

다형질 Animal Model에 의한 12개월령 한국산 전복 2 아종의 성장관련형질에 대한 유전모수 추정

최미경, 한석중¹, 양상근², 원승환³, 박철지, 여인규⁴

국립수산과학원 육종연구센터, ¹국립수산과학원 제주수산연구소, ²국립수산과학원 남부내수면 연구소,
³국립수산과학원 자원회복사업단, ⁴제주대학교 해양과환경연구소

Estimation of Genetic Parameters for Growth-Related Traits in 1-Year Old of Two Korean Abalone Subspecies, *Haliotis discus hannai* and *H. discus discus*, by Using Multiple Traits of Animal Model

Mi-Kyung Choe, Seock-Jung Han¹, Sang-Geun Yang², Seung-Hwan Won³, Choul-Ji Park
and In-Kyu Yeo⁴

Genetic and Breeding Research Center, National Fisheries Research Institute (NFRDI), Geoje 656-842, Korea

¹Jeju Fisheries Research Institute, NFRDI, Jeju, 690-192, Korea

²Southern Inland Fisheries Research Institute, NFRDI, Jinhae 645-230, Korea

³Fisheries Resources Enhancement Research Team, NFRDI, Busan 619-920, Korea

⁴Marine and Environmental Research Institute, Cheju National University, Jeju 690-756, Korea

ABSTRACT

In other aquaculture species, large improvements in growth have been achieved through selective breeding. Ezo abalone (*Haliotis discus hannai*) and disk abalone (*H. discus discus*) are major aquatic animals cultured in Asia, but selective breeding for the promotion of growth with these abalones has not been actively pursued. Recently significant efforts are being made to promote production of these species through selective breeding in Korea. The aims of this work were to estimate the general genetic parameters, heritabilities, and genetic and phenotypic correlations on growth-related traits at 1-year old in two Korean abalone subspecies, *H. discus hannai* and *H. discus discus*, by using multiple trait animal model. The data were collected from the records of 1,504 individuals produced from 22 sires and 26 dams in *H. discus hannai* and 297 individuals produced from 5 sires and 6 dams in *H. discus discus*, which evaluated by the Genetics and Breeding Research Center, National Fisheries Research & Development Institute (NFRDI). Genetic parameters were estimated for these abalone subspecies raised in Bukjeju branch, NFRDI, from May 20, 2004 to May 16, 2005, respectively. The heritability estimates obtained from restricted maximum likelihood (REML) were higher than expected, ranging from 0.40 to 0.43 for growth traits shell length, shell width and body weight in *H. discus hannai* and from 0.26 to 0.51 in *H. discus discus*, respectively. The heritabilities for shell shape and condition factor were lower than others of growth traits such as ranging from 0.09 to 0.19 in *H. discus hannai* and from 0.10 to 0.23 in *H. discus discus*, respectively. Genetic and phenotypic were > 0.93 between shell parameters and weight in two abalone species, respectively, indicating that breeding for weight gains could be successfully achieved by selecting for shell length.

Key words: *Haliotis discus hannai*, *Haliotis discus discus*, selective breeding, genetic parameters, growth, heritabilities, 1-year old

Received June 25, 2008; Revised July 23, 2008; Accepted August 2, 2008

Corresponding author: Choe, Mi-Kyung.

Tel: +82 (55) 633-1272 e-mail: choemk2000@hanmail.net
1225-3480/24207

서 론

선발 육종은 양식생물의 생산성 향상을 위한 가장 일반적이고 효과적인 접근 방법으로서, 양식생물에 있어서 선발 육종을

통하여 성장률을 향상시킨 많은 연구들이 보고되고 있다 (Argue *et al.*, 2002; Gjerde *et al.*, 2004; Gjedrem, 2005).

수산동물의 육종연구에는 동물이나 식물들에서 이용되어 온 동물 육종 기술들이 적용되고 있으며, 특히 성장관련 형질들에 대한 유전적 변이나 유전모수 추정 등을 통한 생산성 향상 연구는 주로 어류의 육종연구에서 활발히 이용되어 왔다 (Gjedrem, 1983; Choe and Yamazaki, 1998). 전체 표현형 값 중 유전적인 변이가 차지하는 비율 등의 정보를 제공하는 유전력 (heritability)이나 형질들 간의 상관관계를 나타내는 유전상관 (genetic parameter) 및 표현형상관 (phenotypic parameter) 등의 유전모수가 유전적인 개량량을 세대를 거쳐 누적적으로 증가시키고자 하는 육종 연구나 대상 생물의 유전적 특징을 밝히고자하는 연구에서 주로 이용되고 있다 (Gall and Huang, 1988). 육종효율을 높이기 위해서는 정확한 유전모수의 추정이 이루어져야 한다 (Su *et al.*, 1996). REML (restricted maximum likelihood) 방법에 의한 유전모수 추정은 Patterson 과 Thompson (1971)이 제안한 방법으로 animal model에 의한 방법이 육종연구에 널리 이용되고 있다. 이는 대용량의 자료를 다루기에 곤란하다는 단점은 있으나 정확도는 매우 우수한 것으로 알려져 있어 축산동물의 육종연구에서는 매우 활발하게 이용되고 있는 방법이다. 특히, 비교적 최근 몇 년 사이에 수산동물의 육종연구에도 도입되기 시작하여 개체모형에 의한 단형질 또는 다형질 REML 방법이 수산 동물들의 유전모수의 추정에 이용되고 있다. 또한 선발 육종에 있어 육종가 (breeding value: BV)는 선발 육종효과에 예측 및 육종가에 의한 선발을 위하여 매우 중요한 요소이다. 육종가의 추정방법에 대해서는 다형질 최적 선형불편예측법 (best linear unbiased prediction: BLUP)이 모든 sire를 각 형질에서 관측치를 가진 자손의 수와 관계없이 각 형질에 대해 평가할 수 있어 더 많은 가족의 평가에 이용할 수 있고, 단형질의 평가보다는 다형질의 평가가 표준 오차가 더 작아 평가에 유리한 것으로 보고되고 있다 (Schaeffer and Wilton, 1981). 수산 동물에서는 최근 들어 BLUP에 의해 육종가를 추정하려는 시도가 있으나 보고된 예는 몇몇 어류 및 패류를 대상으로 소수의 개체를 이용한 연구 이외에 거의 없는 실정이다.

