

## The application of genomic selection in the improvement of molecular breeding programs in aquaculture

**Reza Pasandideh** 

\*Corresponding author. Assistant Professor, Iranian Shrimp Research Center, Iranian Fisheries Science Research Institute, Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO), Bushehr, Iran. E-mail address: Rezapasandideh63@gmail.com

**Mohammadreza Mohammadabadi** 

Professor, Animal Science Department, Faculty of Agriculture, Shahid Bahonar University of Kerman, Kerman, Iran. E-mail address: mrm@uk.ac.ir

**Majid Pasandideh** 

Assistant Professor, Department of Animal Science, Sari Agricultural Sciences and Natural Resources University, Sari, Mazandaran, Iran. E-mail address: majidpasandideh@gmail.com

---

### ***Abstract***

#### **Objective**

Although aquaculture is the fastest sector in terms of animal protein production in the world, breeding programs in aquatic species have been delayed compared to livestock and plants. Breeding improvement programs in aquaculture are mainly based on using phenotypic and pedigree information in quantitative genetics. However, approaches based on genomic information such as marker assistant selection (MAS) and genomic selection (GS) have been used to improve economic traits in recent years. The present paper aimed to investigate the breeding principles in aquaculture from phenotypic selection to genomic selection, their advantages and limitations, and recent advances in different aquatic species.

#### **Results**

Genomic selection increases genetic gain in aquaculture through increasing accuracy of selection, decreasing generation interval, decreasing inbreeding rate, better control of genetic and environmental interactions, and selection of animals with less sensitivity to environmental variation. Especially, genomic selection is suitable for difficult-to-measure or low heritability

traits such as disease resistance, feed intake, reproduction traits, and carcass quality. Reference population size, marker density, mating design, number and size of families, and a number of generations are effective factors in the accuracy of genomic selection in aquaculture. Continuous advances in cost-effective technologies for genotyping especially genotyping-by-sequencing (GBS) and bioinformatics will facilitate the faster application of genomic selection in aquaculture.

### Conclusions

Although genomic selection has been used for about 20 aquatic species in recent years and has provided opportunities for the improvement of genetic gain. However, the advantages of this method should be evaluated in commercial and economic aquatic breeding programs. It is expected that genomic selection will be widely used in aquatic breeding in the future and pave the way for the sustainable development of this industry.

**Keywords:** Breeding, Marker assistant selection, Genomic selection, Aquaculture, Genetic gain.

**Paper Type:** Review Paper.

**Citation:** Pasandideh R, Mohammadabadi MR, Pasandideh M (2022) The application of genomic selection in the improvement of molecular breeding programs in aquaculture. *Agricultural Biotechnology Journal* 14 (4), 133-156.

---

*Agricultural Biotechnology Journal* 14 (4), 133-156. DOI: 10.22103/jab.2022.20339.1436

Received: August 23, 2022.

Received in revised form: November 06, 2022.

Accepted: November 07, 2022.

Published online: November 15, 2022.


Publisher: Faculty of Agriculture and Technology Institute of Plant



Production, Shahid Bahonar University of Kerman-Iranian  
Biotechnology Society.


© the authors

## کاربرد انتخاب ژنومی در بهبود برنامه‌های اصلاح نژاد مولکولی در آبزیان


رضا پسندیده 

\* نویسنده مسئول: استادیار، پژوهشکده میگوی کشور، موسسه تحقیقات علوم شیلاتی کشور، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج

کشاورزی (AREEO)، بوشهر، ایران. رایانامه: Rezapasandideh63@gmail.com

محمد رضا محمدآبادی 

استاد بخش علوم دامی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شهید باهنر کرمان، ایران. رایانامه: mrm@uk.ac.ir

مجید پسندیده 

استادیار گروه علوم دامی، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی ساری، ساری، مازندران، ایران. رایانامه:

majidpasandideh@gmail.com

تاریخ دریافت: ۱۴۰۱/۰۶/۰۱ تاریخ دریافت فایل اصلاح شده نهایی: ۱۴۰۱/۰۸/۱۵ تاریخ پذیرش: ۱۴۰۱/۰۸/۱۶

### چکیده

**هدف:** با وجود اینکه آبی پروری سریع‌ترین بخش از نظر تولید پروتئین حیوانی در جهان می‌باشد، برنامه‌های اصلاح نژاد در آبزیان نسبت به دام‌ها و گیاهان با تاخیر همراه بوده‌اند. برنامه‌های بهبود ژنتیکی آبزیان به طور عمده مبتنی بر استفاده از اطلاعات فنوتیپی و شجره‌ای افراد بر اساس اصول ژنتیک کمی بوده است. با این حال در سال‌های اخیر، روش‌های مبتنی بر اطلاعات ژنومی مانند انتخاب به کمک نشانگر (MAS) و انتخاب ژنومی (GS) به منظور بهبود صفات اقتصادی در برخی از گونه‌های آبی مورد استفاده قرار گرفته‌اند. هدف مقاله حاضر بررسی اصول و مبانی اصلاح نژاد در آبزیان از انتخاب فنوتیپی تا انتخاب ژنومی، مزایا و محدودیت‌های آن‌ها و پیشرفت‌های تحقیقاتی اخیر در گونه‌های مختلف آبی می‌باشد.

**نتایج:** انتخاب ژنومی در آبزیان از طریق افزایش صحت انتخاب، کاهش فاصله نسل، کاهش میزان همخونی، کنترل بهتر اثرات متقابل ژنتیک و محیط و انتخاب حیوانات با حساسیت کمتر به تغییرات محیطی موجب افزایش پیشرفت ژنتیکی می‌گردد. انتخاب ژنومی به ویژه برای انتخاب صفاتی که اندازه گیری آن‌ها دشوار است یا وراثت پذیری پایینی دارند برای مثال مقاومت به بیماری، مصرف خوراک، صفات تولیدمثلی و کیفیت گوشت مناسب است. اندازه جمعیت مرجع، تراکم نشانگر، طرح جفتگیری، تعداد و اندازه خانواده‌ها و تعداد نسل از عوامل موثر در صحت انتخاب ژنومی در آبزیان می‌باشند. پیشرفت‌های مداوم در زمینه فناوری‌های مقرون

به صرفه تعیین ژنوتیپ به ویژه تعیین ژنوتیپ توسط توالی یابی (GBS) و علم بیوانفورماتیک، کاربرد سریع‌تر انتخاب ژنومی در آبی پرووری را تسهیل خواهد کرد.

**نتیجه‌گیری:** اگرچه انتخاب ژنومی در سال‌های اخیر برای حدود ۲۰ گونه‌ی آبی مورد استفاده قرار گرفته و فرصت‌هایی را برای افزایش پیشرفت ژنتیکی فراهم کرده است اما باید مزایای این روش در برنامه‌های تجاری و اقتصادی اصلاح نژاد آبیان مورد ارزیابی قرار گیرد. انتظار می‌رود که انتخاب ژنومی در آینده به طور گسترده در اصلاح نژاد آبیان مورد استفاده قرار گیرد و مسیر را برای توسعه پایدار این صنعت هموار سازد.

**کلیدواژه‌ها:** اصلاح نژاد، انتخاب به کمک نشانگر، انتخاب ژنومی، آبی پرووری، پیشرفت ژنتیکی.

**نوع مقاله:** مروری.

**استناد:** پسندیده رضا، محمدآبادی محمدرضا، پسندیده مجید (۱۴۰۱) کاربرد انتخاب ژنومی در بهبود برنامه‌های اصلاح نژاد مولکولی در آبیان. *مجله بیوتکنولوژی کشاورزی*، ۱۴(۴)، ۱۳۳-۱۵۶.

Publisher: Faculty of Agriculture and Technology Institute of Plant Production, Shahid Bahonar University of Kerman-Iranian Biotechnology Society.



© the authors

## مقدمه

اصلاح نژاد علم پیش بینی و انتخاب حیواناتی است که از شایستگی ژنتیکی بالاتری نسبت به میانگین جمعیت برخوردارند تا به عنوان والدین نسل بعد منظور شوند. این روش بنظر ساده، اساس پیشرفت ژنتیکی در تمام برنامه‌های اصلاح نژادی است. با وجود اینکه آبی پرووری، سریع‌ترین بخش از نظر تولید پروتئین حیوانی در جهان می‌باشد، در حال حاضر تنها حدود ۱۰ درصد از تولیدات این بخش بر اساس حیوانات بهبود یافته ژنتیکی است (Gjedrem et al. 2012). این امر می‌تواند به دلیل عوامل متعددی از جمله مشکلات بومی‌سازی یا کنترل تولید مثل در بسیاری از گونه‌های آبی، تعداد زیاد گونه‌های پروورشی، مشکل بودن ثبت اطلاعات شجره‌ای، مشکلات جمع آوری مجموعه‌های وسیع داده‌های فنوتیپی و نبود اطلاعات در مورد پارامترهای ژنتیکی برای صفات باشد (Jerry et al. 2001; Gjedrem et al. 2012).

