

紫贻贝生长性状的遗传力估计

宋传文, 闫喜武*, 桑士田, 霍忠明, 刘 青

(大连海洋大学水产与生命学院,辽宁省贝类良种繁育工程技术研究中心,辽宁 大连 116023)

摘要:为估计紫贻贝生长性状的遗传力,采用平衡巢式设计方法和人工采卵授精技术,按照 1 雄配 3 雌的原则,构建了紫贻贝 13 个父系半同胞家系和 39 个母系全同胞家系,分别测定了每个家系 2、3、5、6 月龄生长性状壳高、壳长。运用全同胞组内相关法估计紫贻贝 2、3、5、6 月龄生长性状的壳高、壳长遗传力。结果表明,雌性遗传方差组分均显著大于雄性遗传方差组分 ($P < 0.05$),雌性遗传方差组分存在显著的母性效应 ($P < 0.05$),因此父系半同胞组内相关法计算的狭义遗传力是紫贻贝狭义遗传力的无偏估计值。所测各月龄父系半同胞组分估计的壳高遗传力分别为 0.29、0.85、0.84 和 0.87,壳长遗传力分别为 0.27、0.87、0.86 和 0.85。紫贻贝的生长性状遗传方差较大,2 月龄生长性状遗传力为中度遗传力,3、5、6 月龄生长性状遗传力较高,因此对紫贻贝进行选择育种具有较大的遗传改良潜力,可以获得较好的选择效果。

关键词:紫贻贝;生长性状;遗传力

中图分类号:Q 346; S 917.4

文献标志码:A

紫贻贝 (*Mytilus edulis*) 是我国重要的海产贝类之一,主要分布于我国黄、渤海区,为寒温带品种,养殖于辽宁、山东等省份。沈玉帮等^[1]证实了浙江嵊泗部分厚壳贻贝 (*M. coruscus*) 与紫贻贝发生了杂交和基因渐渗现象;张义浩等^[2]对嵊山列岛贻贝养殖种类和生长发育进行了调查;崔龙波等^[3]研究了紫贻贝的鳃和消化系统的组织学和组织化学;苏秀榕等^[4]研究了紫贻贝和厚壳贻贝营养成分;Lauzon-Guay 等^[5]对紫贻贝养殖种群动力学进行了研究;Alunno-Bruscia 等^[6]研究了紫贻贝在稳定生长环境下快速生长和密度的关系;Pérez-Camacho 等^[7]研究了紫贻贝在不同附着基、种质资源、养殖地域和可利用浮游植物的生长情况;Wang 等^[8-9]研究了藻类饵料对紫贻贝吸收微量元素的影响和食物构成对紫贻贝吸收微量元素和碳的影响。

遗传参数的估计是水产动物选择育种的一项基础工作,其中遗传力是反映性状遗传能力大小的重要依据。在育种值估计、选择指数确

定、选择反应预测、选择方法比较以及育种规划决策等方面,起着十分重要的作用^[10]。国内外对于贝类遗传参数估计已有很多报道。如海湾扇贝 (*Argopectens irradians*)^[11]、硬壳蛤 (*Mercenaria mercenaria*)^[12]、太平洋牡蛎 (*Crassostrea gigas*)^[13]、弗吉尼亚牡蛎 (*C. virginica*)^[14]、紫贻贝^[15]、马氏珠母贝 (*Pinctada fucata*)^[16]、菲律宾蛤仔 (*Ruditapes philippinarum*)^[17] 等。但关于紫贻贝遗传参数估计的研究尚未见报道。由于水产动物具有高繁殖性能的特性,因此遗传参数的估计方法多采用同胞分析进行估计。同胞分析所采用的方差组分估计方法,主要包括方差分析法、最小范数二次无偏估计和极大似然法。本研究通过平衡巢式设计方法^[18],建立了紫贻贝 13 个父系半同胞家系和 39 个母系全同胞家系。采用全同胞相关法估计紫贻贝生长性状壳高、壳长的遗传力,旨在为紫贻贝科学合理的育种方法提供必要的理论依据和技术参数。

收稿日期:2011-10-28 修回日期:2012-02-16

资助项目:现代农业体系建设专项(CARS-48)

