

不同模型估计牙鲆家系间生长性状遗传参数的比较分析

刘永新¹ 刘海金^{2*}

(¹东北农业大学动物科学技术学院, 黑龙江哈尔滨 150030)

(²中国水产科学研究院, 北京 100039)

摘要 本论文利用中国水产科学研究院北戴河中心实验站 2006 年至 2009 年间牙鲆选育家系 240 日龄生长性状的测定记录,对 4 种不同动物模型估计的生长性状遗传参数进行了比较分析。不同模型分别包括了加性遗传效应、母体遗传效应和全同胞效应。利用 MTDFREML 程序采用非求导约束极大似然法 (DFREML) 估计各模型中的方差组分。用似然比检验对不同模型的差异进行检验。结果显示:对于 240 日龄体重、体长和体高,母体遗传效应和全同胞效应都有显著的影响,应采用模型 进行分析,体重、体长、体高的遗传力分别为 0.30、0.32、0.39。体重与体长、体高的正向遗传相关分别为 0.93、0.95;体长与体高的正向遗传相关为 0.90。

关键词 牙鲆 家系 生长性状 REML 动物模型

中图分类号 S965.399 **文献标识码** A

Comparison and analysis of genetic parameters of growth traits estimated by different models for Japanese flounder families

LIU Yong-xin¹ LIU Hai-jin^{2*}

(¹Animal Science and Technology Institute of Northeast Agriculture University, Harbin 150030)

(²Chinese Academy of Fishery Sciences, Beijing 100039)

ABSTRACT Testing records of growth traits in 240d age Japanese flounder selective breeding families between 2006 and 2009 at the Beidaihe Central Experiment Station, Chinese Academy of Fishery Sciences were used to analyze the genetic parameters of growth traits by 4 different animal models. The four models examined additive genetic effect, maternal genetic effect and full-sib effect. The variance components in different models were estimated with the derivative free restricted maximum likelihood (DFREML) method using MTDFREML software. The differences between different models were tested by likelihood ratio test. The results showed that the maternal genetic effect and full-sib effect were significant for body weight (BW), body length (BL) and body depth (BD), and the model should be adopted for analysis. The heritability of BW, BL and BD was 0.30, 0.32 and 0.39, respectively. Positive genetic correlations were found between BW and BL, BW and BD, at values of 0.93 and 0.95 respectively. The positive genetic correlations between BL and BD were 0.90.

KEY WORDS Japanese flounder Family Growth trait REML Animal model

牙鲆 (*Paralichthys olivaceus*) 是我国重要的海水养殖鱼类品种之一,在我国北方和福建沿海形成了较大的养殖规模。但是目前所养殖的牙鲆无品种可言,苗种培育主要依赖于捕捞野生亲鱼和人工累代繁殖的亲本,造成了种质的严重退化。伴随着养殖环境的恶化,现在养殖的牙鲆疾病爆发频繁、死亡严重、养殖效益大幅下降(谢营梁,1992;尤锋,2003)。急需培育生长速度快,抗病能力高、抗逆性强的牙鲆新品种来满足当前养殖业的迫切需要。

准确估计遗传参数是畜禽育种中的一项基础工作,它不仅是基因型选种的基础,而且也是制定育种规划和个体遗传评定的重要参数(张沅和张勤,1993)。遗传参数由方差,协方差组分计算而来,方差组分的真值是无法直接测定的,只能通过个体或其它亲属的表型值进行估计。遗传参数估计的可靠与否主要取决于数据资料的质量和估计方法(张沅和张勤,1993)。Graser et al. (1987)提出的约束极大似然法(Restricted Maximum Likelihood Method, REML)的非求导算法,大大加快了计算速度,避免了在迭代计算中对高阶系数矩阵求逆运算,在一

国家科技支撑计划(2006BAD01A12017)资助

*通讯作者。E-mail: liuhaijin2005@126.com, Tel: 13785938588

作者简介:刘永新(1979-),男,博士,主要从事鱼类遗传育种研究。E-mail: liuyongxin1979@163.com Tel: 15124506059