اهداف اصلاح نژادی برای هر گونه آبی بر اساس ارزش اقتصادی آن موجود و درک جامع از معماری ژنتیکی صفات متفاوت می‌باشند. برای مثال در برنامه‌های اصلاح نژادی صدف مروارید ساز لب نقره‌ای<sup>۱</sup>، اندازه پوسته صدف میزبان، ویژگی‌های کیفی

<sup>1</sup> *Pinctada maxima*

مروراید صدف دهنده (به عنوان مثال اندازه، وزن، رنگ و درخشندگی) و مقاومت به بیماری به عنوان اهداف مهم برای انتخاب شناسایی شده‌اند (Jones et al. 2014a,b). برای میگوهای دریایی مانند میگوی سفید غربی و میگوی ببری سیاه<sup>۱</sup>، صفاتی مانند اندازه، وزن، رنگ و ابعاد کاراپاس، باروری، مقاومت در برابر بیماری و یا مقاومت محیطی به عنوان صفات مهم تجاری مطرح می‌باشند (Castillo-Juárez et al. 2015). با این حال، صفت رشد اولین صفت مهم در برنامه‌های اصلاح نژادی آبزیان است که دارای وراثت پذیری متوسط بوده و انتخاب برای آن نسبتاً آسان است. میزان پیشرفت ژنتیکی برای صفت رشد طی برنامه‌های اصلاح نژادی در آبزیان در هر نسل، ۴ تا ۵ برابر بیشتر از دام‌ها بوده است (Gjerde & Korsvoll 1999). انتخاب به منظور بهبود صفت رشد برای گونه‌های آبزی اصلاح نژاد شده مانند سالمون اقیانوس اطلس<sup>۲</sup>، تیلایپای نیل<sup>۳</sup> و میگوی سفید غربی<sup>۴</sup>، به طور چشمگیری کارایی تولیدی را افزایش داده است (Zenger et al. 2019).

برنامه‌های اصلاح نژاد سنتی در آبزیان به طور عمده بر پایه استفاده از اطلاعات فنوتیپی افراد مبتنی بر اصول ژنتیک کمی است. با توسعه علم ژنتیک کمی و برنامه‌های محاسباتی، روش بهترین پیش بینی نا اریب خطی (BLUP)<sup>۵</sup> برای پیش بینی ناریب ارزش‌های اصلاحی برآورده شده (EBVs)<sup>۶</sup> برای کاندیداهای انتخاب ارائه شد که رکوردهای فنوتیپی فرد و تمام خویشاوندان را بر اساس اطلاعات شجره‌ای ترکیب می‌کند. با این حال، برای برخی صفات مانند مقاومت در برابر بیماری، کارایی تبدیل خوراک، تحمل شرایطی محیطی مانند میزان شوری یا آمونیاک آب و کیفیت لاشه، پیشرفت ژنتیکی کمتری با استفاده از BLUP بدست می‌آید زیرا اندازه‌گیری این صفات مشکل است، اغلب فقط در اواخر زندگی قابل اندازه‌گیری هستند، حین رکوردبرداری ممکن است خطاهای نمونه‌گیری رخ دهد، چند ژنی هستند و وراثت‌پذیری پایینی دارند (Yáñez et al. 2022; Song et al. 2022).

با توسعه نشانگرهای ژنتیکی مولکولی در دسترس و مقرون به صرفه، می‌توان این ابزارهای ژنومی را برای بهبود کارایی برنامه‌های اصلاح نژادی در آبزیان استفاده نمود. از این نشانگرها طی دو روش اصلی انتخاب به کمک نشانگر (MAS)<sup>۷</sup> و انتخاب ژنومی (GS)<sup>۸</sup> به منظور بهبود پیش‌بینی ارزش‌های اصلاحی برای صفات هدف استفاده می‌شود. انتخاب به کمک نشانگر در آبزیان برای تعداد محدودی از صفات که تنوع ژنتیکی آن‌ها توسط جایگاه‌های ژنی صفت کمی (QTL)<sup>۹</sup> کنترل می‌شود، موفقیت‌آمیز بوده است. روش انتخاب ژنومی برای صفات چند ژنی مناسب است و از داده‌های نشانگرهای ژنتیکی گسترده ژنومی برای پیش‌بینی شایستگی ژنتیکی (ارزش‌های اصلاحی) کاندیداهای انتخاب برای صفات مورد نظر استفاده می‌کند. انتخاب ژنومی می‌تواند به

<sup>1</sup> *Penaeus monodon*

<sup>2</sup> *Salmo salar*

<sup>3</sup> *Oreochromis niloticus*

<sup>4</sup> *Litopenaeus vannamei*

<sup>5</sup> Best Linear Unbiased Prediction (BLUP)

<sup>6</sup> Estimated breeding values (EBVs)

<sup>7</sup> Marker assistant selection (MAS)

<sup>8</sup> Genomic selection (GS)

<sup>9</sup> Quantitative trait loci (QTL)

منظور افزایش پیشرفت ژنتیکی و کنترل همخونی در برنامه‌های اصلاح نژادی پیشرفته در دام و آبزیان استفاده گردد. با پیشرفت‌های اخیر و طراحی آرایه‌های SNP<sup>۱</sup> با تراکم متوسط تا بالا برای بیشتر گونه‌های اصلی آبزی، انتخاب ژنومی در برنامه‌های اصلاح نژاد آبزیان نیز به کار گرفته شده است. در سال‌های اخیر اطلاعات ژنومی بدست آمده از طریق تراشه‌های SNP<sup>۲</sup>، روش‌های توالی‌یابی نسل جدید<sup>۳</sup>، پایگاه‌های داده و بیوانفورماتیک و تکنیک‌های آزمایشگاهی مانند نشانگرهای ریزماهواره<sup>۴</sup> به طور گسترده‌تری در برنامه‌های انتخاب ژنتیکی آبزیان وارد شده‌اند. علاوه بر این، ادغام اطلاعات سایر روش‌ها نظیر ویرایش ژنومی، ژنومیکس، ترنسکرپتومیکس، پروتئومیکس و متابولومیکس با انتخاب ژنومی می‌تواند بهبود ژنتیکی در گونه‌های آبزی را در آینده تسریع کند (Houston et al. 2020; Allal & Nguyen 2022; Frasin et al. 2022). در این مقاله مروری ضمن بررسی و نقد مدل توارثی بی‌نهایت جایگاه ژنی با اثرات جزئی (IFM)<sup>۵</sup> برای صفات کمی، به اصول و مبانی اصلاح نژاد در آبزیان از انتخاب فنوتیپی تا انتخاب ژنومی<sup>۶</sup>، مزایا و محدودیت‌های آن‌ها و پیشرفت‌های تحقیقاتی اخیر در گونه‌های مختلف آبزی پرداخته می‌شود.

#### از مدل بی‌نهایت جایگاه ژنی با اثرات جزئی (IFM) تا مدل جایگاه ژنی محدود (FM)<sup>۷</sup>

اصلاح نژاد آبزیان به طور عمده روی صفات تولیدی و یا اقتصادی مانند وزن بدن، سرعت رشد، مقاومت در برابر بیماری، رنگ بدن، شکل و طول باله در ماهیان زینتی متمرکز است. برخی از آن‌ها، صفات کیفی با توزیع فنوتیپی گسسته هستند که فقط توسط یک یا چند جفت ژن کنترل می‌شوند. با این حال، بیشتر صفات اقتصادی در آبزی پروری صفات کمی مانند وزن و طول بدن هستند که فنوتیپ‌هایی با توزیع پیوسته را در جمعیت نشان می‌دهند (Moss & Moss 2009). صفات کمی معمولاً چند ژنی هستند و ممکن است توسط تعداد زیادی ژن کنترل شوند که به آن‌ها صفات با توارث چند عاملی<sup>۸</sup> نیز گفته می‌شود. بر این اساس، مدل توارثی بی‌نهایت جایگاه ژنی با اثرات جزئی (IFM) توسط Fisher در سال ۱۹۱۸ بنا نهاده شد. طبق این مدل، یک صفت کمی توسط تعداد زیادی ژن با اثر افزایشی، واقع روی بی‌نهایت جایگاه ژنی کنترل می‌شود به طوری که هر یک از این جایگاه‌های ژنی تأثیر بسیار ناچیزی روی فنوتیپ آن صفت دارد. در این مدل فرض می‌شود که جایگاه‌های ژنی کنترل کننده یک صفت کمی، به صورت ناپیوسته هستند و نوترکیبی به صورت آزاد بین آن‌ها رخ می‌دهد (Mrode 2014). با توجه به محدود بودن مقدار ماده

<sup>1</sup> SNP arrays

<sup>2</sup> SNP chip

<sup>3</sup> Next-generation sequencing (NGS)

<sup>4</sup> Microsatellites

<sup>5</sup> Infinitesimal Model (IFM)

<sup>6</sup> Genomic selection (GS)

<sup>7</sup> Finite locus Model (FM)

<sup>8</sup> Multiple factor inheritance

ژنتیکی قابل توارث (ژنوم)، اگر بی‌نهایت جایگاه ژنی روی یک صفت مؤثر باشند، به دلیل تعداد محدود کروموزوم‌ها، حتماً بلوک‌هایی از ژن‌ها بر روی یک کروموزوم قرار گرفته و بنابراین فرض وجود تعادل پیوستگی ژنی و کراس‌ینگ آور آزاد بین جایگاه‌های ژنی نمی‌تواند صحیح باشد. همچنین در این مدل فرض می‌شود که تنها اثرات ژنی افزایشی وجود دارد، تعادل هاردی واینبرگ در جمعیت پایه برقرار است و جمعیت پایه کاملاً غیر خویشاوند است (Esfandyari et al. 2017; Plate et al. 1997; Nejati Javaremi et al. 2019). با این حال، شواهد زیادی در مطالعات ژنومی حیوانات وجود دارند که نشان می‌دهند تمامی ژن‌ها تأثیر یکسانی روی فنوتیپ یک صفت کمی ندارند. به عنوان مثال در یک مطالعه گسترده ارتباط ژنومی (GWAS)<sup>۱</sup> پنج چندشکلی‌های تک نوکلئوتیدی (SNPs)<sup>۲</sup> روی کروموزوم‌های ۴، ۱۴ و ۱۶ برای صفت وزن ۸ ماهگی در گوسفند بلوچی شناسایی شد که در مجموع ۰/۹۵ درصد از واریانس ژنتیکی کل این صفت را بیان می‌کردند (Pasandideh et al. 2020a). در یک تحقیق دیگر با هدف بررسی ارتباط نشانگرها با صفات، مشخص شد که یک SNP از ژن IGF-1R به اندازه ۰/۰۴۵ از واریانس فنوتیپی صفت میانگین افزایش وزن روزانه را در جمعیت گوسفندان ماکویی بیان می‌کند (Pasandideh et al. 2019). از طرفی بسیاری از ژن‌ها اثرات غالبیت و اپیستازی نیز دارند. بر این اساس، مدل جایگاه ژنی محدود (FM) مطرح گردید که می‌تواند وراثت غیر افزایشی را در خود جای دهد. این مدل فرض می‌کند که تعداد محدودی از ژن‌ها اثرات زیادی روی فنوتیپ یک صفت کمی دارند که ژن‌های بزرگ اثر<sup>۳</sup> نامیده می‌شوند و بسیاری از ژن‌ها دارای اثرات کوچکتری می‌باشند که تحت عنوان ژن‌های کوچک اثر<sup>۴</sup> شناخته می‌شوند. هر دو مدل IFM و FM در مطالعات شبیه‌سازی اخیر در حیوانات مورد استفاده قرار گرفته‌اند (Robertson 1967; Mrode 2014; Esfandyari et al. 2017).