通信作者:闫喜武,E-mail:yanxiwu2002@163.com

1 材料与方 法

1.1 实验材料

于 2010 年 5 月,紫贻贝性腺成熟时,选育大连海区壳无损伤、壳型规整、活力强,无病害的紫贻贝 500 枚作为繁殖群体。

1.2 实验方法

采用阴干升温方法,使紫贻贝产卵排精,平衡巢式交配设计 1 个父本与 3 个母本交配,建立紫贻贝 13 个父系半同胞和 39 个母系全同胞家系。

幼虫在 30 L 塑料桶中培育,密度为 6~8 个/mL,每 2 天全量换水 1 次,为避免不同家系紫贻贝的混杂,每组换水后将筛绢网用淡水冲洗。每天投饵 3 次,饵料为金藻和小球藻(体积比为 1:1),浮游期投喂 2 000~5 000/mL,稚贝期投喂 10 000~20 000/mL,根据幼虫和稚贝的摄食情况适当增减饵料量,保持水中有足量的饵料。为了消除培育密度的影响,在培育阶段每 3 天对密度进行调整,使各个家系密度基本保持一致。幼虫变态附着时将一目聚乙烯网片放入 30 L 塑料桶中采苗,之后直接在桶中培育。实验用水为沙滤海水,水温为 19~23 °C,盐度为 28~29,pH 为 7.8~8.0。

当各家系平均壳长达到 1 mm 左右时,将附有各家系紫贻贝的网片从 30 L 塑料桶中转入对角线为 700 μm 的网袋,每袋数量为 400~500 粒,挂于生态池中进行中间育成。每 7 天更换一次网袋,随着贻贝的生长,逐渐更换为对角线为 1 mm 网袋。生态池水温为 19~23 °C,盐度为 28~29,

pH 为 7.8~8.0。

1.3 数据分析

用游标卡尺(精确度 0.02 mm)测量每个家系 2、3、5、6 月龄的壳高(SH)、壳长(SL)。每个家系随机测量 30 个个体。

根据巢式交配设计模型: $Y_{ijk} = \mu + s_i + d_{ji} + e_{ijk}$,通过 SAS 软件 GLM 过程对全同胞和半同胞原因方差组分进行分析。 Y_{ijk} 为第 i 个雄性第 j 个雌性交配产生的第 k 个后代的生长性状的观察值, μ 为总体均数, s_i 为第 i 个雄性组分效应, d_{ji} 为第 i 个雄性内的第 j 个雌性组分的效应, e_{ijk} 为随机效应(表 1、表 2)。雄性内与配的有效性平均后代数 $k_1 = [N - \sum (n_{ij}^2/dn_i)]/(D - S)$;雌性个体的有效性平均后代数 $K_2 = [\sum (n_{ij}^2 dn_i) - \sum (n_{ij}^2 2/N)]/(S - 1)$;雄性个体的有效性平均后代数 $K_3 = (N - \sum dn_i^2/N)/(S - 1)$ 。式中, n_{ij}^2 为第 i 个雄性第 j 个雌性后代数; N 为全部后代数总和。

表 1 表型变量的组分方差分析

Tab. 1 Analysis of variance for components of phenotypic variation

变异来源 source	自由度 df	平方和 SS	均方 MS	期望均方 EMS
雄性 sires	$S - 1$	SS_S	MS_S	$\sigma_e^2 + k_2 \times \sigma_D^2 + k_3 \times \sigma_S^2$
雄内雌间 dams	$D - S$	$SS_{S(D)}$	$MS_{S(D)}$	$\sigma_e^2 + k_1 \times \sigma_D^2$
后代个体间 progenies	$N - D$	SS_E	MS_e	σ_e^2
总和 total	$N - 1$	SS_T		

表 2 表型变量的各个原因方差组分与全同胞和半同胞协方差之间的关系

Tab. 2 Relationships between the covariance of full and half-sibs of the observed and causal components of phenotypic variance

