

文章编号: 1000- 0615(2004) 03- 0267- 06

海湾扇贝杂交家系与自交家系生长和存活比较

郑怀平^{1,2}, 张国范¹, 刘 晓¹, 阙华勇¹

(1. 中国科学院海洋研究所, 山东 青岛 266071; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要: 2002 年春季, 利用国内现有的海湾扇贝两个不同遗传背景的养殖群体 A 和 B 的种贝为材料, 采用自体受精和异体受精两种交配策略, 建立了海湾扇贝的自交系和杂交系。实验由 AA ($A♀ \times A♂$)、BB ($B♀ \times B♂$)、AB ($A♀ \times B♂$)、BA ($B♀ \times A♂$) 四个组组成。杂交使两个表型性状——生长和存活都得到了改良。就生长而言, 杂交组比自交组快, 杂种优势在幼虫期为 35.34%、养成阶段为 21.17%; 杂交组 AB 的生长速度比自交组 AA 的提高了 35.53% (幼虫期) 和 43.32% (养成阶段), 杂交组 BA 的生长速度比自交组 BB 的提高了 35.13% (幼虫期) 和 12.34% (养成阶段)。就存活而言, 两个杂交组的存活率都高于相应的自交组, 杂种优势的平均值在幼虫期为 19.93%, 养成阶段为 31.46%; 杂交组 AB 的存活率比自交组 AA 的提高了 25.23% (幼虫期) 和 49.44% (养成阶段), 杂交组 BA 的存活率比自交组 BB 的提高了 12.36% (幼虫期) 和 21.29% (养成阶段)。A、B 两个群体间存在的遗传差异是它们能够获得杂种优势和性状得到改良的基础。

关键词: 海湾扇贝; 家系; 杂交; 自交; 杂种优势

中图分类号: Q321⁺.7 文献标识码: A

Comparison of growth and survival between the self-fertilized and hybridized families in *Argopecten irradians irradians*

ZHENG Huai-ping^{1,2}, ZHANG Guo-fan¹, LIU Xiao¹, QUE Hua-yong¹

(1. Institute of Oceanology, The Chinese Academy of Sciences, Qingdao, 266071, China;

2. The Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing, 100039, China)

Abstract: Hybridized families of bay scallop *Argopecten irradians irradians* between Stock A and Stock B, which are separated from each other were established by using the pair mating and self-fertilized families were used as control groups at the spring of 2002. The experiments consisted of AA ($A♀ \times A♂$), BB ($B♀ \times B♂$), AB ($A♀ \times B♂$) and BA ($B♀ \times A♂$) groups. Heterosis is very clear. Growth and survival of the hybrid progeny are both improved. Considering growth, heterosis is 35.34% at larvae stage and 21.17% during grow out, respectively. The growth rate of the cross compared with the self-fertilized was improved 35.53% for AB and 35.13% for BA at larvae stage, and which was 43.32% for AB and 12.34% for BA during grow out. Considering survival, heterosis is 35.17% at larvae stage and 12.34% during grow out, respectively. The survival percentage of the cross compared with the self-fertilized was improved 25.23% for AB and 12.36% for BA at larvae stage, and

收稿日期: 2002 12 30

资助项目: 中国科学院知识创新工程资助项目(ZKCX2- 11)

作者简介: 郑怀平(1968-), 男, 安徽五河人, 讲师, 博士研究生, 主要从事贝类遗传育种研究。Tel: 0532- 2898701, E-mail: zhenghuaiping@ms. qdio. ac. cn

通讯作者: 张国范(1954-), 男, 辽宁海城人, 研究员, 博士生导师, 主要从事贝类遗传育种研究。Tel: 0532- 2898701, E-mail: gzfzhang@ms. qdio. ac. cn

which was improved 49.44 % for AB and 21.29 % for BA during grow out. The genetic difference between Stock A and Stock B may be the success fundament of genetic improvement.

