

文章编号: 1000-0615(2019)02-0474-09

DOI: 10.11964/jfc.20180111134

## 壳白长牡蛎基因型与环境互作(G×E)效应分析

邢德<sup>1</sup>, 李琪<sup>1,2\*</sup>, 张景晓<sup>1</sup>

(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 266200)

**摘要:** 为探索壳白长牡蛎品系的壳色性状和生长性状的基因型与环境互作(G×E)效应, 利用巢氏设计构建全同胞家系, 每个家系分成两组分别在乳山和荣成海域进行养殖。利用线性混合模型和REML法分析11月龄壳白长牡蛎生长性状和壳色性状的遗传力及G×E效应。采用最佳线性无偏预测法(BLUP法)估计壳高和L\*两个性状的育种值, 并通过加权获得综合育种值来筛选优良家系。结果显示, 乳山组和荣成组的壳白长牡蛎生长和壳色性状的遗传力不同, 分别为(0.14±0.08)~(0.62±0.18)和(0.01±0.03)~(0.78±0.19), 可能存在尺度效应。以不同环境为固定效应, 综合两个环境计算出的生长和壳色性状的遗传力为(0.02±0.02)~(0.51±0.09), 然而由于部分全同胞家系缺失和模型不收敛的原因, 估计模型中未包括母本/共同环境效应和显性效应, 上述遗传力估计值偏高。本研究中生长和壳色性状在两个环境间的遗传相关为(-0.47±0.40)~(0.75±0.18), 均小于0.8, 表明壳白长牡蛎品系的生长和壳色性状都具有明显的重排效应, 壳白长牡蛎品系其选育需要针对不同的养殖环境培育不同适应性的选育家系。综合育种值排名前20的个体其家系来源比例表明, 家系G1和G21对于乳山海域表现出特殊的适应性, 而家系G4、G22和G5对荣成海域环境具有特适性, 家系G2则对两个环境具有普适性。研究为壳白长牡蛎品系的良种选育提供了重要的参考依据。

**关键词:** 长牡蛎; 壳白; 生长性状; 壳色性状; 基因型与环境互作(G×E)效应; 育种值

**中图分类号:** Q 346; S 968.3

**文献标志码:** A

长牡蛎(*Crassostrea gigas*)又称太平洋牡蛎, 原产地为东北亚的中国、日本和韩国, 作为优良的品种被引入到了多个国家, 现已成为世界上养殖范围最广、产量最高的经济贝类。长牡蛎壳色具有多态性, 自然状态下表现为近白色(无色素)到近黑色(色素完全)的连续分布<sup>[1]</sup>。研究表明, 长牡蛎壳色是由连续的多基因控制的数量性状, 具有较高的遗传力, 通过人工选育可以获得良好的遗传改良效果<sup>[2]</sup>。自2010年开始进行连续4代家系选育<sup>[1]</sup>, 纯化白壳色性状, 并在此基础上进行群体选育, 提高生长性状, 构建生长性状优良的白壳色长牡蛎选育, 为长牡蛎

新品种培育提供了重要素材。

数量性状易受环境的影响, 任何一个数量性状的表型都是基因型与环境共同作用的结果, 这种不同基因型和不同环境间的交互作用被称为基因型与环境互作(genotype by environment interactions, G×E)效应。G×E效应又分为尺度效应和重排效应, 尺度效应指的是在不同环境下的遗传方差组分不同, 这可能会导致不同环境下遗传力评估和选育的遗传获得不同<sup>[3]</sup>。重排效应则是指不同环境下基因型排列顺序不同, 较大的重排效应会干扰育种过程中基因型的正确选择, 降低选择效果, 对选育产生不利影

