

文章编号:1000-0615(2008)06-0864-12

不同壳色菲律宾蛤仔品系间的双列杂交

闫喜武¹, 张跃环¹, 霍忠明¹, 梁峻², 杨凤¹, 张国范²

(1. 大连水产学院生命科学与技术学院, 辽宁 大连 116023;

2. 中国科学院海洋研究所, 山东 青岛 266071)

摘要: 于2006年秋,以“海洋红”(R)、白蛤(W)、斑马蛤(Z)为材料,开展了不同壳色菲律宾蛤仔品系间3×3的双列杂交。实验由3个自交组R×R、W×W、Z×Z和3个杂交组R×Z、W×Z、W×R,即6个正反交RZ、ZR、WZ、ZW、WR、RW组成,研究了子一代在不同阶段生长、变态、存活的杂种优势及壳色遗传机制。结果表明,在不同阶段,不同杂交组合的杂种优势表现程度不同。浮游期间,各杂交组幼虫生长优势(Hg)随着日龄而增大,存活优势(Hs)与日龄几乎无相关性,其值分别为 $Hg = 6.20 \pm 2.43$, $Hs = 14.83 \pm 0.28$ 。W×Z杂交组合表现出明显的杂种优势,其值分别为 $Hg_{w \times z} = 8.50 \pm 2.79$, $Hs_{w \times z} = 20.59 \pm 0.98$,与R×Z、W×R杂交组差异显著($P < 0.05$)。杂交有效地提高了变态率,缩短了变态时间;变态率的杂种优势为 $Hm = 15.84$,平均缩短变态时间2 d。室内培育期间,刚刚完成变态的稚贝很快表现出生长优势,而后一段时间才表现出存活优势,其值分别为 $Hg = 8.98 \pm 2.91$, $Hs = 8.11 \pm 8.18$;W×Z杂交组合的杂种优势为 $Hg_{w \times z} = 15.93 \pm 6.47$, $Hs_{w \times z} = 8.78 \pm 8.76$, $Hg_{w \times z}$ 与R×Z、W×R杂交组差异显著($P < 0.05$), $Hs_{w \times z}$ 与W×R杂交组差异显著($P < 0.05$)。养成期间,幼贝的杂种优势分别为 $Hg = 12.77 \pm 1.20$, $Hs = 49.85 \pm 1.93$;W×Z杂交组合的杂种优势分别为 $Hg_{w \times z} = 20.92 \pm 1.98$, $Hs_{w \times z} = 61.60 \pm 1.38$,与其它杂交组的显著性差异程度与稚贝期相同。从总体水平上分析,幼虫、稚贝、幼贝生长速度的杂种优势分别为15.06、17.40、15.77,彼此间无显著性差异($P > 0.05$);综合各阶段的杂种优势,3个杂交组的杂种优势大小顺次为:W×Z>R×Z>W×R。R×Z、W×Z、W×R的子一代的壳色分别表现为:红斑马、白斑马(左壳背部有一条深色条带)、中红(左壳背部有一条深色条带),且正反交的壳色表现一致,说明壳色表现形式与性别无关,为非伴性遗传。

关键词: 菲律宾蛤仔;壳色;双列杂交;杂种优势

中图分类号: Q 321⁺; S966.2

文献标识码: A

杂交是效果最显著的育种途径之一,在动植物的种质改良中已经得到了广泛应用,在水产动物的品种改良和生产中发挥了重要的作用^[1]。由于杂种优势或杂种活力的存在,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,国内外都有报道。国外的研究主要集中在牡

蛎^[4]、扇贝^[5]及硬壳蛤^[6],国内对牡蛎^[7]、鲍^[8]和扇贝^[9]等种类做过一些研究。海洋双壳类贝壳的颜色过去仅被作为分泌产物而一直被忽视。事实上双壳类贝壳的颜色不仅与它们的生态和行为有关还与其生长、存活等表型性状有关。目前,对贝类壳色多态现象的研究有一些相关报道^[10-11],但对于不同壳色贝类间的杂交研究很少。Innes

收稿日期:2007-12-20

资助项目:国家“八六三”高技术研究发展计划(2006AA10A410);辽宁省重大科研项目(990387)

作者简介:闫喜武(1962-),男,内蒙突泉人,博士,教授。主要从事贝类养殖与繁育及遗传育种研究。Tel:0411-84763026, E-mail:Yanxiwe2002@163.com

等^[12]通过单体杂交,研究了贻贝壳色多态的可遗传性,发现少见的棕壳色个体受一对显性等位基因控制,而常见的黑壳色个体受另外一对等位基因控制,并且认为壳色主要受基因决定,环境只是起到影响作用;Newkirk等^[13]通过杂交,研究了贻贝壳色的可遗传性,确认贻贝壳色的确是由简单的遗传基因决定的,这与Innes等观点一致,且杂交后代表现出一定的杂种优势。Peignon等^[14]通过相同壳色蛤仔的近缘杂交,分析了菲律宾蛤仔壳色的决定机制,并主要研究了壳色、壳面花纹的遗传变异和出现壳色纯合的原理。闫喜武等^[15-17]对菲律宾蛤仔研究中发现,不同壳色蛤仔生长存在显著差异,壳色可以稳定的遗传给后代;并通过“海洋红”与“斑马蛤”的群体杂交,获得子一代“红斑马”。

郑怀平等^[18-19]通过建立海湾扇贝杂交、自交、壳色家系,对其生长与存活进行了比较,发现杂交使表型性状得到了改良,存在杂种优势;不同壳色个体间存在生长、存活上的差异。菲律宾蛤仔贝壳形态变化很大,壳面颜色和花纹变化各异^[20],这为不同壳色蛤仔间的杂交奠定了基础。本实验利用海洋红、白蛤、斑马蛤为材料,开展了3×3的双列杂交,旨在探索不同壳色蛤仔间的杂交效果,准确评价杂种优势,分析壳色遗传机制,为种质改良,培育壳色新品系及杂种优势的充分利用提供理论和实践经验。

1 材料与方法

1.1 亲贝的来源与促熟

2006年7月上旬,在大连庄河贝类养殖场,从天然群体中选出壳型一致、壳色整齐的2龄蛤仔(海洋红、白蛤、斑马蛤各60个)作为繁殖个体。将其装入扇贝笼中,每层10个,在该场的生态虾池中进行自然促熟。

1.2 实验的处理和设计

2006年9月下旬,亲贝性腺成熟。通过阴干8h,流水1h的刺激,4h后亲贝开始产卵排精,将正在产卵排精的个体抓出来,用自来水冲洗干净,放到盛有新鲜海水的2.0L红色塑料桶中,大约经过5~15min,单独放置的个体会继续产卵排精。共选取6个,海洋红(R)、白蛤(W)、斑马蛤(Z)雌雄各一个,建立了3个杂交组合R×Z、W×Z、W×R,3个自交组合R×R、W×W、Z×Z,即6