一定程度上降低了计算成本；已经成为目前欧美发达国家家畜育种中估计方差组分的通用方法。应用该方法分析的品种，在国外主要有虹鳟 (*Oncorhynchus mykiss*) (Perry et al., 2005)、欧鲈 (*Dicentrarchus labrax* L.) (Saillant et al., 2006)、罗非鱼 (*Oreochromis niloticus*) (Graham and Bakar, 2002)、大西洋鲑 (*Salmo salar*) (Quinton et al., 2005)，在国内主要有大菱鲆 (*Scophthalmus maximus*) (张庆文等, 2008)、罗氏沼虾 (*Macrobrachium rosenbergii*) (罗坤等, 2008)、中国对虾 (*Fenneropenaeus chinensis*) (田焱等, 2008) 等等。但是不论何种方法，都需要一个统计分析模型。在同一种方法下，不同模型所得到的估计值是不同的。一个好的模型应当尽可能准确地反映各种遗传和环境因素对性状的影响。但在很多情况下，我们对影响某性状的各种因素缺乏充分的了解，因而需要对几种可能的模型进行比较，从中找出一个最合适的模型。本研究针对牙鲆主要生长性状，对 4 种动物模型的评估结果进行了比较，以寻找性状适合且操作简单的模型，为提高牙鲆育种效率提供准确的遗传参数及评估方法。

1 材料和方法

1.1 材料

本试验以中国水产科学研究院北戴河中心实验站 2006-2009 间建立的牙鲆优良家系为试验材料。家系建立于每年 4 月完成，试验用亲鱼取自北戴河中心实验站收购的野生亲鱼和不同地理区域 (包括天津、烟台和威海) 具有优良性状的亲鱼组成的基础群体。亲鱼于每年 3 月剪取腹面胸鳍进行分子亲缘关系鉴定，选择亲缘关系较远的个体进行配组。依据个体性腺发育成熟程度、无病症和外伤等条件选择亲鱼、设计交配方案。以雌、雄比例为 2:1，建立半同胞家系；以雌、雄比例为 1:1，建立全同胞家系。2006-2009 年间共建立 15 个半同胞组，8 个全同胞家系，共标记个体达 3742 尾。通过半同胞组和全同胞家系的构建，在模型中分析母体遗传效应和全同胞效应。

1.2 家系培育

将每个家系的受精卵分别放入 0.5m³水槽内单独培育，微充气，静水孵化，及时去除死卵，孵化水温为 15.5-16.2。仔鱼出膜后投加小球藻，第 2 天开始投喂强化轮虫，14 天开始间隔投喂强化轮虫和卤虫无节幼体，21 天 (变态期间) 开始投喂配合饲料。30 日龄后转至 2m³大水槽培育，100 天左右转入 3m³圆水槽培育，180 天左右进行家系个体的电子标记，之后随机合池、混合饲养，后期饵料主要以冻鱼为主。培育过程中保持每个家系在各阶段的培育条件尽量一致，主要包括各阶段水温、饵料、充气等条件，尽量消除环境差异的影响。

1.3 数据记录

生长性状记录为每年建立的家系达 240 日龄的数据。试验鱼数据获得分现场称重、照相和后期电脑测量两个阶段进行。现场称重时，每尾试验鱼使用乙二醇苯醚麻醉，剂量为 200-400ul/L，麻醉后放入带比例尺的浅水中照相形成电子相片，同时扫描、记录个体电子标记编码，露空称重，按序记录体重；后期使用 Motic Images Plus 3.2 软件测量试验鱼的电子相片，并用比例尺校正为真实数据 (长度精度为 0.1mm；重量精度为 0.1g)。本研究中分析的性状主要包括体重 (body weight, BW)、体长 (body length, BL)、体高 (body depth, BD)，240 日龄牙鲆生长性状的描述性统计量见表 1。

表 1 240 日龄牙鲆生长性状的描述性统计量

Table 1 Descriptive statistics of growth traits in 240d Japanese flounder

性状 Traits	个体数 Number of individuals	均值 Mean	标准差 Std dev.	变异系数 CV	最小值 Min.	最大值 Max.
体重(g) BW	3742	166.1	29.25	17.61	60.4	293.5
体长(cm) BL	3742	19.32	2.33	12.07	12.54	25.20
体高(cm) BD	3742	8.32	1.08	12.99	6.17	11.18

