

水产动物选择育种的近交分析^{*}

孔杰^{1**} 金武^{1,2} 栾生¹ 田焱^{1,3} 张天时¹ 罗坤¹

1. 中国水产科学研究院黄海水产研究所, 农业部海洋渔业资源可持续利用重点开放实验室, 青岛 266071;

2. 上海海洋大学水产与生命学院, 上海 201306; 3. 大连水产学院生命科学与技术学院, 大连 116023

摘要 采用随机模拟技术模拟了水产动物的群体选择流程, 比较分析了 15 个世代后群体的近交系数、近交率、选择反应、表型值等参数. 模拟分析中, 亲本的雌雄比例定为 1:1, 选种数量设定 500, 1000 和 2000 个个体, 个体产卵量分别设为 10^4 , 5×10^4 , 1×10^5 , 2×10^5 , 5×10^5 和 1×10^6 共 6 个梯度, 选种池塘个数设为 1, 2, 3. 采用个体选择和家系内选择两种方式选择留种. 结果表明, 产卵量、个体选择方式和选择池塘数目是影响水产动物群体选择中近交系数和选择反应的 3 个最主要的因素. 进一步的分析认为, 目前水产动物群体选择技术能够导致育种群体严重近交, 应采取相应的近交控制策略, 主要包括增加有效群体的数目、增加池塘数目以及选择合适的选育方法.

关键词 群体选择 近交 有效群体 选择反应 水产动物

群体选择, 也称个体选择, 具有简单易行, 短时期内可取得较大遗传进展等特点, 是一种重要的选择育种方法, 也是大部分水产动物普遍采用的育种方法. 大多水产动物的繁殖力强, 产生的后代数量大, 通过提高选择强度, 短期内可以实现性状的快速改良^[1-3]. 然而这种高繁殖力特性, 意味着入选的大部分个体, 可能来自少数父母本, 在不加以控制的情况下, 育种群体的近交系数可能升高很快^[4]. 已有研究表明, 多数类别的水产动物, 如鱼类^[5-8]、贝类^[9,10]和虾类^[11]等, 普遍存在近交衰退的问题. 近交衰退不但会降低已经改良性状的性能, 也会引起其他性状退化, 如存活率和繁殖力等, 最终导致育种工作功亏一篑.

研究表明, 有效群体大小、亲本生产的后代数量, 选择强度, 配种方案, 遗传力高低等都是影响群体近交水平的重要因子^[12,13]. 在一般情况下, 多数研究者以养殖群体所有个体计算有效群体大小. 实际上, 对于一个养殖群体而言, 群体的繁殖包括

苗种培育、成体养殖、亲体培育等不同生产环节, 每个环节都有可能降低有效群体的大小, 从而影响群体的近交水平. 以多数虾蟹类的生产为例, 在苗种培育阶段, 由于苗种培育池大小的限制, 每个池中只能容纳一个群体的部分个体. 正常的苗种生产中, 一对亲本生产能够产出大量的后代, 一个育苗池生产的苗种又可覆盖相当大的养殖面积, 包括多个养殖池塘. 如果选种仅限于一个或少数几个养殖池, 每代的有效群体大小将受到很大的影响, 近交系数也会因此被快速提高.

本文参照中国对虾一般生产状况及育种参数, 模拟群体选育过程, 通过设定不同的产卵量、留种数量、池塘数, 对选育 15 个世代后群体的近交系数、近交率、选择反应、表型值和近交衰退等参数进行对比分析, 寻找群体选择流程中的近交瓶颈, 并针对群体选择中的近交情况, 建议控制近交的策略和方法, 以期对水产动物育种的可持续发展提供借鉴和参考.

2009-2-24 收稿, 2009-5-31 收修稿稿

^{*} 国家“八六三”计划(批准号: 2006AA10A404, 2006AA10A406)和自然科学基金(批准号: 30700623)资助项目

^{**} E-mail: kongjie@sina.com

©1994-2018 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. <http://www.cnki.net>

1 材料与方 法

1.1 生产设施

育苗池 30 m³, 养殖池 30 km².

1.2 群体参数

以中国对虾生长性状和相关参数为基础^[14], 体重的遗传力: 0.22, 标准差: 3.75, 变异系数: 25%.

1.3 生产参数

参照中国对虾生产实践, 设定卵子孵化密度 1×10⁵ 枚/m³, 出苗率 83.3%; 养殖池放苗量 15 尾/m², 养殖存活率为 70%; 平均收获体重 15 g/尾.