### انتخاب فنوتیپی در آبزیان

انتخاب فنوتیپی در آبزیان عمدتاً برگرفته از روش‌های اصلاح نژاد گیاهان و دام‌ها بوده و به عنوان یک روش کلاسیک و مؤثر، موجب پیشرفت ژنتیکی و افزایش بهره‌وری آبزیان شده است. چالش اصلی در برنامه‌های انتخاب فنوتیپی، پیش بینی شایستگی ژنتیکی والدین به منظور انتخاب برای ایجاد نسل بعدی است. یکی از ابزارهای مهم برای انتخاب حیوانات برتر، پیش بینی ارزش‌های اصلاحی برآورد شده (EBVs)<sup>۵</sup> می‌باشد. در این رویکرد، حیوانات با ارزش اصلاحی بالاتر به عنوان والدین برای نسل بعدی انتخاب می‌شوند. در سال ۱۹۷۵، هندرسون یک روش محاسباتی به نام بهترین پیش‌بینی ناریب خطی (BLUP)<sup>۶</sup> را برای پیش‌بینی ارزش‌های اصلاحی حیوانات پیشنهاد کرد (Henderson 1975). این روش امکان پیش‌بینی ارزش‌های اصلاحی

<sup>1</sup> Genome wide association studies (GWAS)

<sup>2</sup> Single nucleotide polymorphisms (SNPs)

<sup>3</sup> Major genes

<sup>4</sup> Minor genes

<sup>5</sup> Estimated breeding values (EBVs)

<sup>6</sup> Best Linear Unbiased Prediction (BLUP)

را نه تنها با استفاده از اطلاعات فنوتیپی افراد فراهم می سازد بلکه اطلاعات خویشاوندان و تصحیح فنوتیپها برای اثرات ثابت را نیز در نظر می گیرد. منظور نمودن روابط خویشاوندی در این روش، امکان برآورد نسبتی از واریانس فنوتیپی صفات که قابل وراثت است را فراهم می کند. انتخاب حیوانات بر اساس ارزشهای اصلاحی موجب افزایش صحت انتخاب به ویژه برای صفات با وراثت پذیری کم می گردد و بنابراین پیشرفت ژنتیکی در این روش نسبت به انتخاب توده‌ای<sup>۱</sup> که تنها از اطلاعات فنوتیپی استفاده می کند، سریع تر است. انتخاب بر اساس اطلاعات فنوتیپی و شجره‌ای موجب افزایش بهره وری بسیاری از گونه‌های آبی با میانگین پیشرفت ژنتیکی ۵ تا ۱۸ درصد در هر نسل برای صفات رشد شده است (Allal & Nguyen 2022). برای مثال میزان پیشرفت ژنتیکی برای گربه ماهی راه<sup>۲</sup> طی یک برنامه اصلاح نژادی ۱۵ ساله مبتنی بر خانواده<sup>۳</sup> ۹/۳ درصد در هر نسل گزارش شد (Vu et al. 2019). برنامه‌های اصلاح نژاد انتخابی مبتنی بر خانواده، عملکرد تولیدی بسیاری از گونه‌های آبی مانند سالمون اقیانوس اطلس، قزل آلی رنگین کمان<sup>۴</sup>، کاد اقیانوس اطلس<sup>۵</sup>، کپور معمولی<sup>۶</sup>، تیلاپیای نیل و میگوهای دریایی را بطور قابل ملاحظه‌ای افزایش داده است (Gjedrem et al. 2012; Gjedrem & Rye 2018). همچنین BLUP در گونه‌های مختلف آبی به منظور بهبود برخی از صفات اقتصادی برای مثال مقاومت به ویبریو آجینولیتیکوس در صدف اقیانوس آرام، صفات کاروتنوئیدی در خرچنگ میتنی چینی، مقاومت به ویروس مرتبط با آبشش در میگوی ببری سیاه، مقاومت به ویروس دریاچه‌ای تیلاپیا در تیلاپیا نیل، رشد و بازماندگی در کپور روهو، رشد و صفات تخم در ماهیان خاویاری روسی استفاده شده است (Song et al. 2022). با این حال، BLUP دارای سه محدودیت اصلی برای پیش‌بینی ارزش‌های اصلاحی قابل اعتماد برای کاندیداهای انتخاب است: (۱) BLUP نیاز به اطلاعات فنوتیپی خود حیوان و خویشاوندان نزدیک دارد. به عبارت دیگر، BLUP این دو منبع اطلاعاتی را در بر می گیرد و بنابراین، صحت ارزش‌های اصلاحی پیش‌بینی شده افراد تحت تأثیر اطلاعات فنوتیپی و شجره‌ای قرار می گیرد. (۲) BLUP عمدتاً بر رکوردهای خویشاوندان نزدیک به ویژه برای صفات با وراثت پذیری پایین تأکید دارد، از این رو منجر به افزایش همخوانی می شود. (۳) در BLUP فرض می شود که مدل ژنتیکی صفت کمی مورد نظر، مدل بی‌نهایت جایگاه ژنی با اثرات جزئی (IFM) است که برخی از مفروضات این مدل نادرست می باشند (Mrode 2014; Calus 2010; Dominik et al. 2017). به منظور غلبه بر این مشکلات و پیش‌بینی صحیح‌تر ارزش‌های اصلاحی، روش‌های مختلفی مانند انتخاب به کمک نشانگر (MAS) و انتخاب ژنومی (GS) مطرح شده‌اند.

<sup>1</sup> Mass selection

<sup>2</sup> *Pangasianodon hypophthalmus*

<sup>3</sup> Family-based selective breeding program

<sup>4</sup> *Oncorhynchus mykiss*

<sup>5</sup> *Gadus morhua*

<sup>6</sup> *Cyprinus carpio*



## انتخاب به کمک نشانگر (MAS) در آبزیان

قبل از کشف نشانگرهای ژنتیکی، امکان نقشه‌برداری سیستماتیک ژن‌های مرتبط با یک صفت کمی وجود نداشت. به دنبال استفاده از نشانگرهای ژنتیکی در دهه ۱۹۸۰، جایگاه‌های ژنی صفت کمی (QTL) از طریق روش نقشه‌برداری ارتباطی<sup>۱</sup> شناسایی شدند و مسیر اصلاح نژاد حیوانات تغییر کرد (Duran et al. 2009). نشانگر مولکولی، یک ژن یا قطعه‌ای از DNA با موقعیت کروموزومی شناخته شده است که همبستگی نزدیکی با ژن یا صفت خاص دیگری دارد و به عنوان "علامت" برای شناسایی آن بکار می‌رود (Nadeem et al. 2018). انواع مختلفی از نشانگرهای ژنتیکی وجود دارند اما دو نوع از نشانگرهای مبتنی بر توالی<sup>۲</sup> شامل تکرارهای توالی ساده (SSRs)<sup>۳</sup> یا ریزماهواره‌ها و چندشکلی‌های تک نوکلئوتیدی (SNPs) در اکثر تحلیل‌های ژنتیکی مدرن در دام و آبزیان مورد استفاده قرار گرفته‌اند (Ghasemi et al. 2010; Mohammadifar & Mohammadabadi 2011; Mohammadifar et al. 2014; Mohammadabadi 2017; Pasandideh et al. 2015; Mohammadifar & Mohammadabadi 2017). به ناحیه‌ای از ژنوم که حاوی جهش یا ژن (هایی) است که سهم قابل توجهی از واریانس ژنتیکی یک صفت کمی را توجیه می‌کند QTL می‌گویند (Evans et al. 2021). با توسعه تکنیک‌های مولکولی در اوایل دهه ۱۹۰۰، انتخاب به کمک نشانگر (MAS) برای انتخاب غیرمستقیم حیوانات مولد برتر و بهبود برنامه‌های اصلاح نژاد سنتی معرفی شد. انتخاب به کمک نشانگر به فاز عدم تعادل پیوستگی (LD)<sup>۴</sup> بین نشانگر ژنتیکی و QTL مربوطه بستگی دارد. عدم تعادل پیوستگی، ارتباط غیر تصادفی ال‌های جایگاه‌های مختلف ژنی در یک جمعیت مشخص است. نوترکیبی، انتخاب، جهش و رانش ژنتیکی موجب تغییر فاز عدم تعادل پیوستگی در جمعیت می‌شوند. وجود سطح بالایی از عدم تعادل پیوستگی بین ال‌های نشانگر و QTL امکان انجام نقشه‌برداری ژن در مقیاس مناسب را فراهم می‌کند (Qanbari 2020). انتخاب به کمک نشانگر برای صفاتی که اندازه‌گیری آن‌ها دشوار و پرهزینه باشد یا صفات با وراثت پذیری پایین (مانند صفات مقاومت به بیماری‌ها) و نیز ژن‌های مغلوب مفید است. با استفاده از انتخاب به کمک نشانگر، فرآیند انتخاب سریع‌تر می‌شود زیرا فنوتیپ یک حیوان را می‌توان در مراحل اولیه زندگی آن پیش بینی نمود. بنابراین از انتخاب به کمک نشانگر به عنوان ابزاری برای کاهش فاصله نسل استفاده می‌شود. همچنین استفاده از اطلاعات ژنومی همراه با اطلاعات فنوتیپی موجب افزایش صحت پیش بینی ارزش‌های اصلاحی و بنابراین افزایش پیشرفت ژنتیکی در مقایسه با برنامه‌های اصلاح نژاد سنتی می‌گردد (Hayes & Goddard 2001; Nadeem 2018). تحقیقات زیادی به منظور نقشه‌برداری و شناسایی QTL‌های مرتبط با صفات رشد و اندازه بدن در بسیاری از گونه‌های آبزی برای مثال قزل‌آلای رنگین‌کمان، باس دریایی آسیایی<sup>۵</sup>، سی باس اروپایی<sup>۶</sup>، سالمون

