



长牡蛎“海大1号”与壳橙品系杂交子代的杂种优势及配合力

梁园鑫¹, 徐成勋¹, 刘士凯¹, 孔令锋¹, 李琪^{1,2*}

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

2. 青岛海洋科学与技术试点国家实验室, 海洋渔业科学与食物产出过程功能实验室, 山东 青岛 266237)

摘要: 为培育生长快速、存活率高的长牡蛎新品种, 以第11代长牡蛎“海大1号”(H)和第8代壳橙品系(O)为亲本, 采用完全双列杂交设计, 建立自交组HH [$H(\text{♀}) \times H(\text{♂})$]和OO [$O(\text{♀}) \times O(\text{♂})$]与杂交组HO [$H(\text{♀}) \times O(\text{♂})$]和OH [$O(\text{♀}) \times H(\text{♂})$], 分析了4个组合的生长与存活杂种优势以及一般配合力(GCA)和特殊配合力(SCA)效应值。结果显示, 20日龄时, 杂交组存活中亲优势 M_{F1} 为58.03%, HO和OH的存活与HH相比分别提高31.48%和35.80%。360日龄时, 4个组合壳高由高到低依次为OH>HO>HH>OO, 杂交组的壳高和湿重中亲杂种优势 M_{F1} 分别为24.65%和46.02%。与HH相比, OH的壳高和湿重分别提高了23.51%和39.60%。杂交组存活中亲优势 M_{F1} 、高亲优势 H_{HO} 和 H_{OH} 分别为68.31%、40.29%和53.96%。除180日龄时存活率性状的父本GCA外, 长牡蛎“海大1号”在其余时期的GCA均为正效应值, 为优质高产杂交育种亲本; OH的生长和存活SCA方差均显著高于HO。研究表明, 以壳橙选育品系为母本, “海大1号”选育品种为父本的杂交组合OH具有较高杂种优势与特殊配合力, 可为培育生长快、存活率高的优质杂交牡蛎品种提供素材。

关键词: 长牡蛎; 存活率; 杂种优势; 完全双列杂交; 配合力

中图分类号: Q 321; S 968.31

文献标志码: A

长牡蛎 (*Crassostrea gigas*) 又称太平洋牡蛎, 是世界上养殖范围最广、产量最大的海产贝类, 也是我国山东、辽宁等北方沿海地区的主要经济贝种。2020年, 我国长牡蛎的养殖总量约为132万t, 约占全国牡蛎总产量的25%^[1]。为提高养殖牡蛎的产量和品质, 国内外学者相继开展了长牡蛎生长^[2-4]、壳色^[5]性状相关的遗传改良研究, 并取得了一定的成果。然而长期以来, 长牡蛎夏季大规模死亡在世界范围内频繁发生, 通常造成10%~15%的死亡率, 有些地区甚至高达80%^[6],

严重阻碍了牡蛎养殖业的健康发展。因此, 培育出存活率高、生长快速的长牡蛎新品种成为牡蛎养殖产业可持续发展的迫切需求。

杂交是物种遗传性状改良的重要手段之一, 可结合双亲的优良性状, 从而培育出产量、品质和抗逆性状优于亲本之一(或双亲)的新品种。在水产动物中, 杂交育种常被用于提高杂交后代的生长、抗病性和肉质等^[7], 例如利用品系间杂交提高了凡纳滨对虾 (*Litopenaeus vannamei*) 的白斑病抗性^[8]; 通过将不同的鲤 (*Cyprinus carpio*) 品系

收稿日期: 2021-10-05 修回日期: 2022-01-12

资助项目: 山东省农业良种工程项目(2020LZGC016); 威海市科技发展计划项目(2018NS01)

第一作者: 梁园鑫(照片), 从事贝类遗传育种研究, E-mail: 1463356812@qq.com

通信作者: 李琪, 从事贝类遗传育种研究, E-mail: qili66@ouc.edu.cn



杂交, 实现了饲料转化率的提高^[9]。

杂交在贝类遗传改良实践中同样占有重要地位, Wang 等^[10]利用不同地理种群的海湾扇贝 (*Argopecten irradians*) 进行杂交, 其杂交子代的成活率提高了近 157%。Rawson 等^[11]报道了美洲牡蛎 (*C. virginica*) 不同品系间杂交可获得高存活率和高产量的杂交子代。Zhang 等^[12]开展了不同群体的香港牡蛎 (*C. hongkongensis*) 杂交实验, 结果表明杂交子代的生长和存活率显著高于两亲本群体, 具有明显的杂种优势。Kong 等^[13]利用两代选育的长牡蛎中国群体、日本群体和韩国群体进行 3×3 完全双列杂交发现, 中国群体与日本群体的杂交子代具有较高的生长和存活杂种优势。因此, 利用长牡蛎不同选育品系或品种间杂交, 有望培育出抗逆性强、存活率高的杂交新品种, 从而为解决长牡蛎夏季大规模死亡这一问题提供可能。