지금까지 수산 동물의 패류에 대한 선발육종 연구에서 양적 유전형질에 대한 유전모수 추정을 실시하여 선발 효과를 예측하고자하는 많은 연구들이 시도되어져왔다 (Zheng *et al.*, 2006). 패류에 대한 연구는 이매패류의 연구가 대부분으로, 굴을 이용한 초기 생활사 단계에 따른 유전변이와 유전모수의 추정 (Sheridan, 1997)을 비롯하여, blue mussel (*Mytilus edulis*), coot clam (*Mulinia lateralis*), hard clam

(*Mercenaria mercenaria*), bay scallop (*Argopecten irradians concentricus*), 및 sea scallop (*Placopecten magellanicus*)에서의 연구들이 보고되고 있다 (Innes and Haley, 1977; Mallet *et al.*, 1986; Ludwig, 1989; Stroemgren and Nielsen, 1989; Rawson and Hilbish 1990; Hadley *et al.*, 1991; Crenshaw *et al.*, 1991; Hilbish *et al.*, 1993; Heffernan *et al.*, 1993; Toro and Paredes, 1996; Jones *et al.*, 1996; Ibarra *et al.*, 1999; Zheng *et al.*, 2006).

한편, 전복 양식은 야생 수산자원에 대한 자원고갈로 지난 수십 년 동안 전 세계적으로 널리 확장되어져 왔다 (Gordon and Cook, 2004). 그러나 전복 양식은 장기간의 양성 기간을 요하는 생물 특성으로 인하여 산업으로서의 정착에 많은 어려움을 가지고 있다. 따라서 전복 양식생산에 있어서는 성장률 향상을 위한 육종연구가 매우 중요하게 취급되어지고 있다 (Viana, 2002).

그러나 최근 전복에 관련한 많은 연구는 방류에 의한 자원 조성과 관련한 연구가 red abalone (*Haliotis refescens*), blue abalone (*Haliotis fulgens*), blacklip abalone (*Haliotis rubra*), greenlip abalone (*Haliotis laevigata*), tropical abalone (*Haliotis asinina*), Pacific abalone (*Haliotis discus hannai*) 등을 대상으로 이루어지고 있고 (Dixon *et al.*, 2006; Luis *et al.*, 2005; Leaf *et al.*, 2007; Baldwin *et al.*, 2007; Takami *et al.*, 2006), 전복의 선발 육종에 관한 연구는 일부 양적형질의 유전모수 추정을 이용한 오스트레일리아에서의 blacklip abalone (*H. rubra*), greenlip abalone (*H. laevigata*) 및 북방전복 (*H. discus hannai*)과 동근전복 (*Haliotis discus discus*)의 초기성장시기에 대한 연구보고를 제외하고는 거의 없는 실정이다 (Lucas *et al.*, 2006; Choe *et al.*, 2007). 특히 우리나라를 비롯한 일본과 중국 등지에서 주로 양식되어지고 있는 북방전복이나 동근전복을 이용하여 animal model에 의한 유전모수 추정을 통하여 양적 유전형질에 대한 선발 육종학적 접근을 시도한 연구는 현재 국립수산과학원에서 2004년부터 시행하고 있는 전복 육종 프로그램 연구를 제외하고는 전무하다고 할 수 있다.

따라서 본 연구에서는 국립수산과학원에서 2004년도부터 수행하고 있는 전복육종 프로그램 개발의 일환으로, 한국산 전복 2이종, 북방전복 (*H. discus hanani*) 과 동근전복 (*H. discus discus*)에 대한 유전적 평가를 바탕으로 속성장 전복 품종 개발을 위해 1년생 전복들에 대한 각 이종별 유전모수 추정을 목적으로 실시하였다.

재료 및 방법

1. 전복 가계생산 및 사육관리

실험에 사용한 한국산 북방전복과 동근전복은 동해안 (2개소), 남해안 (4개소), 서해안 (3개소) 및 제주연안 (2개소)의 전국 11개소로부터 자연산 (8개소)과 양식산 (3개소)으로 구분하여 수집한 후, DNA 분석에 의한 원거리 유연관계를 기초로 F1세대의 전형매 혹은 반형매군을 각각 생산하였다 (Choe *et al.*, 2007).

국립수산물연구원 제주수산물연구소 북제주시험포에서 원거리 교배디자인에 의하여 2004년 5월 20일 생산된 가계는 각각의 가계별로 수조에 수용하여 9개월 령까지 사육을 실시하였고, 개체 표지가 가능한 9개월 령부터는 각각의 개체에 대한 표지를 실시하여 12개월 령까지 전 개체를 혼합하여 혼합사육을 실시하였다. 사육기간 동안의 먹이는 발달단계에 따라 부착규조, 배합사료, 파래, 미역 및 다시마 등을 공급하였다. 치패 사육은 수조당 4개의 가두리 (1.32 m×0.51 m×0.52 m)를 설치하고 가두리당 2개의 파형 쉘터 (1 m×0.6 m)를 사용하여 사육하였으며, 초기 9개월 령까지의 사육밀도는 북방전복, 동근전복 각각에서 9-28%, 13-34%였으며, 개체별 개체표지를 실시한 후부터 12개월 령까지의 혼합사육에서는 40%이하에서 일정한 밀도를 유지하도록 하였다. 사육 기간 동안의 수온은 17.7-29.9℃, 비중은 1.020-1.025 %이었으며 각각의 수조별로 가능한 동일한 사육조건이 되도록 사육환경을 유지 및 관리하였다.

2. 성장관련 형질 측정

채묘 후 12개월 령에 달하는 2005년 5월 16일에 혼합 사육되고 있는 북방전복 및 동근전복에 대한 성장관련 형질의 측정을 각각의 개체별로 실시하였다.

성장관련 형질측정은 채묘후 12개월 령에 전 혼합사육개체 중 일부를 임의로 추출하여 각장 (shell length, SL, 0.01 mm), 각폭 (shell width, SW, 0.01 mm) 및 체중 (body weight, BW, 0.01 g)을 개체별로 각각 측정하였다. 각형 (shell shape)은 SL/SW로, 비만도 (condition factor, CF)는 (BW×1,000)/SL³×100 (%)의 공식을 이용하여 계산하였다.

3. 유전모수 추정

교배디자인에 의하여 생산된 가계들 중에서 초기 생존율이 매우 높거나 낮은 가계들을 제외한 북방전복 26가계와 동근전복 6가계에 대하여 혼합 사육되고 있는 전 개체 중 일부를 임의 추출하여 유전모수 추정을 실시하였다.

유전모수 추정은 성장 관련 형질인 각장, 각폭, 중량, 체형 및 비만도에 대해 각각 실시하였다. 개체의 성장형질에 영향을 미치는 환경효과분석을 위해 animal model에 의한 선형모형을 이용하여 SAS 통계 프로그램 package (ver. 9.1)로 통계 분석을 실시하였다. 또한 유전모수 추정을 위해서는

EL-REML (restricted maximum likelihood) method를 전산 프로그램화한 REMLF90 (Misztal, 2001)을 이용하여 다형질 혼합모형으로 추정하였다. 분석모형에서 sire와 dam의 자연산 혹은 양식산 효과를 고정효과로 하였다. 또한 육종가는 최적선형불편예측법 (best linear unbiased prediction: BLUP)에 의하여 개체별 육종가를 추정하였다. 본 연구에서의 육종효과 (breeding effect)는 임의의 선발 강도에서 선발되어진 개체들의 육종가 (breeding value)와 집단의 평균 (mean)을 이용하여, BV×100/(BV+M)의 공식을 이용하여 산출하였다.