个正反交组合RZ、ZR、WZ、ZW、WR、RW,实现3×3的双列杂交(表1)。受精前检查卵子是否已经受精,已受精个体的卵子弃掉,换取未受精的个体进行杂交,将获得的精卵按照表1组合受精,在事先处理好的备用红色塑料桶中迅速混合,搅拌均匀。用150目筛绢网过滤杂质,转入10L红桶中孵化,调整密度为每mL 5~6个,充气孵化。大约经过25h受精卵发育为D形幼虫。整个操作过程中,各实验组严格隔离,使其不受外来精卵的影响。

表1 不同壳色蛤仔品系3×3双列杂交的实验设计
Tab. 1 The design of 3×3 diallel cross for clams with different shell color

| 亲本 parents | R ♂ (34.86 mm) | W ♂ (34.76 mm) | Z ♂ (33.78 mm) |
|----------------|-------------------|-------------------|-------------------|
| R ♀ (34.42 mm) | RR | RW | RZ |
| W ♀ (34.56 mm) | WR | WW | WZ |
| Z ♀ (33.90 mm) | ZR | ZW | ZZ |

注:表格中括号内表示亲本壳长,彼此间无显著差异($P > 0.05$)

Notes: the parentheses in table 1 means shell length of parents, there were no significant difference among parents($P > 0.05$)

1.3 幼虫培育

幼虫培育在10L的红桶中进行,密度为每mL 3~4个,各实验组分别设3个重复。每2天换1次水,换水量为100%。饵料每天投喂2次,前期为绿色巴夫藻(*Pavlova viridis*),后期为绿色巴夫藻(*P. viridis*)、小球藻(*Chlorella Vulgaris*)(1:1)混合投喂,投饵量视幼虫摄食情况而定。为防止不同实验组幼虫之间混杂,换水网箱单独使用。幼虫培育期间,水温16.2~20.4℃,盐度为25~28。为了消除养殖密度的影响,在幼虫期定期对密度进行调整,使每个重复密度保持一致。

1.4 稚贝中间育成

幼虫变态后,正常培育同“1.3”。由于进入深秋季节,水温逐渐下降,当稚贝生长至40日龄时,将各实验组稚贝装入80目的网袋,每个实验组装3~6袋,并保持密度一致。进行室内越冬,水温为生态池中自然水温。于2007年6-10月在该场的生态池中进行中间育成,此时水温22~

30℃,盐度 24~28,pH 为 7.76~8.54。中间育成采用 60 目网袋(40 cm×60 cm),每个实验组随机取出相同粒数壳长为 2~3 mm 稚贝放入 60 目网袋中,每组设 3 个重复。在稚贝中间育成阶段,定期更换不同目数的网袋(60 目-40 目-20 目),消除网目对稚贝生长的影响;同时,对密度进行调整,使每个重复密度保持一致。

1.5 指标测定

幼虫和稚贝(壳长<300 μm)在显微镜下用目微尺(100×)测量,300 μm<壳长<3.0mm 的稚贝测量在体视显微镜下用目微尺(25×)进行,壳长>3.0mm 的幼贝和成体测量用游标卡尺。每次测量设 3 个重复,每个重复随机测量 30 个个体。

生长速度为不同阶段个体平均壳长差值的日增量(μm·d⁻¹)。

变态时间是指从 D 形幼虫开始到幼虫完成变态的时间(d);变态率为出现鳃原基、足、次生壳稚贝数与足面盘幼虫数量的比值。室内培育期稚贝存活率为不同日龄的稚贝数与变态稚贝数的比值;养成期阶段幼贝存活率为不同日龄的幼贝稚贝数与转移到室外生态池进行中间育成时测得的稚贝数的比值。

1.6 杂种优势的计算

参照 Cruz 和 Ibarra^[5]与郑怀平^[19]使用的方法,用下面公式计算杂种优势(Heterosis):

$$H\% = \frac{(RZ+ZR)+(WR+RW)+(WZ+ZW)-2(RR+WW+ZZ)}{2(RR+WW+ZZ)} \times 100 \quad (1)$$

$$H_{R \times Z} \% = \frac{(RZ+ZR)-(RR+ZZ)}{RR+ZZ} \times 100 \quad (2)$$

$$H_{RZ} \% = \frac{RZ-RR}{RR} \times 100$$

$$H_{ZR} \% = \frac{ZR-ZZ}{ZZ} \times 100 \quad (3)$$

式中:R、W、Z 分别代表海洋红、白蛤、斑马蛤,用 RR、WW、ZZ 及 RZ、ZR、WZ、ZW、WR、RW 表示各实验组的 F₁ 在同一日龄的表型值(生长、变态、存活)。公式(1)表示 3 个双列杂交的总杂种优势;公式(2)表示每个双列杂交组合的杂种优势;公式(3)表示每个双列杂交组合中正、反交各自的杂种优势。

1.7 数据处理

首先将“1.5”中测定的各项指标利用“1.6”的公式转化为生长、变态、存活、生长速度的杂种优势,然后用 SPSS13.0 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,差异显著性设置为 $P < 0.05$;Excel 作图。

2 结果

2.1 浮游期幼虫的杂种优势

由表 2 可知,各杂交组幼虫的生长优势随着幼虫生长异质性的增大,表现出不同程度的杂种优势。3 个杂交组彼此间生长的杂种优势差异显著($P < 0.05$),其大小顺序为:W×Z>R×Z>W×R;6 个正反交组合中,RZ 与 ZR,WR 与 RW 的正反交差异不显著($P > 0.05$),WZ 与 ZW 的正反交差异显著($P < 0.05$),其顺次为:WZ>ZW>ZR>RZ>RW>WR。各杂交组幼虫存活的杂种优势见表 3。将 D 形幼虫的存活率定义为 100%,3~9 日龄时,3 个杂交组间幼虫存活的杂种优势差异显著($P < 0.05$);6 个正反交组中,WZ 与 ZW,WR 与 RW 的正反交的杂种优势差异极显著($P < 0.01$),RZ 与 ZR 的正反交间差异不显著($P > 0.05$)。由此可见:在浮游期间,幼虫生长的杂种优势与日龄密切相关,随着日龄而增大,存活的杂种优势与日龄几乎无关;3 个杂交组表现出不同程度的杂种优势,总的杂种优势为 $H_g = 6.20 \pm 2.43$, $H_s = 14.83 \pm 0.28$ (H_g :表示生长的杂种优势; H_s 表示存活的杂种优势);W×Z 杂交组表现出明显的杂种优势,其值分别为 $H_g w \times z = 8.50 \pm 2.79$, $H_s w \times z = 20.59 \pm 0.98$,与 R×Z、W×R 杂交组差异显著($P < 0.05$);6 个正反交组中,WZ 组杂种优势最明显,其值分别为 $H_g wz = 9.48 \pm 3.04$, $H_s wz = 29.72 \pm 3.96$ 。

2.2 变态期幼虫的杂种优势

杂交组 R×Z、W×Z、W×R 幼虫的变态时间分别为 15 d、14 d、14.5 d,自交组 R×R、Z×Z、W×W 幼虫的变态时间为 16 d、17 d、16 d(表 4),可见,杂交有效的加快了变态速度,缩短了变态时间 2 d 左右。杂交提高了幼虫的变态率,杂交组 R×Z、W×Z 的变态率与自交组间差异显著($P < 0.05$);6 个正反交组中,除 WR、RW 外,其它正反交组的变态率与自交组差异显著($P < 0.05$)。