设定一般水产动物的相关参数为: 群体雌雄比例 1:1, 群体内随机交配. 根据不同水产动物的差异, 设置 6 个产卵量梯度: 1×10⁴ 枚, 5×10⁴ 枚, 1×10⁵ 枚, 2×10⁵ 枚, 5×10⁵ 枚, 1×10⁶ 枚. 每代留种个体的数量设定为 3 个梯度: 250 对、500 对、1000 对.

1.4 生产过程与选择方法

依照产卵量大小, 挑选不同数量亲本个体, 置育苗池中产卵. 达到出池规格的幼苗, 转移到养殖池培育至商品规格. 设定一个养殖池塘对应一个育苗池, 随机取幼苗放入养殖池塘.

达到收获规格后, 根据不同的留种个体数量, 挑选优良的个体组成留种群体. 优良个体的选择方式设置两种: (i) 个体选择 (tandem selection): 根据个体表型值, 选择性状最优良的个体组成下一代的亲本群体; (ii) 家系内选择 (within family selection): 从每对亲本产生的全同胞家系中选取同等数量的个体组成下一代的亲本群体. 挑选留种个体的池塘个数设定为 1, 2, 3 共 3 个梯度.

1.5 近交系数和选择反应的计算

利用统计编程语言 R^[15] 和遗传参数估计包 asrem1-r, 编写程序代码完成模拟分析. 依据正态分布法则, 群体中个体表型值由育种值和环境误差两部分构成, 两者依据正态分布原则随机生成. 由于表型值中没有包含非加性随机效应, 性状遗传力 $h^2 = \sigma_a^2 / (\sigma_a^2 + \sigma_e^2)$, σ_a^2 为加性遗传方差, σ_e^2 为环境

方差. 据此公式, 设定遗传力和表型方差后, 就可以计算得到加性方差和环境方差.

依据设定的亲本数量, 群体内雌雄个体间随机交配产生全同胞家系. 家系内个体育种值根据下面公式生成^[16]:

$$a_i = 0.5g_s + 0.5g_d + v_i\alpha_0(0.5 - 0.25(F_s + F_d))^{0.5}$$

其中 a_i 为个体的育种值, v_i 是符合 $N(0, 1)$ 的随机正态离差, α_0 为基础群体加性遗传效应标准差, g_s 和 g_d 分别表示父本和母本的育种值, F_s 和 F_d 分别代表父本和母本的近交系数.

因此, 家系内个体的表型值为:

$$p_i = u + a_i + \lambda_i\sigma_e$$

其中 p_i 为个体表型值, u 为群体体重平均值, λ_i 是符合 $N(0, 1)$ 随机正态离差, σ_e 为基础群体的环境效应标准差. 需要特别指出, 程序模拟中没有考虑由于近交水平的提高而引起的性状近交衰退现象.

全同胞家系内个体的性别比例设定为 1:1, 每个家系内个体的数量设定为 50. 根据 1.4 设定的两种个体选择方式, 选取交配个体, 产生下一代. 每次模拟执行 15 个世代, 重复 20 次. 群体初始个体间无亲缘关系, 每个世代的近交系数和选择反应取 20 次重复的平均值. 利用 asrem1-r 包, 通过追踪个体的系谱计算个体的近交系数^[17].

近交率是度量群体近交水平的一个重要参数, 计算公式为:

$$\Delta F_t = \frac{F_t - F_{t-1}}{1 - F_{t-1}}$$

其中 ΔF_t 为 t 世代群体的近交率, F_t 为 t 世代群体的平均近交系数, F_{t-1} 为 $t-1$ 世代群体的平均近交系数.

每一代选择反应用计算公式为:

$$R_t = \frac{u_{pt} - u_{pt-1}}{u_{p0}} \times 100$$

多世代平均近交率为:

$$\Delta F_{2-t} = \sum_{i=2}^t \Delta F_i / (t-1)$$

多世代平均选择反应为:

$$R_{2-t} = \sum_{i=2}^t R_i / (t-1)$$

R 为用百分数表示的选择反应值, u_{p0} 为基础群体表型均值, u_{pt} 为第 t 世代表型均值.