收稿日期: 2018-01-11 修回日期: 2018-05-19

资助项目: 山东省农业良种工程(2017LZGC009); 青岛市产业培育计划项目(17-3-3-64-nsh); 泰山学者种业计划专家项目

通信作者: 李琪, E-mail: qili66@ouc.edu.cn

响,因此,在新品种的选育过程中,基因型与环境互作效应的研究引起了广泛关注<sup>[4-7]</sup>。关于长牡蛎生长性状的G×E效应的研究已有报道,Evans等<sup>[8]</sup>将24个全同胞家系养殖在4个海域,分析了长牡蛎体质量和存活的G×E效应,Swan等<sup>[9]</sup>对养殖在澳大利亚5个海域的来自4个世代的全同胞家系分析了长牡蛎体质量的尺度效应和重排效应,宋盛亮等<sup>[10]</sup>利用双列杂交的方法分析长牡蛎生长性状的遗传效应与环境互作关系。但长牡蛎壳色性状的G×E效应的研究尚未见报道。

最佳线性无偏预测法(BLUP法)利用表型和系谱信息,估计出固定的环境效应、遗传效应以及随机的遗传效应,提高了育种值估计的可靠性<sup>[11]</sup>,与仅依靠表型值选育相比,选育效率高,目前,混合动物模型BLUP育种值法已被广泛应用到水产动物选择育种中<sup>[12-14]</sup>。

本研究通过探索不同家系的壳色性状和生长性状的G×E效应关系,利用混合动物模型BLUP法筛选出具有普适性的和适于某一特定环境的优良壳白长牡蛎家系,为壳白长牡蛎新品种的选育和推广提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 样品采集

2016年6月从山东乳山海域养殖的壳白第6代长牡蛎品系中挑选颜色纯正、大小一致和发育良好的个体作为亲贝,于室内进行人工促熟。性腺发育成熟后,解剖法收集精卵,适量的精卵混合进行受精,采用Comstock等<sup>[15]</sup>建立的巢氏设计模型,每个雄性长牡蛎分别与3个雌性长牡蛎交配,共建立10个半同胞家系和30个全同胞家系。

### 1.2 幼虫孵化、培育与养成

受精完成后每个家系单独在100 L的聚乙烯塑料桶中进行孵化,孵化方式为静水孵化,孵化密度控制在20~30个/mL,温度控制在23~24℃,持续微量充气,受精卵孵化后约22 h,发育至D形幼虫,对每个家系的幼虫进行选优,选优后调整幼虫密度为10个/mL。苗种培养与养成参照王庆志等<sup>[16]</sup>的方法,D形幼虫密度调整到5~6个/mL,至投附着基时控制在1~2个/mL。每天早

晚各换水1次,换水量为1/2,根据生长阶段,投喂适量球等鞭金藻(*Isochrysis galbana*)和扁藻(*Platymonas* sp.)。当牡蛎发育至眼点幼虫阶段,投放附着基采苗,稚贝在室内培养10 d后暂养于沉淀池,当自然海区无野生牡蛎浮游幼虫污染时,将各家系分成2份转至2个不同海域环境下养殖。定期调整密度,保证各笼密度一致。2017年5月收获长牡蛎成体。

### 1.3 养殖环境选择

本实验选择了2个代表性的养殖海域:乳山附近海域(36.75°N, 121.65°E)和荣成爱莲湾(37.30°N, 122.59°E)(图1)。乳山和荣成是我国长牡蛎的重要养殖区,同时,两个海域环境存在显著的差异。乳山海域年平均水温为14.2℃,年平均盐度为30,平均pH为8.0<sup>[17]</sup>,平均波高0.5 m<sup>[18]</sup>,平均潮差2.4 m<sup>[19]</sup>;而荣成附近海域年平均水温为12.95℃,平均盐度为32.2, pH为8.15<sup>[20]</sup>,波高为0.3 m,潮差为0.7 m<sup>[19]</sup>。

### 1.4 指标测定

**生长性状测定** 部分家系在幼虫期死亡或在海上遗失,最终收获18个壳白长牡蛎家系。参考王庆志等<sup>[21]</sup>的方法,测定11月龄长牡蛎的壳高、壳长、壳宽、总重、壳重和肉重。出肉率按以下公式计算:出肉率(%)=肉重/总重×100。壳型指数参照Brake等<sup>[22]</sup>的方法:壳型指数A(ISA, %)=壳宽/壳高×100;壳型指数B(ISB, %)=壳长/壳高×100。