表 2 浮游期各实验组幼虫的平均壳长(a)及其杂种优势(b)

Tab. 2 Average shell length (a) and heterosis (b) of larvae for experimental groups during the pelagic period

| 实验组 experimental groups | 幼虫日龄 age of larvae (d) | | | 生长的杂种优势平均值 the average growth heterosis |
|----------------------------|------------------------|---------------|---------------|--|
| | 3 | 6 | 9 | |
| RR | 130.17 ± 4.16 | 154.17 ± 6.40 | 174.16 ± 7.37 | — |
| WW | 130.00 ± 5.19 | 153.83 ± 6.25 | 173.33 ± 7.58 | — |
| ZZ | 128.68 ± 5.38 | 157.50 ± 7.16 | 172.67 ± 6.40 | — |
| RZ | 134.67 ± 6.48 | 167.50 ± 8.06 | 186.83 ± 7.40 | — |
| a ZR | 132.16 ± 6.11 | 168.00 ± 5.81 | 187.67 ± 6.81 | — |
| WZ | 138.00 ± 5.63 | 169.50 ± 8.02 | 194.33 ± 6.01 | — |
| ZW | 135.17 ± 7.73 | 169.00 ± 6.90 | 190.33 ± 5.83 | — |
| WR | 132.00 ± 6.07 | 160.50 ± 7.51 | 181.60 ± 6.52 | — |
| RW | 132.60 ± 7.40 | 162.66 ± 6.53 | 183.83 ± 5.62 | — |
| H _{RZ} (%) | 3.46 | 8.64 | 7.27 | 6.46 ^a ± 2.68 |
| H _{ZR} (%) | 2.70 | 6.67 | 8.68 | 6.02 ^a ± 3.04 |
| H _{WZ} (%) | 6.15 | 10.18 | 12.11 | 9.48 ^b ± 3.04 |
| H _{ZW} (%) | 5.04 | 7.30 | 10.22 | 7.52 ^a ± 2.60 |
| b H _{WR} (%) | 1.54 | 4.34 | 4.77 | 3.55 ^c ± 1.75 |
| H _{RW} (%) | 1.87 | 5.51 | 5.55 | 4.31 ^c ± 2.11 |
| H _{R×Z} (%) | 3.08 | 7.65 | 7.75 | 6.16 ^A ± 2.67 |
| H _{W×Z} (%) | 5.60 | 8.72 | 11.17 | 8.50 ^B ± 2.79 |
| H _{W×R} (%) | 1.70 | 4.92 | 5.16 | 3.93 ^C ± 1.93 |
| H(%) | 3.46 | 7.05 | 8.10 | 6.20 ± 2.43 |

注:同一列中上标具有相同字母表示没有显著性差异($P > 0.05$), 6个正反交组用小写字母表示, 3个杂交组间用大写字母表示, 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 small letters mean six reciprocal crosses and capital letters mean hybrid groups, and the following notes are the same as Tab. 1

表 3 浮游期各实验组幼虫的存活率(a)及其杂种优势(b)

Tab. 3 Survival rates (a) and heterosis (b) of larvae for experimental groups during the pelagic period

| 实验组 experimental groups | 幼虫日龄 age of larvae (d) | | | 存活的杂种优势平均值 the average survival heterosis |
|----------------------------|------------------------|--------------|--------------|--|
| | 3 | 6 | 9 | |
| RR | 83.05 ± 2.46 | 80.88 ± 2.40 | 77.55 ± 3.92 | — |
| WW | 74.48 ± 1.94 | 71.16 ± 6.13 | 67.83 ± 4.23 | — |
| ZZ | 83.73 ± 2.27 | 83.07 ± 1.35 | 82.07 ± 1.81 | — |
| RZ | 90.64 ± 2.20 | 89.31 ± 3.44 | 88.31 ± 4.09 | — |
| a ZR | 92.41 ± 2.25 | 90.41 ± 2.04 | 88.74 ± 1.26 | — |
| WZ | 93.55 ± 2.62 | 92.55 ± 2.06 | 90.55 ± 1.88 | — |
| ZW | 95.44 ± 3.27 | 94.11 ± 1.71 | 91.25 ± 3.25 | — |
| WR | 90.98 ± 2.01 | 87.65 ± 3.86 | 82.64 ± 2.07 | — |
| RW | 89.57 ± 4.51 | 86.23 ± 1.95 | 81.90 ± 3.19 | — |
| H _{RZ} (%) | 9.14 | 10.42 | 13.87 | 11.14 ^a ± 2.45 |
| H _{ZR} (%) | 10.37 | 8.84 | 8.12 | 9.11 ^a ± 1.15 |
| H _{WZ} (%) | 25.60 | 30.06 | 33.50 | 29.72 ^b ± 3.96 |
| H _{ZW} (%) | 13.98 | 13.29 | 11.19 | 12.82 ^a ± 1.45 |
| b H _{WR} (%) | 22.15 | 23.17 | 21.83 | 22.38 ^b ± 0.70 |
| H _{RW} (%) | 7.85 | 6.61 | 5.61 | 6.69 ^c ± 1.12 |
| H _{R×Z} (%) | 9.76 | 9.62 | 10.92 | 10.10 ^A ± 0.71 |
| H _{W×Z} (%) | 19.46 | 21.02 | 21.28 | 20.59 ^B ± 0.98 |
| H _{W×R} (%) | 14.61 | 14.36 | 14.16 | 14.38 ^C ± 0.23 |
| H(%) | 14.52 | 14.90 | 15.06 | 14.83 ± 0.28 |

表4 变态期各杂交组幼虫的变态时间、变态率及其杂种优势

Tab. 4 Metamorphic time, metamorphosis and heterosis of larvae for hybrid groups during the metamorphic period

| 实验组 experimental groups | 变态时间(d) metamorphic time | 变态率及其杂种优势 metamorphosis and heterosis | | |
|----------------------------|-----------------------------|---------------------------------------|----------------------|-------|
| | | 变态率(%)metamorphosis | 杂种优势(%)heterosis | |
| RR | 16 | 60.42 ^a ± 4.07 | H _{RZ} (%) | 15.74 |
| WW | 17 | 58.66 ^a ± 1.65 | H _{ZR} (%) | 11.96 |
| ZZ | 16 | 64.69 ^a ± 3.47 | H _{WZ} (%) | 27.51 |
| RZ | 15 | 69.93 ^b ± 2.27 | H _{ZW} (%) | 22.78 |
| ZR | 15 | 72.43 ^b ± 3.16 | H _{WR} (%) | 9.07 |
| WZ | 14 | 74.80 ^b ± 3.91 | H _{RW} (%) | 7.61 |
| ZW | 14 | 79.43 ^b ± 1.94 | H _{R×Z} (%) | 13.79 |
| WR | 15 | 63.98 ^a ± 3.43 | H _{W×Z} (%) | 25.03 |
| RW | 14 | 65.02 ^a ± 3.03 | H _{W×R} (%) | 8.33 |

变态期间,幼虫变态总的杂种优势为 $H_m = 15.84$ (H_m 表示变态率的杂种优势);各杂交组间不同,其大小顺次为 $W \times Z > R \times Z > W \times R$;6个正反交组合中也有差异,其顺序为: $WZ > ZW > RZ > ZR > WR > RW$ 。