2 结果与分析

2.1 有效群体大小的估算

一般情况下, 雌雄比例为 1 : 1, 每个个体交配机会均等的群体, 有效群体大小等于雌性或雄性个体数目的两倍. 以每个育苗池的可容纳的卵子数量为 3×10^6 计算, 对应于不同的产卵量, 一个育苗池能够容纳的有效群体数量不同; 产卵量为 10^4 的有效群体数为 600, 从产卵量 5×10^4 到 1×10^6 的有效群体大小分别为: 5×10^4 , 120; 1×10^5 , 60; 2×10^5 粒, 30; 5×10^5 , 12; 1×10^6 , 6. 随着产卵量的增加, 有效群体数量在急剧减少. 对任何一个养殖池来说, 在随机取样的情况下, 该池有效群体大小即为对应的育苗池的有效群体大小. 因此, 产卵量越大, 每个养殖池的有效群体越小. 在每个池塘的苗种分别来自不同的育苗池的情况下, 留种的池塘越多, 有效群体越大, 为各个育苗池有效群体之和.

2.2 近交和选择反应依世代的变化结果

利用一种选种方法计算近交和选择反应随世代的变化结果. 该选种方法包括: 留种个体数量: 500, 产卵量: 10^5 , 挑选池塘数量: 1 个, 筛选方法: 个体选择. 模拟结果列入表 1 中, 其中 0 世代为基础群体, 1 世代为基础群体内无亲缘关系个体随机交配产生的后代, 并未进行人工选择, 因此从 2 世代开始计算近交率和选择反应. 模拟结果表明, 随着选育世代的增加, 近交系数和表型值均在不断增大. 选育 15 代后, 近交系数值由 0 升至 21.34%, 表型值由 15.00 g 提高到 35.42 g. 随着选育世代增加, 平均近交率不断升高, 平均选择反应不断减小.

表 1 育种群体 15 代的近交系数、近交率、表型值和选择反应

世代	近交系数	平均近交率	表型值	平均选择反应
	/ %	/ %	/ g	/ %
0	0		15.00	
1	0		15.00	
2	1.04	1.04	16.79	11.94
3	2.61	1.32	18.32	11.08
4	4.72	1.60	19.85	10.80
5	5.97	1.53	21.26	10.44
6	7.31	1.51	22.83	10.44
7	9.00	1.56	24.21	10.23
8	10.33	1.54	25.62	10.12
9	11.99	1.58	27.14	10.12
10	14.15	1.68	28.63	10.10
11	15.63	1.68	30.09	10.06
12	17.09	1.69	31.39	9.94
13	18.52	1.69	32.77	9.87
14	19.74	1.68	34.05	9.77
15	21.34	1.70	35.42	9.72

2.3 近交和选择反应依产卵量的变化结果

无论是个体选择还是家系内选择, 选育 15 代以后, 近交参数依产卵量增大而升高. 产卵量越大, 近交系数和多世代平均近交率越高. 选育 15 代后的近交系数在两种选择模式下, 存在着与近交率相似的变化趋势(图 1). 在两种选择模式下, 选育 15 代后的表型值和多世代平均选择反应有略微差别, 总体随着产卵量增大而降低(图 2).

计算结果显示, 留种群数量对近交和选择反应影响很小. 选择 15 代后, 只有产卵量为 1 万枚的近交和选择反应有差别: 近交率与留种数量呈反比, 选择反应在 2 种选择模式下的变化不一致, 但总体变化较小; 在 10^5 以上的 5 个产卵量梯度下, 3 个留种水平的近交率、近交系数、多世代平均选择反应和表型值完全一致, 不依留种数量的变化而变化.

图 1 和图 2 柱形图顶端数值分别为近交系数和表型值. X 坐标括弧内的数字为留种个体数, 如 1(1000, 2000)表示产卵量 10^4 枚, 留种个体数为 1000, 2000.