本研究以长牡蛎“海大 1 号”和长牡蛎壳橙品系为亲本进行完全双列杂交实验, 在评估 4 种牡蛎不同时期壳高、湿重和存活杂种优势的基础上, 进一步分析了 4 个实验组的配合力效应值。旨在培育出生长性状良好、存活率高的长牡蛎新品种, 为长牡蛎养殖产业的健康发展提供保障。

1 材料与方法

1.1 实验亲贝

长牡蛎“海大 1 号”的基础群体为 2007 年于山东威海乳山湾 (36.4°N, 121.3°E) 选取的 2 龄野生群体^[14], 长牡蛎壳橙品系的苗种来源于橙色壳色突变体^[5]。至 2018 年, 长牡蛎“海大 1 号”和壳橙品系分别选育至 G₁₁ 和 G₈。2019 年 4 月于山东威海乳山采集长牡蛎“海大 1 号”G₁₁ 和壳橙品系 G₈ 1 龄贝, 转移至山东烟台莱州海益苗业有限公司 (37.3°N, 119.9°E) 暂养。

1.2 实验设计

以长牡蛎“海大 1 号”(H) 与壳橙品系 (O) 为亲本, 采用完全双列杂交设计构建 4 个实验组: 自交组 HH [H(♀)×H(♂)] 和 OO [O(♀)×O(♂)], 正交组 HO [H(♀)×O(♂)] 和反交组 OH [O(♀)×H(♂)]。每个实验组均设 3 个重复。

1.3 苗种培育及养成

本研究按照中国海洋大学《实验动物使用指南》的标准操作程序进行。所有动物护理和使用程序均经中国海洋大学动物机构护理和使用委员

会批准。牡蛎授精、孵化和幼虫培育参照 Li 等^[14]的方法。从长牡蛎“海大 1 号”和壳橙品系中挑选性腺饱满的雌、雄个体各 1 只, 采用解剖法辨别雌雄后收集精卵。分别将每只“海大 1 号”和壳橙品系的卵均分为 2 份。随后以同样方式均分 2 种牡蛎的精子, 按照精卵 50:1 的数量比完成单对单人工授精, 获得 4 个实验组。每个实验组均设置 3 个重复。随后, 将各组受精卵转移至 100 L 塑料桶中, 保持水温 24 °C, 微充气孵化。受精 24 h 后, 使用 300 目筛绢收集各组 D 形幼虫于 100 L 聚乙烯桶中进一步培育, 设置幼虫密度为 2~3 个/mL。

幼虫培育阶段水温保持在 23~24 °C, 持续充气, 每日早晚各换水 1 次, 换水量为 1/3~1/2。幼虫前期投喂等边金藻 (*Isochrysis galbana*), 壳顶幼虫期后加投扁藻 (*Platymonas subcordigoramis*)。约 30% 的幼虫出现眼点时, 投放扇贝壳作为幼虫变态的附着基。所有幼虫完成附着变态后, 移至暂养池暂养 2 周, 随后转移至山东威海荣成桑沟湾 (37.11°N, 122.35°E) 进行稚贝养成。

养成期间, 各组稚贝养殖水深和密度等环境条件保持一致。2 月龄时, 将各组稚贝转移到 10 层规格的牡蛎笼中继续养殖, 每层放置 30 个牡蛎, 每组牡蛎分别设置 3 个重复网笼。

1.4 数据测量

幼虫阶段, 分别在受精后第 1、5、10、15 和 20 天随机取 3 份 50 mL 样品, 使用 1% 的卢戈氏液固定, 随机选取 30 个幼虫于光学显微镜下 (100×) 测量壳高。幼虫存活率 (%) = 不同日龄幼虫密度 / D 形幼虫密度 × 100%。

稚贝和养成阶段, 分别在第 90、180、270 和 360 日龄各组随机选取 30 个个体, 使用电子游标卡尺 (0.01 mm) 测量壳高, 使用电子天平 (0.01 g) 称量湿重。稚贝存活率 (%) 为不同日龄牡蛎数与笼中牡蛎初始总数的百分比。

1.5 生长和存活率性状统计分析

为保证数据正态性和方差齐性, 分别对生长 (壳高或湿重) 和存活数据进行对数 lg 和反正弦转换, 使用 SPSS 23.0 软件对表型数据进行单因素方差分析和多重 Tukey 氏检验分析, 显著性差异水平为 $P < 0.05$ 。

