

## 北方沿海香港牡蛎(♀)×长牡蛎(♂)杂种中期优势评估

张跃环<sup>1,2</sup>, 王昭萍<sup>1\*</sup>, 喻子牛<sup>2</sup>, 闫喜武<sup>3</sup>

(1. 中国海洋大学水产学院, 海水养殖教育部重点实验室, 山东 青岛 266003;

2. 中国科学院南海海洋研究所, 热带海洋生物资源与生态重点实验室, 广东 广州 510301;

3. 大连海洋大学水产与生命学院, 辽宁省贝类良种繁育工程研究技术中心, 辽宁 大连 116023)

**摘要:** 为了评估香港牡蛎(♀)×长牡蛎(♂)杂种在北方沿海养殖中期能否产生种间杂种优势, 在分析了早期杂种优势的基础上, 以9个香港牡蛎自繁家系、9个长牡蛎自繁家系作为对照, 以45个种间杂交家系为研究对象, 进一步评估了中期杂种存活、生长及产量性状的杂种潜力及其优势。结果发现:①对于存活性状而言(360日龄), 香港牡蛎存活率较低仅为9.09%, 死亡主要发生在越冬期间(90~180日龄); 长牡蛎存活率居中为51.26%, 存活力下降主要原因是繁殖后夏季高温致死(360日龄); 而种间杂种的存活率相对较高为87.64%, 表现出明显的存活优势, 其杂种潜力  $hp = 2.72$ , 杂种优势  $H = 189.88$ 。②对于生长性状而言(360日龄), 从壳高水平上分析, 长牡蛎平均壳高(50.74 mm)最大, 显著大于香港牡蛎(45.17 mm)及杂交家系(42.70 mm); 且种间杂交家系壳高显著小于两亲本子代; 其杂种潜力  $hp = -1.89$ , 杂种优势  $H = -10.97$ 。从鲜重上看, 长牡蛎的鲜重(17.24 g)最大, 显著大于香港牡蛎(12.58 g)及种间杂交家系(9.47 g), 且三者间彼此差异显著; 其杂种潜力  $hp = -2.33$ , 杂种优势  $H = -36.46$ 。③对于产量而言, 长牡蛎产量最高为3.22 kg, 显著大于香港牡蛎(0.41 kg), 与杂交家系无显著差异(2.98 kg); 其杂种潜力  $hp = 0.83$ , 杂种优势  $H = 63.97$ 。研究表明, 杂种在北方沿海养殖具有很好的抗低温、抗高盐能力, 且存活力较强, 但是生长性状表现出远交衰退特点。虽然产量性状具有杂种优势, 略低于长牡蛎, 但由于杂种外观上与香港牡蛎极其相似, 故可以考虑将其作为北方牡蛎养殖的新品系(种)。同时, 杂种在华南沿海是否具有杂种优势有待于进一步研究。

**关键词:** 香港牡蛎; 长牡蛎; 表型性状; 杂种优势

**中图分类号:** Q 321<sup>+</sup>.7; S 966.2

**文献标志码:** A

杂种优势是指两个遗传背景不同的亲本杂交产生的杂种子一代在生长、生活力、生殖力、抗逆性、产量、品质等数量性状的一个或多个方面超越亲本一方或双方的现象。这一现象最早在玉米<sup>[1]</sup>中报道, 是作物育种中利用杂种优势的标志, 也是遗传学中伟大的成果之一。一个世纪以来, 杂种优势一直是学术界关注的焦点之一, 主要原因在于其对生物产生的巨大作用、复杂的生物

学机制及其应用前景<sup>[2]</sup>。

对于海洋贝类远缘杂交而言, 种间杂交经常会出现配子不兼容或者兼容较差、幼虫发育障碍或者无法变态、杂交子代高度不育或者可育但子二代疯狂分离等不良现象<sup>[3]</sup>, 故成功的远缘杂交并不多见。目前获得了积极正向种间杂种优势的组别为大西洋浪蛤(*Spisula solidissima*)×侏儒蛤(*Mulinia lateralis*)<sup>[4]</sup>及海湾扇贝(*Argopecten*

收稿日期:2013-11-15 修回日期:2014-02-18

资助项目:国家自然科学基金(31172403, 31272658); 国家重点基础研究发展计划(2010CB126406); 国家农业产业技术体系建设专项(CARS-48); 中国科学院南海海洋研究所青年前沿科技创新项目(SQ201214); 近江牡蛎健康苗种规模化培育与良种选育关键技术研究项目(2012A020200004); 贝类产业推进关键技术与示范项目(2010B020201014)。

通信作者:王昭萍, E-mail: zpwang@ouc.edu.cn

*irradians irradians*) × 紫扇贝 (*A. purpuratus*) 等<sup>[5]</sup>;其他的种间杂交可以进行,但是获得杂交稚贝的并不多见<sup>[6]</sup>。对于牡蛎的种间杂交而言,仅见香港牡蛎(*Crassostrea hongkongensis*) × 近江牡蛎(*C. ariakensis*) 杂种幼贝在我国北方表现出一定程度的杂种优势<sup>[7]</sup>,其他的杂交组合报道尚未发现杂种优势<sup>[8-11]</sup>。

香港牡蛎是暖温性近岸生长的一个经济价值极高的种类,喜好高温低盐环境,是我国南方养殖的主要经济种,分布长江以南,核心区为广东和广西,年产量 130 多万 t<sup>[8]</sup>。长牡蛎(*Crassostrea gigas*) 分布在我国长江以北,喜好低温高盐环境,为世界性养殖品种,主要集中在我国辽宁和山东等地,年产量 80 万 t 左右。由于生长速度快、环境适应性强、肉味鲜美,深受广大消费者青睐<sup>[9]</sup>。作为我国最重要的两种牡蛎经济种,在分布范围上,它们之间无生活重叠区;在生活环境上,它们生态类型截然相反;在遗传进化角度上,这两个种类在巨蛎属牡蛎中遗传距离较远,而且种间分化较早,大约在 2880 万年前发生了种间分歧,并成功进化为两个物种<sup>[11]</sup>。张跃环等<sup>[8,12]</sup> 研究发现,这两个物种可以杂交,而且存在单向受精,即香港牡蛎的卵子可以与长牡蛎精子受精,相反方向不能受精;而且在适宜的环境条件下可以培育出大量的种间杂交稚贝。

