 王志勇, 何湘蓉. 大黄鱼 (*Larimichthys crocea*) 耐环境因子试验及其遗传力的估计 [J]. 海洋与湖沼, 2009, 40(6): 781-785.
- [22] 王正, 高保全, 刘萍, 等. 三疣梭子蟹 (*Portunus trituberculatus*) 耐低盐的遗传力估计 [J]. 渔业科学进展, 2015, 36(3): 74-78.
- [23] 黄付友. “黄海1号”中国对虾生长性状和对高pH、高氨氮抗性遗传力的估计 [D]. 青岛: 中国海洋大学, 2007: 33-41.
- [24] SUN M M, HUANG J H, JIANG S G, et al. Estimates of heritability and genetic correlations for growth-related traits in the tiger prawn *Penaeus monodon* [J]. Aquacult Res, 2015, 46(6): 1363-1368.
- [25] MACBETH M, KENWAY M, SALMON M, et al. Heritability of reproductive traits and genetic correlations with growth in the black tiger drawn *Penaeus monodon* reared in tanks [J]. Aquaculture, 2007, 270(1/2/3/4): 51-56.
- [26] 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(1/2/3/4): 138-145.
- [27] BENZIE J H, KENWAY M, TROTT L. Estimates for the heritability of size in juvenile *Penaeus monodon* prawns from half-sib matings [J]. Aquaculture, 1997, 152(1/2/3/4): 49-53.
- [28] KRISHNA G, GOPIKRISHNA G, GOPAL C A, et al. Genetic parameters for growth and survival in *Penaeus monodon* cultured in India [J]. Aquaculture, 2011, 318(1/2): 74-78.
- [29] 杨其彬, 温为庚, 黄建华, 等. 斑节对虾4个不同群体建立家系的生长及成活 [J]. 南方水产, 2010, 6(3): 36-40.
- [30] MARTINEZ V, NEIRA R, GALL G E. Estimation of genetic parameters from pedigreed populations: lessons from analysis of alevin weight in coho salmon *Oncorhynchus kisutch* [J]. Aquaculture, 1999, 180(3/4): 223-236.
- [31] CASTILLO-JUAREZ H, CASARES J C, VILLELA C C, et al. Heritability for body weight at harvest size in the Pacific white shrimp, *Penaeus (Litopenaeus) vannamei*, from a multi-environment experiment using univariate and multivariate animal models [J]. Aquaculture, 2007, 273(1): 42-49.
- [32] 刘宝锁, 张天时, 孔杰, 等. 大菱鲆生长和耐高温性状的遗传参数估计 [J]. 水产学报, 2011, 35(11): 1601-1606.
- [33] ARGUE B J, ARCE S M, LOTZ J M, et al. Selective breeding of Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*) for growth and resistance to Taura Syndrome Virus [J]. Aquaculture, 2002, 204(3/4): 447-460.
- [34] GITTERLE T, SALTE R, GJERDE B, et al. Genetic (co)variation in resistance to White Spot Syndrome Virus (WSSV) and harvest weight in *Penaeus Litopenaeus vannamei* [J]. Aquaculture, 2005, 246(1/2/3/4): 139-149.
- [35] 栾生, 孔杰, 张天时, 等. 基于表型值和育种值的中国对虾生长、抗逆性状相关分析 [J]. 海洋水产研究, 2008, 29(3): 14-20.
- [36] CHARO K H, KOMEN H, REZK M A, et al. Heritability estimates and response to selection for growth of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) in lowinput earthen ponds [J]. Aquaculture, 2006, 261(2): 479-486.
- [37] GITTERLE T, RYE M, SALTE R, et al. Genetic (co)variation in harvest body weight and survival in *Penaeus (Litopenaeus) vannamei* under standard commercial conditions [J]. Aquaculture, 2005, 243(1/2/3/4): 83-92.
- [38] 蒋湘, 刘建勇, 赖志服. 九孔鲍 (*Haliotis diversicolor supertexta*) 耐低盐与生长性状的遗传参数评估 [J]. 海洋与湖沼, 2014, 45(3): 542-547.
- [39] 殷宗俊, 张勤. 利用GLMM方法估计家畜阈值性状的遗传力 [J]. 中国农业大学学报, 2005, 10(6): 33-36.
- [40] ØDEGÅRDA J, OLESEN I, GJERDE B, et al. Evaluation of statistical models for genetic analysis of challenge test data on ISA resistance in Atlantic salmon (*Salmo salar*): prediction of progeny survival [J]. Aquaculture, 2007, 266(1/2/3/4): 70-76.
- [41] 赵存发, 高佃平, 李金泉, 等. 内蒙古白绒山羊体重性状遗传力的估计 [J]. 畜牧与饲料科学, 2010, 20(6): 73-74.
- [42] 何玉英, 王清印, 谭乐义, 等. 中国对虾生长性状的遗传力和遗传相关估计 [J]. 安徽农业科学, 2011, 39(17): 10499-10502.