1.6 杂种优势

根据 Cruz 等^[15]和 Wang 等^[16]的方法分别计

算杂交子代的中亲优势 (mid-parent heterosis, M) 和高亲优势 (high-parent heterosis, H)。

$$M_{F1}(\%) = (F1 - FP)/FP \times 100\% \quad (1)$$

$$H_{F1}(\%) = (F1 - HP)/HP \times 100\% \quad (2)$$

式中, $F1$ 为杂交组子代生长和存活率性状的平均值; FP 为自交组子代生长和存活率性状的平均值; HP 为优势自交组子代生长和存活率性状的平均值; M_{F1} 表示杂交子代的中亲优势, H_{HO} 、 H_{OH} 分别表示 HO 和 OH 的高亲优势。

1.7 配合力分析模型

利用 ASReml-R 中的混合线性模型和约束极大似然法计算壳高、湿重和存活率性状的配合力^[17], 选用线性混合模型中的亲本模型:

$$Y_{ijk} = \mu + M_i + D_j + MD_{ij} + e_{ijk} \quad (3)$$

式中, Y_{ijk} 为第 k 个重复第 i 个父本和第 j 个母本杂交子代生长性状观测值, μ 为生长性状观测值均值, M_i 为母本效应, D_j 为父本效应, MD_{ij} 为杂交组合效应, e_{ijk} 为随机误差效应。其中 μ 作为固定效应, 其他因子作为随机效应。

2 结果

2.1 4 个实验组幼虫期生长、存活率和杂种优势

1 日龄时, HO 组 ($75.38 \mu\text{m}$)> OH 组 (72.40

μm)> HH 组 ($69.64 \mu\text{m}$)> OO 组 ($68.23 \mu\text{m}$), HO 组的壳高显著大于 OO 组 ($P<0.05$) (表 1)。杂交组壳高杂种优势 M_{F1} 、高亲优势 H_{HO} 和 H_{OH} 分别为 7.18%、8.24% 和 3.96%。10 日龄时, HO 组 ($163.11 \mu\text{m}$) 显著高于其他 3 组 ($P<0.05$), 杂交组杂种优势 M_{F1} 为 19.36%。20 日龄时, 杂交组间壳高无显著差异 ($P<0.05$), HO 组 ($303.66 \mu\text{m}$)> OH 组 ($298.45 \mu\text{m}$), HO 组显著大于 HH 组 ($284.46 \mu\text{m}$) ($P<0.05$)。杂交组的杂种优势 M_{F1} 为 6.91%, 高亲优势 H_{HO} 和 H_{OH} 分别为 6.75% 和 4.92%。

5 日龄时, HO 组的存活率 (93.67%) 显著高于 OO 组的存活率 (88.00%) ($P<0.05$) (表 1)。OH 组表现出杂种劣势 (H_{OH} : -0.72%)。10 日龄时, 自交组存活率明显下降, OH 组 (89.00%) 高于 HO 组 (86.33%), 杂交组的存活率显著高于自交组的存活率 ($P<0.05$)。杂交组杂种优势 M_{F1} 、高亲优势 H_{HO} 和 H_{OH} 分别为 16.37%、15.11% 和 18.67%。20 日龄时, HO 和 OH 组的存活率显著高于 OO 和 HH 组 (HO : 71.00%, OH : 73.33%, HH : 54.00%, OO : 37.33%) ($P<0.05$)。杂交组的杂种优势 M_{F1} 为 58.03%, 高亲优势 H_{HO} 和 H_{OH} 分别为 31.48% 和 35.80%。

2.2 4 个实验组稚贝及养成阶段生长、存活率及杂种优势

90 日龄时, 自交组 OO 的壳高 (47.20 mm) 显

表 1 4 个实验组幼虫期的壳高和存活率

Tab. 1 Shell height and survival rate of four experimental groups at larval stage

参数 parameter	组别 group	时间/d time				
		day 1	day 5	day 10	day 15	day 20
壳高/ μm shell height	HH	69.64 \pm 4.53 ^{bc}	76.90 \pm 5.89 ^{bc}	132.53 \pm 10.77 ^b	186.27 \pm 21.75 ^b	284.46 \pm 17.08 ^{bc}
	HO	75.38 \pm 6.97 ^a	90.02 \pm 9.08 ^a	163.11 \pm 18.40 ^a	205.06 \pm 20.06 ^a	303.66 \pm 22.95 ^a
	OH	72.40 \pm 5.89 ^{ab}	78.55 \pm 4.85 ^b	145.21 \pm 9.50 ^b	200.73 \pm 22.60 ^a	298.45 \pm 27.08 ^{ab}
	OO	68.23 \pm 3.41 ^c	72.64 \pm 4.78 ^c	125.72 \pm 10.43 ^d	177.31 \pm 15.72 ^b	278.72 \pm 17.15 ^c
	M_{F1}	7.18	12.73	19.36	11.61	6.91
	H_{HO}	8.24	17.07	23.01	10.09	6.75
	H_{OH}	3.96	2.15	9.52	7.76	4.92
	存活率/% survival rate	HH		93.00 \pm 3.61 ^{ab}	75.00 \pm 1.73 ^b	62.00 \pm 5.21 ^b
HO			93.67 \pm 2.08 ^a	86.33 \pm 3.06 ^a	81.33 \pm 0.57 ^a	71.00 \pm 4.58 ^a
OH			92.33 \pm 2.08 ^{ab}	89.00 \pm 1.00 ^a	81.67 \pm 2.51 ^a	73.33 \pm 4.51 ^a
OO			88.00 \pm 2.65 ^b	75.67 \pm 4.16 ^b	41.67 \pm 4.16 ^c	37.33 \pm 2.52 ^c
M_{F1}			2.76	16.37	57.23	58.03
H_{HO}			0.72	15.11	31.18	31.48
H_{OH}			-0.72	18.67	31.72	35.80