2.4 近交和选择反应随选择模式的变化结果

在个体选择模式和家系内选择模式下, 育种群

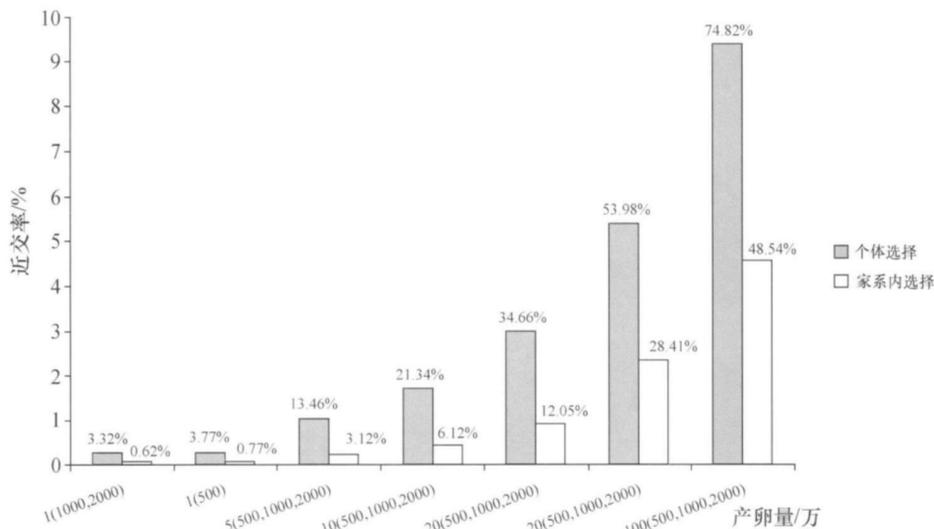


图 1 不同产卵量梯度连续选择 15 个世代后的群体近交率和近交系数

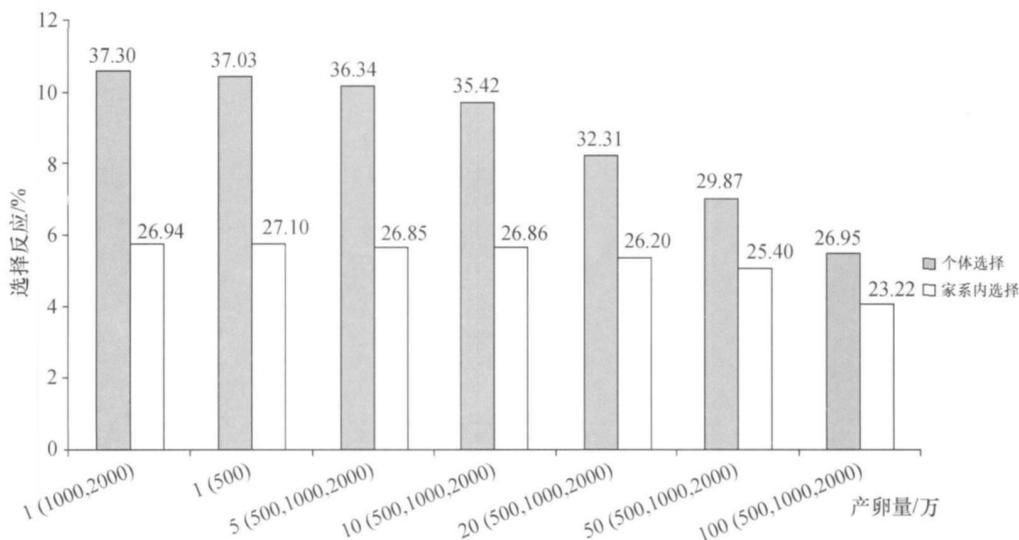


图 2 不同产卵量梯度连续选择 15 代后的群体选择反应和表型值

体的近交水平存在着很大差别. 在不同产卵量梯度和留种群体数量梯度下, 个体选择模式下的近交率和近交系数均高于家系内选择模式. 产卵量越低, 这种差别越大. 以近交率参量为例, 留种个体数量为 500 的育种群体, 在 10^6 , 5×10^5 , 2×10^5 , 10^5 , 5×10^4 和 10^4 等 6 个产卵量梯度下, 个体选择模式分别是家系内选择模式的 2.05, 2.29, 3.28, 3.78, 4.56 和 4.90 倍, 产卵量越低, 倍数越大.

同样, 在不同产卵量梯度和留种数量梯度组合下, 个体选择模式下的选择反应和表型值均高于家

系内选择模式. 两种选择模式下育种群体的选择反应存在着较大差别, 并且产卵量越低, 这种差别越大. 以多世代平均选择反应参量为例, 留种个体数量为 500 的育种群体, 在以上 6 个产卵量梯度下, 个体选择模式分别是家系内选择模式的 1.16, 1.17, 1.23, 1.31, 1.35 和 1.36 倍.