2.3 室内培育期稚贝的杂种优势

室内培育期间,在20~25日龄时,各杂交组稚贝生长优势随着日龄而增大,但在25~40日龄时,杂种优势变化不大,趋于稳定。如表5所示,各杂交组间稚贝的生长优势差异显著($P < 0.05$);每组

内的相应正反交组合没有差异($P > 0.05$),但各组的3对正反交组合间差异显著($P < 0.05$)。3个杂交组表现出生长的总杂种优势为 8.98 ± 2.91 ,略高于浮游期幼虫; $W \times Z$ 杂交组的杂种优势为 15.93 ± 6.47 ,高于浮游期时的 8.50 ± 2.79 。稚贝存活的杂种优势见表6,由表可以看出:稚贝在20~25日龄期间,没有表现出明显的存活的杂种优势,但到40日龄时,各杂交组表现出较高的杂种优势,大大提高了稚贝的存活率。由于不同阶段稚贝的存活率差异较大,故杂种优势平均值所携带的

表5 室内培育期各实验组稚贝的平均壳长(a)及其杂种优势(b)

Tab. 5 Average shell length (a) and heterosis (b) of juvenile for experimental groups during the indoor period

| 实验组 experimental groups | 稚贝日龄(d) age of juvenile | | | 生长的杂种优势平均值 the average growth heterosis |
|----------------------------|-------------------------|----------------|----------------|--|
| | 20 | 25 | 40 | |
| RR | 230.17 ± 14.99 | 279.33 ± 40.16 | 448.30 ± 59.23 | — |
| WW | 225.63 ± 14.76 | 278.36 ± 29.02 | 439.63 ± 62.13 | — |
| ZZ | 219.67 ± 14.26 | 272.68 ± 21.96 | 434.52 ± 48.26 | — |
| RZ | 237.33 ± 17.94 | 307.32 ± 40.76 | 494.66 ± 52.04 | — |
| ZR | 232.33 ± 15.07 | 290.33 ± 32.96 | 473.33 ± 45.74 | — |
| WZ | 242.54 ± 19.85 | 335.33 ± 46.14 | 532.27 ± 67.87 | — |
| ZW | 240.65 ± 16.60 | 319.72 ± 40.80 | 520.33 ± 63.86 | — |
| WR | 235.12 ± 12.87 | 288.65 ± 31.37 | 468.00 ± 44.84 | — |
| RW | 239.10 ± 17.91 | 291.64 ± 29.84 | 457.68 ± 60.44 | — |
| H _{RZ} (%) | 3.11 | 10.02 | 10.34 | 7.82 ^a ± 4.09 |
| H _{ZR} (%) | 5.76 | 6.47 | 8.93 | 7.05 ^a ± 1.66 |
| H _{WZ} (%) | 7.49 | 20.47 | 21.07 | 16.34 ^b ± 7.67 |
| H _{ZW} (%) | 9.55 | 17.25 | 19.75 | 15.52 ^b ± 5.32 |
| H _{WR} (%) | 4.21 | 3.69 | 6.45 | 4.78 ^c ± 1.47 |
| H _{RW} (%) | 3.88 | 4.41 | 2.09 | 3.46 ^c ± 1.22 |
| H _{R×Z} (%) | 4.41 | 8.27 | 9.65 | 7.44 ^A ± 2.72 |
| H _{W×Z} (%) | 8.51 | 18.87 | 20.41 | 15.93 ^B ± 6.47 |
| H _{W×R} (%) | 4.04 | 4.05 | 4.25 | 4.11 ^C ± 0.12 |
| H(%) | 5.64 | 10.37 | 10.94 | 8.98 ± 2.91 |

表 6 室内培育期各实验组稚贝的存活(a)及其杂种优势(b)

Tab. 6 Survival rates (a) and heterosis (b) of juvenile for experimental groups during the indoor period

| 实验组 experimental groups | 稚贝日龄(d) age of juvenile | | | 生长的杂种优势平均值 the average growth heterosis |
|----------------------------|-------------------------|------------|------------|--|
| | 20 | 25 | 40 | |
| RR | 87.68±2.05 | 84.67±4.32 | 65.52±4.18 | — |
| WW | 88.40±2.77 | 84.00±2.94 | 71.44±2.88 | — |
| ZZ | 90.90±1.56 | 87.83±1.65 | 73.53±3.15 | — |
| RZ | 91.57±4.11 | 90.33±3.68 | 78.48±3.56 | — |
| ZR | 93.00±1.63 | 90.56±3.30 | 85.90±3.77 | — |
| WZ | 92.88±2.29 | 89.25±2.94 | 87.10±2.91 | — |
| ZW | 92.57±2.58 | 89.49±2.05 | 86.59±3.86 | — |
| WR | 90.10±1.76 | 86.03±2.62 | 81.43±4.03 | — |
| RW | 89.60±2.59 | 87.05±3.74 | 75.33±3.22 | — |
| H _{RZ} (%) | 4.44 | 6.68 | 19.78 | 10.30 ^a ±8.29 |
| H _{ZR} (%) | 2.31 | 3.11 | 16.82 | 7.41 ^b ±8.16 |
| H _{WZ} (%) | 5.07 | 6.25 | 21.92 | 11.08 ^a ±9.41 |
| H _{ZW} (%) | 1.84 | 1.90 | 17.76 | 7.17 ^b ±9.17 |
| H _{WR} (%) | 1.92 | 2.42 | 13.98 | 6.11 ^c ±6.82 |
| H _{RW} (%) | 2.19 | 2.81 | 14.97 | 6.66 ^c ±7.21 |
| H _{R×Z} (%) | 3.35 | 4.86 | 18.21 | 8.81 ^A ±8.18 |
| H _{W×Z} (%) | 3.43 | 4.02 | 18.89 | 8.78 ^A ±8.76 |
| H _{W×R} (%) | 2.18 | 2.61 | 14.46 | 6.42 ^B ±6.97 |
| H(%) | 2.95 | 3.84 | 17.54 | 8.11±8.18 |

方差较大,不利于分析结果。稚贝存活的总杂种优势为 8.11 ± 8.18 , 平均水平低于浮游期幼虫的 14.83 ± 0.28 ; 杂交组 $W \times R$ 与 $R \times Z$, $W \times Z$ 间差异显著 ($P < 0.05$), $R \times Z$, $W \times Z$ 间无显著差异 ($P > 0.05$); 6 个正反交组合中, (RZ , WZ)、(ZR , ZW) 及 (WR , RW) 三者间差异显著 ($P < 0.05$)。