Key words: *Argopecten irradians irradians*; family, hybridization, self fertilization, heterosis

杂交是水产生物育种的重要途径之一,已经在水产生物的品种改良和生产中发挥了重大的作用^[1]。由于杂种优势(heterosis)或杂种活力(hybrid vigor)的存在,杂交能迅速和显著地提高杂种的产量或生活力^[2,3]。因此,利用杂种优势使贝类的生长、存活等表型性状获得改良的研究,国内外都有报道。国外的研究主要集中在牡蛎上, Sheridan^[4]已对此做了详细地评述,此外,其他种类如,扇贝^[5]、硬壳蛤^[6]等也有少量报道;国内在牡蛎^[7]、鲍^[8]和扇贝^[9]等种类做过一些初步研究。海湾扇贝(*Argopecten irradians irradians* Lamarck)自1982年从美国引进到中国后,形成了新的养殖产业。然而,近十余年来,海湾扇贝在育苗与养殖过程中,病害频发、个体小型化。产生这些问题的原因与海区环境恶化、养殖结构不合理、病原生物增加等有关,也与其种质质量有关。尽管通过改进养殖技术和反复引种都能够使上述问题得到一定程度的解决,但都非长远之计,只有借助于遗传育种技术提高其抗逆性、培育新品种,才能使这些问题从根本上得到解决。

海湾扇贝是一种优良养殖贝类,为雌雄同体,既可自体受精^[10]也可异体受精。通过不同的交配策略既可建立自交系^[10]又可建立杂交系,因而是遗传学、育种学和分子生物学等研究的好材料。我们利用国内现有的海湾扇贝两个相对独立的不同养殖群体作为材料,采用配对杂交的交配策略建立了不同的杂交系,同时利用自体受精的方法建立自交系作为杂交系的对照,以研究雌雄同体型贝类杂交的生物学效应,如生长和存活等方面的杂种优势,为其种质改良,培育新品种提供理论依据。本文报道了海湾扇贝杂交实验的初步结果。

1 材料与方法

1.1 种贝的来源与性腺促熟

实验用的海湾扇贝(*Argopecten irradians irradians* Lamarck)种贝来自于两个不同的养殖群体。A群体是1982年从美国引进、在中国已繁殖了近二十代的后代,B群体是1999年初河北农业大学水产学院从美国麻省和佛吉尼亚两地分别引

进的原种在中国已繁殖了3代的混交后代。种贝均来自莱州市盛大海洋贝类选育中心,2002年2月下旬种贝在红超水产集团的扇贝育苗车间进行性腺促熟,整个促熟过程遵循严格的生产技术流程^①。

1.2 实验设计和处理

使用A、B两个群体的各4个种贝进行了自交和配对杂交实验。A群体种贝自体受精(A♀×A♂AA),B群体种贝自体受精(B♀×B♂BB),A群体种贝的卵与B群体种贝的精子受精(A♀×B♂AB),B群体种贝的卵与A群体种贝的精子受精(B♀×A♂BA)。自交组为杂交组的对照。

扇贝的性腺从外观上看已发育成熟至第IV期^[11]时,采用升温刺激法^[11]对每个个体分别进行催产,精、卵分开收集。每个扇贝产的卵均分为两部分,一部分卵用做自交,另一部分卵用做杂交。自交系的建立参照郑怀平等^[10,12]的方法。建立杂交系的方法是:洗卵(洗去可能存在的精子)——卵放在30μm孔径的筛网中用23℃的海水反复冲洗;镜检——发现无精子的卵才可以加入配对种贝的精液进行授精,同时,取少量的卵子不加入精液作为对照组,并连续观察1~2h后,如发现该对照组有受精胚体,则其对应的实验组材料全部放弃。自交组和杂交组的卵在受精5min后,都用23℃海水洗卵,防止过多精子影响胚胎孵化。各组受精卵孵化密度相同(每毫升约25个受精卵)。所有实验组的幼虫培育、稚贝保苗和养成都是在同样的环境条件下进行,并严格按照海湾扇贝苗种生产和养殖技术的工艺流程进行。幼虫培育和稚贝保苗等是在青岛红超水产集团的扇贝育苗车间和室外保苗池中进行;养成在山东莱州盛大海洋贝类选育中心的金城扇贝养殖场进行。