注: 表格中同列上标不同小写字母表示差异显著 ($P<0.05$), 下同。

Notes: Different lowercase letter superscripts on the same columns indicate significant difference ($P<0.05$), the same below.

著低于其他 3 组 ($P < 0.05$), 杂交组壳高杂种优势 M_{F1} 、 H_{HO} 和 H_{OH} 分别为 27.12%、2.78% 和 3.28%。270 日龄时, 杂交组 HO、OH 的壳高显著高于自交组 HH、OO ($P < 0.05$), 反交组 OH (97.12 mm) 显著高于正交组 HO (98.13 mm) ($P < 0.05$)。360 日龄时, 4 个实验组的壳高差异显著 ($P < 0.05$), 总体趋势为 $OH > HO > HH > OO$ 。杂种优势 M_{F1} 为 24.65%, 两杂交组的高亲优势分别为 6.72% (H_{HO}) 和 23.50% (H_{OH}) (表 2, 表 3)。

90 日龄时, 自交组 OO 的湿重 (24.06 g) 显著低于其他 3 组 ($P < 0.05$), 两杂交组均表现出杂种优势 (M_{F1} : 28.70%, H_{HO} : 8.62%, H_{OH} : 8.01%)。正交组 HO (38.25 g) 高于反交组 OH (38.04 g)。270 日龄时, 杂交组杂种优势 M_{F1} 为 54.57%, 4 个实验组的湿重差异显著 ($P < 0.05$), 总体趋势: $OH > HO > HH > OO$ 。360 日龄时, HO (61.17 g) 和 OH (67.65 g) 显著高于 HH (48.46 g) 和 OO (39.76 g) ($P < 0.05$), 两杂交组的高亲优势分别为 26.23% (H_{HO}) 和 H_{OH} : (表 2, 表 3)。

180 日龄时, 4 组间存活率无显著差异 ($P > 0.05$)。自交组和杂交组的平均存活率, HH: 92.33%、HO: 93.33%、OH: 93.00% 和 OO: 92.33%, 杂交组杂种优势 M_{F1} 、高亲优势 H_{HO} 和 H_{OH} 分别为 0.92%、1.08% 和 0.72%。360 日龄, OO 组存活率 (34.67%) 显著低于其他 3 组 ($P < 0.05$)。OH 组存活率 (71.33%) 显著高于 HO 组 (65.00%) ($P < 0.05$), 杂交组杂种优势 M_{F1} 、高亲优势 H_{HO} 和

H_{OH} 分别为 68.31%、40.29% 和 53.96% (表 2, 表 3)。

2.3 4 个实验组不同生长阶段配合力分析

养殖过程中, 牡蛎的规格 (壳高和湿重) 和存活率直接影响养殖产量。因此, 本研究主要对各组稚贝及养成阶段的壳高、湿重和存活率性状进行配合力分析。各实验组稚贝及养成阶段壳高和湿重的一般配合力 (GCA) 和特殊配合力 (SCA) 效应值如表 4 所示。长牡蛎“海大 1 号”作为亲本时, 其 GCA 效应值均表现为正值。而长牡蛎壳橙品系作为亲本时, 其 GCA 效应值均表现为负值。90 日龄时, OH 组的壳高和湿重的 SCA 效应值分别为 8.42 和 4.27, HO 组壳高和湿重的 SCA 效应值分别为 8.05 和 4.06。180~360 日龄时, OH 组的 SCA 效应值大于 HO 组, 与 OH 组的壳高与湿重大于 HO 的性状表现相一致。

180 日龄时, 长牡蛎“海大 1 号”作为父本的 GCA 效应值为负值 (-8.00), 其余阶段作为亲本时均具有较高的 GCA 效应值 (1.72~8.94) (表 4)。而长牡蛎壳橙品系除 180 日龄外, 其他时期作为亲本时其 GCA 效应值均较低且为负值 (-8.94~-1.72)。两杂交组在不同日龄的 SCA 不同, 但总体表现为 $OH > HO$ 。180 日龄时, HO 的 SCA 效应值为 2.80, 其母本 H 和父本 O 的 GCA 效应值分别为 8.00 和 8.00, OH 的 SCA 效应值为 1.20。270 和 360 日龄时, HO 组的 SCA 效应值均小于 OH 组, OH 组的存活 SCA 效应值分别为 10.17、16.85。