1) 환경요인 효과

본 연구에서 조사한 성장관련 형질에 영향을 미치는 환경요인을 분석하기 위하여 교배 sire와 dam의 자연산과 양식산에 의한 교배타입을 고정효과로 가정하고 다음과 같은 선형 혼합모형 (식 1)을 이용하여 분석하였다.

$$Y_{ijk} = \mu + WC_i + A_{ij} + e_{ijk} \dots\dots\dots (식 1)$$

여기서,

Y_{ijk} : ijk 번째 개체에 대한 각 형질의 측정치,

μ : 전체 평균,

WC_i : i 번째 자연산과 양식산의 교배타입에 대한 효과 ($i = 1, 2, 3$ for *H. discus hannai*; $i = 1, 2$ for *H. discus discus*),

A_{ij} : j 번째 개체의 임의효과,

e_{ij} : 임의 오차 -N (0, $I\delta^2$) 이다.

본 연구에서 설정한 혼합모형은 SAS 통계 프로그램 package (ver. 9.1)를 이용하여 분석하였으며, GLM (generalized linear model) 분석을 통하여 각 요인들에 대한 분산분석을 실시하였다.

2) 유전모수 추정

유전모수를 추정하기 위하여 필요한 유전 및 오차 분산을 다형질 (multiple-traits) 개체모형으로 설정하여 추정하였다. 다형질 개체모형에 의한 추정을 위해서는 선형혼합모형을 (식 2)와 같이 설정하였다.

$$Y_{ijkl} = \mu_i + WC_{ij} + A_{ijk} + e_{ijkl} \dots\dots\dots (식 2)$$

여기서,

Y_{ijkl} : i 번째 형질의 i, j, k, l 번째 개체에 대한 각 형질의 측정치,

μ_i : i 번째 형질의 전체 평균,

WC_{ij} : i 번째 형질의 j 번째 자연산과 양식산의 교배타입에 대한 효과 ($i = 1, 2, 3$ for *H. discus hannai*; $i = 1, 2$ for *H. discus discus*),
 A_{ijk} : i 번째 형질의 k 번째 개체의 임의효과 $-N(0, A\delta_a^2)$,
 A 는 혈연 계수 행렬,
 e_{ijkl} : 임의 오차 $-N(0, I\delta_e^2)$ 이다.

이상의 다형질 혼합 모형의 행렬식은 아래와 같다 (Henderson and Quass, 1976). 또한 선형 혼합모형에 의한 정규방정식을 풀기 위하여서는 형질에 마지막 효과를 0으로 하는 제한을 가하였다.

$$y = Xb + Zu + e$$

여기서, y : 각 형질의 관측치에 대한 $N \times 1$ vector,
 $y' = [y_1', y_2', \dots, y_i']$
 $(i = \text{형질의 수}, n = \text{각 형질의 관측치의 수}, N = n \times i)$
 b : 알려지지 않은 고정 효과의 $NF \times 1$ 의 vector (공분산의 효과 포함)
 $b' = [b_1', b_2', \dots, b_i']$
 X : 고정 효과에 대한 $N \times NF$ 의 계수 행렬
 u : 알려지지 않은 임의 효과의 $NR \times 1$ 의 vector
 $u' = [u_1', u_2', \dots, u_i']$
 Z : 고정 효과에 대한 $N \times NR$ 의 계수 행렬
 이상의 행렬식에 의한 유전모수의 추정은 EL-REML method를 전산 프로그램화한 REMLF90 (Misztal, 1990)을 이용하여 다형질 혼합모형으로 실시하였다.

4. 유의성 검정

각장 (SL), 각폭 (SW), 중량 (BW), 각형 (SS) 및 비만도

(CF)형질에 영향을 미치는 환경효과를 분석하기 위해 선형 혼합모형에 의한 GML 분석으로 환경효과에 대한 유의성 검정을 실시하였다. 유의한 환경효과에 대해서는 요소별 최소자승 평균치 및 표준오차를 구하고 이들 간의 Duncan's multiple range test를 실시하여 유의수준 5%로 유의성 검정을 실시하였다. 또한 북방전복 및 등근전복에 대한 9개월령까지의 가족별 사육에 따른 사육밀도가 12개월령의 성장에 미치는 영향을 알아보기 위하여 SAS package (ver. 9.1)에 의한 유의성 검정을 실시하였다.

결 과

1. 12개월령 북방전복과 등근전복의 성장

종묘크기인 12개월령에서의 성장관련 형질에 대한 성장을 알아보기 위해 북방전복 26 가계, 총 7,277 마리와 등근전복 6 가계, 총 1,638 마리의 전체 사육마리 중 일부를 임의 추출하여 북방전복 26 가계의 1,504 마리와 등근전복 6 가계의 297 마리에서 측정이 이루어졌다. 북방전복은 각장이 12.51-46.57 mm, 중량이 0.27-14.29 g의 범위로 성장하였으며, 평균±표준편차가 각각 각장 29.86±5.89 mm, 각폭 20.70±4.09 mm 및 중량 3.47±2.05 g이었다. 등근전복에서는 각장이 17.01-46.56 mm, 중량이 0.39-12.42 g으로 성장하여, 각각의 성장 형질에 대한 평균±표준편차가 각각 31.80±6.15 mm, 각폭 21.97±4.13 mm 및 중량 4.35±2.42 g 이었다 (Table 1). 12개월령에서의 북방전복과 등근전복은 평균 각장이 30 mm 전후로 종묘크기로 성장하였으며, 이들 두 아종간의 평균 각장은 등근전복이 북방전복보다 다소 큰 수치를 나타내었다.