2.5 近交和选择反应随选择池塘数变化的结果

在不同池塘数的留种实验中, 被筛选的池塘数越多, 近交率越低; 产卵量越高, 近交系数降低幅度越大(图 3). 而对于选择反应参量, 涉及的池塘

数越多, 选择反应越大, 并且产卵量越大, 选择反应增加的幅度越大(图 4). 因此, 扩大选择池塘范围能够有效地降低近交水平、提高选择反应.

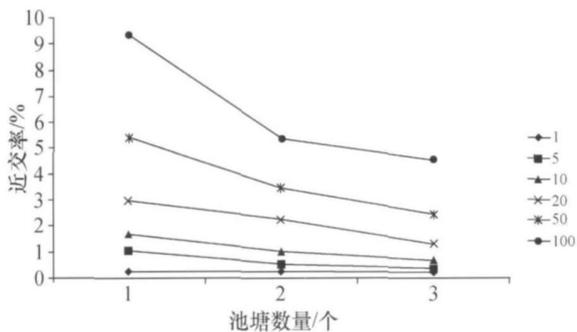


图 3 三个池塘梯度连续选择 15 代后的群体近交率

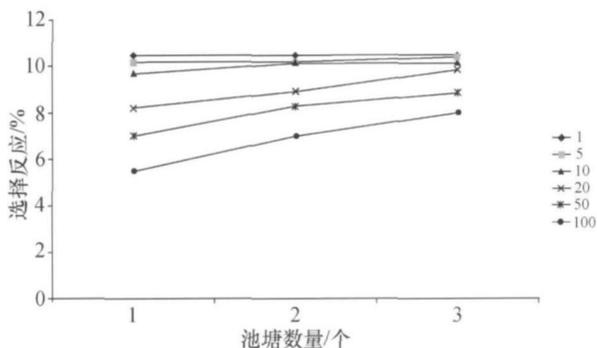


图 4 三个池塘梯度连续选择 15 代后的群体选择反应

3 讨论

3.1 水产动物群体选择模式中近交系数的影响因素分析

根据研究结果可知, 产卵量、选种方式和选择池塘数目是影响近交系数变化的 3 个最主要的因素. 对于同一个群体, 随着选育世代的增加, 近交系数也在不断增大, 并且产卵量越大, 近交系数增加幅度越高. Bentsen 等^[18]的研究也表明, 随着后代数目的增加, 近交系数提高幅度很大. 水产物种的产卵量大部分介于 $5 \times 10^4 - 10^6$ 之间, 如果按照模拟流程开展育种, 育种群体的近交系数会迅速增加. 此外, 本研究假定雌雄比例为 1:1, 亲本随机参与交配. 如果考虑实际生产如贝^[19]、海参^[20]等, 通常只用少数雄性个体进行规模化生产, 有效群体大小将会更低, 近交系数也会以更快的速度增加. 如果按照本文模拟的流程进行育种然后人工放

流^[21, 22], 再捕捞自然水域的个体进行育种, 那么近交将在短时间内累积到危险水平, 对于水产动物种质资源的保护也极为不利. 基于个体表型值进行选择对于每代的近交系数影响很大. 与家系内选择相比较, 个体选择选优汰劣, 而具有相同特征的个体来自相同血缘系统的可能性高, 因此造成选择后的个体拥有更近的亲缘关系. 由于表型值选择增加了同胞个体的选择机率, 因此进一步提高了世代个体的近交系数. 并且这种同胞个体共同选择的机率, 会随着遗传力的提高而升高^[18]. Sonesson 等^[23]通过模拟比较了根据表型值和 BLUP 育种值的截断选择的效果也发现了类似的结论.

传统认为, 留种群体的规模是影响近交系数的主要因素, 但本文研究结果表明, 苗种生产设施大小及人工选择过程极大地影响了群体的近交系数. 由于育苗池大小受限, 在固定的产卵量水平, 每个育苗池容纳的有效群体数也是固定的. 亲本的产卵量越大, 育苗池能够容纳的个体越少, 苗种生产设施对近交系数的影响就越大. 以大菱鲆苗种生产为例, 一般情况下, 参与一个批次人工授精的雌鱼与雄鱼数量通常在 10 尾以内, 每次获得约 10^6 到 5×10^6 粒; 如果设定孵化率为 50%, 苗种培育池大小为 30 m^3 , 初孵仔鱼培养密度为 $1 \times 10^4 - 3 \times 10^4$ 尾/ m^3 , 一次获得的受精卵可至少满足 3 个生产育苗池对初孵仔鱼的需求. 因此, 尽管留种群体规模很大, 但受到实际操作中育苗池和选择池塘数的限制, 实际有效群体数却大打折扣, 群体的近交系数也会快速升高.