鉴于上述研究基础,本实验采用巢式设计建立了 45 个种间杂交家系、9 个香港牡蛎自交家系、9 个长牡蛎自交家系,在评估各家系早期幼虫阶段杂种优势的基础上<sup>[8]</sup>,进一步测定各家系稚贝的存活、生长及产量等表型性状;同时,引入杂种潜力对杂种优势进行区划,及杂种优势评估,并综合分析该杂种的开发应用潜力。

## 1 材料与方 法

### 1.1 实验材料

稚贝来自于先前报道的 9 个长牡蛎家系、9 个香港牡蛎家系及 45 个杂交家系稚贝<sup>[8]</sup>。当稚贝生长至 10 mm 左右时(48 d 左右),采用震荡的方式,将波纹板上的稚贝掰下来,变为单体牡蛎。其中,每个家系的子代均按照 Zhang 等<sup>[11]</sup> 的方法经过了遗传鉴定,每个杂交家系子代均为两性融合杂种。由于稚贝数量较大,每个家系随机筛选 1 080 个个体作为测定样品,装入 3 mm 孔径的网袋中,密度

为 120 个/袋,每个家系装 9 袋。剩余的牡蛎按照上述方法装入扇贝笼中,作为备用样品。

### 1.2 中间育成

将上述材料吊养在大连庄河海洋贝类育苗场的生态虾池中,每隔 10 天,清洗网袋一次。为了保证各家系密度一致,定期对每个网袋中的牡蛎数量进行调整,消除密度对生长及存活的影响。进入 12 月份时,水温降低,将实验材料转移至该场室内水泥池中,微充气,投喂充足饵料进行越冬。期间,水温 -1.2 ~ 4.8 °C,盐度 24 ~ 27。至 2011 年 4 月初,室外水温 ≥ 5.0 °C,将牡蛎从室内转移至生态虾池中,取出死壳,做好标签,将牡蛎装入扇贝笼中,每层扇贝笼装入 30 个个体,直至所有家系全部装完,吊养至室外虾池中。为了消除密度的影响,定期对扇贝笼中样品数量进行调整,消除密度效应。

### 1.3 指标测定

自交家系及其杂交家系稚贝的存活率分别在 90 日龄、180 日龄、360 日龄测定,每个家系测定 3 个重复组;360 日龄时,测量每个家系中个体的壳高及鲜重,每个家系测定个体 30 个;产量为每个家系幼贝的总重量。存活率为测定时稚贝数量与最初装入网袋中数量百分比;壳高为每个个体从壳顶至壳缘最大垂直距离,用电子游标卡尺测定;鲜重为每个个体总重,采用电子天平称量,精确至 0.01 g;产量为每个家系中单重复的总重量(kg)。

### 1.4 杂种潜力及杂种优势计算

参照 Zheng 等<sup>[13-14]</sup> 使用的方法,按如下公式计算杂种潜力(heterosis potency, hp):

$$hp = [2HG - (GG + HH)] / |GG - HH| \quad (1)$$

式(1)中, *HG* 为杂种的表型值, *GG*、*HH* 为双亲子代的表型值。 *hp* > 1.0, 具有显著杂种优势; *hp* < -1.0 时, 具有杂种劣势; -1.0 < *hp* < 1.0, 没有产生显著的杂交效果。

参照郑怀平等<sup>[15]</sup> 使用的方法,用下面公式计算杂种优势(heterosis, H):

$$H(\%) = [2HG - (GG + HH)] \times 100 / (GG + HH) \quad (2)$$

式(2)中, *HG* 为杂种的表型值, *GG*、*HH* 为双亲子代的表型值。

### 1.5 数据处理

为了减小方差齐性,壳高、鲜重及产量均转化为对数 Log<sub>10</sub>, 存活率均转化为反正弦函数 *Asin*。用 SPSS 18.0 统计软件对数据进行分析处理,不

同实验组间数据的比较采用单因素方差分析方法 (Turkey HSD), 差异显著性设置为  $P < 0.05$ 。

## 2 结果

### 2.1 存活

长牡蛎、香港牡蛎及杂交家系稚贝存活能力在不同时期表现不同。稚贝中间育成期 (90 日龄), 长牡蛎 (95.56%) 与香港牡蛎 (95.33%) 及杂交家系 (96.94%) 之间的平均存活率均在 95% 以上, 彼

此间无显著差异 ( $P < 0.05$ ) (表 1、表 2)。稚贝越冬期间 (180 日龄), 香港牡蛎大量死亡, 其平均存活率仅为 11.13%, 显著小于杂交家系及其长牡蛎自交家系 ( $P < 0.05$ ); 杂交家系存活率平均水平为 92.82%, 与长牡蛎 (92.54%) 比较相近, 彼此间无显著差异 ( $P > 0.05$ ) (表 1 和表 2)。幼贝繁殖期间 (360 日龄), 长牡蛎的存活率为 51.26%, 显著高于香港牡蛎 (9.09%) ( $P < 0.05$ ), 但显著小于杂交家系 (87.46%) ( $P < 0.05$ ) (表 1 和表 2)。

表 1 各家系稚贝 90、180 及 360 日龄的存活率 (%)  
Tab.1 Survival rate (%) of each family at 90, 180, and 360 days