2.4 养成期幼贝的杂种优势

养成阶段, 幼贝生长与存活的杂种优势几乎与日龄无关, 表现出稳定的杂种优势。如表 7 所示: 总的生长优势为 12.77 ± 1.20 , 高于稚贝的 8.98 ± 2.91 和幼虫的 6.20 ± 2.43 ; 各杂交组幼贝显现出不同的生长优势, 彼此间差异显著 ($P < 0.05$), 杂交组 $W \times Z$ 的表现出较高的生长优势达 20.92 ± 1.98 ; 6 个正反交组合中, (RZ , WZ)、(ZR , ZW) 及 (WR , RW) 三者间差异显著 ($P < 0.05$), 组内对应的正反交组合无显著差异 ($P > 0.05$)。如表 8 所示: 总的存活优势为 49.85 ± 1.93 , 远高于稚贝的 8.11 ± 8.18 和幼虫的 14.83 ± 0.28 ; 杂交组 $W \times R$ 与 $R \times Z$, $W \times Z$ 间差异显著 ($P < 0.05$), $R \times Z$, $W \times Z$ 间无显著差异 ($P > 0.05$), 与稚贝的存活优势保持一致; 6 个正反交组合中, WR 与 RW 差异显著 ($P < 0.05$), 它们与其它 4 个正反交组合间差异显著 ($P <$

0.05)。

2.5 不同阶段生长速度的杂种优势

不同阶段, 各杂交组个体、正反交组合个体的生长速度的杂种优势不同(图 1)。从总体水平上分析, 幼虫、稚贝、幼贝生长速度的杂种优势分别为 15.06、17.40、15.77, 彼此间无显著性差异, 大小顺次为 $J_p > Y_p > L_p$; 杂交组 $R \times Z$, $W \times Z$ 生长速度的杂种优势与总体水平相符, $W \times Z$ 生长速度的杂种优势最高分别为 $H_{L_p} = 21.98$, $H_{J_p} = 32.79$, $H_{Y_p} = 26.12$, 但 $W \times R$ 与中体水平有所差异, 其顺次为 $L_p > Y_p > J_p$; 6 个正反交组合中, ZR , ZW 总体水平的生长速度的杂种优势变化趋势相同, WZ , RZ 变化趋势为 $J_p > Y_p > L_p$, WR 与 $W \times R$ 变化趋势相同, RW 比较特殊, 在室内培育期间, 稚贝没有表现出杂种优势, 其值为 0.20。

2.6 杂交子一代的壳色表现

将壳色定义为背景颜色、壳面花纹。自交组个体 100% 的保留了亲本的壳色, 说明壳色是可以稳定遗传的。在杂交子一代中, $W \times R$ 的正反交后代都出现相同的壳色—中红个体, $R \times Z$ 的正反交后代都为红斑马, $W \times Z$ 的后代都为白斑马(表 9)。

表7 中间育成期各实验组幼贝的平均壳长(a)及其杂种优势(b)

Tab. 7 Average shell length (a) and heterosis (b) of youth for experimental groups during the outdoor period

| 实验组 experimental groups | 幼虫日龄 age of larvae (d) | | | 生长的杂种优势平均值 the average growth heterosis | |
|----------------------------|------------------------|-------------|--------------|--|---------------------------|
| | 240 | 300 | 360 | | |
| a | RR | 8.02 ± 1.14 | 12.06 ± 1.34 | 16.62 ± 2.72 | — |
| | WW | 7.83 ± 1.45 | 11.86 ± 1.56 | 16.33 ± 2.13 | — |
| | ZZ | 7.70 ± 2.01 | 11.60 ± 2.48 | 16.12 ± 2.39 | — |
| | RZ | 8.84 ± 1.54 | 13.38 ± 1.89 | 18.37 ± 2.42 | — |
| | ZR | 8.69 ± 1.26 | 13.05 ± 1.95 | 18.03 ± 2.45 | — |
| | WZ | 9.26 ± 1.31 | 14.16 ± 1.58 | 20.36 ± 2.38 | — |
| | ZW | 9.18 ± 0.94 | 14.33 ± 1.32 | 19.42 ± 2.96 | — |
| | WR | 8.12 ± 1.12 | 12.65 ± 1.43 | 17.48 ± 2.83 | — |
| | RW | 8.38 ± 1.05 | 12.87 ± 1.76 | 17.90 ± 2.55 | — |
| | H _{RZ} (%) | 10.22 | 10.95 | 10.53 | 10.57 ^a ± 0.37 |
| b | H _{ZR} (%) | 12.86 | 12.50 | 11.85 | 12.40 ^a ± 0.51 |
| | H _{WZ} (%) | 18.26 | 19.39 | 24.68 | 20.78 ^b ± 3.43 |
| | H _{ZW} (%) | 19.22 | 23.53 | 20.47 | 21.07 ^b ± 2.22 |
| | H _{WR} (%) | 3.70 | 6.66 | 7.04 | 5.80 ^c ± 1.83 |
| | H _{RW} (%) | 4.49 | 6.71 | 7.70 | 6.30 ^c ± 1.64 |
| | H _{R×Z} (%) | 11.51 | 11.71 | 11.18 | 11.47 ^A ± 0.27 |
| | H _{W×Z} (%) | 18.73 | 21.44 | 22.59 | 20.92 ^B ± 1.98 |
| | H _{W×R} (%) | 4.10 | 6.69 | 7.37 | 6.05 ^C ± 1.73 |
| | H(%) | 11.40 | 13.23 | 13.67 | 12.77 ± 1.20 |

表8 养成期各实验组幼贝的存活(a)及其杂种优势(b)

Tab. 8 Survival rates (a) and heterosis (b) of youth for experimental groups during the outdoor period

| 实验组 experimental groups | 幼虫日龄 age of larvae (d) | | | 存活的杂种优势平均值 the average survival heterosis | |
|----------------------------|------------------------|--------------|--------------|--|---------------------------|
| | 240 | 300 | 360 | | |
| a | RR | 26.40 ± 3.16 | 24.42 ± 4.45 | 24.42 ± 4.45 | — |
| | WW | 30.52 ± 3.87 | 27.98 ± 5.38 | 27.98 ± 5.38 | — |
| | ZZ | 32.63 ± 4.06 | 29.54 ± 4.17 | 29.54 ± 4.17 | — |
| | RZ | 41.89 ± 5.28 | 39.62 ± 5.36 | 39.62 ± 5.36 | — |
| | ZR | 50.17 ± 5.75 | 47.53 ± 5.02 | 47.53 ± 5.02 | — |
| | WZ | 48.64 ± 6.08 | 45.46 ± 5.84 | 45.46 ± 5.84 | — |
| | ZW | 52.83 ± 6.43 | 48.28 ± 4.23 | 48.28 ± 4.23 | — |
| | WR | 40.10 ± 5.69 | 38.57 ± 4.97 | 38.57 ± 4.97 | — |
| | RW | 31.57 ± 4.57 | 28.96 ± 4.52 | 28.96 ± 4.52 | — |
| | H _{RZ} (%) | 58.67 | 62.24 | 62.24 | 60.42 ^a ± 1.79 |
| b | H _{ZR} (%) | 53.75 | 60.90 | 60.90 | 57.76 ^a ± 3.65 |
| | H _{WZ} (%) | 59.37 | 62.47 | 62.47 | 61.31 ^a ± 1.69 |
| | H _{ZW} (%) | 61.91 | 63.44 | 63.44 | 62.03 ^a ± 1.35 |
| | H _{WR} (%) | 31.39 | 37.85 | 37.85 | 35.21 ^b ± 3.39 |
| | H _{RW} (%) | 19.58 | 18.59 | 18.59 | 17.73 ^c ± 2.40 |
| | H _{R×Z} (%) | 55.95 | 61.51 | 61.51 | 58.96 ^A ± 2.81 |
| | H _{W×Z} (%) | 60.68 | 63.18 | 63.18 | 61.60 ^A ± 1.38 |
| | H _{W×R} (%) | 25.91 | 28.87 | 28.87 | 27.05 ^B ± 1.60 |
| | H(%) | 48.07 | 51.90 | 51.90 | 49.85 ± 1.93 |