1.3 取样处理

幼虫阶段,每2天随机取样30个,进行大小测量,利用回归方程求出幼虫的日生长速度;每3天测量幼虫存活率,之后将各实验组的幼虫培养密度再调置于同一水平,以尽量减小密度因素对实验结

① 张福绥,等. 海湾扇贝苗种生产和养殖技术规范, 2001.

果的影响。稚贝期和养成期,每30天用游标卡尺测量大小(精度为0.02mm),利用回归方程求出扇贝的日生长速度;记录各层扇贝的存活数,并对各笼层的扇贝做调整,使每层的扇贝个数相等,以消除密度效应的影响。

1.4 杂种优势的计算

参照 Cruz 和 Ibarra^[5]使用的方法,用下面的3个公式来计算杂种优势(Heterosis):

$$H(\%) = \frac{(AB + BA) - (AA + BB)}{AA + BB} \times 100 \quad (1)$$

$$H_A(\%) = \frac{AB - AA}{AA} \times 100 \quad (2)$$

$$H_B(\%) = \frac{BA - BB}{BB} \times 100 \quad (3)$$

式中,AA、BB、AB、BA分别表示4个实验组的F₁在同一日龄时的表型值(生长、存活);公式(1)、(2)、(3)分别用来计算A、B两个群体总的杂种优势以及A群体和B群体各自的杂种优势。

1.5 数据分析

不同实验组间数据的比较采用单因素方差分析方法进行,A、B两群体各自的杂种优势进行了t检验,方差分析用SPSS 10.0统计分析软件,差异的显著性都设置为P < 0.05。

2 结果

2.1 幼虫阶段的生长与存活

AA、BB、AB和BA 4个实验组幼虫在1、3、5、7和9 d的平均壳长、生长速度以及杂种优势列于表1。一日龄幼虫的平均壳长在AA、BB、AB和BA各组间没有显著性差异(P > 0.05),杂交组并没有表现出生长优势,其值为零。杂种优势从三日龄幼虫开始出现,而且随着幼虫日龄的增长杂种优势逐渐增大(表1)。从第5天起,两个杂交组AB和BA的平均壳长均显著地大于与之对应的两个自交组AA和BB的(P < 0.05)(表1)。两个自交组AA和BB的同日龄幼虫,前者总比后者小(表1),且5日龄时有显著性差异(P < 0.05);与自交组相似,两个杂交组AB和BA的同日龄幼虫,前者也总比后者小(表1),同样在5日龄时有显著性差异(P < 0.05)。幼虫生长速度($\mu\text{m} \cdot \text{d}^{-1}$)从大到小

依次为BA、AB、BB、AA,其值分别为10.675、9.773、7.880、7.230(表1),BA组显著大于其他三组(P < 0.05),其他3组间无显著性差异(P > 0.05)。生长速度的杂种优势为35.53%~35.13%,BA组略大于AB组(表1)。

杂交组AB和BA的存活率都比与之对应的自交组AA和BB高(表2),显示杂种优势的存在,但不具有显著性差异(P > 0.05)。AB组的杂种优势大于BA组,其平均值分别为28.75%和12.36%。