| 家系<br>family   | 90 日龄<br>day 90 | 180 日龄<br>day 180 | 360 日龄<br>day 360 | 家系<br>family      | 90 日龄<br>day 90 | 180 日龄<br>day 180 | 360 日龄<br>day 360 |
|--|-----------------|-------------------|-------------------|-------------------|-----------------|-------------------|-------------------|
| <b>长牡蛎 <i>C. gigas</i> (90<sup>A</sup>, 180<sup>A</sup>, 360<sup>B</sup>)</b>          |                 |                   |                   | HG <sub>51</sub>  | 98.00 ± 2.16    | 97.33 ± 2.94      | 93.45 ± 2.65      |
| GG <sub>11</sub>   | 94.82 ± 1.33    | 93.28 ± 1.85      | 50.86 ± 4.57      | HG <sub>52</sub>  | 92.77 ± 1.94    | 90.09 ± 1.80      | 81.20 ± 1.40      |
| GG <sub>12</sub>   | 93.97 ± 0.05    | 94.32 ± 2.64      | 56.57 ± 4.48      | HG <sub>53</sub>  | 99.88 ± 0.17    | 90.85 ± 5.16      | 83.41 ± 3.65      |
| GG <sub>13</sub>   | 97.30 ± 2.01    | 92.55 ± 2.04      | 47.77 ± 7.43      | HG <sub>61</sub>  | 93.02 ± 1.83    | 91.08 ± 0.82      | 86.67 ± 3.38      |
| GG <sub>21</sub>   | 92.47 ± 2.04    | 91.66 ± 3.20      | 32.07 ± 3.45      | HG <sub>62</sub>  | 92.10 ± 2.12    | 90.25 ± 1.34      | 84.64 ± 3.16      |
| GG <sub>22</sub>   | 98.30 ± 2.33    | 94.17 ± 3.13      | 30.53 ± 4.23      | HG <sub>63</sub>  | 93.15 ± 2.24    | 91.74 ± 2.31      | 83.56 ± 2.54      |
| GG <sub>23</sub>   | 91.20 ± 1.30    | 89.84 ± 1.83      | 40.31 ± 4.00      | HG <sub>71</sub>  | 99.93 ± 0.10    | 97.47 ± 1.23      | 92.57 ± 2.73      |
| GG <sub>31</sub>   | 98.50 ± 2.05    | 92.12 ± 3.51      | 66.87 ± 5.01      | HG <sub>72</sub>  | 95.12 ± 3.16    | 94.02 ± 3.04      | 90.87 ± 2.78      |
| GG <sub>32</sub>   | 93.87 ± 2.81    | 91.74 ± 2.31      | 74.62 ± 3.44      | HG <sub>73</sub>  | 99.45 ± 0.41    | 96.94 ± 1.16      | 92.66 ± 2.91      |
| GG <sub>33</sub>   | 99.63 ± 0.45    | 93.20 ± 3.46      | 61.68 ± 3.40      | HG <sub>81</sub>  | 99.44 ± 0.42    | 95.83 ± 2.72      | 92.00 ± 1.50      |
| <b>香港牡蛎 <i>C. hongkongensis</i> (90<sup>A</sup>, 180<sup>B</sup>, 360<sup>C</sup>)</b> |                 |                   |                   | HG <sub>82</sub>  | 99.12 ± 0.67    | 94.24 ± 3.20      | 92.95 ± 2.01      |
| HH <sub>11</sub>   | 95.63 ± 0.45    | 12.53 ± 1.84      | 11.10 ± 0.92      | HG <sub>83</sub>  | 96.67 ± 1.69    | 95.55 ± 2.94      | 91.27 ± 2.17      |
| HH <sub>12</sub>   | 97.58 ± 2.04    | 8.37 ± 0.90       | 7.60 ± 0.67       | HG <sub>91</sub>  | 90.85 ± 3.10    | 88.74 ± 2.22      | 80.76 ± 1.96      |
| HH <sub>13</sub>   | 92.77 ± 1.11    | 7.67 ± 1.34       | 6.52 ± 0.55       | HG <sub>92</sub>  | 99.63 ± 0.45    | 98.79 ± 1.09      | 92.95 ± 1.78      |
| HH <sub>21</sub>   | 97.06 ± 2.07    | 14.35 ± 1.56      | 10.99 ± 1.28      | HG <sub>93</sub>  | 100.00 ± 0.00   | 94.37 ± 2.67      | 91.60 ± 2.05      |
| HH <sub>22</sub>   | 92.79 ± 1.73    | 10.27 ± 1.05      | 8.08 ± 0.49       | HG <sub>101</sub> | 90.85 ± 3.10    | 89.99 ± 3.73      | 83.72 ± 2.90      |
| HH <sub>23</sub>   | 94.65 ± 0.46    | 6.48 ± 0.84       | 5.27 ± 0.90       | HG <sub>102</sub> | 93.30 ± 4.67    | 91.79 ± 2.99      | 87.05 ± 2.77      |
| HH <sub>31</sub>   | 96.33 ± 0.47    | 13.55 ± 1.27      | 10.71 ± 0.98      | HG <sub>103</sub> | 99.78 ± 0.30    | 95.38 ± 2.81      | 92.17 ± 2.43      |
| HH <sub>32</sub>   | 95.74 ± 2.42    | 14.75 ± 1.65      | 12.07 ± 1.47      | HG <sub>111</sub> | 90.20 ± 2.28    | 89.29 ± 1.95      | 83.42 ± 2.80      |
| HH <sub>33</sub>   | 95.38 ± 1.05    | 12.19 ± 1.57      | 9.46 ± 0.95       | HG <sub>112</sub> | 90.86 ± 3.02    | 90.16 ± 3.89      | 85.08 ± 3.14      |
| <b>杂交家系 hybrid family (90<sup>A</sup>, 180<sup>A</sup>, 360<sup>A</sup>)</b>           |                 |                   |                   | HG <sub>113</sub> | 99.94 ± 0.09    | 91.09 ± 1.54      | 84.39 ± 3.00      |
| HG <sub>11</sub>   | 99.97 ± 0.02    | 95.11 ± 0.69      | 89.54 ± 3.21      | HG <sub>121</sub> | 94.55 ± 3.54    | 93.57 ± 2.76      | 90.18 ± 2.04      |
| HG <sub>12</sub>   | 99.97 ± 0.03    | 99.25 ± 0.54      | 94.58 ± 1.60      | HG <sub>122</sub> | 98.55 ± 2.06    | 96.70 ± 0.95      | 91.41 ± 1.99      |
| HG <sub>13</sub>   | 99.87 ± 0.19    | 94.75 ± 2.15      | 88.52 ± 3.46      | HG <sub>123</sub> | 99.24 ± 1.05    | 96.81 ± 1.57      | 92.39 ± 1.75      |
| HG <sub>21</sub>   | 99.67 ± 0.47    | 93.79 ± 2.71      | 90.01 ± 2.27      | HG <sub>131</sub> | 94.92 ± 3.98    | 92.79 ± 2.10      | 88.52 ± 3.31      |
| HG <sub>22</sub>   | 92.07 ± 2.13    | 90.65 ± 1.72      | 84.53 ± 3.00      | HG <sub>132</sub> | 91.46 ± 2.07    | 80.83 ± 5.13      | 78.15 ± 2.64      |
| HG <sub>23</sub>   | 92.33 ± 2.05    | 90.66 ± 0.79      | 83.48 ± 3.16      | HG <sub>133</sub> | 87.99 ± 2.15    | 85.80 ± 1.20      | 80.54 ± 2.75      |
| HG <sub>31</sub>   | 99.37 ± 0.89    | 96.60 ± 0.65      | 91.31 ± 2.77      | HG <sub>141</sub> | 86.90 ± 2.26    | 86.08 ± 2.86      | 75.82 ± 3.14      |
| HG <sub>32</sub>   | 99.58 ± 0.56    | 87.80 ± 2.08      | 82.39 ± 2.13      | HG <sub>142</sub> | 92.08 ± 2.13    | 90.70 ± 1.76      | 84.49 ± 2.87      |
| HG <sub>33</sub>   | 99.77 ± 0.32    | 92.67 ± 1.94      | 87.56 ± 2.44      | HG <sub>143</sub> | 99.91 ± 0.19    | 96.00 ± 2.51      | 87.30 ± 3.00      |
| HG <sub>41</sub>   | 99.85 ± 0.22    | 90.76 ± 1.89      | 83.51 ± 2.10      | HG <sub>151</sub> | 93.79 ± 2.74    | 92.91 ± 2.12      | 84.34 ± 4.02      |
| HG <sub>42</sub>   | 99.88 ± 0.17    | 90.85 ± 2.75      | 84.13 ± 3.43      | HG <sub>152</sub> | 97.75 ± 2.08    | 96.62 ± 2.81      | 92.83 ± 1.96      |
| HG <sub>43</sub>   | 99.95 ± 0.05    | 94.70 ± 1.77      | 91.55 ± 0.80      | HG <sub>153</sub> | 96.94 ± 1.37    | 95.48 ± 2.70      | 92.30 ± 2.23      |