<sup>1</sup> Association mapping method

<sup>2</sup> Sequence-based markers

<sup>3</sup> Simple sequence repeats (SSRs)

<sup>4</sup> Linkage disequilibrium (LD)

<sup>5</sup> Asian *Lates calcarifer*

<sup>6</sup> *Dicentrarchus labrax*

اقیانوس اطلس، کپور معمولی، گوش ماهی<sup>۱</sup>، صدف اقیانوس آرام<sup>۲</sup>، صدف مرواریدی<sup>۳</sup> و میگو صورت گرفته است (Zenger et al. 2019). یکی دیگر از اهداف مهم برای برنامه‌های اصلاح نژادی در برخی از گونه‌های آبزی، به تعویق انداختن زمان بلوغ جنسی است زیرا بلوغ زودرس می‌تواند موجب صرف انرژی، مختل نمودن رشد و کاهش کیفیت گوشت شود (Küttner et al. 2011). در این رابطه، آنالیزهای QTL برای برخی از گونه‌های آبزی شامل قزل آلاهی رنگین کمان و آزاد ماهی قطبی<sup>۴</sup> صورت گرفته و یک QTL مهم برای بلوغ جنسی در سالمون اقیانوس اطلس شناسایی شده است. این QTL حدود ۳۳ تا ۳۹ درصد از واریانس فنوتیپی این صفت را بیان می‌کند و احتمالاً توسط ژن *VGLL3* کنترل می‌شوند (Zenger et al. 2019; Ayllon et al. 2015; Barson et al. 2015). نقشه برداری QTL برای صفات مقاومت به بیماری در برخی از گونه‌های آبزی مانند صدف شرقی<sup>۵</sup> برای *MSX* و *Dermo*، صدف مسطح اروپایی<sup>۶</sup> برای *Bonamiosis*، سالمون اقیانوس اطلس برای *salmonid ISAv alphavirus* و بیماری انگلی *Gyrodactylus salaris* نیز انجام شده است (Zenger et al. 2019). با این حال، تنها دو مطالعه کاربردی در زمینه انتخاب به کمک نشانگر برای صفات مقاومت به بیماری در آبزیان گزارش شده است. در یک مطالعه موفق، نقشه یابی QTL برای مقاومت به بیماری نکروز عفونی پانکراس (IPN)<sup>۷</sup> در ماهی سالمون اقیانوس اطلس انجام شد، به طوری که QTL اصلی بیش از ۲۹ درصد از واریانس فنوتیپی را توضیح داد. استفاده از این QTL در برنامه‌های انتخاب به کمک نشانگر منجر به کاهش این بیماری از ۴۷ درصد در سال ۲۰۰۹ به ۷ درصد در سال ۲۰۱۰ در جمعیت‌های آب شیرین گردید (Moen et al. 2009; Houston et al. 2012). در مطالعه دیگر در مورد بیماری لیمفوسیتیس<sup>۸</sup> در ماهی کفشک زیتونی<sup>۹</sup> یک QTL بیش از ۵۰ درصد از کل واریانس فنوتیپی مربوط به صفت بازماندگی در برابر این بیماری را بیان نمود (Fuji et al. 2006; Ozaki et al. 2012).

با این حال، محدودیت‌هایی برای استفاده از روش انتخاب به کمک نشانگر در برنامه‌های اصلاح نژاد تجاری آبزیان وجود دارد. علاوه بر هزینه‌بر بودن تحقیقات مولکولی، ممکن است بین نشانگر و ژن هدف نوترکیبی رخ دهد که منجر به نتایج مثبت کاذب شود. این برآوردهای نادرست از موقعیت و اثرات QTL ها می‌تواند منجر به پیشرفت ژنتیکی کندتر از حد انتظار گردد. ممکن است نشانگرهای شناسایی شده برای صفات در یک جمعیت به جمعیت‌های دیگر قابل تعمیم نباشند. از طرفی تعداد نشانگرهای شناسایی شده در گونه‌های مختلف آبزی محدود است و اثرات آن‌ها غالباً کوچک است. با این حال، اساسی‌ترین مشکل انتخاب به

<sup>1</sup> *Argopecten irradians*

<sup>2</sup> *Crassostrea gigas*

<sup>3</sup> *P. maxima*

<sup>4</sup> *Salvelinus alpinus*

<sup>5</sup> *Crassostrea virginica*

<sup>6</sup> *Ostrea edulis*

<sup>7</sup> Infectious pancreatic necrosis (IPN)

<sup>8</sup> Lymphocytis

<sup>9</sup> *Paralichthys olivaceus*

کمک نشانگر این است که تنها بخشی از واریانس ژنتیکی کل توسط ژن‌های همجوار نشانگرها بیان می‌شود. از این رو، روش انتخاب به کمک نشانگر برای بهبود صفات چند ژنی که توسط تعداد زیادی از ژن‌ها با اثرات کوچک کنترل می‌شوند با محدودیت روبرو است (Allal & Nguyen 2022; Song et al. 2022; Nadeem 2018).

## انتخاب ژنومی در آبزیان

هنگامی که یک یا چند OTL عمده درصد بالایی از واریانس ژنتیکی را برای یک صفت خاص توضیح می‌دهند، می‌توان این صفت را با استفاده از انتخاب به کمک نشانگر با سرعت بیشتری بهبود بخشید. با این حال، پیچیدگی برخی از صفات و عدم وجود QTL ها با اثرات عمده، اجرای موفقیت آمیز انتخاب به کمک نشانگر را محدود می‌کند. برای غلبه بر محدودیت‌های این روش، انتخاب ژنومی (GS) برای اولین بار در سال ۲۰۰۱ توسط Meuwissen و همکاران معرفی شد که به سرعت در صنعت پرورش گاو شیری مورد استفاده قرار گرفت (Meuwissen et al. 2001). در این روش از نشانگرهای متراکم که کل ژنوم را پوشش می‌دهند، استفاده می‌شود تا همه واریانس ژنتیکی صفت را بتوان توسط آن‌ها توضیح داد. انتخاب ژنومی مناسب‌ترین روش برای انتخاب صفاتی است که توسط چندین جایگاه با اثرات کوچک (صفات چند ژنی) کنترل می‌شوند. با توجه به استفاده از تعداد زیادی نشانگر ژنتیکی (بیش از ۱۰۰۰۰ عدد) در انتخاب ژنومی، فرض بر این است که هر یک از QTLها حداقل با یک نشانگر در حالت عدم تعادل پیوستگی قرار دارند (Meuwissen et al. 2001).

در انتخاب ژنومی دو مجموعه از افراد مورد استفاده قرار می‌گیرند: ۱) جمعیت مرجع<sup>۱</sup> که دارای رکوردهای فنوتیپی و ژنوتیپی هستند و ۲) جمعیت تایید<sup>۲</sup> که فاقد رکوردهای فنوتیپی بوده و فقط دارای اطلاعات ژنوتیپی هستند. از آنجایی که تعیین ژنوتیپ پرهزینه است و همه حیوانات تعیین ژنوتیپ نمی‌شوند، در حال حاضر بیشتر برنامه‌های انتخاب ژنومی بر اساس روش چند مرحله‌ای صورت می‌گیرند (Meuwissen et al. 2001; Hayes et al. 2009). ابتدا، یک جمعیت مرجع از حیوانات دارای رکوردهای فنوتیپی با صحت بالا و ترجیحاً برای چندین صفت مهم جمع‌آوری می‌شوند و سپس به منظور ارتباط اطلاعات فنوتیپی با اطلاعات ژنوتیپی، توسط یک تراشه SNP تعیین ژنوتیپ می‌گردند. به عبارت دیگر، در جمعیت مرجع ارزش‌های اصلاحی با صحت بالا (حدود یک) وجود دارند و به دنبال ارتباط بین ارزش‌های اصلاحی و SNP ها می‌باشیم. در مرحله دوم، اثر هر SNP موجود در جمعیت مرجع برای تعیین یک معادله پیش‌بینی ژنومی<sup>۳</sup> برای صفت خاص برآورد می‌گردد. سپس، از این معادله برای تعیین ارزش‌های اصلاحی برآورد شده ژنومی (GEBVs)<sup>۴</sup> برای کاندیداهای انتخاب در جمعیت تایید استفاده می‌شود. حیوانات کاندیدای