方差组分 observed component	协方差组分 covariance component	原因组分 causal component	方差组分的计算 calculation of component of variance
σ_S^2	COV_{HS}	$1/4 V_A$	
σ_D^2	$COV_{FS} - COV_{HS}$	$1/4 V_A + 1/4 V_{NA} + V_{EC}$	$\{MS_S - [(MS_{S(D)} - MS_e)/k_1] \times k_2 - MS_e\}/k_3$
σ_e^2	$V_P - COV_{FS}$	$1/2 V_A + 3/4 V_D + V_{ES}$	$(MS_{S(D)} - MS_e)/k_1$
$\sigma_T^2 = \sigma_S^2 + \sigma_D^2 + \sigma_e^2$	V_P	$V_A + V_{NA} + V_{EC} + V_{FS}$	MS_e
$\sigma_S^2 + \sigma_D^2$	COV_{FS}	$1/2 V_A + 1/4 V_D + V_{EC}$	

父系半同胞遗传力 $h_s^2 = 4 \times \sigma_S^2 / (\sigma_S^2 + \sigma_D^2 + \sigma_e^2)$,母系半同胞遗传力 $h_d^2 = 4 \times \sigma_D^2 / (\sigma_S^2 + \sigma_D^2 +$

$\sigma_e^2)$,全同胞遗传力 $h_{s+d}^2 = 2 \times (\sigma_S^2 + \sigma_D^2) / (\sigma_S^2 + \sigma_D^2 + \sigma_e^2)$ 。遗传力显著性检验公式为 $t = h^2 / \sigma_h^2$ 。

2 结果

2.1 紫贻贝生长性状表型参数

紫贻贝 2、3、5、6 月龄壳高、壳长平均数和变异系数见表 3,各生长性状的变异系数较大,说明生长性状存在一定的遗传差异。

2.2 紫贻贝不同时期生长性状的方差分析和协方差分析

紫贻贝 2、3、5、6 月龄的雄性间,雄内雌间和雌性间遗传方差较大,经 F 检验差异显著 ($P < 0.05$)。雌性遗传方差组分均显著大于雄性遗传方差组分 ($P < 0.05$) (表 4、表 5),雌性遗传方差组分存在显著的母性效应 ($P < 0.05$),因此父系半同胞组内相关法计算的狭义遗传力是紫贻贝狭义遗传力的无偏估计值。

表 3 紫贻贝不同月龄壳高和壳长的平均数和变异系数

Tab.3 Mean and coefficient of variation of shell-length of different age-month of *M. edulis*

月龄 month	性状 trait	平均壳长及壳高/mm mean shell-length and height	变异系数/% coefficient of variation
2 月龄	SH	2.78 ± 1.50	54.03
	SL	1.81 ± 1.07	58.81
3 月龄	SH	4.94 ± 1.94	39.27
	SL	3.17 ± 1.22	38.49
5 月龄	SH	11.74 ± 3.15	26.86
	SL	7.24 ± 1.86	25.65
6 月龄	SH	15.81 ± 3.05	19.33
	SL	9.47 ± 1.77	18.67

注:变异系数为标准差与平均数的比值。

Notes: Coefficient of variation indicates the ratio of standard deviation to mean.

表 4 表型变量的组分方差分析

Tab.4 Analysis of variance for components of phenotypic variation

月龄 month	性状 trait	变异来源 source							
		雄亲间 paternal			雄内雌间 dam/sire			后裔间 progeny	
		df	MS	F	df	MS	F	df	MS
2 月龄	SH	12	85.13	321.32	26	2.6	12.32	1131	0.21
	SL	12	164.13	288.11	26	5.67	12.54	1131	0.45
3 月龄	SH	12	82.02	125.28	26	10.57	24.76	1131	0.43
	SL	12	219.69	144.4	26	26.19	27.44	1131	0.95
5 月龄	SH	12	174.36	104.14	26	24.4	21.19	1131	1.15
	SL	12	585.23	146.99	26	68.47	27.4	1131	2.5
6 月龄	SH	12	91.14	98.04	26	12.68	19.22	1131	0.66
	SL	12	531.63	135.76	26	73.47	31.71	1131	2.32

表 5 2、3、5、6 月龄表型变量的各个原因方差组分与全同胞和半同胞协方差之间的关系

Tab.5 Relationships between the covariance of full and half-sibs of the observed and causal components of phenotypic variance