2. 성장관련형질에 대한 환경요인 효과

각장, 각폭, 중량, 각형 및 비만도 형질에 영향을 미치는 환

Table 1. Number of animals, number of families calculated/reared and overall means (M) ± standard deviations (SD) of growth-related traits and reared animals per family at 1-year old in two abalone subspecies, *Haliotis discus hannai* and *H. discus discus*

| Traits | <i>Haliotis discus hannai</i> | <i>Haliotis discus discus</i> |
|-------------------------------|-------------------------------|-------------------------------|
| | M±SD | M±SD |
| Shell length (SL, mm) | 29.86±5.89 | 31.80±6.15 |
| Shell width (SW, mm) | 20.20±4.09 | 21.97±4.13 |
| Body weight (BW, g) | 3.47±2.05 | 4.35±2.42 |
| Shell shape (SS) | 1.44±0.05 | 1.42±0.043 |
| Condition factor (CF, %) | 11.66±3.59 | 11.73±1.78 |
| No. Animals calculated/reared | 1,504/7,277 | 297/1,638 |
| No. Animals reared/Family | 279.9±47.3 | 273.0±43.8 |
| No. Families | 26 | 6 |

Table 2. Source of variation, degree of freedom (df), mean squares and tests of significance for growth-related traits at 1-year old in two Korean abalone subspecies, *Haliotis discus hannai* and *H. discus discus*

| Source | df | Shell length | Shell width | Body weight | Shell shape | Condition factor |
|-------------------------------|-------|--------------|-------------|-------------|-------------|------------------|
| <i>Haliotis discus hannai</i> | | | | | | |
| Wild/Cultured | 2 | 1,062.35*** | 475.77*** | 121.35*** | 0.017*** | 0.003 |
| Error | 1,501 | 33.37 | 16.11 | 4.04 | 0.03 | 0.001 |
| <i>Haliotis discus discus</i> | | | | | | |
| Wild/Cultured | 1 | 1787.43*** | 755.03*** | 260.93*** | 0.012 | 0.004*** |
| Error | 295 | 31.90 | 14.51 | 5.00 | 0.002 | 0.000 |

***p<0.0001

Table 3. Least-squares means (M), standard errors (SE) and significances of growth-related traits at 1-year old in two Korean abalone subspecies, *Haliotis discus hannai* and *H. discus discus*

| Source | Duncan grouping | Shell length M±SE | Shell width M±SE | Body weight M±SE | Shell shape M±SE | Condition factor M±SE |
|-------------------------------|-----------------|-------------------------|-------------------------|------------------------|------------------------|--------------------------|
| <i>Haliotis discus hannai</i> | | | | | | |
| Wild/Cultured (W_C) | W(♂)×W(♀) | 28.45±0.24 ^c | 19.77±0.17 ^c | 3.02±0.08 ^c | 1.44±0.00 ^b | 11.65±0.15 ^a |
| | W(♂)×C(♀) | 29.88±0.41 ^b | 20.58±0.29 ^b | 3.32±0.14 ^b | 1.45±0.00 ^a | 11.32±0.25 ^a |
| | C(♂)×C(♀) | 31.01±0.22 ^a | 21.49±0.15 ^a | 3.88±0.07 ^a | 1.44±0.00 ^b | 11.77±0.13 ^a |
| <i>Haliotis discus discus</i> | | | | | | |
| Wild/Cultured (W_C) | W(♂)×W(♀) | 28.22±0.58 ^b | 19.65±0.39 ^b | 2.87±0.23 ^b | 1.44±0.00 ^b | 11.22±0.00 ^b |
| | W(♂)×C(♀) | 33.48±0.40 ^a | 23.07±0.27 ^a | 4.88±0.16 ^a | 1.45±0.00 ^a | 11.96±0.00 ^a |

Means with the same letter are not significantly different.; W=wild abalone, C=cultured abalone

Table 4. Genetic variances (σ_a^2), residual variances (σ_e^2) and heritabilities (h^2) of growth-related traits at 1-year old in two Korean abalone subspecies, *Haliotis discus hannai* and *H. discus discus*

| Traits | <i>Haliotis discus hannai</i> | | | <i>Haliotis discus discus</i> | | |
|-----------------------|-------------------------------|--------------|-------|-------------------------------|--------------|-------|
| | σ_a^2 | σ_e^2 | h^2 | σ_a^2 | σ_e^2 | h^2 |
| Shell length (SL) | 14.60 | 19.06 | 0.43 | 11.57 | 23.67 | 0.33 |
| Shell width (SW) | 7.00 | 9.25 | 0.43 | 4.20 | 11.66 | 0.26 |
| Body weight (BW) | 1.53 | 2.31 | 0.40 | 3.01 | 2.88 | 0.51 |
| Shell shape | 0.0007 | 0.0028 | 0.19 | 0.0004 | 0.002 | 0.23 |
| Condition factor (CF) | 0.0045 | 0.048 | 0.09 | 0.002 | 0.02 | 0.10 |

경효과를 분석하기 위해 선형 혼합모형에 의한 GML 분석 및 유의성 검정을 실시하였다. 북방전복 및 둥근전복에 대한 9개월 령까지의 가족별 사육에 따른 사육밀도가 12개월 령의 성장에 미치는 영향을 알아보기 위하여 유의성 검정을 실시한 결과 유의한 영향은 없는 것으로 나타났다 (p>0.05). 북방전복과 둥근전복의 12개월 령에서의 성장관련형질에 영향을 미

치는 환경효과 분석을 위하여 자연산 혹은 양식산 sire와 dam의 교배타입효과를 고정효과로 가정하고 GML 분석을 실시한 분산분석표를 Table 2에 각각 나타내었다.

환경요인효과에 따른 성장관련형질의 분산분석과 그에 따른 유의적 수준은 북방전복의 경우, 비만도를 제외한 계측된 모든 형질에 대하여 교배 sire와 dam의 자연산과 양식산에 의한

Table 5. Genetic and phenotypic correlations among the growth-related traits at 1-year old in *Haliotis discus hannai*

| Traits | Shell length | Shell width | Body weight | Shell shape | Condition factor |
|------------------|--------------|-------------|-------------|-------------|------------------|
| Shell length | | 0.98*** | 0.93*** | 0.11*** | -0.01*** |
| Shell width | 0.99 | | 0.94*** | -0.08*** | 0.03*** |
| Body weight | 0.98 | 0.96 | | -0.01*** | 0.20 |
| Shell shape | 0.10 | -0.04 | -0.03 | | -0.21*** |
| Condition factor | 0.11 | 0.07 | 0.06 | -0.44 | |

***p<0.0001; *p<0.01; Genetic correlations are lower diagonal and phenotypic correlations are upper diagonal.

Table 6. Genetic and phenotypic correlations among the growth-related traits at 1-year old in *Haliotis discus discus*

| Traits | Shell length | Shell width | Body weight | Shell shape | Condition factor |
|------------------|--------------|-------------|-------------|-------------|------------------|
| Shell length | | 0.99*** | 0.94*** | 0.28*** | 0.14 |
| Shell width | 0.99 | | 0.94*** | 0.12 | 0.19 |
| Body weight | 0.98 | 0.99 | | 0.20** | 0.35*** |
| Shell shape | 0.20 | 0.03 | 0.03 | | -0.26*** |
| Condition factor | 0.43 | 0.41 | 0.43 | 0.20 | |

***p<0.0001, **p<0.001, *p<0.01; Genetic correlations are lower diagonal and phenotypic correlations are upper diagonal.

교배타입이 고도의 유의적인 영향을 미치는 것으로 분석 되었다 (p<0.0001). 둥근전복의 경우 교배 sire와 dam의 자연산과 양식산에 의한 교배타입에 대하여 각형을 제외한 모든 형질에서 고도의 유의적인 차이를 보였다 (p<0.0001).