表 2 4 个实验组稚贝及养成期壳高、湿重及存活率

Tab. 2 Shell height, living weight and survival rate of four experimental groups at juvenile and adult stages

参数 parameter	组别 group	时间/d time			
		day 90	day 180	day 270	day 360
壳高/mm shell height	HH	76.00 ± 6.28 ^a	80.38 ± 6.60 ^b	85.58 ± 4.96 ^c	91.95 ± 11.93 ^c
	HO	78.12 ± 9.58 ^a	82.11 ± 6.34 ^{ab}	93.35 ± 6.34 ^b	98.13 ± 9.88 ^b
	OH	78.50 ± 8.61 ^a	86.82 ± 6.04 ^a	97.12 ± 6.04 ^a	113.57 ± 10.92 ^a
	OO	47.20 ± 12.90 ^b	55.06 ± 9.32 ^c	65.83 ± 10.38 ^d	77.88 ± 10.80 ^d
湿重/g living weight	HH	35.22 ± 5.91 ^b	41.85 ± 6.05 ^b	48.35 ± 7.69 ^c	48.46 ± 10.52 ^c
	HO	38.25 ± 5.84 ^a	48.27 ± 5.98 ^a	57.97 ± 6.44 ^b	61.17 ± 10.10 ^b
	OH	38.04 ± 3.84 ^a	51.18 ± 5.92 ^a	62.95 ± 6.86 ^a	67.65 ± 7.01 ^a
	OO	24.06 ± 5.10 ^c	25.88 ± 8.39 ^c	29.88 ± 4.46 ^d	39.76 ± 8.64 ^d
存活率/% survival rate	HH		92.33 ± 5.03 ^a	72.67 ± 2.52 ^b	46.33 ± 3.51 ^c
	HO		93.33 ± 2.08 ^a	85.67 ± 0.58 ^a	65.00 ± 2.00 ^b
	OH		93.00 ± 2.00 ^a	87.67 ± 3.06 ^a	71.33 ± 1.52 ^a
	OO		92.33 ± 0.57 ^a	63.33 ± 3.06 ^c	34.67 ± 3.21 ^d

表 3 4 个实验组稚贝及养成期壳高、湿重和存活率的杂种优势

Tab. 3 Heterosis for shell height, living weight and survival rate of four experimental groups at juvenile and adult stages

参数 parameter	杂种优势 heterosis	时间/d time			
		day 90	day 180	day 270	day 360
壳高/mm shell height	M_{F1}	27.12	24.73	25.79	24.65
	H_{HO}	2.78	2.16	9.08	6.72
	H_{OH}	3.28	8.02	13.48	23.51
湿重/g living weight	M_{F1}	28.70	46.83	54.57	46.02
	H_{HO}	8.62	15.34	19.90	26.23
	H_{OH}	8.01	22.31	30.19	39.60
存活率/% survival rate	M_{F1}		0.90	27.45	68.31
	H_{HO}		1.08	17.89	40.29
	H_{OH}		0.72	20.64	53.96

2.4 杂交子代的壳色性状

360 日龄时, 从 4 个实验组中各随机挑选

500 只牡蛎统计壳色性状。其中杂交组 OH 和 HO 的壳色性状表现相同, 因此将两组混合进行壳色性状统计。本实验中 OO 组牡蛎的左右壳均为纯橙色。HH 组左壳整体表现为米黄色或深褐色, 表面有(或无)深色不规则肋状条带。杂交子代共 1 000 只 (HO 和 OH 各 500 只)。其中, 684 只 (68.4%) 牡蛎左壳呈现出纯紫色 (由淡紫色到深紫色); 剩余 316 只 (31.6%) 牡蛎的左壳表型与 HH 组相同, 左壳整体为米黄色或深褐色, 表面有(或无)深色不规则肋状条带 (图 1)。

3 讨论

3.1 杂种优势

杂种优势的产生及利用对水产动物的遗传改良具有重要的意义。本研究以长牡蛎“海大 1 号”第 11 代选育系和壳橙第 8 代选育系为亲本进行双列杂交, 杂交组在整个生长时期表现出显著的存活杂种优势。特别是 360 日龄时, OH 组的存活率

表 4 4 个实验组稚贝及养成期生长性状配合力效应值

Tab. 4 Combining ability for growth-related traits of four experimental groups at juvenile and adult stages