3.2 控制近交的策略和方法

为避免近交衰退, 一个水产物种如果需要长期保种, 必须保证有效群体数 (N_e) 介于 500—5000 之间^[24]. 研究表明, 水产动物育种群体 1% 以内近交系数是一个可以接受的水平^[25]. 由本文模拟的结果可知, 在组建下一代育种群体时, 一方面可增加一个育苗池中的亲本数量, 避免将一个亲本的后代全部放在一个育苗池中; 另一方面, 候选亲本应尽可能的选自多个池塘. 随着候选亲本来源的增多, 产卵量越大的水产动物的近交系数降低幅度越大.

此外, 可以根据不同的产卵时间分为若干个批次. 在每个批次中进行群体选择后再交配产生下一

代。有报道表明,一个育种项目至少应包括5个批次,每个批次至少包括5个家系^[26]。在获得相同的遗传进展的条件下,分批次选择比群体选择的近交系数小^[27]。

近年来,更多的选择育种研究已经转向通过建立家系来达到更好控制近交^[28-33]。家系选择通过保持完整的系谱记录以及前期的育种规划模拟可以较理想地控制近交。家系选择最好的设计方法是析因设计,析因设计与群体选择相比能够取得更多的遗传进展,同时尽可能的保持遗传多样性^[12]。但在生产实践中,某些物种由于生物特性的限制,无法完成析因设计方案则应调整配种策略。如:中国对虾只能一个雄虾与1-2只雌虾进行人工授精,无法进行一只雌虾配两只雄虾,因此在实际生产中多采用巢式设计进行配种^[34]。

总之,水产动物近交的控制措施主要包括:

(1) 对于产卵量大的品种,需注意增加单个育苗池中亲体数量;(2),选种时,通过增加养殖池塘的数目来缓解个体选择近交积累快的问题;(3)根据养殖品种生物学特性,选择合适的实验设计。通过利用多个家系或生产批次,可以达到控制群体近交的目的。

参 考 文 献

- De Donato M, Manrique R, Ramirez R, et al. Mass selection and inbreeding effects on a cultivated strain of *Penaeus(Litopenaeus)vannamei* in Venezuela. *Aquaculture*, 2005, 247(1-4): 159-167
- Goyard E, Patrois J, Peignon JM, et al. Selection for better growth of *Penaeus stylirostris* in Tahiti and New Caledonia. *Aquaculture*, 2002, 204(3-4): 461-468
- 李健,刘萍,何玉英,等.中国对虾快速生长新品种“黄海1号”的人工选育. *水产学报*, 2005, 29(1): 1-5
- Bentsen HB, Gjerde B. Design of fish breeding programs. In: *Proceedings of the 5th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*. Guelph, Canada, 1994, 353-359
- Bondari K, Dunham RA. Effects of inbreeding on economic traits of channel catfish. *TAG Theoretical and Applied Genetics*, 1987, 74(1): 1-9
- Gallardo JA, Garc X, Lhorente JP, et al. Inbreeding and inbreeding depression of female reproductive traits in two populations of Coho salmon selected using BLUP predictors of breeding values. *Aquaculture*, 2004, 234(1-4): 111-122
- Pante M JR, Gjerde B, Mcmillan I. Effect of inbreeding on body weight at harvest in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*. *Aquaculture*, 2001, 192(2-4): 201-211
- Rye M, Mao IL. Nonadditive genetic effects and inbreeding depression for body weight in Atlantic salmon (*Salmo salar L.*). *Livestock Production Science*, 1998, 57(1): 15-22
- Langdon C, Evans F, Jacobson D, et al. Yields of cultured Pacific oysters *Crassostrea gigas* Thunberg improved after one generation of selection. *Aquaculture*, 2003, 220(1-4): 227-244
- Naciri-Graven Y, Launey S, Lebayon N, et al. Influence of parentage upon growth in *Ostrea edulis*: Evidence for inbreeding depression. *Genetics Research*, 2000, 76(2): 159-168
- Keys SJ, Crocos PJ, Burridge CY, et al. Comparative growth and survival of inbred and outbred *Penaeus(marsupenaeus) japonicus*, reared under controlled environment conditions: Indications of inbreeding depression. *Genetics Research*, 2004, 241(1-4): 151-168
- DuPont-Nivet M, Vandeputte M, Haffray P, et al. Effect of different mating designs on inbreeding, genetic variance and response to selection when applying individual selection in fish breeding programs. *Aquaculture*, 2006, 252(2-4): 161-170
- Gjerde B, Gjoen HM, Villanueva B. Optimum designs for fish breeding programmes with constrained inbreeding Mass selection for a normally distributed trait. *Livestock Production Science*, 1996, 47(1): 59-72
- 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. *海洋水产研究*, 2008, 29(3): 14-20
- R Development Core Team. *A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria, 2008
- Verrier E, Colleau JJ, Foulley JL. Effect of mass selection on the within-family genetic variance in finite populations. *TAG Theoretical and Applied Genetics*, 1989, 77(1): 142-148
- Meuwissen T, Luo Z. Computing inbreeding coefficients in large populations. *Genetics Selection Evolution*, 1992, 24(4): 305-313
- Bentsen HB, Olesen I. Designing aquaculture mass selection programs to avoid high inbreeding rates. *Aquaculture*, 2002, 204(3): 349-359
- 万俊芬,包振民,汪小龙,等.亲本数目对鲍养殖群体 AFLP 标记位点及其遗传结构的影响. *水产学报*, 2004, 28(2): 127-132
- Chen LM, Li Q, Yang JM. Microsatellite genetic variation in wild and hatchery populations of the sea cucumber (*Apostichopus japonicus Selenka*) from northern China. *Aquaculture Research*, 2008, 39(9): 1541-1549
- 庄志猛,孔杰,石拓,等.日本对虾野生和养殖群体遗传多样性的 RAPD 分析. *自然科学进展*, 2001, 11(3): 250-255
- 常亚青,陈晓霞,丁军,等.虾夷扇贝 (*Patinopecten yessoensis*)