또한 두 한국산 전복 아종에 대한 각 환경 효과의 최소자승 평균과 표준오차 및 유의성 검정 결과를 Table 3에 각각 나타냈다.

Table 3에서와 같이 북방전복의 성장관련 형질에 대한 최소자승 평균치에 대한 유의성 검정을 실시한 결과, 교배 sire와 dam의 자연산과 양식산에 의한 교배타입에 있어서 양식산 (♂)×양식산 (♀)이나 자연산 (♂)×양식산 (♀)이 자연산 (♂)×자연산 (♀)에 비해 성장이 유의적으로 우수한 것으로 나타났다. 또한 둥근전복의 경우에서도 자연산 (♂)×양식산 (♀)이 자연산 (♂)×자연산 (♀)에 비해 성장이 유의적으로 우수한 것으로 나타났다.

3. 유전모수 추정

12개월령에 대한 북방전복과 둥근전복의 성장관련형질에 대한 유전력 추정치를 Table 4에 나타내었다.

북방전복의 경우, 분석모형에서 자연산과 양식산 sire와 dam의 교배타입을 고정효과로 유전력을 추정할 결과 각장,

각폭 및 중량에서 0.40 이상의 중도의 유전력이 추정된 반면 체형 및 비만도에서 각각 0.19, 0.09로 저도의 유전력이 추정되었다. 둥근전복의 경우에서도 분석모형에서 자연산과 양식산 sire와 dam의 교배타입을 고정효과로 유전력을 추정하였으며, 중량에서 0.51의 고도의 유전력이 추정되었고 각장, 각폭 그리고 각형에서는 각각 0.33, 0.26과 0.23의 중도의 유전력이, 비만도에서는 0.10의 저도의 유전력이 추정되었다.

본 연구에서 추정된 각장, 각폭, 중량, 각형 및 비만도에 대한 북방전복과 둥근전복의 12개월령에서의 유전상관 및 표현형 상관을 Table 5와 6에 각각 나타내었다.

북방전복과 둥근전복의 성장관련형질에 대한 유전상관은 각장과 각폭, 각장과 중량 및 각폭과 중량 간에 각각 0.99, 0.98, 0.96, 0.99, 0.94 및 0.94로 추정되어 두 종 모두에서 형질들 간의 높은 유전상관을 나타내었다. 표현형 상관의 경우에서도 두 종 모두에서 각장과 각폭, 각장과 중량 및 각폭과 중량간의 각각에서 0.93 이상의 높은 상관을 나타내었다. 그러나 북방전복의 경우 각형과 관련하여서는 저도의 유전상관 및 표현형 상관을 나타내었으며, 비만도와 관련한 유전상관 및 표현형 상관은 모든 형질에서 저도 혹은 부의 상관을 나타내었다. 또한 둥근전복의 경우에서도 북방전복에서와 같이 각형의 상관관계

Table 7. Breeding effects expected in selection intensity by breeding values of growth-related traits on top superior populations at 1-year old in *Haliotis discus hannai*

| Traits/Intensity | <i>Haliotis discus hannai</i> | | | | | | | |
|----------------------|-------------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|--------|-------|
| | 5% | | 10% | | 20% | | 30% | |
| | Mean | % | Mean | % | Mean | % | Mean | % |
| Shell length (mm) | 5.22 | 14.88 | 4.41 | 12.87 | 3.56 | 10.65 | 3.01 | 9.16 |
| Shell width (mm) | 3.32 | 14.12 | 2.92 | 12.63 | 2.38 | 10.54 | 2.06 | 9.25 |
| Body weight (g) | 1.73 | 33.27 | 1.48 | 29.90 | 1.19 | 25.54 | 0.99 | 22.20 |
| Shell shape | 0.02 | 1.37 | 0.010 | 0.69 | 0.005 | 0.35 | 0.0008 | 0.06 |
| Condition factor (%) | 0.4 | 3.32 | 0.01 | 0.09 | 0.005 | 0.04 | 0.008 | 0.07 |

Table 8. Breeding effects expected in selection intensity by breeding values of growth-related traits on top superior populations at 1-year old in *Haliotis discus discus*

| Traits/Intensity | <i>Haliotis discus discus</i> | | | | | | | |
|----------------------|-------------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| | 5% | | 10% | | 20% | | 30% | |
| | Mean | % | Mean | % | Mean | % | Mean | % |
| Shell length (mm) | 5.09 | 13.80 | 4.23 | 11.74 | 3.74 | 10.52 | 3.00 | 8.62 |
| Shell width (mm) | 3.18 | 12.64 | 2.64 | 10.73 | 2.32 | 9.55 | 1.87 | 7.84 |
| Body weight (g) | 2.67 | 38.03 | 2.21 | 33.69 | 1.92 | 30.62 | 1.44 | 24.87 |
| Shell shape | 0.017 | 1.18 | 0.014 | 0.98 | 0.014 | 0.98 | 0.010 | 0.70 |
| Condition factor (%) | 0.006 | 0.05 | 0.008 | 0.07 | 0.006 | 0.05 | 0.002 | 0.02 |

는 저도의 값을 나타내었고 비만도에서는 유전상관의 경우 중도의 상관관계를 나타낸 반면, 표현형 상관의 경우 각형과 비만도에서 0.35로 중도의 값을 나타낸 것을 제외하고는 저도 혹은 부의 상관관계를 나타내었다.

또한, BLUP 에 의한 성장관련형질의 채묘후 12개월령에서의 북방전복에 대해 추정된 육종가는 각장이 -8.00-8.75 mm, 각폭이 -5.33-5.80 mm, 중량이 -2.19-3.69 g, 각형이 -0.18-0.20 그리고 비만도가 -1.09-0.36의 범위로 추정되었다. 또한 둥근전복의 육종가는 각장이 -6.35-6.65 mm, 각폭이 -4.23-4.02 mm, 중량이 -2.07-3.74 g, 각형이 -0.06-0.06 그리고 비만도가 -0.35-0.35의 범위로 추정되었다. 추정된 육종가에 의한 임의의 선발 강도별 예측되는 육종효과를 Table 7과 8에 각각 나타내었다.

BLUP 에 의해 추정된 육종가를 선발 강도에 따라 예측되어지는 선발효과를 산출하여 보면 북방전복의 경우 선발 강도 5%에서는 각장이 14.88%, 중량이 33.27%, 둥근전복의 경우 각장이 13.80%, 중량이 38.03%의 개량효과가 있는 것으로 나타났고, 선발 강도 30%에서는 북방전복의 경우 각장이 9.16%, 중량이 22.20%, 둥근전복의 경우 각장이 8.62%, 중량이 24.87%의 개량효과가 있는 것으로 예측되었다.