注: 每个家系上标字母不同表示差异显著 ( $P < 0.05$ )

Notes: Different letters mean the significant difference ( $P < 0.05$ )

表 2 稚贝存活、生长及产量的方差分析  
Tab. 2 Variance analysis of spat survival, growth and yield

|             | 来源 source                 | df                      | MS     | F       | P       |       |
|-------------|---------------------------|-------------------------|--------|---------|---------|-------|
| 存活 survival | 区组 inter-groups           | 2                       | 0.054  | 1.732   | 0.180   |       |
|             | day 90 父系间 sib-family     | 20                      | 0.101  | 4.371   | 0.000   |       |
|             | 母系间 full-family           | 62                      | 0.075  | 7.599   | 0.000   |       |
|             | day 180 区组 inter-groups   | 2                       | 13.936 | 997.840 | 0.000   |       |
|             | 父系间 sib-family            | 20                      | 1.431  | 129.878 | 0.000   |       |
|             | 母系间 full-family           | 62                      | 0.476  | 63.830  | 0.000   |       |
|             | day 360 区组 inter-groups   | 2                       | 12.448 | 895.773 | 0.000   |       |
|             | 父系间 sib-family            | 20                      | 1.310  | 170.663 | 0.000   |       |
|             | 母系间 full-family           | 62                      | 0.435  | 105.738 | 0.000   |       |
| 生长 growth   | day 360 H 区组 inter-groups | 2                       | 0.697  | 141.055 | 0.000   |       |
|             | 父系间 sib-family            | 20                      | 0.136  | 31.868  | 0.000   |       |
|             | 母系间 full-family           | 62                      | 0.065  | 17.641  | 0.000   |       |
|             | day 360 W 区组 inter-groups | 2                       | 10.359 | 308.046 | 0.000   |       |
|             | 父系间 sib-family            | 20                      | 1.733  | 65.401  | 0.000   |       |
|             | 母系间 full-family           | 62                      | 0.762  | 37.698  | 0.000   |       |
|             | 产量 yield                  | day 360 区组 inter-groups | 2      | 8.641   | 458.814 | 0.000 |
|             |                           | 父系间 sib-family          | 20     | 0.961   | 107.141 | 0.000 |
|             |                           | 母系间 full-family         | 62     | 0.332   | 317.112 | 0.000 |

注:H.壳高,W.鲜重

Notes:H. shell height, W. fresh weight

各阶段杂种稚贝存活潜力及其优势随着日龄增加而增大。90日龄时(图1-a),杂种潜力  $hp = 6.69$ ,杂种优势仅  $H = 0.83$ 。说明在此期间虽然具有产生存活优势的潜力,但是由于亲本种及杂交子之间存活率相近度较高,存活优势并不明显。180日龄时(图1-b),杂种潜力  $hp = 0.99$ ,而杂种优势  $H = 76.14$ 。虽然产生了明显的存活优势,但其杂种潜力接近1,尚未产生显著的存活优势。360日龄时(图1-c),杂交家系杂种潜力  $hp = 2.72$ ,杂种优势  $H = 189.88$ 。这说明在牡蛎繁殖季节,长牡蛎死亡率较高,杂种存活率较高,表现出积极的杂种优势,其杂种潜力大于1。

## 2.2 生长

从壳高水平上分析,长牡蛎平均壳高(50.74 mm)最大,显著大于香港牡蛎(45.17 mm)及杂交家系(42.70 mm) ( $P < 0.05$ );且种间杂交家系壳高显著小于两亲本子代 ( $P < 0.05$ )。从鲜重上看,长牡蛎的鲜重(17.24 g)

最大,显著大于香港牡蛎(12.58 g)及种间杂交家系(9.47 g),且三者间彼此差异显著 ( $P < 0.05$ ) (表2、表3)。

从壳高水平上看,杂种潜力为  $hp = -1.89$ ,杂种优势为  $H = -10.97$ 。虽然壳高的杂种潜力小于-1,但是仍有个别家系的壳高表现出正向中亲杂种优势,分别为  $HG_{82}$ 、 $HG_{91}$ 、 $HG_{92}$ 、 $HG_{101}$ 、 $HG_{112}$ 、 $H_{142}$ (图2-a)。从鲜重水平上看,杂交家系的杂种潜力为  $hp = -2.33$ ,中亲杂种优势为  $H = -36.46$ ,说明鲜重的杂种劣势更为显著,远交衰退现象尤为明显。对于杂种优势而言,仅有  $HG_{142}$ 、 $HG_{151}$ 、 $H_{153}$ 为微弱的正向杂种优势,其他家系均为负向杂种劣势(图2-b)。这说明杂种虽然总体上没有生长优势,但具有生长潜力,可以生长至成体。