月龄 month	性状 trait	方差组分 component of variance				
		σ_M^2	σ_F^2	σ_W^2	$\sigma_P^2 = \sigma_M^2 + \sigma_F^2 + \sigma_W^2$	$\sigma_M^2 + \sigma_F^2$
2 月龄	SH	0.17	1.76	0.45	2.38	1.93
	SL	0.08	0.92	0.21	1.21	1
3 月龄	SH	0.84	2.15	0.95	3.94	2.99
	SL	0.34	0.79	0.43	1.56	1.13
5 月龄	SH	5.74	2.2	2.5	10.44	7.94
	SL	1.67	0.78	1.15	3.59	2.44
6 月龄	SH	5.09	2.37	2.32	9.78	7.46
	SL	1.26	1.01	0.97	3.25	2.27

2.3 紫贻贝不同生长时期壳高、壳长的遗传力

紫贻贝 2、3、5、6 月龄壳高、壳长遗传力估计,紫贻贝生长性状遗传力估计的平均有效后代数分

别为 $k_{n1} = [N - \sum (n_{ij}^2/dn_i)] / (D - S) = 30$,

$K_{n2} = [\sum (n_{ij}^2/dn_i) - \sum (n_{ij}^2/N)] / (S - 1) =$

30, $K_{n3} = (N - \sum dn_i^2/N)/(S - 1) = 90$ 。

利用父系半同胞,母系半同胞和全同胞估计紫贻贝的壳高、壳长遗传力如表 6,其中以母系半同胞遗传力估计值最高,全同胞遗传力估计值次之,父系半同胞的遗传力为最低,母系半同胞遗传力估计值较真值偏高,因此,以父系半同胞组分估

计的遗传力是紫贻贝生长性状遗传力的无偏估计。紫贻贝 2 月龄壳高遗传力为 0.29、壳长遗传力为 0.27。紫贻贝 3 月龄壳高遗传力为 0.85、壳长遗传力为 0.87。紫贻贝 5 月龄壳高遗传力为 0.85、壳长遗传力为 0.86。紫贻贝 6 月龄壳高遗传力为 0.87、壳长遗传力为 0.85。

表 6 2、3、5、6 月龄壳高、壳长遗传力估计
Tab. 6 The narrow sense heritabilities in the 2,3,5,6 months

月龄 month	性状 trait	遗传力 heritability		
		父系半同胞 paternal half-sib (h_s^2)	母系半同胞 maternal half-sib (h_d^2)	全同胞 full-sib (h_{s+d}^2)
2 月龄	SH	0.29	2.96	1.62
	SL	0.27	3.04	1.65
3 月龄	SH	0.85	2.11	1.52
	SL	0.87	2.23	1.45
5 月龄	SH	0.84	2.2	1.52
	SL	0.86	1.86	1.36
6 月龄	SH	0.87	2.08	1.53
	SL	0.85	1.56	1.40

3 讨论

本研究选用野生群体的紫贻贝,采用全同胞组内相关法估计紫贻贝 2、3、5、6 月龄壳高、壳长遗传力。在 2、3、5、6 月龄遗传力估计中,母系半同胞、父系半同胞和全同胞个体间遗传力的估计值均有差别,其中以母系半同胞遗传力估计值最高,全同胞遗传力次之,父系半同胞遗传力最低,这与方差组分的计算结果相一致,很多研究表明,在生物体生长初期,个体的数量性状往往比较多的受母性效应影响^[19],这可能是由于卵细胞质量、上位效应和环境效应共同作用的结果。这在本实验中也同样得到了验证,由于母体效应的影响,母系半同胞遗传力估计值较真值偏高。因此,以父系半同胞组分估计的遗传力是紫贻贝表型性状遗传力的无偏估计。

在本研究中,综合紫贻贝 4 个月龄生长性状的遗传力,壳高遗传力为 0.29 ~ 0.87,壳长遗传力为 0.27 ~ 0.87。关于贝类生长性状的遗传力估计已有较多报道。Toro 等^[20]估计了智利贻贝 10、25、40 日龄的壳高的遗传力为 0.38 ~ 0.84。Jonasson 等^[21]估计红鲍 (*Haliotis rufescens*) 壳长的遗传力为 0.08 ~ 0.30, Haley 等^[22]估计牡蛎的生长性状遗传力通常为 0.2 ~ 0.5。Dégremont