**壳色性状测量** 所有子代左壳先用清洁海水洗去泥沙,放入浓度为6%的次氯酸钠溶液中浸泡2 h,随后用清洁海水冲洗除去附着物,置阴暗处晾干<sup>[2]</sup>。使用计算机视觉系统(computer vision system, CVS)测量壳色,整个系统由标准光源、数码照相机以及相应的图像处理软件组成。采用2个国际标准光源D<sub>65</sub>(6 500 K)灯泡作为唯一的光源,放置在样本上方两侧,光源位置、牡蛎壳样本和相机三者的夹角为45°。使用尼康相机(Nikon D80)采集数字图像,相机参数设置:手动模式,光圈值f/5.6,曝光时间1/10 s,无变焦,无闪光,白平衡为日光模式。照片像素设置为3 872×2 592,存储为JPEG格式<sup>[23]</sup>。采用Photoshop CS6软件获取子代壳白性状颜色参数L、a、b值,

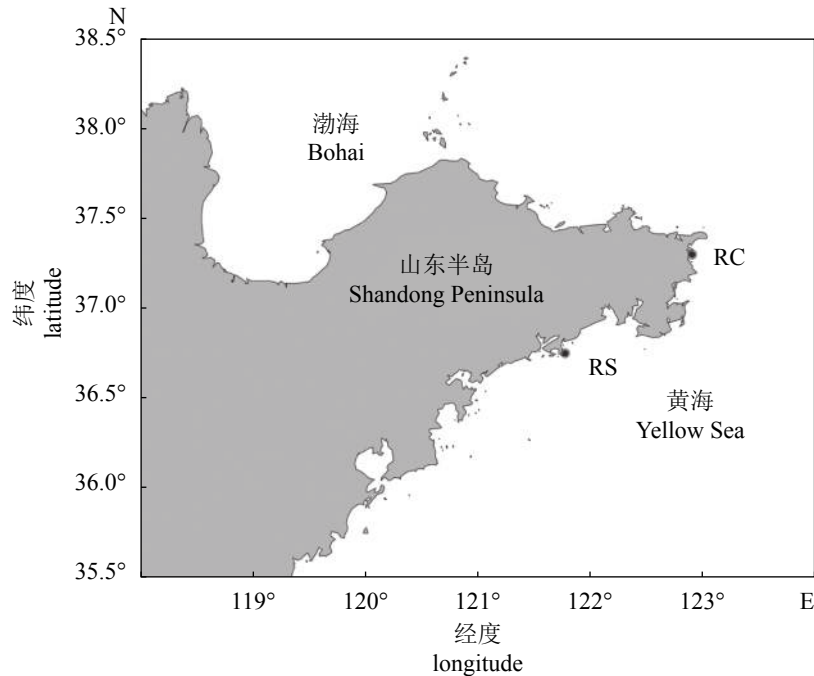


图 1 乳山(RS)和荣成(RC)两个养成地点位置示意

Fig. 1 Locations of growout environments in Rushan (RS) and Rongcheng (RC)

由于 $L$ 、 $a$ 、 $b$ 值不是标准的颜色值，需要进行数值转换，转换公式<sup>[24]</sup>：

$$L^* = \frac{\text{lightness}}{255} \times 100 \quad (1)$$

$$a^* = \frac{240a}{255} - 120 \quad (2)$$

$$b^* = \frac{240b}{255} - 120 \quad (3)$$

其中 $L^*$ 表示明度，完全白的物体值为100，完全黑的物体值为0； $a^*$ 为红绿轴色品指数，正值越大表示颜色越偏向红色，负值越小表示颜色越偏向绿色； $b^*$ 为黄蓝轴色品指数，正值越大表示颜色越偏向黄色，负值越小表示颜色越偏向蓝色<sup>[25]</sup>。

### 1.5 统计分析

**遗传力估计** 采用Excel 2010和SPSS 20.0软件对子代生长性状参数和壳色性状参数 $L^*$ 、 $a^*$ 、 $b^*$ 进行初步统计处理，利用独立样本 $t$ 检验来检验2个环境下的性状均值差异。所得数据按照ASReml软件的要求进行整理和排列，建立个体动物模型：

$$Y_{hijk} = \mu + Env_h + a_i + d_j + I_{ik} + a_i(Env_h) + e_{hijk} \quad (4)$$