- sis)5 个群体的遗传多样性. 生态学报, 2007, 27(3): 1145—1152
- 23 Sonesson AK, Gjerde B, Meuwissen THE. Truncation selection for BLUP-EBV and phenotypic values in fish breeding schemes. *Aquaculture*, 2005, 243(1): 61—68
- 24 Lynch M, Lande R. The critical effective size for a genetically secure population. *Animal Conservation*, 2000, 1(01): 70—72
- 25 马大勇, 胡红浪, 孔杰. 近交及其对水产养殖的影响. *水产学报*, 2005, 29(6): 849—856
- 26 Tave D. *Selective Breeding Programmes or Medium-Sized Fish Farms*. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations, 1995, 104
- 27 Smith C, Quinton M. The effect of selection in sublines and crossing on genetic response and inbreeding. *Journal of Animal Science*, 1993, 71(10): 2631—2638
- 28 Ponzoni RW, Hamzah A, Tan S, et al. Genetic parameters and response to selection for live weight in the GIFT strain of Nile Tilapia (*Oreochromis niloticus*). *Aquaculture*, 2005, 247(1—4): 203—210
- 29 Evans S, Langdon C. Effects of genotype× environment interactions on the selection of broadly adapted Pacific oysters (*Crassostrea gigas*). *Aquaculture*, 2006, 261(2): 522—534
- 30 Quinton CD, Mcmillan I, Glebe BD. Development of an Atlantic salmon (*Salmo salar*) genetic improvement program: Genetic parameters of harvest body weight and carcass quality traits estimated with animal models. *Aquaculture*, 2005, 247(1—4): 211—217
- 31 Pérez Rostro CI, Ibarra AM. Quantitative genetic parameter estimates for size and growth rate traits in Pacific white shrimp, *Penaeus vannamei* (Boone 1931) when reared indoors. *Aquaculture Research*, 2003, 34: 543—553
- 32 Rutten MJM, Ovenhuis H, Komen H. Genetic parameters for fillet traits and body measurements in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus* L.). *Aquaculture*, 2005, 246(1—4): 125—132
- 33 Kauser A, Ritola O, Paananen T. Breeding for improved appearance of large rainbow trout in two production environments. *Aquaculture Research*, 2004, 35(10): 924—930
- 34 田焱, 孔杰, 栾生, 等. 中国对虾生长性状遗传参数的估计. *海洋水产研究*, 2008, 29(3): 1—6