性状 trait	配合力 combining ability	亲本 parent	组别 group	时间/d time			
				day 90	day 180	day 270	day 360
壳高/mm shell height	一般配合力 (GCA) general combining ability	父本 sire	H	1.79	1.07	1.01	1.09
			O	-1.79	-1.07	-1.01	-1.09
	母本 dam	H	1.30	9.71	5.10	5.92	
		O	-1.30	-9.71	-5.10	-5.92	
	特殊配合力 (SCA) specific combining ability	HO	8.05	7.02	7.81	2.70	
		OH	8.42	9.57	11.54	17.85	
湿重/g living weight	一般配合力 (GCA) general combining ability	父本 sire	H	4.48	1.27	1.04	3.10
			O	-4.48	-1.27	-1.04	-3.10
	母本 dam	H	6.17	3.30	1.78	9.51	
		O	-6.17	-3.30	-1.78	-9.51	
	特殊配合力 (SCA) specific combining ability	HO	4.06	6.40	8.13	6.79	
		OH	4.27	9.28	13.08	13.15	
存活率/% survival rate	一般配合力 (GCA) general combining ability	父本 sire	H		-8.00	7.62	8.94
			O		8.00	-7.62	-8.94
	母本 dam	H		8.00	4.47	1.72	
		O		-8.00	-4.47	-1.72	
	特殊配合力 (SCA) specific combining ability	HO		2.80	8.20	10.58	
		OH		1.20	10.17	16.85	



图1 长牡蛎“海大1号”、壳橙品系及杂交子代的壳色性状

(a) 长牡蛎“海大1号”品系个体; (b) 长牡蛎壳橙品系个体; (c) 杂交子代中壳色表型与“海大1号”品系相同的个体; (d)-(e) 杂交子代中的紫色壳色个体。

Fig. 1 Shell color of the "Haida No.1" strain, the orange-shell strain and two reciprocal hybrids

(a) the "Haida No.1" strain of the *C. gigas*; (b) the orange-shell strain of the *C. gigas*; (c) the hybrids with the same shell phenotype as the "Haida No.1" strain; (d)-(e) the hybrids with purple shell color.

与HH组相比提高了近25%。Ma等^[18]报道了通过群体间杂交可以提高熊本牡蛎(*C. sikamea*)子代的存活率性状,其原因可能是杂交抑制了亲本群体中与存活相关的隐性有害或致死基因的表达^[10]。利用经过多代选育的品系进行杂交以实现子代性状改良的例子并不少见。例如, Han等^[4]利用长牡蛎第6代壳橙品系、第7代壳黑品系和第7代壳白品系进行3×3完全双列杂交,发现与壳橙品系杂交改良了壳黑品系和壳白品系的生长性状。经过数代的定向选育后,由于亲本群体间一些非加性遗传变异的积累,杂交子代获得了更高的杂合度与杂种优势,并随亲本选育代数增加而不断增大^[19]。

本研究中杂交组的存活杂种优势高于生长杂种优势,与海湾扇贝的研究报道相似^[10]。由于仅对2个亲本群体的生长性状进行多代定向选育而未对存活进行选择,亲本群体中与存活有关的基因位点可能具有更大的差异性和互补性^[4]。2个特定亲本间杂交,其杂种优势的大小取决于亲本间基因频率差异的平方,亲本间的差异越大,产生的杂种优势可能越大^[20]。此外,本研究中HO组在幼虫期的壳高大于OH组,存活率低于OH组。

而在稚贝期,OH组的存活率和生长均高于HO组。这种正反交组之间表现不同的现象也存在于在香港牡蛎^[12]、葡萄牙牡蛎(*C. angulate*)^[21]及海湾扇贝^[10]中,可能是受到性别连锁基因、母系遗传、亲本效应^[13]或核外效应的影响^[12]。本研究中壳橙品系为近交品系^[4],其与“海大1号”杂交获得的子代的生长和存活率显著高于两亲本,表明近交品系在水产动物育种过程中同样具有应用价值^[3-4]。

3.2 配合力分析

杂交亲本组合的选择与优化对商业育种至关重要,可通过配合力分析来实现亲本及杂种子代的应用价值评估^[22]。本研究中长牡蛎“海大1号”作为亲本时,其湿重和存活率的GCA效应值均为正值且较高,表明“海大1号”作为杂交亲本可能将自身的优良性状稳定遗传给子代,因而具有较高的种用价值。相反,长牡蛎壳橙品系的GCA均为负值,可能因为该品系为近交系,遗传多样性较低^[5],因此其GCA效应值低于“海大1号”。稚贝及养成阶段,HH组的GCA效应值大于OO组,而OH组湿重、壳高及存活率的SCA效应值均大于HO组。这可能因为长牡蛎的生长和存活率性