2.2 海上养成阶段的生长与存活

AA、BB、AB和BA 4个实验组在70、100、130和160日龄时的平均壳长、生长速度和杂种优势率列于表3。无论在何日龄,自交组AA的平均壳长始终都显著地小于其他3组(P < 0.05),而杂交组BA一直都是最大(表3)。杂交组BA的平均壳长仅在160日龄时才显著地大于与之对应的自交组BB(P < 0.05),在其他3个日龄时差异不显著(P > 0.05),但对于杂交组AB,无论在哪个日龄,其值都显著地大于与之对应的自交组AA(P < 0.05)。生长速度($\text{mm} \cdot \text{d}^{-1}$)从大到小依次为BA、AB、BB、AA,其值分别为0.437、0.397、0.389、0.277(表3),只有BA组显著地大于AA组(P < 0.05),其他三组间无显著性差异(P > 0.05)。尽管两个杂交组AB和BA的生长速度都比对应的两个自交组AA和BB的大(表3),但差异并不显著(P > 0.05)。生长速度的杂种优势为25.23%,AB组的43.32%远大于BA组的12.34%(表3);就A、B两个群体相比,A群体获得的杂种优势始终比B群体获得的大(表3),且有显著性差异(P < 0.05)。

从表4可以发现,在从7月初到9月底的三个月海上养殖过程中,尽管两个杂交组AB和BA的存活率始终都比与之对应的自交组AA和BB的高,但却没有显著性差异存在(P > 0.05),仅BA组的存活率在8月份显著地大于AA组的(P < 0.05)。存活的杂种优势也是明显存在的(表4),平均值为31.46%,但A群体的杂种优势和B群体的比,二者无显著性差异存在(P > 0.05),其平均值分别为49.44%和21.29%。

表 1 不同实验组幼虫的生长 (平均壳长和日增量) (a) 和杂种优势 (b)

Tab. 1 Average length and daily increment (a), and heterosis (b) of larvae shell for different experimental groups

实验组 experiment groups	幼虫日龄 age of larvae (d)					生长速度 ($\mu\text{m} \cdot \text{d}^{-1}$) growth rate	
	1	3	5	7	9		
a	AA	89.8 ^a (3.5)	96.5 ^a (3.8)	109.6 ^a (7.5)	129.8 ^a (8.4)	146.1 ^a (15.4)	7.230 ^a
	BB	90.2 ^a (3.2)	99.4 ^b (4.8)	117.1 ^b (4.9)	132.9 ^a (12.4)	152.4 ^a (19.5)	7.880 ^a
	AB	89.0 ^a (2.2)	97.7 ^b (3.0)	115.9 ^b (7.1)	139.7 ^b (9.3)	165.7 ^b (16.8)	9.773 ^{ab}
	BA	89.1 ^a (3.6)	99.9 ^b (3.8)	121.9 ^c (7.1)	145.4 ^b (7.0)	173.0 ^b (12.7)	10.675 ^b
	H (%)	0	0.87	4.90	8.53	13.47	35.34
b	H _A (%)	0	1.24	5.75	7.63	13.42	35.13
	H _B (%)	0	0.50	4.10	9.41	13.52	35.53

注: 同一列中上标具有相同字母表示没有显著性差异 ($P > 0.05$) 来自于单因素方差分析, 下同。

Notes: the same letters in each column mean no significant difference ($P > 0.05$), the following notes are the same as Tab. 1

表 2 不同实验组幼虫在 4、7 和 10 天时的存活率 (a) 以及杂种优势 (b)

Tab. 2 Larval survival rates (a) and heterosis at 4, 7 and 10 days for different experimental groups

实验组 experiment groups	幼虫日龄 (天) age of larvae (d)			
	4	7	10	
a	AA	66.18 ^a (23.01)	22.08 ^a (6.64)	14.64 ^a (10.50)
	BB	72.61 ^a (23.85)	35.83 ^a (39.51)	20.34 ^a (27.30)
	AB	86.71 ^a (2.26)	31.38 ^a (3.76)	16.56 ^a (5.17)
	BA	78.94 ^a (2.06)	45.56 ^a (12.28)	21.07 ^a (11.30)
	H (%)	19.35	32.86	7.58
b	H _A (%)	31.02	42.12	13.11
	H _B (%)	6.33	27.16	3.59