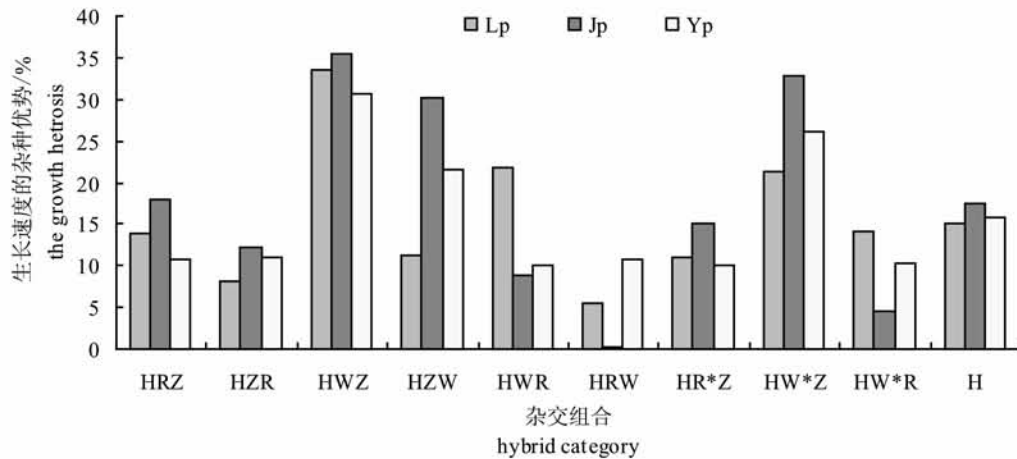


图1 不同阶段各杂交组生长速度的杂种优势

Lp 表示幼虫阶段(浮游期);Jp 表示稚贝阶段(室内培育期);Yp 表示幼贝阶段(养成期)

Fig. 1 The heterosis of growth rates for hybrid groups on different phases

Lp means the larvae stage (the pelagic stage); Jp means the juvenile stage (the indoor rearing stage); Yp means the youth stage (the outdoor rearing stage)

表9 自交、杂交子一代的壳色表现形式

Tab. 9 The clam exhibition of shell color of self-fertilized and fertilized generations

| 亲本 parents | R ♂ | W ♂ | Z ♂ |
|------------|---------|---------|---------|
| R ♀ | RR(红色) | RW(中红) | RZ(红斑马) |
| W ♀ | WR(中红) | WW(白色) | WZ(白斑马) |
| Z ♀ | ZR(红斑马) | ZW(白斑马) | ZZ(斑马) |

3 讨论

3.1 不同壳色品系的遗传差异

正确选择杂交亲本是杂交育种的关键,因为杂交亲本的各项遗传性状是组合成杂种后代的物质来源^[3]。亲本间的遗传差异,无疑会影响杂种优势^[8];如果亲本间的基因频率不同,那么它们之间的杂交可能会表现杂种优势^[21]。同一群体中存在着两种以上变异的现象,称为遗传多态。通常,不同变异型间易于区别,不存在中间类型,而且遗传方式清楚^[22]。闫喜武等^[15-17]发现,菲律宾蛤仔存在壳色多态现象,并对不同壳色菲律宾蛤仔品系生长发育比较,结果表明:幼虫阶段,尚未表现出不同壳色品系间的生长、存活等表型性状的差异。室内培育阶段,海洋红生长快,斑马蛤存活率高,两道红居中。养成阶段,随着蛤仔的发育,生长这一表型性状在不同壳色之间的差异越来越明显,海洋红品系生长更快,两道红次之。在天然群体中,斑马蛤仅占 0.20%~0.25%,海洋

红占 0.4%~0.43%,白蛤占 3.8%~16.2%。如此稀少的种群密度却能保存下来,且很少与其它壳色和壳面花纹的蛤仔发生自然杂交,说明它们有很强的抗逆性和生存能力,这种抗逆性和生存能力或许与它们的壳色和壳面花纹有某种联系。说明不同壳色蛤仔品系间存在遗传差异,奠定了壳色间杂交的基础。在实验条件相同的情况下,可以排除环境对表型性状的影响,不同壳色品系间的差异主要来自于遗传差异^[19]。从结果上看,无论是浮游期、变态期,还是室内培育期与养成期,杂交使表型性状生长、变态、存活得到了改良,体现出不同程度的杂种优势。

3.2 母本效应对杂交的影响

母本效应广泛存在于动植物的杂交育种中,尤其在杂交个体的早期生长发育阶段表现特别明显,而后母本效应减弱或消失,杂种优势得到充分表达^[23]。目前,对鱼类^[23]、两栖类^[24]的报道较多,对贝类^[25-27]的报道相对较少。母本效应受诸多环境因素的影响,由遗传基因决定。国外学者在对牡蛎种间^[25],群体间^[26-27]及海湾扇贝群体间^[5]杂交时发现,杂交个体的生长与存活在幼虫期间存在显著的母本效应,而后随着个体生长而消失。本试验中,尚未发现明显的母本效应,而是存在显著的亲本效应,使得各杂交组合生长、存活优势彼此间差异显著。分析其原因:由于亲本来自于同一群体,养殖与促熟环境条件一致,故亲本的营养积累、繁殖力等几乎无差异;各亲本的卵径

大小均为 70 μm ,说明不存在卵内营养物质分布不均的情况,这不同于种间、群体间杂交。在种间或同种的不同群体间杂交时,杂交个体在不同环境下的遗传变异程度很难确定^[24],由于不同种间、群体间个体的营养积累程度、卵径大小、携带的卵内营养物质多少均不同,故在胚胎发育早期表现出显著的母本效应^[23]。亲本效应是由父本与母本的共同作用引起的,与精卵的质量及亲和度有关。本试验中,亲本的精卵亲和度很高,受精率、孵化率均接近 100%,故在生长发育过程中表现出显著的亲本效应,即杂种优势。