고 찰

선발 육종은 수산생물의 유전적 개량을 위한 가장 일반적인 이고 효과적인 방법으로 이용되고 있으며, 어류 및 이매패류들에서 중요 경제형질들에 대한 양적 유전학적 평가가 선발 육종 및 육종효과 예측을 목적으로 적용되어지고 있다 (Argue *et al.*, 2002; Gjerde *et al.*, 2004; Gjedrem, 2005, Zheng *et al.*, 2006). 유전력, 표현형 및 유전에 대한 환경 상관계수 등의 유전적 수치정보는 양적 형질의 유전을 연구하고, 가축과 실험동물의 육종을 위해서는 기본이 되는 중요한 정보이다 (이 등, 1998).

북방전복과 둥근전복은 한국을 비롯한 일본이나 중국 등 아시아에서는 매우 중요한 경제적 가치를 지닌 수산대상종이다. 따라서 본 연구는 한국산 전복 2 아종에 대하여 경제적으로 중요한 성장형질들에 대한 유전적 모수 추정을 상업적 현장 하에서 가계생산을 통하여 실시하였다.

우선, 본 연구에서는 북방전복 26 가계의 1,504 마리와 둥근전복 6 가계의 297 마리로부터 채묘 후 12 개월령에서 성장관련 형질들에 대한 측정을 실시하고 유전모수를 추정하였다. 그 결과, 12개월령 성장은 두 아종 모두에서 각장이 30

mm 전후로 종묘크기까지 성장하였다. 북방전복은 평균±표준편차가 각각 각장 29.86±5.89 mm 및 중량 3.47±2.05 g이었으며, 등근전복은 각장 31.80±6.15 mm 및 중량 4.35±2.42 g 이었다. 이는 최적의 사육조건에서의 성장과는 다소 차이가 있을 수도 있으나, 본 연구는 산업적인 측면에서 전복 양식현장과 유사한 상황을 고려하여 실험설계가 이루어지고 사육되어진 것이다.

본 연구에서 추정된 북방전복과 등근전복 12개월령에서의 성장관련형질에 대한 유전력은 북방전복이 각장, 각폭 및 중량에서 0.40 이상으로 중도의 유전력을 나타내었고, 등근전복에서는 각장 0.33, 각폭 0.26 및 중량 0.51로 각각 추정되었다. 이는 기존에 보고된 red abalone (*H. rufescens*)의 0.34, tropical abalone (*H. asinina*)의 0.48 (shell length)과 유사한 값이다 (Jonasson *et al.*, 1990; Lucas *et al.*, 2006). 북방전복, 등근전복에 대해서는 Choe 등 (2007)에 의한 초기 5개월령 전복치폐에 대해 보고한 유전력 0.73-0.78 및 0.87-0.89보다는 낮은 값으로 나타났다. 본 연구에 있어서 추정된 유전력들은 산업적으로 매우 유용한 것이다. 그러나 산업적인 환경에서의 사육 조건이 사육 개체들 간의 성장을 위한 자원경쟁을 야기했다면 (Vandeputte *et al.*, 2004), 가족 내에서의 변이를 증가시켜 가족 간 차이를 감소시킬 수도 있으므로 이로 인하여 유전력이 크게 추정되어질 수도 있다 (Falconer and Mackey, 1996). 또한 유전력은 사육 집단과 환경에 따라 변화를 유발시킨다는 것을 함께 알아둘 필요가 있다 (Falconer and Mackey, 1996).

12개월령 북방전복 및 등근전복에 대한 유전상관 및 표현형 상관은 각장, 중량 및 각폭에 대한 유전상관이 0.98 이상으로 매우 높게 추정되었으며, 표현형 상관의 경우에도 두 종 모두에서 0.93 이상으로 추정되어 하나의 성장관련 형질에 대한 선발 육종만으로도 다른 형질의 개량을 얻을 수 있는 것을 시사하였다. 그러나 각형과 비만도에서 나타난 낮은 유전력 및 유전상관과 표현형 상관에서의 낮거나 부의 상관관계는 이시기에서의 개량에 대해서는 개량효과가 거의 없다는 것이 시사되어졌으며, 각장, 각폭 및 중량에 의한 개량에 의해서도 거의 개량효과를 볼 수 없거나 부의 결과를 초래할 수 있음을 시사하였다.

양적유전학적 이론에 따르면 유전력이 0.5 이상의 고도의 유전력을 가진 형질에 대해서는 개체선발이 유용하고, 0.5 미만의 중도, 혹은 저도의 유전력을 가진 형질에 대해서는 가족선발이 유용한 것으로 알려져 있다 (Falconer, 1995; Falconer and Mackey, 1996). 따라서 본 연구에서 추정된 북방전복과 등근전복 12개월령에 대한 0.21-0.43의 중저도의 유전력 및 그 외의 유전모수들을 기초로 우리나라의 북방전복과 등근전복은 가족선발이나 조합선발로 높은 선발육종효과를 얻을 수

있을 것으로 나타났다. 또한 중량에 대한 0.51의 고도의 유전력을 나타낸 것에 대해서는 표현형에 의한 개체선발의 유효성에 대해서도 시사하였다.

일반적으로 가족의 개량에 이용되는 육종가의 추정방법은 선발지수법 (selection index), 최소제곱법 (least-square method) 및 최적선형불편예측법 (best linear unbiased prediction: BLUP) 등이 있으며, 이 중 Henderson이 제시한 최적선형불편예측법 (best linear unbiased prediction: BLUP)이 유전적 이론이나 환경적 조건을 만족시키는 가장 유리한 방법으로 알려져 있다 (Herderson, 1974; Schaeffer and Wilton, 1981). 본 연구에서는 수산생물의 육종가 추정에 가장 널리 쓰이는 최적선형불편예측법 (best linear unbiased prediction: BLUP)에 의하여 개체별 육종가를 추정하였다. 또한 추정된 개체별 육종가로 선발 강도별 육종효과에 대해서도 예측을 실시하였다. 12개월령의 북방전복 및 등근전복의 최적선형불편예측법 (best linear unbiased prediction: BLUP)에 의해 추정된 육종가를 선발 강도에 따른 선발효과를 추정할 결과 북방전복의 경우 선발 강도 5%-30%의 범위에서 각장 9.16-14.88%, 중량 22.20-33.27%, 등근전복의 경우 각장 8.62-13.80%, 중량 24.87-38.03%의 개량효과가 있는 것으로 예측되어 이시기에서의 두 이종 모두에서 선발육종에 의한 각장 및 중량에 대한 높은 선발 효과가 기대되어졌다. 또한 일반적으로 수산생물에 대한 시장에서의 거래형식에는 중량의 단위를 이용하는 경우가 많은데, 중량에 대한 개량효과가 각장에 비해 상대적으로 높아 이시기에서의 중량에 대한 높은 선발 효과가 시사되어졌다. Hara and Kikuchi (1992)는 참전복의 선발 육종 3세대에서 각장에 대하여 63%의 개량을 나타내었다고 보고하고 있으며, Lucas 등 (2006)은 animal model에 의한 선발강도 5%에서 세대당 25%의 유전적 개량을 보고하였다. 이들은 본 연구에서 추정된 유전력 및 육종효과와 매우 부합되는 결과들로 북방전복과 등근전복에서의 높은 육종효과가 기대되는 것으로 판단된다. 특히 수산양식업을 종묘생산업과 양정업으로 크게 나누어 볼 때 12개월령은 종묘시기로 전복 종묘산업에 있어서는 종묘의 마케팅 크기로도 보아질 수 있어 이 시기에서 추정된 높은 선발육종효과는 북방전복 및 등근전복의 선발육종에 있어 그 시사하는 바가 매우 크다고 할 수 있다.