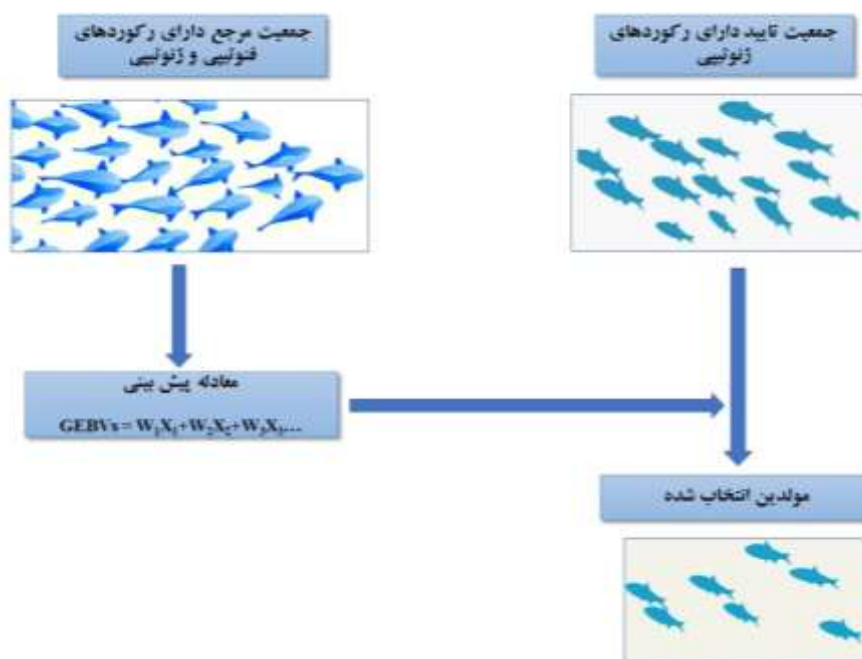
<sup>1</sup> Reference or training population

<sup>2</sup> Validation population

<sup>3</sup> Genomic prediction equation

<sup>4</sup> Genomic estimated breeding values (GEBVs)

انتخاب بر اساس GEBV رتبه بندی می‌شوند و افرادی که بالاترین رتبه را دارند به عنوان مولدین برای بهبود ژنتیکی صفت مورد نظر در نسل‌های بعدی انتخاب می‌گردند (Meuwissen et al. 2001; Yanez et al., 2022; Song et al. 2022; Budhlakoti et al. 2022). در شکل ۱ رویکرد انتخاب ژنومی در آبی پروری به صورت شماتیک نشان داده شده است.



شکل ۱. نمایش شماتیک روش انتخاب ژنومی در آبی پروری. انتخاب ژنومی در دو مرحله انجام می‌شود: (۱) برآورد اثرات نشانگرها در جمعیت مرجع دارای ارزش‌های اصلاحی (BV) با صحت بالا و (۲) پیش‌بینی ارزش‌های اصلاحی برآورد شده ژنومی (GEBVs) برای کاندیداهای انتخاب در جمعیت تأیید. بر اساس GEBV، افراد رتبه‌بندی و بالاترین حیوانات به عنوان مولدین نسل بعد انتخاب می‌شوند.

**Figure 1. Schematic representation of the genomic selection process in aquaculture. Genomic selection is done in two steps: 1) Estimation of markers effects in a reference population with high-quality estimates of breeding values (BVs), and 2) Prediction of genomic estimated breeding values (GEBVs) of selection candidates in the validation population. Based on GEBV, the candidates are ranked and the individuals with the highest scores will be chosen as the parents in the subsequent generation**

### مزایا و محدودیت‌های انتخاب ژنومی در آبیان

انتخاب ژنومی می‌تواند از طریق در نظر گرفتن واریانس ژنتیکی درون خانوادگی موجب افزایش صحت انتخاب و بنابراین بهبود پیشرفت ژنتیکی (تا ۱۰ درصد برای وزن بدن) در برنامه‌های اصلاح نژادی آبیان گردد. در جدول ۱ صحت پیش‌بینی

ارزش‌های اصلاح برای صفات رشد و مقاومت به بیماری در دو رویکرد انتخاب مبتنی بر شجره و انتخاب ژنومی در گونه‌های مهم ماهی و میگو مقایسه شده است. طبق اطلاعات جدول، میانگین صحت پیش بینی ارزش‌های اصلاحی در انتخاب مبتنی بر شجره در مورد صفات مربوط به رشد در گونه‌های آبی ۰/۴۸ بود که اطلاعات ژنومی موجب افزایش صحت تا ۲۵ درصد گردید. همچنین میانگین صحت پیش بینی ارزش‌های اصلاحی در انتخاب مبتنی بر شجره در مورد صفات مربوط به بیماری در گونه‌های آبی ۰/۴۲ و برای انتخاب ژنومی ۰/۵۶ بود. صحت پیش‌بینی به ساختار جمعیت، تراکم نشانگر و اندازه جمعیت مرجع بستگی دارد (Houston et al. 2020; Allal & Nguyen 2022).

از طرفی انتخاب ژنومی از طریق انتخاب حیوانات بر اساس ارزش اصلاحی ژنومی در مراحل اولیه زندگی و بنابراین کاهش فاصله نسل موجب افزایش پیشرفت ژنتیکی می‌شود. انتخاب ژنومی در مقایسه با انتخاب سنتی موجب کاهش نرخ همخونی تا ۸۱ درصد می‌شود که این موضوع برای آبیان که نرخ باروری بسیار بالایی دارند و به همین دلیل اندازه مؤثر جمعیت (Ne) در مزرعه برای آن‌ها می‌تواند پایین باشد، حایز اهمیت است. همچنین می‌توان کارآیی برنامه‌های اصلاح نژادی را با مدیریت بهتر اثرات متقابل ژنتیک و محیط و نیز ادغام اثرات غالبیت و اپیستازی در انتخاب ژنومی بهبود داد (Zenger et al. 2019). انتخاب ژنومی مخصوصاً برای انتخاب صفاتی که اندازه گیری آن‌ها دشوار است یا وراثت پذیری پایینی دارند برای مثال مقاومت به بیماری، مصرف خوراک، صفات تولیدمثلی، صفات سلامتی و صفات کیفیت گوشت مناسب است (Song et al. 2022). برای مثال در مطالعه‌ای گزارش شد که پتانسیل زیادی برای بهبود ژنتیکی صفت مقاومت به ویروس سندروم لکه سفید در جمعیت میگوی سفید غربی با استفاده از انتخاب ژنومی وجود دارد (Lillehammer et al. 2020). انجام انتخاب ژنومی در آبیان مستلزم وجود منابع ژنومی مؤثر، درک روابط ژنوتیپ با فنوتیپ صفت، ثبت صحیح رکوردهای فنوتیپی در مقیاس تجاری و طراحی برنامه‌های جفتگیری مناسب می‌باشد (Gjedrem et al. 2012).

با وجود مزایای بالقوه انتخاب ژنومی در آبیان، تحقیقات در این زمینه در سال‌های اخیر و تنها در تعداد محدودی از گونه‌های آبی آغاز شده است. اولین محدودیت استفاده از انتخاب ژنومی در آبیان، هزینه بالای تعیین ژنوتیپ برای حیوانات جمعیت‌های مرجع و تایید می‌باشد. این محدودیت با ظهور فناوری‌های توالی‌یابی ژنوم با کارایی بالا، به ویژه تعیین ژنوتیپ توسط توالی‌یابی (GBS)<sup>۱</sup> که می‌تواند تعداد زیادی نشانگر ژنتیکی با کیفیت بالا را با هزینه مناسب شناسایی کند، در حال بر طرف شدن است. در مطالعه‌ای که برای صفات مقاومت به بیماری در آبیان صورت گرفت، مشخص گردید که صحت پیش‌بینی با استفاده از یک زیر مجموعه از SNP‌های شناسایی شده توسط مطالعات گسترده ارتباط ژنومی (GWAS) بیشتر از استفاده از همه SNP‌ها بود (Luo et al. 2021).

<sup>1</sup> Genotyping-by-sequencing (GBS)

جدول ۱. مقایسه صحت پیش بینی ارزش‌های اصلاحی برای صفات رشد و مقاومت به بیماری در دو روش انتخاب مبتنی بر شجره و انتخاب ژنومی در گونه‌های مختلف ماهی و میگو (Allal & Nguyen 2022)

**Table 1. Comparison of the prediction accuracy of EBVs for growth and disease resistance traits based on pedigree and genomic selection in the different species of fish and shrimp (Allal & Nguyen 2022)**

افزایش صحت در انتخاب ژنومی نسبت به انتخاب مبتنی بر شجره Accuracy relative increase	روش تعیین ژنوتیپ (تعداد SNP‌های مؤثر) Genotyping method (number of effective SNPs)	صفات Traits	گونه Species
19.5%	SNP arrays (33,000–112,000)	رشد Growth	<b>ماهی</b> سالمون اقیانوس اطلس Atlantic salmon
23.8%	SNP arrays (7,000–220,000)	مقاومت به بیماری Disease resistance	
70.8%	SNP arrays (27,000–45,000)	مقاومت به بیماری Disease resistance	قزل‌الای رنگین کمان Rainbow trout
127%	RAD-seq (9,000) <sup>1</sup>	مقاومت به بیماری Disease resistance	قزل‌الای کوهو Coho salmon
18%	RAD-seq (20,000)	رشد Growth	کپور معمولی Common carp
8%	RAD-seq (16,000)	مقاومت به بیماری Disease resistance	
39.8%	SNP arrays (32,000–48,000)	رشد Growth	تپلایپای نیل Nile tilapia
9%	SNP arrays (44,000) RAD-seq (9,000)	مقاومت به بیماری Disease resistance	سی باس اروپایی European sea bass
120%	SNP arrays (3,000)	بازدهی خوراک Feed efficiency	
23.5%	SNP arrays (44,000) RAD-seq (22,000)	مقاومت به بیماری Disease resistance	سیم سر طلایی Gilthead sea bream
12%	RAD-seq (18,000)	مقاومت به بیماری Disease resistance	سپر ماهی Turbo
-	WGS (1,900,000)	مقاومت به بیماری Disease resistance	کفشک زیتونی Japanese flounder
28.5%	SNP arrays (55,000)	رشد Growth	گرچه ماهی ابراهه Channel catfish
-	RAD-seq (30,000)	رشد Growth	کروکر زرد بزرگ Large yellow croaker
-	DArT-seq (14,000) <sup>2</sup>	رشد Growth	شاه ماهی دم زرد Yellowtail kingfish
-	GBS (54,000)	رشد Growth	درام زرد Yellow drum
-	RAD-seq (23,000), SLAF-seq (6,000)	رشد Growth	<b>میگو</b> میگوی سفید غربی Whiteleg shrimp
5.5%	RAD-seq (23,000)	مقاومت به بیماری Disease resistance	
21.4%	DArT-seq (9,000)	رشد Growth	میگوی موزی Banana shrimp
567%	DArT-seq (9,000)	مقاومت به بیماری Disease resistance	