3.3 杂交对不同壳色品系的影响

两个或两个以上不同遗传类型的物种、品种、品系或自交系杂交产生的子一代,在生长势、生活力、抗病力、产量和质量超过双亲的现象,称为杂种优势^[3]。从实验结果上看,杂交使得各杂交组个体在生长、变态、存活表现出不同程度的杂种优势。就生长而言,杂种优势的平均水平在不同阶段表现不同,随着个体发育,生长这一表型性状在不同壳色之间差异越来越明显,生长优势不断增大, 6.20 ± 2.43 (幼虫期) $< 8.98 \pm 2.91$ (室内培育期) $< 12.77 \pm 1.20$ (养成期),这与闫喜武等^[15]研究不同壳色蛤仔生长发育的结论相吻合。对于杂交是否会提高变态率,大多学者没有报道,可能是由于杂交时精卵亲和性不同,幼虫的变态率尚未表现出杂种优势,本实验开展的是同一地理群体不同壳色蛤仔的双列杂交,不存在精卵亲和性问题。变态期间,杂交有效的提高了变态率,缩短了变态时间;变态率的杂种优势为 $H_m = 15.84$,平均缩短变态时间 2 d,这与闫喜武^[16]研究的南北方群体杂交子一代生物学比较中得出的结论一致。就存活而言,杂种优势在幼虫期和养成期表现稳定,且 14.83 ± 0.28 (幼虫期) $< 49.85 \pm 1.93$ (养成期);室内培育期间,刚刚变态的稚贝前期存活率很高,杂种优势尚未表现出来,而后表现出杂种优势,故平均水平携带了较大的标准离差,其值为 8.11 ± 8.18 。幼虫、稚贝、幼贝生长速度的杂种优势分别为 15.06、17.40、15.77,彼此间无显著性差异。其它一些贝类不同遗传群体或品系间的杂交表明,不同的杂交组合表现出不同的杂种优势^[5,6,26]。综合生长、变态、存活的杂种优势,3个杂交组的杂种优势大小顺次为: $W \times Z > R \times Z > W \times R$ 。由于不同壳色蛤仔间存在着一定的遗

传差异,这些结果与 Falconer 等^[21]提出的“如果两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”、“不同群体配对表现出不同的杂种优势大小”等观点相吻合。通过建立多个杂交组合,从中筛选出有效的杂交组,为改良贝类的种质,充分利用杂种优势奠定了基础。

3.4 杂交子一代的壳色表现与亲本的关系

自交组个体的壳色与亲本相同,说明壳色是可以稳定遗传的,这与闫喜武^[15,17]的研究结果相符。该实验研究了背景颜色与壳面花纹间的关系。在杂交子一代中, $W \times R$ 的正反交后代都出现相同的壳色—中红个体,若是将中红认为是红色,那么说明背景颜色间表现的是质量性状,且红色呈显性,白色呈隐性性状;若利用色度来分析中红,就表现为数量性状,背景颜色间不存在显隐性关系,是受多对微效基因控制的,这与小麦白粒、红粒的杂交子一代颜色表现相同^[22]。 $R \times Z$ 的正反交后代都为红斑马, $W \times Z$ 的后代都为白斑马,说明壳面花纹可以与背景颜色相互叠加,是受位于非同源染色体上的两对基因控制的;正反交后代壳色表现相同,说明壳色的表现与性别无关,为非伴性遗传,这与 Peignon^[14]的研究结果一致。利用壳色杂交子代与亲本表现不同,将其作为一种标记,开展群体杂交,可以大规模培育壳色新品系。

参考文献:

- [1] 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]. Aquaculture, 1980, 19(3): 209-228.
- [3] 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]. Aquaculture, 1997, 153(3-4): 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]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 1997, 212(1): 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]. *Aquaculture*, 1991, 94(1): 17-26.
- [7] 周茂德,高允田,吴融.太平洋牡蛎与近江牡蛎,褶牡蛎人工杂交的初步研究[J].*水产学报*, 1982, 6(3): 235-240
- [8] 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, 3(5): 484-491.
- [9] 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] Sokolova I M, Berger V J. Physiological variation to shell colour polymorphism in White Sea *Littorian saxatilis* [J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2000, 245(1): 1-23.
- [11] Elek J A, Adamkewicz S L. Polymorphism for shell color in the Atlantic bay scallop *Argopecten irradians irradians* (Lamarck) (Mollusca; Bivalvia) on Martha's Vineyard Island [J]. *American Malacological Bulletin*, 1990, 7(2): 117-126.
- [12] Innes D J, Halev L E. Inheritance of a shell-color polymorphism in the mussel [J]. *Journal of Heredity*, 1977, 68(3): 203-204.
- [13] Newkirk G F. Genetics of Shell Color in *Mytilus edulis* L. and the Association of Growth Rate With Shell Color [J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1980, 47(1): 89-94.
- [14] Peiqnon J M, Geraed A, Naciri Y, *et al.* Analysis of shell colour determinism in the Manila clam *Ruditapes philippinarum* [J]. *Aquatic Living Resources*, 1995, 8(2): 181-189.
- [15] 闫喜武,张国范,杨凤,等.菲律宾蛤仔莆田群体两个壳色品系生长发育的比较[J].*大连水产学院学报*, 2005, 20(4): 266-269.
- [16] 闫喜武,张国范,杨凤,等.菲律宾蛤仔莆田群体与大连群体生物学比较[J].*生态学报*, 2005, 25(12): 3329-3334.
- [17] 闫喜武. 菲律宾蛤仔养殖生物学、养殖技术和品种选育[D]. 青岛:中国科学院海洋研究所, 2005.
- [18] 郑怀平,张国范,刘 晓,等.不同贝壳颜色海湾扇贝家系的建立及生长发育的研究[J].*海洋与湖沼*, 2003, 34(6): 632-639.
- [19] 郑怀平,张国范,刘 晓,等.海湾扇贝杂交家系与自交家系生长和存活的比较[J].*水产学报*, 2004, 28(3): 267-271.
- [20] 庄启谦. 中国动物志,软体动物门,双壳纲,帘蛤科[M].北京:科学出版社, 2001:171-182.
- [21] Falconer D S, Mackay T F C. Introduction to quantitative genetics (Fourth edition) [M]. England: Longman Group, Essex, 1996.
- [22] 刘祖洞. 遗传学(第二版)[M]. 北京:高等教育出版社, 1991:257-258.
- [23] Solemdal P. Maternal effects-A link between the past and the future[J]. *Journal of Sea Research*, 1997, 37(3-4): 213-227.
- [24] Laugen A T, Kruuk L E B, Laurila A. Quantitative genetics of larval life-history traits in *Rana temporaria* in different environmental conditions [J]. *Genetical Research*, 2005, 86(3): 161-170.
- [25] Soletchnik P, Huvet A, le Moine O, *et al.* A comparative field of growth, survival and reproduction of *Crassostrea gigas*, *C. angulata* and their hybrids[J]. *Aquatic Living Resources*, 2002, 15(4): 243-250.
- [26] Hedgecock D. Hybrid vigor is pervasive in crosses among inbred lines of Pacific oysters[J]. *Journal of Shellfish Research*, 1996, 15(2): 511-511.
- [27] Mallet A L, Halev L E. General and specific combining abilities of larval and juvenile growth and viability estimated from natural oyster populations [J]. *Marine Biology*, 1984, 81(1): 53-59.