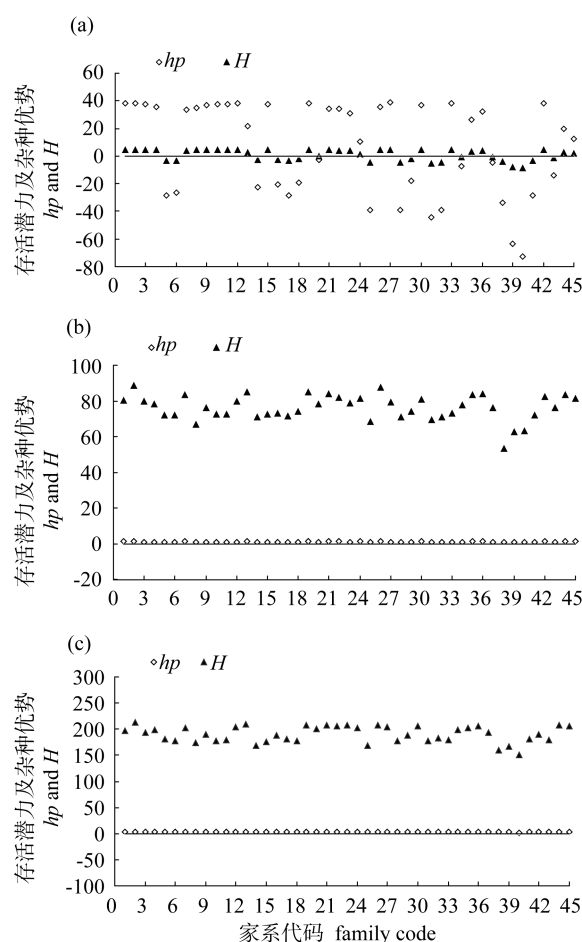


图 1 杂种 90 日龄 (a)、180 日龄 (b)、360 日龄 (c) 的杂种潜力及其杂种优势

Fig. 1 Heterosis potency and heterosis of spat from each hybrid family at day 90 (a), 180 (b), 360 (c) during culture stage

表3 各家系稚贝360日龄的壳高、鲜重及产量  
Tab.3 Shell height and yield of each family at day 360

| 家系<br>family  | 壳高/mm<br>shell height | 鲜重/g<br>fresh weight | 产量/kg<br>yield | 家系<br>family      | 壳高/mm<br>shell height | 鲜重/g<br>fresh weight | 产量/kg<br>yield |
|---|-----------------------|----------------------|----------------|-------------------|-----------------------|----------------------|----------------|
| <b>长牡蛎 <i>C. gigas</i> (S<sup>A</sup>、F<sup>A</sup>、Y<sup>A</sup>)</b>          |                       |                      |                | HG <sub>51</sub>  | 42.10 ± 5.11          | 9.48 ± 2.27          | 3.19 ± 0.11    |
| GG <sub>11</sub>  | 50.46 ± 5.28          | 16.33 ± 4.67         | 2.99 ± 0.33    | HG <sub>52</sub>  | 41.91 ± 8.19          | 10.12 ± 5.05         | 2.96 ± 0.06    |
| GG <sub>12</sub>  | 48.64 ± 4.74          | 15.97 ± 3.75         | 3.25 ± 0.32    | HG <sub>53</sub>  | 42.57 ± 5.24          | 8.96 ± 2.46          | 2.69 ± 0.14    |
| GG <sub>13</sub>  | 49.02 ± 6.07          | 16.96 ± 4.26         | 2.92 ± 0.56    | HG <sub>61</sub>  | 39.11 ± 6.54          | 8.16 ± 3.07          | 2.55 ± 0.12    |
| GG <sub>21</sub>  | 49.24 ± 4.39          | 16.74 ± 3.73         | 1.93 ± 0.26    | HG <sub>62</sub>  | 39.20 ± 6.68          | 6.90 ± 2.75          | 2.10 ± 0.10    |
| GG <sub>22</sub>  | 50.36 ± 4.55          | 17.18 ± 3.60         | 1.89 ± 0.32    | HG <sub>63</sub>  | 34.38 ± 5.81          | 4.96 ± 2.53          | 1.49 ± 0.06    |
| GG <sub>23</sub>  | 48.30 ± 4.84          | 15.39 ± 4.06         | 2.23 ± 0.27    | HG <sub>71</sub>  | 45.64 ± 6.97          | 8.77 ± 2.94          | 2.92 ± 0.11    |
| GG <sub>31</sub>  | 57.31 ± 9.77          | 23.57 ± 7.20         | 5.67 ± 0.52    | HG <sub>72</sub>  | 45.18 ± 7.47          | 8.48 ± 3.28          | 2.77 ± 0.10    |
| GG <sub>32</sub>  | 52.54 ± 5.54          | 16.92 ± 3.79         | 4.54 ± 0.26    | HG <sub>73</sub>  | 44.45 ± 5.76          | 9.24 ± 3.54          | 3.08 ± 0.12    |
| GG <sub>33</sub>  | 50.74 ± 6.36          | 16.15 ± 3.89         | 3.59 ± 0.24    | HG <sub>81</sub>  | 41.03 ± 4.58          | 8.10 ± 3.29          | 2.67 ± 0.05    |
| <b>香港牡蛎 <i>C. hongkongensis</i> (S<sup>B</sup>、F<sup>B</sup>、Y<sup>B</sup>)</b> |                       |                      |                | HG <sub>82</sub>  | 48.91 ± 6.79          | 12.49 ± 3.84         | 4.18 ± 0.11    |
| HH <sub>11</sub>  | 43.13 ± 6.75          | 12.53 ± 4.63         | 0.50 ± 0.05    | HG <sub>83</sub>  | 45.47 ± 6.35          | 9.45 ± 3.17          | 3.10 ± 0.08    |
| HH <sub>12</sub>  | 45.09 ± 5.44          | 12.49 ± 3.84         | 0.34 ± 0.04    | HG <sub>91</sub>  | 53.02 ± 8.25          | 14.22 ± 6.33         | 4.14 ± 0.12    |
| HH <sub>13</sub>  | 46.01 ± 7.04          | 11.98 ± 3.10         | 0.28 ± 0.03    | HG <sub>92</sub>  | 48.78 ± 7.67          | 12.74 ± 5.79         | 4.26 ± 0.11    |
| HH <sub>21</sub>  | 44.15 ± 7.58          | 13.44 ± 5.73         | 0.53 ± 0.08    | HG <sub>93</sub>  | 46.12 ± 6.68          | 10.97 ± 3.53         | 3.62 ± 0.10    |
| HH <sub>22</sub>  | 47.88 ± 7.86          | 10.86 ± 3.81         | 0.32 ± 0.02    | HG <sub>101</sub> | 50.72 ± 6.27          | 14.04 ± 3.22         | 4.23 ± 0.18    |
| HH <sub>23</sub>  | 45.47 ± 9.32          | 15.28 ± 4.78         | 0.29 ± 0.07    | HG <sub>102</sub> | 37.33 ± 7.21          | 5.89 ± 2.68          | 1.84 ± 0.07    |
| HH <sub>31</sub>  | 44.11 ± 8.36          | 10.36 ± 3.02         | 0.40 ± 0.04    | HG <sub>103</sub> | 37.00 ± 4.49          | 6.01 ± 2.05          | 2.00 ± 0.06    |
| HH <sub>32</sub>  | 43.39 ± 7.77          | 12.22 ± 3.20         | 0.53 ± 0.08    | HG <sub>111</sub> | 38.82 ± 5.23          | 5.95 ± 2.04          | 1.79 ± 0.07    |
| HH <sub>33</sub>  | 47.24 ± 6.96          | 14.10 ± 4.15         | 0.48 ± 0.06    | HG <sub>112</sub> | 51.38 ± 7.36          | 14.54 ± 4.57         | 4.45 ± 0.20    |
| <b>杂交家系 hybrid family (S<sup>C</sup>、F<sup>C</sup>、Y<sup>A</sup>)</b>           |                       |                      |                | HG <sub>113</sub> | 40.31 ± 5.73          | 6.82 ± 1.68          | 2.07 ± 0.09    |
| HG <sub>11</sub>  | 41.14 ± 4.49          | 7.19 ± 1.51          | 2.32 ± 0.10    | HG <sub>121</sub> | 38.67 ± 4.82          | 5.97 ± 1.72          | 1.94 ± 0.05    |
| HG <sub>12</sub>  | 40.28 ± 4.03          | 7.80 ± 2.08          | 2.66 ± 0.06    | HG <sub>122</sub> | 45.13 ± 6.39          | 10.89 ± 4.70         | 3.58 ± 0.10    |
| HG <sub>13</sub>  | 42.61 ± 4.76          | 7.66 ± 1.59          | 2.43 ± 0.12    | HG <sub>123</sub> | 39.42 ± 5.26          | 5.74 ± 2.13          | 1.91 ± 0.04    |
| HG <sub>21</sub>  | 38.37 ± 4.43          | 6.90 ± 1.96          | 2.24 ± 0.09    | HG <sub>131</sub> | 41.79 ± 5.33          | 10.17 ± 4.79         | 3.24 ± 0.15    |
| HG <sub>22</sub>  | 37.46 ± 4.77          | 5.65 ± 1.92          | 1.72 ± 0.07    | HG <sub>132</sub> | 46.05 ± 7.27          | 13.08 ± 4.07         | 3.68 ± 0.17    |
| HG <sub>23</sub>  | 38.18 ± 4.35          | 7.61 ± 2.15          | 2.29 ± 0.11    | HG <sub>133</sub> | 42.34 ± 6.65          | 10.67 ± 4.32         | 3.09 ± 0.13    |
| HG <sub>31</sub>  | 41.70 ± 5.84          | 9.00 ± 3.35          | 2.96 ± 0.11    | HG <sub>141</sub> | 43.53 ± 4.62          | 10.95 ± 2.55         | 2.99 ± 0.16    |
| HG <sub>32</sub>  | 42.44 ± 4.29          | 9.31 ± 1.50          | 2.75 ± 0.09    | HG <sub>142</sub> | 48.24 ± 9.01          | 15.27 ± 4.73         | 4.64 ± 0.19    |
| HG <sub>33</sub>  | 34.90 ± 5.72          | 5.14 ± 1.45          | 1.62 ± 0.06    | HG <sub>143</sub> | 43.54 ± 7.13          | 10.29 ± 4.15         | 3.23 ± 0.14    |
| HG <sub>41</sub>  | 41.82 ± 5.70          | 9.74 ± 2.84          | 2.91 ± 0.09    | HG <sub>151</sub> | 45.94 ± 3.92          | 14.95 ± 3.92         | 4.54 ± 0.26    |
| HG <sub>42</sub>  | 43.57 ± 5.27          | 9.69 ± 2.07          | 2.93 ± 0.15    | HG <sub>152</sub> | 43.65 ± 5.33          | 13.01 ± 3.54         | 4.35 ± 0.12    |
| HG <sub>43</sub>  | 40.11 ± 5.76          | 8.04 ± 2.99          | 2.65 ± 0.03    | HG <sub>153</sub> | 47.01 ± 3.13          | 15.33 ± 3.35         | 5.10 ± 0.18    |