<sup>1</sup> Restriction site-associated DNA sequencing (RAD-seq)

<sup>2</sup> Deamination adjacent to RNA modification targets

بنابراین این راهکار پیشنهادی برای انتخاب ژنومی نه تنها صحت پیش‌بینی را بهبود می‌بخشد بلکه می‌تواند هزینه تعیین ژنوتیپ را کاهش دهد و برای تسریع استفاده از انتخاب ژنومی در گونه‌های مختلف آبی بسیار مفید خواهد بود. روش دیگر برای کاهش هزینه تعیین ژنوتیپ، ایمپوتیشن ژنوتیپی<sup>۱</sup> است که طی این روش فقط والدین (مولدین) و کاندیداهای انتخاب توسط یک پنل SNP با تراکم بالا و سایر حیوانات با یک پنل SNP کم هزینه و با تراکم پایین تعیین ژنوتیپ می‌شوند. سپس ژنوتیپ‌های این حیوانات با استفاده از اطلاعات افراد تعیین ژنوتیپ شده با پنل SNP با تراکم بالا ایمپوت می‌گردد. طی مطالعات مختلفی مشخص شده است که ایمپوتیشن ژنوتیپی در مقایسه با استفاده از پنل‌های با تراکم بالا صحت مشابهی را در انتخاب ژنومی ارائه می‌کند. با این حال، صحت ایمپوتیشن ژنوتیپی تحت تأثیر عوامل متعددی از جمله نسبت نشانگرهایی که باید ایمپوت شوند، ارتباط خویشاوندی بین افراد جمعیت مرجع و ایمپوت شده، موقعیت صحیح نشانگرها در نقشه ژنومی، فاز عدم تعادل پیوستگی، فراوانی آلل کمیاب و تعداد افراد جمعیت مرجع قرار دارد (Allal & Nguyen 2022; Song et al. 2022; Yanez et al. 2019; Zenger et al. 2022). محدودیت دیگر برای استفاده از انتخاب ژنومی در آبزیان این است که در حال حاضر تعداد زیادی از ماهیان، سخت پوستان و یا نرم تنان دارای شجره‌های ثبت شده نیستند و رکوردهای فنوتیپی، اغلب برای آن‌ها جمع‌آوری نمی‌شود. از طرف دیگر در حال حاضر، تراشه‌های SNP به طور گسترده برای گونه‌های ماهی، سخت پوستان و نرم تنان طراحی نشده‌اند (Allal & Nguyen 2022).

### عوامل مؤثر بر صحت انتخاب ژنومی در آبزیان

همانند برنامه‌های اصلاح نژاد سنتی، کارایی انتخاب ژنومی در گونه‌های مختلف آبزیان به تفاوت در چرخه زندگی، باروری، اندازه مؤثر جمعیت و اهداف اصلاح نژادی بستگی دارد. عوامل مؤثر بر صحت انتخاب ژنومی در آبزیان بیشتر از طریق مطالعات شبیه‌سازی بررسی شده‌اند و در دو گروه عوامل قابل کنترل و عوامل غیر قابل کنترل طبقه‌بندی می‌شوند (جدول ۲). عوامل قابل کنترل را می‌توان از طریق ابزارهای مصنوعی برای بهبود صحت پیش‌بینی ارزش‌های اصلاحی ژنومی کنترل نمود. عوامل غیر قابل کنترل منجر به تفاوت‌های قابل توجهی در کارایی انتخاب ژنومی در گونه‌ها، جمعیت‌ها و صفات مختلف می‌شوند (Song et al. 2022; Zenger et al. 2019).

### اندازه جمعیت مرجع

برای پیش‌بینی ارزش‌های اصلاحی ژنومی نیاز به رکوردهای فنوتیپی جمعیت مرجع می‌باشد. بنابراین، اندازه جمعیت مرجع نقش مهمی در صحت پیش‌بینی ژنومی ایفا می‌کند. صرف نظر از وراثت پذیری صفات، هرچه جمعیت مرجع بزرگتر باشد،

<sup>1</sup> Genotype imputation

رکوردهای فنوتیپی مربوط به هر نشانگر نیز بیشتر می‌شود و بنابراین صحت پیش بینی ژنومی بالاتر می‌رود (Song et al. 2022).

جدول ۲. عوامل مؤثر بر صحت انتخاب ژنومی در آبزیان (Song et al. 2022; Zenger et al. 2019)

Table 2. Factors affecting the accuracy of genomic selection in aquaculture (Song et al. 2022; Zenger et al. 2019)

عوامل غیر قابل کنترل Uncontrollable factors	عوامل قابل کنترل Controllable factors
متوسط طول کروموزوم‌ها Average length of chromosomes	اندازه جمعیت مرجع Reference population size
تعداد ژن‌های مؤثر بر صفات Number of genes affecting traits	تراکم نشانگر Marker density
وراثت پذیری صفات Heritability of traits	روش پیش بینی ارزش‌های اصلاحی ژنومی GEBV estimation methods
اندازه ژنوم Genome size	ارتباط خویشاوندی بین جمعیت‌های مرجع و تایید Relationship between reference and candidate populations
	طرح جفتگیری Mating design
	تعداد و اندازه خانواده‌ها Number and size of families
	تعداد نسل Number of generations

برای مثال در مطالعه‌ای که به منظور بهبود صفات مقاومت به بیماری در سی باس اروپایی و سیم سر طلایی انجام شد گزارش گردید که با افزایش اندازه جمعیت مرجع، صحت پیش بینی ژنومی بهبود یافت (Griot et al. 2021). در مطالعه مشابه دیگر، با کاهش اندازه جمعیت مرجع، صحت پیش‌بینی ژنومی در چهار گونه آبی شامل سالمون اقیانوس اطلس، کپور معمولی، پورگی و قزل‌آلای رنگین کمان کاهش یافت (Song & Hu 2022). به طور مرسوم برای برآورد اندازه مؤثر جمعیت از شجره استفاده می‌شود اما این روش نیازمند کامل بودن اطلاعات شجره می‌باشد که این امر تنها در بعضی از جمعیت‌های دامی با مدیریت بالا امکان‌پذیر می‌باشد (Uimari and Tapio, 2011; Pasandideh et al. 2020b). استفاده از اطلاعات ژنومی مانند تراشه‌های SNP یک راه حل مناسب برای محاسبه اندازه مؤثر جمعیت خصوصاً در جمعیت‌های آبزیان است که ممکن است اطلاعات شجره‌ای کاملی نداشته باشند.



## تراکم نشانگر

به طور کلی، افزایش تعداد نشانگرها موجب افزایش عدم تعادل پیوستگی (LD) بین نشانگرها و QTLها می‌شود و بنابراین می‌تواند صحت انتخاب و پیشرفت ژنتیکی را افزایش دهد (Song et al. 2022; Zenger et al. 2019). در مطالعه‌ای مشخص شد که تغییر در تراکم نشانگرها از ۵۰ به ۱۰۰ عدد در هر مورگان باعث افزایش صحت انتخاب از ۰/۴۸ به ۰/۵۶ و افزایش پیشرفت ژنتیکی از ۱/۵۸ به ۱/۸۲ شد، در حالی که همخوانی را از ۰/۰۱ به ۰/۰۹ کاهش داد (Lillehammer et al. 2013). با این حال، گاهی افزایش تراکم نشانگرها باعث ایجاد برخی از نشانگرهای تداخلی<sup>۱</sup> می‌شود و بنابراین ممکن است صحت پیش بینی ژنومی را کاهش دهد (Gong et al. 2021; van Binsbergen et al. 2015).

## روش پیش بینی ارزش‌های اصلاحی ژنومی (GEBV)

روش پیش بینی ارزش‌های اصلاحی ژنومی (GEBV) نقش مهمی در کارایی برنامه انتخاب ژنومی دارد. این روش‌ها در سه گروه عمده (۱) روش‌های مبتنی بر تئوری BLUP، (۲) روش‌های مبتنی بر تئوری بیزین<sup>۲</sup> و (۳) روش‌های مبتنی بر الگوریتم‌های یادگیری ماشین<sup>۳</sup> طبقه بندی می‌شوند (جدول ۳). با توجه به مفروضات مختلف هر روش محاسباتی، دامنه کاربرد آن نیز متفاوت است. علاوه بر این، نوع گونه، اندازه جمعیت و صفات موجب تفاوت در روش‌های ارزیابی می‌شوند. بنابراین روش ارزیابی باید با توجه به برنامه اصلاح نژادی مورد نظر انتخاب شود تا کارایی انتخاب ژنومی به حداکثر برسد (Song et al. 2022).