等^[23]利用巢式方法构建了长牡蛎 17 个全同胞和 43 个半同胞家系,得到 6 ~ 8 月龄存活率的狭义遗传力为 0.47 ~ 1.08,广义遗传力为 0.07 ~ 0.38, Crenshaw 等^[11]估计硬壳蛤生长性状遗传力在 0.72 ~ 0.91, Langdon 等^[13]利用 34 个长牡蛎全同胞家系在 4 个不同养殖环境下估计 192 日龄、370 日龄和 664 日龄存活率和产量的广义遗传力分别为 0.360 ~ 0.712 和 0.218 ~ 0.539。Fisher^[24]第一次阐述了自然选择能够影响相关适应性状的遗传变异,养殖物种在强烈的人工选择下,其经济性状的遗传力很低,选择潜力很小,而野生群体具有的遗传力很高,选择潜力巨大。本研究选用的紫贻贝育种材料为野生群体,相对于已报道的贝类,其生长性状遗传力较高。而且本研究采用巢式设计 and 父系半同胞组内相关分析方法,克服了全同胞资料估算遗传力带来的缺点,同时采用随机抽样,代表性强,也能对母性效应产生的影响能降低到有限范围内。实验结果表明紫贻贝生长性状的遗传力较高,表型性状的加性遗传方差较大,使用选择育种的方法对紫贻贝生长性状进行遗传改良具有较大的潜力。

参考文献:

[1] 沈玉帮,李家乐,牟月军. 厚壳贻贝与紫贻贝遗传

- 渐渗的形态表现[J]. 海洋与湖沼, 2006, 37(增刊): 162 - 167.
- [2] 张义浩, 赵盛龙. 嵊山列岛贻贝养殖种类生长发育调查[J]. 浙江海洋学院学报: 自然科学版, 2003, 22(1): 67 - 73.
- [3] 崔龙波, 马圣媛, 刘萍, 等. 紫贻贝消化系统的组织学和组织化学研究[J]. 上海水产大学学报, 1999, 8(4): 316 - 321.
- [4] 苏秀榕, 李太武, 丁明进. 紫贻贝和厚壳贻贝营养成分的研究[J]. 中国海洋药物, 1998(2): 30 - 32.
- [5] Lauzon-Guay J S, Dionne M, Barbeau M A, *et al.* Effects of seed size and density on growth, tissue-to-shell ratio and survival of cultivated mussels (*Mytilus edulis*) in Prince Edward Island, Canada [J]. Aquaculture, 2005, 250(3 - 4): 652 - 665.
- [6] Alunno-Bruscia M, Bourget E, Frechette M. Shell allometry and length-mass-density relationship for *Mytilus edulis* in an experimental food-regulated situation[J]. Marine Ecology Progress Series, 2001, 219: 177 - 188.
- [7] Pérez Camacho A, Labarta U, Beiras R. Growth of mussels (*Mytilus edulis galloprovincialis*) on cultivation rafts: Influence of seed source, cultivation site and phytoplankton availability [J]. Aquaculture, 1995, 138(1 - 4): 349 - 362.
- [8] Wang W X, Fisher N S, Luoma S N, *et al.* Assimilation of trace elements ingested by the mussel *Mytilus edulis*: effects of algal food abundance [J]. Marine Ecology Progress Series, 1995, 129: 165 - 176.
- [9] Wang W X, Fisher N S. Assimilation of trace elements and carbon by the mussel *Mytilus edulis*: effects of food composition [J]. Limnology and Oceanography, 1996, 41(2): 197 - 207.
- [10] Falconer D S, MacKay T F C. 数量遗传学导论 [M]. 4 版. 北京: 中国农业科技出版社, 2000.
- [11] Crenshaw J W, Heffernan P B, Walker R L. Effects of growth out density on heritability of growth rate in the northern quahog *Mercenaria mercenaria* (Linnaeus, 1758) [J]. Journal of Shellfish Research, 1996, 15: 341 - 344.
- [12] Hilbish T J, Winn E P, Rawson P D. Genetic variation and covariation during larval and juvenile growth in *Mercenaria mercenaria* [J]. Marine Biology, 1993, 115(1): 97 - 104.
- [13] Langdon C J, Jacobson D P, Evans F, *et al.* The molluscan broodstock program-improving Pacific oyster broodstock through genetic selection [J]. Journal of Shellfish Research, 2000, 19(1): 616.
- [14] Loose E. Influence of heredity on larval and spat growth in proceeding of ninth annual meeting [C]. World Mariculture Society, 1979: 101 - 108.
- [15] Mallet A L, Freeman K R, Dickie L M. The genetics of production characters in the blue mussel *Mytilus edulis*. I. A preliminary analysis [J]. Aquaculture, 1986, 57(1 - 4): 133 - 140.
- [16] 邓岳文, 符韶, 杜晓东, 等. 马氏珠母贝选系 F₂ 早期选择反应和现实遗传力估计 [J]. 广东海洋大学学报, 2008, 28(4): 27 - 29.
- [17] 闫喜武, 张跃环, 霍忠明, 等. 不同地理群体菲律宾蛤仔的选择反应及现实遗传力 [J]. 水产学报, 2010, 34(5): 705 - 710.
- [18] Comstock R E, Robinson H F. Estimation of average dominance of genes [C]. Iowa State College Press, 1952: 68 - 75.
- [19] Sheridan A K. Genetic improvement of oyster production-acritique [J]. Aquaculture, 1997, 153(3 - 4): 165 - 179.
- [20] Toro J E, Aguila P, Vergara A M. Spatial variation in response to selection for live weight and shell length from data on individually tagged Chilean native oysters (*Ostrea chilensis* Philippin, 1845) [J]. Aquaculture, 1996, 146(1 - 2): 27 - 36.
- [21] Jonasson J, Stefansson S. E. Gudnaso, *et al.* Genetic variation for survival and body size during the first life stages of red abalone (*Haliotis rufescens*) in Iceland [J]. Journal of Shellfish Research, 1999, 18(2): 621 - 625.
- [22] Hadley N H, Dillon Jr R T, Manzi J J. Realized heritability of growth rate in the hard clam *Mercenaria mercenaria* [J]. Aquaculture, 1991, 93(2): 109 - 119.
- [23] Dégremont L, Ernande B, Bédier E, *et al.* Summer mortality of hatchery produced Pacific oyster spat (*Crassostrea giga*) [J]. Aquaculture, 2007, 262: 41 - 53.
- [24] Fisher R A. The genetical theory of natural selection [M]. 1st edn. New York: The Macmillan Co., 1930.

Estimates for the heritability of growth of *Mytilus edulis*

SONG Chuanwen, YAN Xiwu* , SANG Shitian, HUO Zhongming, LIU Qing

(*Engineering and Technology Research of Shellfish Breeding in Liaoning Province, College of Fisheries and Life Science, Dalian Ocean University, Dalian 116023, China*)

Abstract: 13 half-sib families and 39 full-sib families of *Mytilus edulis* were established with the balance nest design in which each male mated with three females and the artificial fertilization technique. The shell height and length of each family were measured in 2, 3, 5, 6 months. The heritability of the growth was estimated using the full-sib families theories. The results show that the maternal genetic variance component estimates are all significantly greater than those of paternal ones of each growth trait ($P < 0.05$). The female genetic variance components have significant maternal effects ($P < 0.05$), suggesting that the large non-additive genetic effects could not be differentiated from the available data, so the heritability of paternal half-sib families estimates in the narrow sense were precise unbiased estimator. The shell height heritability of paternal half-sib families estimates are 0.29, 0.85, 0.84, 0.87 respectively. The shell length heritability are 0.27, 0.87, 0.86, 0.85 respectively, during 2, 3, 5, 6 months. There were significant additive genetic variance of the growth and different heritability of shell height and shell length, indicating that there is a great potential genetic improvement for the growth of *M. edulis* using the selective breeding.

Key words: *Mytilus edulis*; growth; heritability

Corresponding author: YAN Xiwu. E-mail: yanxiwu2002@163.com, yanxiwu@dlou.edu.cn