注:每个家系上标字母不同表示差异显著( $P < 0.05$ );长牡蛎、香港牡蛎及杂交家系中的S、F、Y分别表示壳高、鲜重及产量,其上标字母不同表示差异显著( $P < 0.05$ )

Notes: Different letters mean the significant difference ( $P < 0.05$ ); S, F, Y indicates severally shell height, fresh weight and yield in three experimental groups, and different letters mean the significant difference ( $P < 0.05$ )

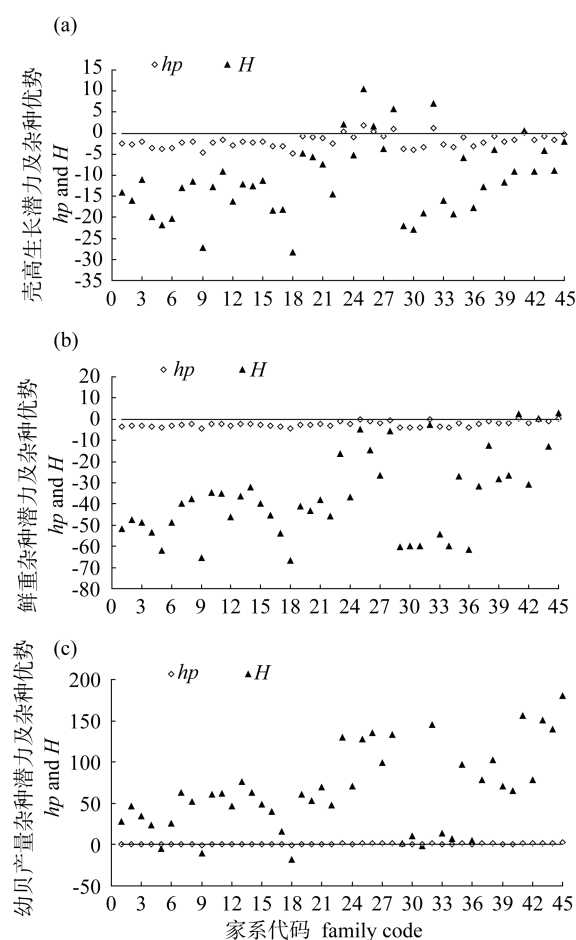


图2 幼贝360日龄的壳高(a)、鲜重(b)、产量(c)的杂种潜力及其杂种优势

Fig.2 Heterosis potency and heterosis of shell height (a), fresh weight (b) and yield (c) among each hybrid family at day 360