The study on diallel cross of different shell color strains of Manila clam *Ruditapes Philippinarum*

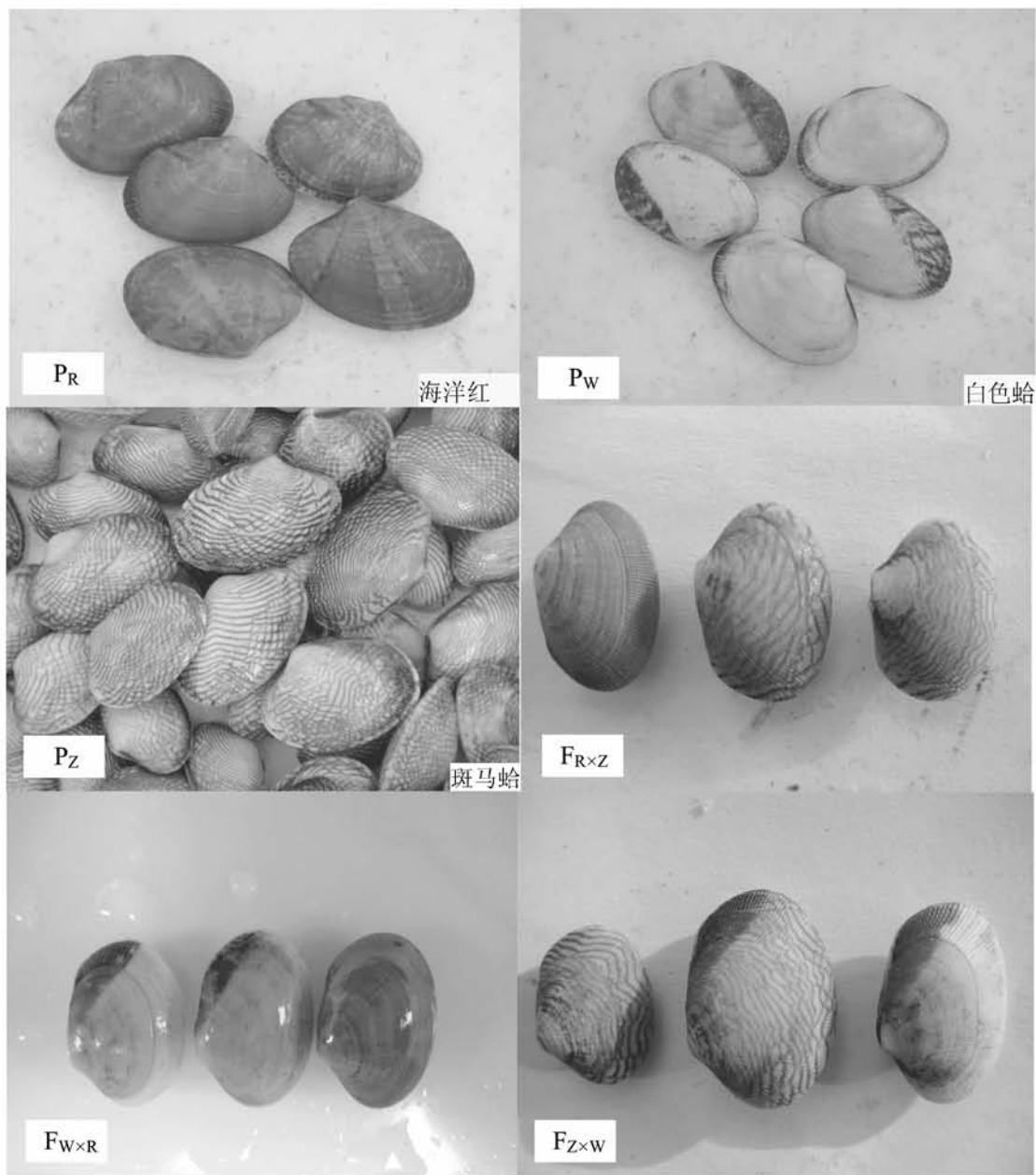
YAN Xi-wu¹, ZHANG Yue-huan¹, HUO Zhong-ming¹, LIANG Jun²,
YANG Feng¹, ZHANG Guo-fan²

(1. *The Institute of Life Science and Technology, Dalian Fisheries University, Dalian 116023, China;*

2. *Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China)*

Abstract: The 3×3 diallel crosses of different shell color strains were conducted using “Ocean Red” (R), “White” (W) and “Zebra” (Z) in autumn 2006. The experiments consisted of three self-fertilized groups (R R, W W, Z Z) and three hybrid groups (R Z, W Z, W R), in total six reciprocal crosses (RZ, ZR, WZ, ZW, WR, RW). The heterosis of growth, metamorphosis, survival and shell color determinism for offspring were investigated. The results showed that heterosis varied at different phases for each hybrid groups. At pelagic stage, the growth heterosis ($H_g = 6.20 \pm 2.43$) increased with post-days and correlativity between the survival heterosis ($H_s = 14.83 \pm 0.28$) and post-days was not observed. The hybridized group (W×Z) presented obvious heterosis ($H_g w \times z = 8.50 \pm 2.79$, $H_s w \times z = 20.59 \pm 0.98$) which was significantly different from those of other group (R Z, W R) ($P < 0.05$). At metamorphic stage, the metamorphosis rates of hybrid groups were higher than those of self-fertilized groups and the metamorphic time was shortened by two days. The metamorphic heterosis was 15.84. At indoor rearing stage, the growth heterosis ($H_g = 8.98 \pm 2.91$) was found prior to the survival heterosis ($H_s = 8.11 \pm 8.18$). The growth heterosis of hybrid group (W×Z) ($H_g w \times z = 15.93 \pm 6.47$) was significantly different from that of hybrid group (R×Z, W×R) and the survival heterosis of hybrid group (W×Z) ($H_s w \times z = 8.78 \pm 8.76$) was remarkably different from (W×R) ($P < 0.05$). At outdoor rearing stage, the heterosis was $H_g = 12.77 \pm 1.20$, $H_s = 49.8 \pm 51.93$, respectively. The heterosis of hybrid group (W×Z) were $H_g w \times z = 20.92 \pm 1.98$, $H_s w \times z = 61.60 \pm 1.38$, the differences of which among hybrid groups were the same as those at the juvenile stage. Generally, the heterosis of growth rate were 15.06, 17.40, 15.77, respectively at larvae stage, juvenile stage and youth stage and no significant difference at each stages was observed. As a whole, the order of heterosis was $W \times Z > R \times Z > W \times R$. The shell colors of offspring for R×Z, W×Z, W×R were red zebra, white zebra (a posterior band on the left valve) and middle red (a posterior band on the left valve), respectively. The results of both direct cross and reciprocal cross were the same. Results indicated that coloring was not linked to sex and was not of sex-linked inheritance.

Key words: *Ruditapes philippinarum*; shell color; diallel cross; heterosis



图版 Plate

1. 如图所示, P_R 为海洋红亲本, P_W 为白蛤亲本, P_Z 为斑马蛤品系亲本。 $F_{R \times Z}$ 表示海洋红与斑马蛤杂交子代(红斑马); $F_{W \times R}$ 表示白蛤与海洋红杂交子代(中红); $F_{Z \times W}$ 为斑马蛤与白蛤杂交子代(白斑马)。

2. 亲本大小为 33~36 mm 的 2 龄蛤仔; 杂交子代大小为 15~20 mm 的 360 日龄蛤仔。

1. P_R , P_W , P_Z represent parents of Ocean Red, White and Zebra, respectively. F_{RZ} , F_{WR} , F_{ZW} , represent F_1 of Ocean Red and Zebra, White and Ocean Red, Zebra and White, respectively.

2. The shell length of two-year-old parents ranged from 33 mm to 36 mm, the shell length of 360-day-old F_1 varied from 15 mm to 20mm.