## ارتباط خویشاوندی بین جمعیت‌های مرجع و تایید

به طور کلی، هر چه ارتباط خویشاوندی بین جمعیت‌های مرجع و تایید نزدیکتر باشد، صحت پیش بینی ژنومی هم بالاتر است. یکی از ویژگی‌های مهم گونه‌های آبی، باروری بالای آن‌ها است که امکان تلاقی‌های مصنوعی و ایجاد هزاران حیوان در خانواده‌های ناتنی در مقیاس بزرگ را فراهم می‌کند (به عنوان مثال، ۵۰ ماده با ۵۰ نر برای ایجاد ۱۰۰۰ خانواده). به همین دلیل در آبیان، امکان ارتباط خویشاوندی نزدیک بین حیوانات در جمعیت‌های مرجع و تایید وجود دارد (Allal & Nguyen 2022). در مطالعه‌ای گزارش شد که اندازه مؤثر جمعیت فعلی برای سپر ماهی، سیم سر طلایی، سی باس اروپایی و کپور معمولی کوچک است که نشان دهنده ارتباط ژنتیکی نزدیک بین جمعیت‌های اکثر گونه‌های آبی است (Saura et al. 2021). در مطالعه‌ای که به منظور بررسی تنوع ژنتیکی در دوازده گونه از ماهی گوپی با استفاده از نشانگرهای توالی‌های تکراری ساده میانی (ISSR)<sup>۴</sup> انجام

<sup>1</sup> Noise markers

<sup>2</sup> Based on the Bayesian theory

<sup>3</sup> Based on machine learning algorithms

<sup>4</sup> Inter Simple Sequence Repeat

گرفت، مشخص گردید که ارتباط ژنتیکی نزدیکی بین این جمعیت‌ها وجود دارد (Mohammadabadi et al. 2021). در مطالعه دیگر، تأثیر روابط ژنتیکی نزدیک بین جمعیت‌های مرجع و تأیید روی صحت پیش بینی در برنامه‌های اصلاح نژادی ماهی سالمون اثبات شد (Fraslin et al. 2022). ارتباط خویشاوندی نزدیک بین جمعیت‌های مرجع و تأیید در آبریان، امکان برآورد صحیح پارامترهای ژنتیکی صفات حتی توسط نشانگرهایی با تراکم پایین (به عنوان مثال ۱۰۰۰ تا ۵۰۰۰ SNP) را فراهم می‌کند (Allal & Nguyen 2022; Song et al. 2022).

### جدول ۳. روش‌های پیش بینی ارزش‌های اصلاحی ژنومی در انتخاب ژنومی (Song et al. 2022)

Table 3. Methods of GEBV prediction in genomic selection (Song et al. 2022)

روش	گروه
RRBLUP; GBLUP; ssGBLUP; TABLUP; BLUP/GA; GFBLUP	BLUP مبتنی بر تئوری Based on the BLUP theory
BayesA; BayesB; BayesC/C $\pi$ ; BayesR; BayesRC; Single-step Bayesian	مبتنی بر تئوری بی‌زین Based on the Bayesian theory
RF; SVM; RKHS; DL	مبتنی بر الگوریتم‌های یادگیری ماشین Based on machine learning algorithms

### طرح جفتگیری

انتخاب طرح مناسب جفتگیری یکی از عوامل مهم در موفقیت هر برنامه اصلاح نژادی است که می‌تواند بر میزان همخوانی و پیشرفت ژنتیکی مؤثر باشد. در مطالعه‌ای با مقایسه طرح‌های جفتگیری تک جفتی، آشیانه‌ای و فاکتوریل مشخص شد که کمترین میزان همخوانی و بیشترین پیشرفت ژنتیکی در طرح جفتگیری فاکتوریل بدست آمد در حالی که طرح تک جفتی بدترین تأثیر را بر روی تنوع ژنتیکی، همخوانی و پاسخ به انتخاب داشت. با این حال، تأثیر طرح جفتگیری روی ضریب همخوانی و پیشرفت ژنتیکی در ارتباط با اندازه مؤثر جمعیت نیز می‌باشد (Dupont-Nivet et al. 2006).

### تعداد و اندازه خانواده‌ها

تعداد خانواده‌ها یا مولدینی که در یک برنامه اصلاح نژادی مورد استفاده قرار می‌گیرند، به طور چشمگیری روی میزان همخوانی، حفظ تنوع ژنتیکی و شدت انتخاب تأثیر دارد. به نظر می‌رسد که افزایش تعداد خانواده‌ها تا ۲۰۰ خانواده، از طریق کاهش

ميزان همخونی و افزايش پيشرفت ژنتيکی، موجب بهبود کارآيي برنامه‌های اصلاح نژادی می شود (Skaarud et al., 2011, 2014). همچنين به نظر می‌رسد که ۵۰ تا ۱۰۰ نتاج در هر خانواده ممکن است اندازه خانواده مناسبی برای به حداقل رساندن همخونی و به حداکثر رساندن پيشرفت ژنتيکی باشد (Zenger et al. 2019).

### تعداد نسل

تأثير تغيير تعداد نسل روی صحت انتخاب ژنومی در برنامه‌های اصلاح نژادی دام‌ها با استفاده از مطالعات شبیه‌سازی مشخص شده است. برای مثال، نتایج یک مطالعه که روی گاو انجام شد نشان داد که صحت انتخاب ژنومی با افزايش تعداد نسل کاهش می‌یابد. این موضوع عمدتاً به این دلیل است که با افزايش تعداد نسل، درجه عدم تعادل پیوستگی بین نشانگرهای مولکولی و QTLهای مؤثر بر صفات کاهش می‌یابد که به نوبه خود بر صحت پيش بینی ارزش‌های اصلاحی ژنومی تأثیر می‌گذارد. بنابراین اطلاعات جمعیت مرجع باید به طور منظم به‌روزرسانی شود (Ma et al. 2019).

**نتیجه‌گیری:** برنامه‌های بهبود ژنتيکی آبیان به طور عمده مبتنی بر استفاده از اطلاعات فنوتیپی و شجره‌ای افراد مبتنی بر اصول ژنتیک کمی بوده است. با این حال، در سال‌های اخیر انتخاب ژنومی برای حدود ۲۰ گونه‌ی آبی مورد استفاده قرار گرفته است. اگرچه انتخاب ژنومی فرصت‌هایی را برای افزايش پيشرفت ژنتيکی در برنامه‌های اصلاح نژاد آبیان فراهم می‌کند، اما باید مزایای این روش در برنامه‌های تجاری و اقتصادی آینده مورد ارزیابی قرار گیرد. ظهور روش‌های رکوردبرداری فنوتیپی توسط ماشین و تعیین ژنوتیپ با فناوری‌های مقرون به صرفه، کاربرد سریع‌تر انتخاب ژنومی در آبی پروری را تسهیل می‌کند. انتخاب ژنومی با در نظر گرفتن واریانس ژنتيکی درون خانواده موجب افزايش صحت پيش بینی و بنابراین بهبود صفات به ویژه صفات با وراثت پذیری پایین می‌گردد. با توجه به نیاز جهانی به تامین پروتئین و همچنین تغییرات آب و هوایی مداوم، انتخاب ژنومی امکان کنترل بهتر اثرات متقابل ژنتیک و محیط و انتخاب حیوانات با حساسیت کمتر به تغییرات محیطی را فراهم می‌کند. با پيشرفت روزافزون فناوری‌های نوین، انتظار می‌رود که در آینده انتخاب ژنومی در اصلاح نژاد گونه‌های آبی مورد استفاده گسترده قرار گیرد و مسیر را برای توسعه پایدار این صنعت هموار کند.

**سپاسگزاری:** نگارندگان بر خود لازم می‌دانند از تمامی اساتید و همکاران محترم دانشگاهی که برای نوشتن این مقاله از نظرات و پیشنهادات ارزنده شان بهره‌مند شدیم، صمیمانه سپاسگزاری نمایند. همچنین از داوران محترم و اساتید ارجمند مجله بیوتکنولوژی کشاورزی، به خاطر ارزیابی متن مقاله و ارائه نظرات ساختاری و علمی تشکر و قدردانی می‌گردد.

### References

Allal F, Nguyen NH (2022) Genomic Selection in Aquaculture Species. In: Complex Trait Prediction. Springer pp. 469-491.

- Barson NJ, Aykanat T, Hindar K et al. (2015) Sex-dependent dominance at a single locus maintains variation in age at maturity in salmon. *Nature* 528, 405-408.
- Budhlakoti N, Kushwaha AK, Rai A et al. (2022) Genomic Selection: A Tool for Accelerating the Efficiency of Molecular Breeding for Development of Climate Resilient Crops. *Front Genet* 13, 1-17.
- Calus MP (2010) Genomic breeding value prediction: methods and procedures. *Animal* 4, 157-164.
- Castillo-Juárez H, Campos-Montes GR, Caballero-Zamora A et al. (2015) Genetic improvement of Pacific white shrimp [*Penaeus Litopenaeus vannamei*]: perspectives for genomic selection. *Front Genet* 6, 1-5.
- Dominik S, Smith JL, Conington J et al. (2017) Genetic solutions. In: *Advances in Sheep Welfare*. Elsevier. pp. 107-130.
- Dupont-Nivet M, Vandeputte M, Haffray P et al. (2006) Effect of different mating designs on inbreeding, genetic variance and response to selection when applying individual selection in fish breeding programs. *Aquaculture* 252, 161-170.
- Duran C, Appleby N, Edwards D et al. (2009) Molecular genetic markers: discovery, applications, data storage and visualisation. *Curr Bioinform* 4, 16-27.
- Esfandyari H, Henryon M, Berg P et al. (2017) Response to selection in finite locus models with nonadditive effects. *J Hered* 108, 318-327.
- Evans KS, van Wijk MH, McGrath PT et al. (2021) From QTL to gene: *C. elegans* facilitates discoveries of the genetic mechanisms underlying natural variation. *Trends Genet* 37, 933-947.
- Fraslin C, Yáñez JM, Robledo D et al. (2022) The impact of genetic relationship between training and validation populations on genomic prediction accuracy in Atlantic salmon. *Aquac Rep* 23, 1-9.
- Fuji K, Kobayashi K, Hasegawa O et al. (2006) Identification of a single major genetic locus controlling the resistance to lymphocystis disease in Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*). *Aquaculture* 254, 203-210.
- Ghasemi M, Baghizadeh A, Abadi M (2010) Determination of genetic polymorphism in Kerman Holstein and Jersey cattle population using ISSR markers. *Aust j basic appl* 4, 5758-5760.
- Gjedrem T, Robinson N, Rye M (2012) The importance of selective breeding in aquaculture to meet future demands for animal protein: a review. *Aquaculture* 350, 117-129.
- Gjedrem T, Rye M (2018) Selection response in fish and shellfish: a review. *Rev Aquac* 10, 168-179.