1.3 统计分析模型

采用 、 、 、 等 4 种不同的动物模型估计牙鲆生长性状的遗传参数，4 种动物模型的表达式分别为：

$$y_{ijk} = \mu + T_i + Y_j + A_k + e_{ijk} \quad ()$$

$$y_{ijkm} = \mu + T_i + Y_j + A_k + F_m + e_{ijkm} \quad ()$$

$$y_{ijkl} = \mu + T_i + Y_j + A_k + M_l + e_{ijkl} \quad ()$$

$$y_{ijklm} = \mu + T_i + Y_j + A_k + M_l + F_m + e_{ijklm} \quad ()$$

其中, y_{ijk} 、 y_{ijkm} 、 y_{ijkl} 、 y_{ijklm} 为第 i 个体性状表型值; μ 为群体均值; T_i 、 Y_j 为池、年的固定效应; A_k 为个体的加性遗传效应; F_m 为全同胞效应; M_l 为母体遗传效应; e_{ijk} 、 e_{ijkm} 、 e_{ijkl} 、 e_{ijklm} 表示随机残差效应。

1.4 方差组分估计

利用MTDFREML软件 (Boldman et al., 1995) 采用约束最大似然法 (REML) 和多性状非求导 (Derivative free) 算法估计各性状的方差和协方差组分。计算过程中的迭代收敛标准为 10^{-10} 。在迭代REML过程中, 选择不同的方差初始值, 进行重复计算, 以保证达到整体而不是局部的最大化, 取其中似然函数值最大的一次结果作为遗传参数估计值。

1.5 不同模型的比较

用似然比检验对不同模型进行比较, 检验统计量为:

$$LR = -2 \ln \frac{L_{MAX} | \text{模型I}}{L_{MAX} | \text{模型II}} = [-2 \ln(L_{MAX} | \text{模型I})] - [-2 \ln(L_{MAX} | \text{模型II})] \quad \text{其中 } LR$$

为似然比值, $L_{MAX} | \text{模型I}$ 和 $L_{MAX} | \text{模型II}$ 分别是两个不同模型下的最大似然函数值, 模型 I 是模型 II 的子模型。这个统计量服从卡方分布, 自由度为模型 II 中估计的参数个数与模型 I 中估计的参数个数之差。

1.6 估计参数

通过不同模型的方差组分估计, 计算了如下几个遗传参数: 加性遗传效应, 它是用加性遗传方差与表型方差的比值来计算 (σ_a^2 / σ_p^2); 母体遗传效应, 它是用母体遗传方差与表型方差的比值来计算 (σ_m^2 / σ_p^2); 全同胞效应, 它是用全同胞效应方差与表型方差的比值来计算 (σ_f^2 / σ_p^2); 残差效应, 它是用误差方差与表型方差的比值来计算 (σ_e^2 / σ_p^2)。

2 结果

2.1 240 日龄生长性状不同模型的方差组分估计

2.1.1 体重

体重不同模型的方差组分估计值见表2, 残差效应在各模型里差别不大, 最小的是模型 I 为0.24, 最大的是模型 II 和 III 为0.49; 加性遗传效应在不同模型中差别很大, 最大的是模型 I 为0.76, 模型 II 为0.57, 最小的是模型 III 和 IV, 分别为0.27和0.30; 母体遗传效应在模型 I 里为0.30, 而在模型 II 里, 母体遗传效应下降为0.11, 加性遗传效应与母体遗传效应的协方差在模型 II 和 III 中的估计值均为负值; 全同胞效应在模型 II 和 III 里相差不大, 分别为0.24和0.22。

2.1.2 体长

体长不同模型的方差组分估计值见表2, 残差效应在各模型里的估计值范围是0.34-0.41; 加性遗传效应在各模型里有较大差别, 最大的是模型 I 为0.66, 模型 II 为0.42, 最小的是模型 III 和 IV 为0.31左右; 母体遗传效应在模型 I 里为0.34, 而在模型 II 里, 母体遗传效应明显下降, 其值为0.15, 全同胞效应在模型 II 和 III 里相差不大, 其值分别为0.29和0.20。

2.1.3 体高

体高不同模型的方差组分估计值见表2, 残差效应在各模型里的估计值范围是0.31-0.42; 加性遗传效应在各模型里存在一定差异, 最大的是模型 I 为0.69, 模型 II 为0.49, 模型 III 为0.39, 最小的是模型 IV 为0.35; 母体遗传效应在模型 I 里为0.32, 而在模型 II 里, 母体遗传效应下降为0.13, 全同胞效应在模型 II 和 III 里的估计值分别为0.26和0.18。