### 2.3 产量

从平均产量上看,长牡蛎产量最高为3.22 kg,显著大于香港牡蛎(0.41 kg) ( $P < 0.05$ ),与杂交家系无显著差异(2.98 kg) ( $P > 0.05$ ) (表2和表3)。主要原因是香港牡蛎在越冬期间出现了严重死亡,长牡蛎在繁殖期间出现了部分夏季高温致死现象,杂种存活性状比较好,但其生长能力相对较差,其产量的提高主要源自于较高的存活率。

从产量上看,杂种潜力为  $hp = 0.83$ ,中亲杂种优势为  $H = 63.97$ ,虽然杂交产生了杂种优势,但是由于杂种潜力小于1,其杂种优势不显著。但也有些杂交家系的  $hp > 1$ ,如家系  $HG_{82}$ 、 $HG_{91}$ 、 $HG_{92}$ 、 $HG_{93}$ 、 $HG_{101}$ 、 $H_{112}$ 、 $HG_{122}$ 、 $HG_{131}$ 、 $HG_{132}$ 、 $HG_{142}$ 、 $HG_{143}$ 、 $H_{151}$ 、 $HG_{152}$ 、 $HG_{153}$  (图2-c)。

## 3 讨论

### 3.1 存活优势

实验中杂交提高了存活力,可以回避长牡蛎夏季高温死亡及香港牡蛎冬季低温致死等现象。中间育成期间,亲本及其杂交子代均具有较高的存活率。由于各家系间存活率差异较小,故杂种潜力均较高,但尚未出现显著的杂种优势,这说明仅依靠杂种潜力来估计是否可以产生杂种优势存在一定的缺陷。杂种潜力应用是否合理,一直是困扰育种学家的一个难题,它表示的是亲本间差异对杂种优势的贡献率,也就是说亲本间差异越大,获得的杂种优势可能就越大;但是当两个亲本表型性状比较一致的时候,也很有可能会获得显著的杂种优势,或者是较差的杂种劣势<sup>[16-17]</sup>。

稚贝越冬期间,香港牡蛎出现了大量死亡现象,主要原因来自于对低温环境的不适应;而长牡蛎仍表现出较高的存活率;杂种耐低温能力较强,存活力最高,产生了积极的杂种优势。幼贝繁殖期间,长牡蛎出现了部分死亡现象,香港牡蛎存活力由于越冬致死存活力显著下降,而杂种再一次表现出较高的存活力,产生了积极的存活优势,说明杂交提高了杂种对不良环境的抗逆性<sup>[18]</sup>。

### 3.2 生长劣势及其产量分析

对于贝类种间杂交而言,较多的报道均是生长缓慢,甚至是生长停滞;仅有少数报道以为远缘杂交具有生长优势,如两种蛤仔及两种扇贝的种间杂交,获得了显著杂种优势<sup>[4-5]</sup>。本实验中,无论是稚贝还是幼贝,其生长性状均表现出远交衰退。这种远交衰退可能来自种间遗传距离过大,也可能来自于种间染色体组兼容性较差,但是最主要的是该组合种间杂种中控制快速生长的基因没有得到有效的表达,故产生了生长性状杂种劣势。

作为水产动物育种工作者,大多学者的目标都将产量作为育种的终极目标,希望获得生长快、抗性强、品质优的品系(种),但在实际育种中,经常会发现杂交获得的遗传改良仅仅是其中某一方面或者多个方面<sup>[19]</sup>。本实验观察到显著的存活优势,但是生长性状出现了明显的远交衰退,即杂种劣势。为了有效地反映二者作用,引入产量这一指标进行量化。结果表明,杂种产量略低于长牡蛎自交子代,但与其无显著差异;且显著高于香港牡蛎自交子代。这说明仅以生长性状或者存活

性状单一指标来反映种间杂交的优劣仍存在不足,当利用产量这一指标进行综合评定时,发现产生了杂种优势,说明杂交可以提高产量。

### 3.3 育种潜力

本实验利用香港牡蛎与长牡蛎种间杂交获得了种间杂种,虽然长得小,但是抗逆性强,且具有高度不育现象,因此,不会对当地牡蛎造成生态污染,不会对土著种带来基因污染效应,该杂种外观与香港牡蛎极其相似,适应抗低温、高盐环境,可以考虑将其作为北方牡蛎养殖的一个新品系(种)。