- Gjerde B, Korsvoll A (1999) Realized selection differentials for growth rate and early sexual maturity in Atlantic salmon. *Aquacult Eur* 27, 73-74.
- Gong J, Zhao J, Ke Q et al. (2021) First genomic prediction and genome-wide association for complex growth-related traits in Rock Bream (*Oplegnathus fasciatus*). *Evol Appl* 15, 523-536.
- Griot R, Allal F, Phocas F et al. (2021) Optimization of genomic selection to improve disease resistance in two marine fishes, the European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) and the gilthead sea bream (*Sparus aurata*). *Front Genet* 12, 1-10.
- Hayes B, Goddard ME (2001) The distribution of the effects of genes affecting quantitative traits in livestock. *Genet Sel Evol* 33, 1-21.
- Hayes BJ, Bowman PJ, Chamberlain AJ et al. (2009) Invited review: Genomic selection in dairy cattle: Progress and challenges. *J Dairy Sci* 92, 433-443.
- Henderson CR (1975) Best linear unbiased estimation and prediction under a selection model. *Biometrics*, 423-447.
- Houston RD, Bean TP, Macqueen DJ et al. (2020) Harnessing genomics to fast-track genetic improvement in aquaculture. *Nat Rev Genet* 21, 389-409.
- Houston RD, Davey JW, Bishop SC et al. (2012) Characterisation of QTL-linked and genome-wide restriction site-associated DNA (RAD) markers in farmed Atlantic salmon. *BMC Genom* 13, 1-15.
- Jerry D, Purvis I, Piper L (2001) Opportunities for genetic improvement in crustacean species. In: *Proc Assoc Advmt Anim Breed Genet* pp. 55-58.
- Jones DB, Jerry DR, Khatkar MS et al. (2014a) Determining genetic contributions to host oyster shell growth: quantitative trait loci and genetic association analysis for the silver-lipped pearl oyster, *Pinctada maxima*. *Aquaculture* 434, 367-375.
- Jones DB, Jerry DR, Khatkar MS et al. (2014b) Quantitative trait loci and genetic association analysis reveals insights into complex pearl quality traits in donor silver-lipped pearl oysters. *Aquaculture* 434, 476-485.
- Küttner E, Moghadam HK, Skúlason S et al. (2011) Genetic architecture of body weight, condition factor and age of sexual maturation in Icelandic Arctic charr (*Salvelinus alpinus*). *Mol Genet Genom* 286, 67-79.
- Lillehammer M, Bangera R, Salazar M et al. (2020) Genomic selection for white spot syndrome virus resistance in whiteleg shrimp boosts survival under an experimental challenge test. *Sci Rep* 10, 1-13.

- Lillehammer M, Meuwissen TH, Sonesson AK (2013) A low-marker density implementation of genomic selection in aquaculture using within-family genomic breeding values. *Genet Sel* 45, 1-8.
- Luo Z, Yu Y, Xiang J et al. (2021) Genomic selection using a subset of SNPs identified by genome-wide association analysis for disease resistance traits in aquaculture species. *Aquaculture* 539, 1-6.
- Ma P, Lund MS, Aamand GP et al. (2019) Use of a Bayesian model including QTL markers increases prediction reliability when test animals are distant from the reference population. *J Dairy Sci* 102, 7237-7247.
- Meuwissen TH, Hayes BJ, Goddard M (2001) Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps. *Genetics* 157, 1819-1829.
- Moen T, Baranski M, Sonesson AK et al. (2009) Confirmation and fine-mapping of a major QTL for resistance to infectious pancreatic necrosis in Atlantic salmon (*Salmo salar*): population-level associations between markers and trait. *BMC Genom* 10, 1-14.
- Mohammadabadi M (2016) Inter-simple sequence repeat loci associations with predicted breeding values of body weight in Kermani sheep. *Genet Third Millenn* 14, 4383-4390.
- Mohammadabadi M, Esfandyarpoor E, Mousapour A (2017) Using inter simple sequence repeat multi-loci markers for studying genetic diversity in Kermani sheep. *J res Dev* 5, 1-4.
- Mohammadabadi M, Oleshko V, Oleshko O et al. (2021) Using inter simple sequence repeat multi-loci markers for studying genetic diversity in Guppy fish. *Turk J Fish & Aquat Sci* 21, 603-613.
- Mohammadifar A, Faqih Imani SA, Mohammad Abadi MR et al. (2014) The effect of TGF  $\beta$  3 gene on phenotypic and breeding values of body weight traits in Fars native fowls. *Agric Biotechnol J* 5, 125-136.
- Mohammadifar A, Mohammadabadi M (2012) Application of microsatellite markers for a study of Kermani sheep genome. *Iran J Appl Anim Sci* 42, 337-344.
- Mohammadifar A, Mohammadabadi M (2018) Melanocortin-3 receptor (*mc3r*) gene association with growth and egg production traits in Fars indigenous chicken. *Malays Appl Biol* 47, 85-90.
- Moss S, Moss D (2009) Selective breeding of penaeid shrimp. In: *Shellfish Safety and Quality*. Elsevier pp. 425-452.
- Mrode RA (2014) *Linear models for the prediction of animal breeding values*. Cabi.

- Nadeem MA, Nawaz MA, Shahid MQ et al. (2018) DNA molecular markers in plant breeding: current status and recent advancements in genomic selection and genome editing. *Biotechnol Equip* 32, 261-285.
- Nejati-Javaremi A, Smith C, Gibson J (1997) Effect of total allelic relationship on accuracy of evaluation and response to selection. *J Anim Sci* 75, 1738-1745.
- Ozaki A, Araki K, Okamoto H et al. (2012) Progress of DNA marker-assisted breeding in maricultured finfish. *Bull Fisheries Res Agency* 35, 31-37.
- Pasandideh M, Gholizadeh M, Rahimi Mianji G (2020a) A genome-wide association study revealed five SNPs affecting 8-month weight in sheep. *Anim Genet* 51, 973-976.
- Pasandideh M, Gholizadeh M, Rahimi Mianji G (2020b) Estimation of Effective Population Size and Genomic Inbreeding Coefficients in Baluchi Sheep Using Genome-Wide Single Nucleotide Polymorphisms (SNPs). *Iran J Appl Anim* 10, 287-295.
- Pasandideh M, Mohammadabadi M, Esmailzadeh A et al. (2015) Association of bovine PPARGC1A and OPN genes with milk production and composition in Holstein cattle. *Czech J Anim Sci* 60, 97-104.
- Pasandideh M, Rahimi G, Hemati V (2019) Effect of Single Nucleotide Polymorphisms in IGF-1R Gene on Growth Rate Traits in Makooei Sheep. *Iran J Appl Anim* 9, 669-675.
- Plate M, Bernstein R, Hoppe A et al. (2019) Comparison of infinitesimal and finite locus models for long-term breeding simulations with direct and maternal effects at the example of honeybees. *PLoS One* 14, 1-22.
- Qanbari S (2020) On the extent of linkage disequilibrium in the genome of farm animals. *Front Genet* 10, 1304.
- Robertson A (1967) The nature of quantitative genetic variation. *Heritage from Mendel*, 265-280.
- Saura M, Caballero A, Santiago E et al. (2021) Estimates of recent and historical effective population size in turbot, seabream, seabass and carp selective breeding programmes. *Genet Sel Evol* 53, 1-8.
- Skaarud A, Woolliams JA, Gjøen HM (2011) Strategies for controlling inbreeding in fish breeding programs; an applied approach using optimum contribution (OC) procedures. *Aquaculture* 311, 110-114.
- Skaarud A, Woolliams JA, Gjøen HM (2014) Optimising resources and management of genetic variation in fish-breeding schemes with multiple traits. *Aquaculture* 420, 133-138.
- Song HL, Dong T, Yan X et al. (2022) Genomic selection and its research progress in aquaculture breeding. *Rev Aquac* 1-18.
- Song HL, Hu HX (2022) Strategies to improve the accuracy and reduce costs of genomic prediction in aquaculture species. *Evol Appl* 15, 578-590.

- Uimari P, Tapio M (2011) Extent of linkage disequilibrium and effective population size in Finnish Landrace and Finnish Yorkshire pig breeds. *J Anim Sci* 89, 609-614.
- Van Binsbergen R, Calus MP, Bink MC et al. (2015) Genomic prediction using imputed whole-genome sequence data in Holstein Friesian cattle. *Genet Sel Evol* 47, 1-13.
- Vu NT, Van Sang N, Phuc TH et al. (2019) Genetic evaluation of a 15-year selection program for high growth in striped catfish *Pangasianodon hypophthalmus*. *Aquaculture* 509, 221-226.
- Yáñez JM, Xu P, Carvalheiro R et al. (2022) Genomics applied to livestock and aquaculture breeding. *Evol Appl* 15, 517-522.
- Zenger KR, Khatkar MS, Jones DB et al. (2019) Genomic selection in aquaculture: application, limitations and opportunities with special reference to marine shrimp and pearl oysters. *Front Genet* 9, 1-19.