表2 不同动物模型估计生长性状的方差组分
Table 2 Variance components estimation of growth traits by different animal model

模型 Model	体重 BW				体长 BL				体高 BD			
表型方差 Phenotype variance	928.84	916.90	864.36	886.19	2.27	2.63	2.57	2.62	0.51	0.57	0.53	0.53
加性遗传方差 Additive genetic variance	705.38	247.12	496.78	262.56	1.50	0.79	1.08	0.83	0.35	0.20	0.26	0.20
全同胞方差 Full-sib variance		224.42		191.62		0.75		0.53		0.15		0.10
母体遗传方差 Maternal genetic variance			262.96	96.54			0.87	0.39			0.17	0.07
协方差 Covariance			-217.35	-102.26			-0.32	-0.20			-0.09	-0.06
残差方差 Residual variance	223.47	445.37	321.97	437.74	0.77	1.08	0.95	1.06	0.16	0.22	0.20	0.22
加性遗传效应 Additive genetic effect	0.76	0.27	0.57	0.30	0.66	0.30	0.42	0.32	0.69	0.35	0.49	0.39
全同胞效应 Full-sib effect		0.24		0.22		0.29		0.20		0.26		0.18
母体遗传效应 Maternal genetic effect			0.30	0.11			0.34	0.15			0.32	0.13
残差效应 Residual effect	0.24	0.49	0.37	0.49	0.34	0.41	0.37	0.41	0.31	0.39	0.37	0.42

2.2 240 日龄生长性状不同模型比较

体重、体长和体高 3 个不同模型的 $-2\log L$ 值见表 3。将每个性状的模型、与模型做似然比检测，结果表明：模型、的似然值都低于模型。对于体重、体长和体高，模型、与模型差异极显著，且均为模型与模型的差异最大，而模型、之间差异较小。

表3 240日龄生长性状不同动物模型下所估计 $-2\log L$ 值和与模型的似然比值

Table 3 Log likelihood values ($-2\log L$) of 240d growth traits by different animal models and the likelihood ratio (LR) when compared with model

性状 Traits	模型 Model	$-2\log L$	LR^a
		36805.326	
体重 BW		36752.280	53.046**
		36762.207	43.119**
		36750.142	55.184**
体长 BL		7258.665	
		7154.168	104.497**
		7160.450	98.215**
体高 BD		7151.805	106.860**
		-304.003	
		-406.070	102.067**
		-405.562	101.559**
		-411.261	107.258**

注：**：表示差异极显著($P<0.01$)，*表示差异显著($P<0.05$)，ns：表示差异不显著。

2.3 240 日龄生长性状的遗传相关

由表4可以看出，体重与体长、体高存在很高的正遗传相关、相关系数分别为0.93、0.95；体长与体高存在强的正遗传相关，相关系数为0.90。

表4 生长性状间遗传相关

Table 4 Genetic correlation of the growth traits

性状 Trait	体重 BW	体长 BL	体高 BD
体重 BW	—	0.93	0.95
体长 BL		—	0.90
体高 BD			—

3 讨论

3.1 不同模型检测结果的比较

对于体重、体长和体高，模型与、的似然比检测结果均差异显著，这表明模型中考虑全同胞效应和母体遗传效应对这3个性状的遗传参数估计值具有显著影响。

根据表3的似然比值，对于体重、体长和体高，模型均表现出最佳的拟合度，虽然3个性状残差效应最小的都是模型的估计结果，但在4个模型中残差效应差别不大。所以对体重、体长和体高进行遗传参数估计时，应用模型是比较合理的。