선발육종을 위해서는 많은 시간과 노력, 그리고 자본이 소요되는 만큼 선발시기를 가능한 앞당기는 것이 무엇보다도 중요하데, 이를 위해서는 초기 생활시기를 비롯한 전 생애에 걸친 유전적인 특성 및 능력에 관한 지속적인 연구가 이루어져야 할 것이다.

요 약

양식 대상 종들에 있어 성장형질에 대한 개량은 선발 육종을 통하여 이루어져 왔다. 북방전복과 둥근전복은 아시아에서는 매우 중요한 전복종이지만 그동안 이들에 대한 선발 육종연구는 활발하지 못하였으나, 최근 들어 이들 전복에 대한 선발 육종연구가 신중히 수행되고 있다. 본 연구는 12개월령의 북방전복과 둥근전복에 대한 다형질 개체모형을 이용하여 유전력, 유전상관 및 표현형상관 등 유전모수 추정을 목적으로 수행되었다.

실험에 사용한 한국산 북방전복과 둥근전복은 동해안, 남해안, 서해안 및 제주연안의 전국 11개소로부터 자연산과 양식산으로 구분하여 수집한 후, DNA 분석에 의한 원거리 유연관계를 기초로 F1세대의 전형매 혹은 반형매군을 각각 생산하고 1년간 사육을 실시하였다. 이중 임의로 추출한 북방전복 26가계 (1,509 마리), 둥근전복 6가계 (297 마리)에 대해 각장 (mm), 각폭 (mm) 및 중량 (g)에 대해 개체별 측정하고, 유전모수 추정은 성장관련형질인 각장, 각폭, 중량, 체형 및 비만도에 대해 각각 실시하였다. 개체의 성장형질에 영향을 미치는 환경효과분석을 위해 animal model에 의한 선형모형을 이용하여 SAS 통계 프로그램 package (ver. 9.1) 로 통계분석을 실시하였다. 또한 유전모수 추정을 위해서는 EL-REML (restricted maximum likelihood) method를 전산 프로그램화한 REMLF90 (Misztal, 2001)을 이용하여 다형질 혼합모형으로 유전모수 추정을 실시하였다. 분석모형에서 교배 sire와 dam의 자연산 혹은 양식산에 의한 교배타입을 고정효과로 하였다.

분석결과 12개월령에서의 성장관련형질은 북방전복에서 평균±표준편차가 각장 29.86±5.89 mm, 각폭 20.70±4.09 mm 및 중량 3.47±2.05 g, 둥근전복은 각장 31.80±6.15 mm, 각폭 21.97±4.13 mm 및 중량 4.23±2.42 g으로 각각 성장하였다. 12개월령 북방전복의 유전율은 각장, 각폭, 중량, 체형 및 비만도에서 각각 0.43, 0.43, 0.40, 0.19, 0.09로 추정되었다. 12개월령 둥근전복의 각장, 각폭, 중량, 체형 및 비만도에 대한 유전율은 각각 0.33, 0.26, 0.51, 0.23, 0.10으로 추정되었다. 이러한 결과로 보아, 북방전복과 둥근전복 모두 각장, 각폭 및 중량에서 중고도의 유전율이 추정되어 높은 육종효과가 기대된다. 한편 북방전복과 둥근전복의 성장관련형질에 대한 유전상관은 각장과 각폭, 각장과 중량 및 각폭과 중량 간에 각각 0.92-0.97, 0.96-0.99로 추정되어 두 종 모두에서 형질들 간의 높은 유전상관을 나타내었으며, 이들 성장관련형질 중 어느 것을 기준으로 선발을 실시하여도 다른 관련형질에 대한 높은 개량효과가 추정되어졌다.

사 사

이 논문은 국립수산물과학원(패류육종프로그램 개발 (전복),

RP-2008-AQ-034)의 지원에 의하여 연구되었습니다.

REFERENCES

Argue, B.J., Arce, S.M., Lotz, J.M. and Moss, S.M. (2002) Selective breeding of Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*) for growth and resistance to Taura Syndrome Virus. *Aquaculture*, **204**: 447-460.

Baldwin, J., Elias, J.P., Wells, R.M.G. and Donovan, D.A. (2007) Energy metabolism in the tropical abalone, *Haliotis asinina*, comparisons with temperate abalone species. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **342**: 213-225.

Choe, M.K., Han, S.J., Yang, S.G., Won, S.W., Park, C.J. and Yeo, I.-K. (2007) Estimation of genetic parameters for growth-related traits of two Korean abalone subspecies, *Haliotis discus hannai* and *H. discus discus*, by using multiple traits of animal model in early growth period. *The Korean Journal Malacology*, **23**: 217-225.

Choe, M.K. and Yamazaki, F. (1998) Estimation of heritabilities of growth traits, and phenotypic and genetic correlations in juvenile masu salmon *Oncorhynchus masou*. *Fisheries Science*, **64**: 903-908.

Crenshaw, J.W.J., Heffernan, P.B. and Walker, R.L. (1991) Heritability of growth rate in the southern bay scallop, *Argopecten irradians concentricus* (Say, 1822). *Journal of Shellfish Research*, **10**: 55-63.

Dixon, C.D., Day, R.W., Huchette, S.M.H. and Shepherd, S.A. (2006) Successful seeding of hatchery-produced juvenile greenlip abalone to restore wild stocks. *Fisheries Research*, **78**: 179-185.

Elliott, N.G. (2000) Genetic improvement programs in abalone: what is the future? *Aquaculture Research*, **31**: 51-59.