#### 参考文献:

- [ 1 ] Crow J F. 90 year ago: the beginning of hybrid maize [ J ]. Genetics, 1998, 148(3) : 923 - 928.
- [ 2 ] Zhang G F, Zheng H P. Aquaculture genetics in bay scallop [ M ]. Beijing: Science Press, 2010: 76 - 102. [ 张国范, 郑怀平. 海湾扇贝养殖遗传学. 北京: 科学出版社, 2010: 76 - 102. ]
- [ 3 ] Zhang G F, Liu X, Que H Y, et al. The theory and application of hybridization and heterosis in marine mollusks [ J ]. Marine Sciences, 2004, 28(7) : 54 - 60. [ 张国范, 刘晓, 阙华勇, 等. 贝类杂交及杂种优势理论和技术研究进展. 海洋科学, 2004, 28(7) : 54 - 60. ]
- [ 4 ] Lindell S, Walton B, Simmons J, et al. Hybridization between two genera of clams, *Spisula solidissima* and *Mulinia lateralis*, and early growth trials [ J ]. Journal of Shellfish Research, 2006, 25(2) : 750.
- [ 5 ] Wang C, Liu B, Li J, et al. Introduction of the Peruvian scallop and its hybridization with the bay scallop in China [ J ]. Aquaculture, 2011, 310(3 - 4) : 380 - 387.
- [ 6 ] Gaffney P M, Allen S K. Hybridization among *Crassostrea* species: a review [ J ]. Aquaculture, 1993, 116(1) : 1 - 13.
- [ 7 ] Huo Z M, Wang Z P, Liang J, et al. Comparisons of hybrid and backcrossing progenies between *Crassostrea hongkongensis* and *Crassostrea ariakensis* [ J ]. Journal of Fisheries of China, 2013, 37(8) : 38 - 44. [ 霍忠明, 王昭萍, 梁健, 等. 香港巨牡蛎与近江牡蛎杂交及回交子代早期生长发育比较. 水产学报, 2013, 37(8) : 38 - 44. ]
- [ 8 ] Zhang Y H, Wang Z P, Yan X W, et al. Analysis of early heterosis for interspecific hybrids between *Crassostrea hongkongensis* and *C. gigas* [ J ]. Journal of Fisheries of China, 2012, 36(9) : 1358 - 1366. [ 张跃环, 王昭萍, 闫喜武, 等. 香港巨牡蛎与长牡蛎种间杂交及早期杂种优势. 水产学报, 2012, 36(9) : 1358 - 1366. ]
- [ 9 ] Zhang Y H, Wang Z P, Yan X W, et al. Interspecific hybridization between two oysters *Crassostrea gigas* and *C. ariakensis* [ J ]. Journal of Fisheries of China, 2012, 36(8) : 1215 - 1224. [ 张跃环, 王昭萍, 闫喜武, 等. 太平洋牡蛎与近江牡蛎的种间杂交. 水产学报, 2012, 36(8) : 1215 - 1224. ]
- [ 10 ] Xu F, Zhang G, Liu X, et al. Laboratory hybridization between *Crassostrea ariakensis* and *C. sikamea* [ J ]. Journal of Shellfish Research, 2009, 28(3) : 453 - 458.
- [ 11 ] Zhang Y, Wang Z, Yan X, et al. Laboratory hybridization between two oyster species, *C. gigas* and *Crassostrea hongkongensis* [ J ]. Journal of Shellfish Research, 2012, 31(3) : 619 - 625.
- [ 12 ] Zhang Y H, Wang Z P, Yan X W, et al. Analysis of gamete compatibility between *Crassostrea hongkongensis* and *C. gigas* [ J ]. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33(10) : 3047 - 3055. [ 张跃环, 王昭萍, 闫喜武, 等. 香港巨牡蛎与长牡蛎种间配子兼容性. 生态学报, 2013, 33(10) : 3047 - 3055. ]
- [ 13 ] Zheng H P, Zhang G F, Guo X, et al. Heterosis between two stocks of the bay scallop, *Argopecten irradians irradians* Lamarck (1819) [ J ]. Journal of Shellfish Research, 2006, 25(4) : 807 - 812.
- [ 14 ] Zheng H P, Xu F, Zhang G F. Crosses between two subspecies of bay scallop *Argopecten irradians* and heterosis for yield traits at harvest [ J ]. Aquaculture Research, 2011, 42(4) : 602 - 612.
- [ 15 ] Zheng H P, Wang D W, Lin Q, et al. Hybridization between the two close related species *Crassostrea gigas* and *C. angulata* and heterosis for growth and survival at early stage of life history [ J ]. Journal of Fisheries of China, 2012, 36(2) : 210 - 215. [ 郑怀平, 王迪文, 林清, 等. 太平洋牡蛎与葡萄牙牡蛎两近缘种间杂交及其早期阶段生长与存活的杂种优势. 水产学报, 2012, 36(2) : 210 - 215. ]
- [ 16 ] Griffing B. Use of a controlled-nutrient experiment to test heterosis hypothesis [ J ]. Genetics, 1990, 126(3) : 753 - 756.
- [ 17 ] Hedgecock D, Davis J P. Heterosis for yield and crossbreeding of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* [ J ]. Aquaculture, 2007, 272(213) : 17 - 29.
- [ 18 ] Johnson N A, Wade M J. Conditions for soft selection favoring the evolution of hybrid inviability [ J ]. Journal of Theoretical Biology, 1995, 176(4) : 493 - 499.
- [ 19 ] Lou Y D. Fish Genetics [ M ]. Beijing: Science Press, 1998: 83 - 84. [ 楼允东. 鱼类育种学. 北京: 科学出版社, 1998: 83 - 84. ]

## Analysis of the medium-term heterosis of *Crassostrea hongkongensis* (♀) × *C. gigas* (♂) hybrids in Northern China

ZHANG Yuehuan<sup>1,2</sup>, WANG Zhaoping<sup>1\*</sup>, YU Ziniu<sup>2</sup>, YAN Xiwu<sup>3</sup>

(1. Key Laboratory of Mariculture Ministry of Education, Fisheries College, Ocean University of China, Qingdao 266003, China;

2. Key Laboratory of Tropical Marine Bio-resources and Ecology, South China Sea Institute of Oceanology,

Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510301, China;

3. Engineering Research Center of Shellfish Culture and Breeding of Liaoning Province, College of Fisheries and Life Science, Dalian Ocean University, Dalian 116023, China)

**Abstract:** To improve the oyster phenotypic character, 9 *Crassostrea gigas* families, 9 *C. hongkongensis* families and 45 interspecific hybrid families were studied by the method of unbalanced nest design (one male to three female) as subjects in July 2010. Moreover, their medium-term heterosis of hybrids including survival, growth and yield were examined in the identical conditions. These results show as follows: ① Survival: The relative high survival rate (87.64%) of hybrid was found with a significant survival advantage ( $H = 189.88$ ), while that of two parental fishes was lower than these of hybrids. Most of *C. hongkongensis* spat died during overwinter stage, and at the summer temperature was lethal for *C. gigas* spat. ② Growth: The shell height of *C. gigas* maximum (50.74 mm), which was significantly greater than *C. hongkongensis* (45.17 mm) and hybrid spats (42.70 mm); and that of hybrids was significantly less than the two parental progenies ( $H = -10.97$ ). Correspondingly, fresh weight of *C. gigas* (17.24 g) maximum, which was significantly greater than *C. hongkongensis* (12.58 g) and hybrid spats (9.47 g). These of hybrids were lighter than two parental species, and the heterosis was 36.46%. ③ Yield: the yield of hybrids (2.98 kg) was middle in that of *C. gigas* (3.22 kg) and that of *C. hongkongensis* (0.41 kg) with heterosis (63.97%). In conclusion, we found that hybrids retained the good low temperature resistance, high salt resistance and strong viability, but the growth outbreeding recession occurred in Northern China. Although the hybrid yield was slightly lower than that of *C. gigas*, hybrid oyster looked very similar to *C. hongkongensis*. It can be considered as a new line in northern oyster farming. Meanwhile, whether there is heterosis in Southern China needs further study.

**Key words:** *Crassostrea hongkongensis*; *Crassostrea gigas*; phenotypic traits; interspecific heterosis

**Corresponding author:** WANG Zhaoping. E-mail: zpwang@ouc.edu.cn