3.2 240 日龄生长性状的遗传力

牙鲆在 180 日龄进行个体电子标记，在 240 日龄进行生长性状测量，这一期间通过合池饲养，能够尽量降低环境效应对遗传参数估计值的影响，且在 240 日龄处于牙鲆快速生长期，因此选择这一时期进行生长性状遗传参数估计，对于牙鲆实际育种工作具有重要的指导意义。由上述讨论可知估计 240 日龄体重、体长和体高遗传参数的最优模型为模型。因此采用这个模型相对应的生长性状遗传力估计结果，体重、体长、体高遗传力估计值分别为 0.30、0.32、0.39。3 个性状的遗传力属于中等遗传力范畴，这些性状适宜作为牙鲆生长的选育性状，进行选择育种。与以前的研究相比较，Shikano (2007) 使用约束极大似然法估计牙鲆早期生长性状和形态性状的遗传力范围分别为 0.51-0.65 和 0.45-0.62。王晓伟 (2008) 基于父本方差组分，估计牙鲆 40 日龄与生长相关性状的遗传力估计值为 0.157 ± 0.052 。这些

研究分析的性状都是牙鲈早期生长性状,并且应用了不同的统计模型和参数估计方法,因而与本研究结果存在一定的差异。

对比其它鱼类体重遗传力,虹鳟 (*Oncorhynchus mykiss*) 1.5 年龄、2 年龄和 4 年龄体重的遗传力范围是 0.38–0.46 (McKay et al., 1986; Quinton et al., 2002; Perry et al., 2005), 大西洋鲑 (*Salmo salar*) 2-3 年龄体重的遗传力估计值是 0.1-0.3 (Standal and Gjerde, 1987; Gjerde et al., 1994; Quinton et al., 2005), 鲤鱼 (*Cyprinus carpio*) 13 月龄体重的遗传力为 0.58 (Bongers et al., 1997)。与这些鱼类体重的遗传力估计值相比较,牙鲈体重遗传力与大西洋鲑基本相同,略低于虹鳟和鲤鱼。

体长和体高的遗传力分别为 0.32 和 0.39, Shimada et al. (2007) 报道牙鲈全长和体高的遗传力估计值分别为 0.14 和 0.10, 低于本研究结果。这可能是由于用于分析的群体具有不同的遗传结构,并且处于不同的养殖环境当中,从而影响性状的表型值,造成参数估计结果有所不同。

此外,比较体重和形态性状的遗传力, Aulstad et al. (1972) 估计虹鳟 150 日龄和 280 日龄体重、体长的遗传力分别为 0.09、0.16 和 0.29、0.37; Gunnes 和 Gjedrem (1981) 估计虹鳟 2.5 年龄体重和体长的遗传力分别为 0.17 和 0.23; Tanck et al. (2001) 估计鲤鱼 110 日龄体重和体长的遗传力为 0.09 和 0.11。在这些研究结果中体重的遗传力都低于体长。在本研究中,体重遗传力也略低于体长和体高,与这些研究结果基本相同。

多性状选择育种应该充分考虑性状之间的相关和相互作用。本研究结果对于牙鲈生长性状选择育种是非常有利的,体重、体长、体高三个性状之间高的正相关表明对其中一个性状进行选择将会直接提高另外两个性状的选择效果。

3.3 240 日龄生长性状的全同胞效应和母体遗传效应

使用模型 估计生长性状的全同胞效应,体重、体长、体高的估计值分别为 0.24、0.29、0.26。与类似研究相比较, Martínez et al. (1999) 估计 130 日龄鲑鱼 (*Oncorhynchus keta*) 体重的全同胞效应为 0.07-0.17; Gjerdea et al. (2004) 估计大西洋鳕 (*Gadus morhua*) 体重的全同胞效应为 0.03-0.12; 略低于本研究结果,这可能是由于估计方法、鱼类品种和性状表达时间不同而造成的。通过比较牙鲈和其它鱼类品种的全同胞效应,结果表明:全同胞效应是鱼类生长性状遗传变化中非常重要的变异来源。

哺乳动物在早期生长发育阶段易受到母体遗传效应的影响,越幼小的动物,受母体遗传效应的影响越大 (Bang et al., 2006; Saillant et al., 2001)。本研究中使用模型 估计生长性状的母体遗传效应:体重、体长、体高的估计值分别为 0.30、0.34、0.32。对比以前的研究报道,鲑鱼类母体遗传效应在早期阶段是高的,而随着年龄增加,母体遗传效应逐渐降低 (McKay et al., 1986; Crandell and Gall, 1993)。Doupé 和 Lymbery (2005) 研究黑鳍鲷 (*Sparus berda*) 发现随着年龄的逐渐增加母体遗传效应从 0.094 下降到 0.018。在牙鲈母体遗传效应研究方面, Kaori (1999) 和 Shimada et al. (2007) 报道母体遗传效应在孵化时是非常高的,孵化 30 天后,母体遗传效应逐渐降低。对于以后的生长阶段,母体遗传效应的变化没有被详细叙述。本研究结果表明:母体遗传效应对牙鲈 240 日龄生长性状仍然具有较大的影响。