状受到加性因素和非加性因素的影响^[4], 而在养成阶段可能更多受到非加性因素 (SCA) 的影响^[3]。在杂交育种过程中, 可以根据 GCA 效应值的大小选择优势亲本, 根据 SCA 效应值的大小选择优势杂交子代^[23]。本研究中, 长牡蛎“海大 1 号”的 GCA 效应值均大于壳橙品系; 在养殖阶段后期, OH 组生长和存活的 SCA 效应值最大, 并且 OH 组具有最高的存活和生长杂种优势。因此, 以长牡蛎“海大 1 号”为父本, 以壳橙品系为母本进行杂交可获得最优杂交组合。

3.3 数据分析

理论上, 生长性状符合正态分布。但在实际测量中, 由于样本数量较少等原因, 常出现小样本的性状测量因不满足正态分布而导致数据方差不齐的情况。因此, 为满足正态分布, 学者们通常在分析前对数据进行转化, 例如 Zhang 等^[12]和 Kong 等^[13]将生长数据进行对数 lg 转换, 将存活数据进行反正弦转换。学者们也常使用非参数检验来处理方差不齐的情况。此外, 在测量时应扩大样本数量和随机测量以保证数据的正态性及方差不齐性。

4 结论

利用长牡蛎“海大 1 号”品种与壳橙品系进行完全双列杂交, 其杂交子在幼虫期的生长和存活率均优于自交子代。至成贝期 (360 日龄) 时, OH 的存活高亲优势高达 53.96%。以“海大 1 号”作为父本, 其生长和存活率性状的 GCA 效应值最高。稚贝及养成阶段, OH 组的生长和存活率的 SCA 效应值均高于 HO 组。综合考虑生长和存活率性状及配合力效应值, 以长牡蛎“海大 1 号”作为父本、壳橙品系作为母本的 OH 组为高杂种优势组合, 具有较高的应用推广价值。

(作者声明本文无实际或潜在的利益冲突)

参考文献 (References):

- [1] 农业农村部渔业渔政管理局, 全国水产技术推广总站, 中国水产学会. 中国渔业统计年鉴-2021[M]. 北京: 中国农业出版社, 2021: 23-27.
- [2] Hedgecock D, McGoldrick D J, Bayne B L. Hybrid vigor in Pacific oysters: an experimental approach using crosses among inbred lines[J]. *Aquaculture*, 1995, 137(1-4): 285-298.
- [3] Hedgecock D, Davis J P. Heterosis for yield and crossbreeding of the Pacific oyster *Crassostrea gigas*[J]. *Aquaculture*, 2007, 272: S17-S29.
- [4] Han Z Q, Li Q, Liu S K, et al. Crossbreeding of three different shell color lines in the Pacific oyster reveals high heterosis for survival but low heterosis for growth[J]. *Aquaculture*, 2020, 529: 735621.
- [5] Han Z Q, Li Q, Liu S K, et al. Genetic variability of an orange-shell line of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* during artificial selection inferred from microsatellites and mitochondrial COI sequences[J]. *Aquaculture*, 2019, 508: 159-166.
- [6] Berthelin C, Kellner K, Mathieu M. Storage metabolism in the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) in relation to summer mortalities and reproductive cycle (West Coast of France)[J]. *Comparative Biochemistry and Physiology-Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 2000, 125(3): 359-369.
- [7] Bartley D M, Rana K, Immink A J. The use of inter-specific hybrids in aquaculture and fisheries[J]. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 2000, 10: 325-337.
- [8] Gallaga-Maldonado E P, Montaldo H H, Castillo-Juárez H, et al. Crossbreeding effects for White Spot Disease resistance in challenge tests and field pond performance in Pacific white shrimp *Litopenaeus vannamei* involving susceptible and resistance lines[J]. *Aquaculture*, 2020, 516: 734527.
- [9] Bakos J, Gorda S. Genetic improvement of common carp strains using intraspecific hybridization[J]. *Aquaculture*, 1995, 129(1-4): 183-186.
- [10] Wang C D, Li Z X. Improvement in production traits by mass spawning type crossbreeding in bay scallops[J]. *Aquaculture*, 2010, 299(1-4): 51-56.
- [11] Rawson P, Feindel S. Growth and survival for genetically improved lines of Eastern oysters (*Crassostrea virginica*) and interline hybrids in Maine, USA[J]. *Aquaculture*, 2012, 326-329: 61-67.