表 3 不同实验组扇贝的生长 (平均壳长) (a) 和杂种优势 (%) (b)

Tab. 3 Average shell length (a), and heterosis (b) of juvenile for different experimental groups

实验组 experiment groups	扇贝日龄 age of larvae (d)				生长速度 ($\mu\text{m} \cdot \text{d}^{-1}$) growth rate	
	70	100	130	160		
a	AA	9.97 ^a (1.00)	17.97 ^a (3.91)	25.19 ^a (4.23)	34.90 ^a (4.27)	0.277 ^a
	BB	11.03 ^b (1.88)	24.74 ^b (4.63)	35.99 ^b (5.23)	47.00 ^b (7.40)	0.389 ^{ab}
	AB	10.96 ^b (1.45)	20.73 ^c (3.47)	35.08 ^b (4.64)	46.69 ^b (6.05)	0.397 ^{ab}
	BA	11.50 ^b (1.63)	24.73 ^b (2.79)	37.41 ^b (4.03)	50.81 ^c (4.75)	0.437 ^b
	H (%)	6.95	6.44	18.49	19.05	25.23
b	H _A (%)	9.93	15.36	39.26	33.78	43.32
	H _B (%)	4.26	0	3.95	8.11	12.34

表 4 不同实验组扇贝在 7、8 和 9 月的存活率 (%) 以及杂种优势 (%) (b)

Tab. 4 Survival rates (%) (a), heterosis (%) (b) at month 7, 8 and 9 for different experimental groups

实验组 experiment groups	月份 month			
	7	8	9	
a	AA	73.06 ^a (15.23)	41.70 ^a (25.55)	66.76 ^a (11.07)
	BB	75.74 ^a (13.91)	71.86 ^{ab} (13.41)	75.19 ^a (8.97)
	AB	77.83 ^a (18.77)	89.43 ^{ab} (5.75)	85.00 ^a (2.36)
	BA	87.00 ^a (11.02)	91.31 ^b (5.82)	91.67 ^a (2.35)
	H (%)	10.77	59.16	24.46
b	H _A (%)	6.53	114.46	27.32
	H _B (%)	14.87	27.07	21.92

3 讨论

3.1 两群体遗传差异的评估

杂种优势是一种复杂的生物学现象,亲本间的遗传差异无疑是重要的原因之一^[8],如果两个基础群体的基因频率不同,那么它们之间的杂交有可能表现出杂种优势^[13]。当一个种的不同群体能够用来进行人工杂交时,必须评估两个群体间是否有足够的差异^[2]。因此,在讨论本实验获得的杂种优势之前,首先要评估实验中所使用的两个亲贝群体间是否存在遗传差异。海湾扇贝自1982年成功地引进中国后,在1992年和1999年又进行了两次引种,三次引种形成了三个不同的养殖群体。就我们实验所用的两个群体而言,A群体是1982年引种的后代,由于最初引进的种贝只有26个存活^[14]、连续多代的人工近亲繁殖(约20代)和苗种生产者对种贝的不恰当选留等,群体最初的遗传多样性已绝大部分丢失,因而群体的存活率下降、生长速度减缓、商品贝体型变小、肉柱得率越来越低;B群体是1999年引种的后代,由于引种数量较多(406个,个人通信)、繁殖代数少(3代),遗传方差大、壳色多态性高(个人调查),仍具有较高的遗传多样性,因而,群体有良好的表型性状,如生长快、抗逆性强、肉柱得率高等(个人调查)。可以初步推断A、B两个群体间存在着较大的遗传差异。我们的实验是在同一条件下进行的,环境对两群体表型性状的影响可以排除,因此,两群体的表型差异主要来自于遗传差异。从我们的结果来看,无论是在幼虫期还是在养成阶段,两个表型性状——生长和存活,A群体自交组都小于B群体自交组,且在养成阶段A群体自交组显著地小于B群体自交组(表1~表4),这也进一步证实了前文的推断。