当模型中同时考虑全同胞效应和母体遗传效应时,不同生长性状这两种效应的估计值分别为:体重—0.22、0.11,体长—0.20、0.15,体高—0.18、0.13。体重、体长、体高的母体遗传效应均小于全同胞效应。这表明:对于体重、体长、体高,当进入 240 日龄等后期生长阶段时,全同胞效应对性状的影响要高于母体遗传效应。

遗传参数的估计方法有很多,如最大似然法、最小范数二次无偏估计法、最小方差二次无偏估计法、约束极大似然法、贝叶斯法等等。其中, Patterson 和 Thompson (1971) 提出的 REML 法是估计方差组较为理想的方法,但由于 REML 方法需要对观察值向量似然函数的参数进行求导而加大了计算难度。为此, Graser et al. (1987) 提出了 REML 的非求导算法进行遗传参数估计,大大简化了计算流程。此外,与本研究相类似,比较不同动物模型在鱼类中的研究报道有很多,如 Martínez et al. (1999) 对估计不同群体鲑鱼体重遗传参数的 6 种动物模型进行了比较,刘宗岳 (2007) 比较了用于虹鳟主要经济性状遗传分析的 3 种动物模型。

本试验估计了牙鲈 240 日龄生长性状的遗传力和遗传相关,并找到了估计牙鲈生长性状的最优模型,其结果为牙鲈优良家系选育及遗传评定和育种值估计提供了比较好的方法。

参考文献

- 尤锋, 张培军, 相建海, 刘静, 徐永立. 2003. 海水养殖鱼类遗传多样性的保护. 海洋科学, 27(12):10~13
- 王晓伟. 2008. 牙鲆生长相关性状遗传力估计. 中国科学院研究生院硕士学位论文, 48~49
- 田焱, 孔杰, 栾生, 张天时, 罗坤, 王清印. 2008. 中国对虾生长性状遗传参数的估计. 海洋水产研究, 29(3):1~6
- 刘宗岳. 2007. 虹鳟主要经济性状的遗传分析. 东北农业大学硕士学位论文, 20~22
- 张庆文, 孔杰, 栾生, 于飞, 罗坤, 张天时. 2008. 大菱鲆 25 日龄 3 个经济性状的遗传参数评估. 海洋水产研究, 29(3):53~56
- 张沅, 张勤. 畜禽育种中的线性模型. 1993. 北京: 北京农业大学出版社, 52~86
- 罗坤, 孔杰, 栾生, 杨翠华, 杨国梁, 王军毅, 张宇飞. 2008. 罗氏沼虾生长性状的遗传参数及其相关性. 海洋水产研究, 29(3):80~84
- 谢营梁. 1992. 日本牙鲆养殖现状及发展趋势. 现代渔业信息, 7(1):25~30
- Ankorion, Y., Moav, R., and Wohlfarth, G.W. 1992. Bidirectional mass selection for body shape in common carp. Genet. Sel. Evol, 24: 43~52
- Aulstad, D., Gjedrem, T., and Skjervold, H. 1972. Genetic and environmental sources of variation in length and weight of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). J. Fish Res Board Can, 29:237~241
- Bang, A., Gronkjaer, P., Clemmesen, C., and Hoie, H. 2006. Parental effects on early life history traits of Atlantic herring (*Clupea harengus L.*) larvae. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 334: 51~63
- Boldman, K. G., Kriese, L. A., van Vleck, L. D., van Tassell, C. P., and Kachman, S. D. 1995. A manual for use of MTDFREML. A set of programs to obtain estimates of variances and covariances. U.S. Department of Agriculture, Agricultural Research Service
- Bongers, A.B.J., Bovenhuis, H., Van Stokkom, A.C., Wiegertjes, G.F., Zandieh-Doulab, B., Komen, J., and Richter, C.J.J. 1997. Distribution of genetic variance in gynogenetic or androgenetic families. Aquaculture, 153: 225~238
- Crandell, P.A., and Gall, G.A.E. 1993. The genetics of body weight and its effect on early maturity based on individually tagged rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). Aquaculture, 117: 77~93
- Doupe, R., and Lymbery, A. 2005. Additive genetic and other sources of variation in growth traits of juvenile black bream, *Acantopagrus butcheri*. Aquaculture Research, 36: 621~626
- Gjerde, B., Simianer, H., and Refstie, T. 1994. Estimates of genetic and phenotypic parameters for body weight, growth rate, and sexual maturity in Atlantic salmon. Livestock Production Science, 38: 133~143
- Gjerdea, B., Terjesen, B.F., Barr, Y., Lein, I., and Thorland, I. 2004. Genetic variation for juvenile growth and survival in Atlantic cod (*Gadus morhua*). Aquaculture, 236:167~177
- Graham, A. E. C., and Bakar, Y. 2002. Application of mixed-model techniques to fish breed improvement: analysis of breeding-value selection to increase 98-day body weight in tilapia. Aquaculture, 212:93~113