Falconer, D.S. (1989) Introduction to Quantitative genetics. Longman Scientific & Technical, Harlow/John Wiley & Son, New York, pp. 438.

Falconer, D.S. and Mackey, T.F.C. (1996) Introduction to Quantitative Genetics pp. 480. Prentice Hall. New York

Gall, G.A.E. and Huang, N. (1988) Heritability and selection schemes for rainbow trout: body weight. *Aquaculture*, **73**: 43-56.

Gjedrem, T. (1983) Genetic variation in quantitative traits and selective breeding in fish and shellfish. *Aquaculture*, **33**: 51-72.

Gjedrem, T. (2005) Selection and Breeding Programs in Aquaculture. pp. 364. Springer, Dordrecht.

Gjerde, 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.

Gordon, H.R. and Cook, P.A. (2004) World abalone fisheries and aquaculture update: supply and market dynamics. *Journal of Shellfish Research*, **23**: 935-939.

Gutierrez-Gonzalez, J.L. and Perez-Enriquez, R. (2005)

- A genetic evaluation of stock enhancement of blue abalone *Haliotis fulgens* in Baja California, Mexico. *Aquaculture*, **247**: 233-242.
- Hadley, N.H., Dillon, R.T. and Manzi, J.J. (1991) Realized heritability of growth rate in the hard clam *Mercenaria mercenaria*. *Aquaculture*, **93**: 109-119.
- Hara, M. and Kikuchi, S. (1992) Increasing growth rate of abalone, *Haliotis discus hannai*, using selection techniques. *NOAA Technical Report*, **106**: 21-26.
- Heffernan, P.B., Walker, R.L. and Ryan, M. (1993) Second heritability estimate of growth rate in the southern bay scallop, *Argopecten irradians concentricus* (Say, 1822). *Journal of Shellfish Research*, **12**: 151.
- Henderson, C.R. (1974) General flexibility of linear model techniques for sire evaluation. *Journal of Dairy Science*, **57**: 963-972.
- Henderson, C.R., and Quass, R.L. (1976) Multiple trait evaluation using relative's record. *Journal of Animal Science*, **43**: 1188.
- Hilbish, T.J., Winn, E.P., and Rawson, P.D. (1993) Genetic variation and covariation during larval and juvenile growth in *Mercenaria mercenaria*. *Marine Biology*, **115**: 97-104.
- Ibarra, A.M., Ramirez, J.L., Ruiz, C.A., Cruz, P., and Avila, S. (1999) Realized heritabilities and genetic correlation after dual selection for total weight and shell width in catarina scallop (*Argopecten ventricosus*). *Aquaculture*, **175**: 227-241.
- Innes, D.J. and Haley, L.E. (1977) Genetic aspects of larval growth under reduced salinity in *Mytilus edulis*. *Biological Bulletin of Marine Biology Laboratory*, **153**: 312-321.
- Jones, R., Bates, J.A., Innes, D.J. and Thompson, R.J. (1996) Quantitative genetic analysis of growth in larval scallops (*Placopecten magellanicus*). *Marine Biology*, **124**: 671-677.
- Leaf, R.T., Rogers-Bennett, L. and Haaker, P.L. (2007) Spatial, temporal, and size-specific variation in mortality estimates of red abalone, *Haliotis rufescens*, from mark-recapture data in California. *Fisheries Research*, **83**: 341-350.
- Lucas, T., Macbeth, M., Degnan, S.M., Knibb, W. and Degnan, B.M. (2006) Heritability estimates for growth in the tropical abalone *Haliotis asinina* using microsatellites to assign parentage. *Aquaculture*, **259**: 146-152.
- Ludwig, A.N. (1989) Heritability, genetic correlation, and genotype-environment interaction of larval and juvenile growth rate in the coot clam, *Mulinia lateralis*. *Journal of Shellfish Research*, **8**: 486.
- Luis, J.G.-G. and Ricardo, P.-E. (2005) A genetic evaluation of stock enhancement of blue abalone *Haliotis fulgens* in Baja California, Mexico. *Aquaculture*, **247**: 233-242.
- Lybery, A.J. (2000) Genetic improvement in the Australian aquaculture industry. *Aquaculture Research*, **31**: 145-149.
- Mallet, A.L., Freeman, K.R. and Dickie, L.M. (1986) The genetics of production characters in the blue mussel *Mytilus edulis*. I. A preliminary analysis. *Aquaculture*, **57**: 133-140.
- Misztal, I. (1990) Restricted maximum likelihood estimation of variance components in animal model using sparse matrix inversion and a supercomputer. *Journal of Dairy Science*, **73**: 163.
- Patterson, H.D. and Thompson, R.J. (1971) Recovery of inter-block information when block sizes are unequal. *Biometrika*, **58**: 545.
- Rawson, P.D. and Hilbish, T.J. (1990) Heritability of juvenile growth for the hard clam *Mercenaria mercenaria*. *Marine Biology*, **105**: 426-429.
- Rogers-Bennett, L. and Leaf, R.T. (2006) Elasticity analyses of size-based red and white abalone matrix models: management and conservation. *Ecology Application*, **16**: 213-224.
- Schaeffer, L.R. and Wilton, J.W. (1981) Comparison of single and multiple trait beef sire evaluations. *Canadian Journal of Animal Science*, **61**: 565.
- Sheridan, A.K. (1997) Genetic improvement of oyster production--a critique. *Aquaculture*, **153**: 165-179.
- Stroemgren, T. and Nielsen, M.V. (1989) Heritability of growth in larvae and juvenile of *Mytilus edulis*. *Aquaculture*, **80**: 1-6.
- Su, G.-S., Liljedahl, L.-E. and Gall, G.A.E. (1996) Genetic and environmental variation of body weight in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture*, **144**: 71-80.
- Takami, H., Oshino, A., Sasaki, R., Fukazawa, H. and Kawamura, T. (2006) Age determination and estimation of larval period in field caught abalone (*Haliotis discus hannai* Ino 1953) larvae and newly metamorphosed post-larvae by counts of radular teeth rows. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **328**: 289-301.
- Toro, J.E., Aguila, P. and Vergara, A.M. (1996) Spatial variation in response to selection for live weight and shell length from data on individually tagged Chilean native oysters (*Ostrea chilensis* Philippi, 1845). *Aquaculture*, **146**: 27-36.
- Viana, M.T. (2002) Abalone Aquaculture, An overview. *World Aquaculture*, 34-39.
- Zheng, H., Zhang, G., Liu, X., and Guo, X. (2006) Sustained response to selection in an introduced population of the hermaphroditic bay scallop *Argopecten irradians irradians* Lamarck (1819). *Aquaculture*, **255**: 579-585.
- 이기만, 박영일, 오봉국 (1998) 가축육종학. pp. 366. 향문사.