3.2 杂交对不同群体的影响

从实验分析结果看,杂交使种群的生长和存活得到改良。就生长性状而言,无论是在幼虫期还是在养成阶段,杂交组都比自交组生长快,杂种优势非常明显(表1,表3),幼虫阶段达35%以上,养成阶段也大于20%。自交组AA的幼虫生长速度只有 $7.230 \mu\text{m} \cdot \text{d}^{-1}$,但通过与B群体杂交,其杂交组AB的生长速度被提高了35.17%;自交组BB的幼虫生长速度也只有 $7.880 \mu\text{m} \cdot \text{d}^{-1}$,通过与A群体的杂交,其杂交组生长速度也提高了35.47%。在养成阶段,自交组AA的生长速度只有0.

$277 \text{ mm} \cdot \text{d}^{-1}$,但通过与B群体杂交,其杂交组BA的生长速度提高了43.32%;通过与A群体的杂交,杂交组BA的生长速度也提高了12.34%,只是没有AB提高得多。就存活性状而言,两个杂交组在幼虫期和养成阶段的存活率都高于相应的自交组(表2,表4),杂种优势的平均值在幼虫期为19.93%,在养成阶段为31.46%。通过与B群体的杂交,A群体获得了25.23%(幼虫期)和49.44%(养成阶段)杂的种优势;通过与A群体的杂交,B群体也获得了12.36%(幼虫期)和21.29%(养成阶段)的杂种优势,但比A群体的小。由于A、B两个群体间存在着较大的遗传差异,这些结果与Falconer等^[13]提出的“如果两个基础群体的基因频率不同,那么它们之间的杂交将表现出杂种优势”、“不同的群体配对表现出不同的杂种优势大小”等观点不谋而合。其他贝类不同遗传群体或系群间杂交的一些研究^[5,6,15]也能够给我们的结果提供佐证。

实验还发现,杂交使A群体获得的改良效果比B群体的好(养成阶段尤为明显),这可能是由于A群体的杂合度得到更大的提高所致。许多研究表明,贝类群体杂合度与其生长和适合度有正相关^[16]。与B群体相比,A群体的杂合度低,杂交使其杂合度得到了更大的提高,因此,A群体获得了更好的杂交效果。至于在幼虫期,A群体的杂种优势并不比B群体的明显,这可能由于母性效应所致。在扇贝*Argopecten circularis*的两个群体杂交中有过同样的发现^[5]。杂合度与生长的相关性意味着我们可以通过提高具有高杂合度个体在群体中的比例的办法,来提高养殖或放流群体的生产性能,而这种改良可能并不依赖于其他条件的改变。因此,在海湾扇贝遗传育种研究中,有目的、有计划地进行群体间的杂交,再辅助以分子标记等手段,预期会获得理想的结果。

山东省红超水产集团提供了亲贝的促熟、幼虫的培养及稚贝的保苗等必需的条件,山东省莱州市盛大海洋贝类选育中心为扇贝各家系的养成做了大量的工作,谨致谢忱。

参考文献:

- [1] Wu Z Q. Genetics and breeding in aquaculture (Third Editor) [M]. Xiamen: Xiamen University Press, 2000. [吴仲庆. 水产生物遗传育种学(第三版) [M]. 厦门: 厦门大学出版社, 2000.]
- [2] Newkirk G F. Review of the genetics and the potential for selective breeding of commercially important bivalves [J]. Aquac, 1980, 19: 209- 228.
- [3] Lou Y D. Fish breeding [M]. Beijing: China Agriculture Press, 1999. [楼允东. 鱼类育种学 [M]. 北京: 中国农业出版社, 1999.]
- [4] Sheridan A K. Genetic improvement of oyster production a critique [J]. Aquac, 1997, 153: 165- 179.
- [5] Cruz P, Ibarra M. Larval growth and survival of two catarina scallop (*Argopecten circularis*, Sowerby, 1835) populations and their reciprocal crosses [J]. J Exp Mar Bio Ecol, 1997, 212: 95- 110.
- [6] Manzi J J, Hadley N H, Jr Dillon R T. Hard clam, *Mercenaria mercenaria*, broodstocks: growth of selected hatchery stocks and their reciprocal crosses [J]. Aquac, 1991, 94: 17- 26.
- [7] Zhou M D, Kao Y T, Wu Y. Preliminary studies on hybridization of *Crassostrea gigas* with *Ostrea rivularis* and *Ostrea pliatula* [J]. J Fish China, 1982, 6 (3): 235- 240. [周茂德, 高允田, 吴融. 太平洋牡蛎与近江牡蛎, 褶牡蛎人工杂交德初步研究 [J]. 水产学报, 1982, 6(3): 235- 240.]
- [8] Zhang G F, Wang J H, Zhao H E, *et al.* The RAPD marker of selfbred and hybrid progeny between Chinese and Japanese populations of *Haliotis discus hannai* Ino [J]. Oceanol et Limnol Sin, 2002, 33 (5): 484- 491. [张国范, 王继红, 赵洪恩, 等. 皱纹盘鲍中国群体和日本群体的自交与杂交 F1 的 RAPD 标记 [J]. 海洋与湖沼, 2002, 33 (5): 484- 491.]
- [9] Chang Y Q, Liu X L, Xiang J H, *et al.* The juvenile growth and survival of hybrid between Chinese population and Japanese population of *Chlamys farreri* [J]. J Fish China, 2002, 26 (5): 385- 390. [常亚青, 刘小林, 相建海, 等. 栉孔扇贝中国种群与日本种群杂交子一代的早期生长发育 [J]. 水产学报, 2002, 26 (5): 385- 390.]
- [10] Zhang G F, Liu S X, Liu X, *et al.* The establishment of self fertilization families (SFF) and the biological effect in *Argopecten irradians* [J]. J Fish Sci China, 2003, 10(6): 441- 445. [张国范, 刘述锡, 刘 晓, 等. 海湾扇贝自交家系的建立和自交的生物效应 [J]. 中国水产科学, 2003, 10(6): 441- 445.]
- [11] Sastry A N. Reproduction of the bay scallop *Aequipeeten irradians* Lamarck. Influence of temperature on maturation and spawning [J]. Biol Bull, 1963, 125: 146- 153.
- [12] Zheng H P, Zhang G F, Liu X, *et al.* Study of families establishment and their growth, development of different shell colors of bay scallop *Argopecten irradians irradians* Lamarck, 1819 [J]. Oceanol et Limnol Sin, 2003, 34(6): 632- 639. [郑怀平, 张国范, 刘 晓, 等. 不同贝壳颜色海湾扇贝家系建立及生长和发育的研究 [J]. 海洋与湖沼, 2003, 34(6): 632- 639.]
- [13] Falconer D S, Mackay T F C. Introduction to quantitative genetics (Fourth edition) [M]. Longman group, Essex, England, 1996.
- [14] Zhang F S, He Y C, Liu, X S, *et al.* A report on the introduction, spat rearing and experimental culture of bay scallop, *Argopecten irradians* Lamarck [J]. Oceanol et Limnol Sin, 1986, 17 (5): 367- 74. [张福绥, 何义朝, 刘祥生, 等. 海湾扇贝的引种, 育苗与试养 [J]. 海洋与湖沼, 1986, 17 (5): 367- 374.]
- [15] Hedgecock D. Hybrid vigor is pervasive in crosses among inbred lines of *Pacific oysters* [J]. J Shellfish Res, 1996, 15 (2): 511- 511.
- [16] English L J, Maguire G B, Ward R D. Genetic variation of wild and hatchery populations of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* (Thunberg), in Australia [J]. Aquac, 2000, 187: 283- 298.