- Graser, H. U., Smith, S. P., and Tier, B. 1987. A derivative-free approach for estimating variance components in animal models by restricted maximum likelihood. Anim Sci, 64:1362~1370
- Gunnes, K., and Gjedrem, T. 1981. A genetic analysis of body weight and length in rainbow trout reared in seawater for 18 months. Aquaculture, 24:161~174
- Kaori, U., and Kazuo, T. 1999. Estimation of the Heritability of Quantitative Traits in Fry and Juvenile Hiramé, *Paralichthys olivaceus*. Suisan Zoshoku, 47: 49~54
- Kause, A., Ritola, O., and Paananen, T. 2004. Breeding for improved appearance of large rainbow trout in two production environments. Aquac. Res., 35: 924~930
- McKay, L. R., Ihssen, P. E., Friars, G.W. 1986. Genetic parameters of growth in rainbow trout, *Salmo gairdneri*, as a function of age and maturity. Aquaculture, 58: 241~254
- McKay, L.R., Ihssen, P.E., and Friars, G.W. 1986. Genetic parameters of growth in rainbow trout, *Salmo gairdneri*, prior to maturation. Canadian Journal of Genetics and Cytology, 28: 306~312
- Patterson, H. D., and Thompson, R. 1971. Recovery of inter-block information when block sizes are unequal. Biometrika, 58:545~554
- Perry, G. M. L., Martyniuk, C.M., Ferguson, M.M., and Danzmann, R. G. 2005. Genetic parameter for upper thermal tolerance and growth-related traits in rainbowtrout (*Oncorhynchus mykiss*). Aquaculture, 250 (1/2): 120~128
- Quinton, C. D., McMillan, I., and Glebe, B. D. 2005. 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, 247: 211~217
- Quinton, C. D., Moghadasi, S. M., McKay, L. R., and McMillan, I. 2002. Genetic parameters of body weight, female spawning date, and age at sexual maturation in rainbow trout. 7th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Montpellier, France., August 19~23
- Saillant, E., Chatain, B., Fostier, A., Przybyla, C., and Fauvel, C. 2001. Parental influence on early development in the European sea bass. Journal of Fish Biology, 58: 1585~1600
- Saillant, E., Dupont-Nivet, M., Haffray, P., and Chatain B. 2006. Estimates of heritability and genotype-environment interactions for body weight in sea bass (*Dicentrarchus labrax L.*) raised under communal rearing conditions. Aquaculture, 254:139~147
- Shikano, T. 2007. Quantitative genetic parameters for growth-related and morphometric traits of hatchery-produced Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* in the wild. Aquaculture Research, 38:1248~1253
- Shimada, Y., Shikano, T., Murakami, N., Tsuzaki, T., and Seikai, T. 2007. Maternal and genetic effects on individual variation during early development in Japanese flounder *Paralichthys olivaceus*. Fishery Science, 73: 244~249

- Standal, M., and Gjerde, B. 1987. Genetic variation in survival of Atlantic salmon during the sea-ranching period. *Aquaculture*, 66: 197~207
- Tanck, M. W. T., Vermeulen, K. J., Bovenhuis, H., and Komen, H. 2001. Heritabilities of stress-related cortisol response in androgenetic common carp (*Cyprinus carpio L.*). *Aquaculture*, 199:283~294