- [12] Zhang Y H, Su J Q, Li J, *et al.* Survival and growth of reciprocal crosses between two stocks of the Hong Kong oyster *Crassostrea hongkongensis* (Lam & Morton, 2003) in southern China[J]. *Aquaculture Research*, 2017, 48(5): 2344-2354.
- [13] Kong L F, Song S L, Li Q. The effect of interstrain hybridization on the production performance in the Pacific oyster *Crassostrea gigas*[J]. *Aquaculture*, 2017, 472: 44-49.
- [14] Li Q, Wang Q Z, Liu S K, *et al.* Selection response and realized heritability for growth in three stocks of the Pacific oyster *Crassostrea gigas*[J]. *Fisheries Science*, 2011, 77(4): 643-648.
- [15] Cruz P, Ibarra A M. Larval growth and survival of two catarina scallop (*Argopecten circularis*, Sowerby, 1835) populations and their reciprocal crosses[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1997, 212(1): 95-110.
- [16] Wang C D, Liu B Z, Li J Q, *et al.* Introduction of the Peruvian scallop and its hybridization with the bay scallop in China[J]. *Aquaculture*, 2011, 310(3-4): 380-387.
- [17] 林元震. R 与 ASReml-R 统计学 [M]. 北京: 中国林业出版社, 2017: 505-510.
- Lin Y Z. R and ASReml-R statistics[M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 2017: 505-510 (in Chinese).
- [18] Ma H T, Lv W G, Qin Y P, *et al.* Aquaculture potential of two Kumamoto oyster (*Crassostrea sikamea*) populations and their reciprocal hybrids in southern China[J]. *Aquaculture*, 2022, 546: 737301.
- [19] Sheridan A K. Genetic improvement of oyster production-a critique[J]. *Aquaculture*, 1997, 153(3-4): 165-179.
- [20] Falconer D S. Introduction to quantitative genetics[M]. 2nd ed. New York: Longman Inc. , 1981: 254-258.
- [21] In V V, Sang V V, O'Connor W, *et al.* Are strain genetic effect and heterosis expression altered with culture system and rearing environment in the Portuguese oyster (*Crassostrea angulata*)?[J]. *Aquaculture Research*, 2017, 48(8): 4058-4069.
- [22] Viana J M S, de Pina Matta F. Analysis of general and specific combining abilities of popcorn populations, including selfed parents[J]. *Genetics and Molecular Biology*, 2003, 26(4): 465-471.
- [23] Avin F A, Bhassu S, Rameeh V, *et al.* Genetics and hybrid breeding of *Pleurotus pulmonarius*: heterosis, heritability and combining ability[J]. *Euphytica*, 2016, 209(1): 85-102.

Heterosis and combining ability of reciprocal hybrids between “Haida No.1” strain and orange shell line of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*)

LIANG Yuanxin¹, XU Chengxun¹, LIU Shikai¹, KONG Lingfeng¹, LI Qi^{1,2*}

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

2. Laboratory for Marine Fisheries Science and Food Production Processes,

Qingdao National Laboratory for Marine Science and Technology, Qingdao 266237, China)

Abstract: The Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) which originated from East Asia, has been a dominant commercial species in northern China. However, frequent mass mortality during summer in farming areas has severely restricted the development of oyster aquaculture. In order to develop a new strain of *C. gigas* with the traits of fast growth and high survival rate, intra-specific hybridization was carried out using the “Haida No. 1” strain (H) and orange shell strain (O), which were successively mass selected for 11 and 8 generations, respectively. The heterosis for growth and survival as well as general combining ability (GCA) and specific combining ability (SCA) were assessed for two purebred groups HH [H(♀)×H(♂)] and OO [O(♀)×O(♂)] and two reciprocal hybrids HO [H(♀)×O(♂)] and OH [O(♀)×H(♂)]. On day 20, the mid-parent heterosis (M_{F1}) for survival of hybrid groups was 58.03%. Compared to HH groups, the survival rate of HO and OH increased by 31.48% and 35.80%, respectively. On day 360, the growth among four groups followed the order OH>HO>HH>OO, the M_{F1} for shell height and living weight of reciprocal hybrids were 24.65% and 46.02%, respectively. Compared to HH groups, the shell height and living weight of OH group on day 360 increased by 23.51% and 39.60%, respectively. Two hybrid groups also exhibited high heterosis in survival, with mid-parent heterosis M_{F1} and high-parent heterosis H_{HO} , H_{OH} at 68.31%, 40.29% and 53.96%, respectively. As male parent, the “Haida No.1” strain exhibited negative value for general combining ability in survival on day 180. However, the general combining ability was positive when the “Haida No.1” strain was employed as parent at other stages, which indicated the “Haida No.1” strain can be chosen as an excellent parental strain for crossbreeding with other strains of *C. gigas*. The values of special combining ability for growth and survival of OH group were higher than those of HO group. This suggested the progeny with higher heterosis could be obtained by using the “Haida No.1” strain as male parent and orange shell strain as female parent.

Key words: *Crassostrea gigas*; survival rate; heterosis; hybridization; combining ability

Corresponding author: LI Qi. E-mail: qili66@ouc.edu.cn

Funding projects: Agriculture Seed Improvement Project of Shandong Province (2020LZGC016); Science and Technology Development Project of Weihai City (2018NS01)