式中， $Y_{hijk}$ 为性状观测值， $\mu$ 表示总体平均值，

$Env_h$ 是第 $h$ 个环境的固定效应， $a_i$ 是加性遗传效应， $d_j$ 是母本效应(包括共同环境效应)， $I_{ik}$ 是显性效应， $a_i(Env_h)$ 是嵌套在第 $h$ 个环境下第 $i$ 个个体的加性效应， $e_{hijk}$ 是随机残差。

采用似然比检验(likelihood ratio tests)来检测各个随机效应是否显著<sup>[26]</sup>。在模型(4)中 $d_j$ 和 $I_{ik}$ 不显著或添加效应后模型不收敛，所以将两个效应剔除，模型简化为：

$$Y_{hi} = \mu + Env_h + a_i + a_i(Env_h) + e_{hi} \quad (5)$$

利用模型(5)估计壳白长牡蛎在乳山和荣成海域2个环境下的生长性状和壳色性状综合遗传力。

**G×E效应评估** 从模型(5)中剔除 $Env_h$ 和 $a_i(Env_h)$ ，模型简化为：

$$Y_i = \mu + a_i + e_i \quad (6)$$

利用模型(6)分别估计2个环境下的遗传力，将在2个环境下的同一性状视为2个不同性状，并用模型(6)估计遗传相关<sup>[27]</sup>。

**育种值估计** 因为在壳白长牡蛎选育过程中，以壳高为主要生长性状选育指标， $L^*$ 为主要壳色性状选育指标，所以采用模型(6)分别估计乳山和荣成海域2个养殖环境下的壳白长牡蛎品系壳高和 $L^*$ 的育种值。当进行多个性状的综合选择时，可以根据各个性状的重要程度，

对性状进行适当加权, 得出综合育种值<sup>[12]</sup>。本研究将壳白长牡蛎品系选育的目标性状确定为壳高和 $L^*$ 时, 综合育种值的计算公式为:

$$A_i = W_1 a_{1i} + W_2 a_{2i} \quad (7)$$

式中,  $W_1$ 为壳高的加权值, 定义为 $0.5U$ ,  $a_{1i}$ 为个体 $i$ 的壳高育种值,  $W_2$ 为壳色 $L^*$ 的加权值, 定义为 $0.5U$ ,  $a_{2i}$ 为个体 $i$ 的壳色 $L^*$ 育种值。

## 2 结果

### 2.1 生长和壳色性状的描述性统计量

壳白长牡蛎品系在乳山和荣成2个养殖环境下的生长和壳色性状参数存在显著差异( $P<0.05$ )(表1)。其中, 乳山组壳白长牡蛎品系壳高、壳长、壳宽、总重、肉重、壳重、 $L^*$ 和 $a^*$ 的均值显著高于荣成组( $P<0.01$ ), 而荣成组出肉率、ISA、ISB和 $b^*$ 的均值显著高于乳山组( $P<0.05$ )。

### 2.2 遗传力和G×E效应

对两个环境下壳白长牡蛎品系的遗传力和同一性状不同环境间的遗传相关进行评估。结

果显示, 不同海域遗传力不同, 乳山组生长和壳色性状的遗传力为 $(0.14\pm 0.08)\sim(0.62\pm 0.18)$ , 荣成组的遗传力为 $(0.01\pm 0.03)\sim(0.78\pm 0.19)$ , 荣成组壳高、壳长、壳宽、总重、壳重、肉重、出肉率和 $a^*$ 的遗传力高于乳山组, 而乳山组ISA、ISB、 $L^*$ 和 $b^*$ 的遗传力高于荣成组。将地点作为固定效应, 综合两个环境计算出的壳高、壳长、壳宽、总重、壳重、肉重、出肉率、壳型指数ISA、ISB、 $L^*$ 、 $a^*$ 和 $b^*$ 的遗传力分别 $0.33\pm 0.11$ 、 $0.29\pm 0.10$ 、 $0.22\pm 0.08$ 、 $0.51\pm 0.09$ 、 $0.47\pm 0.14$ 、 $0.28\pm 0.06$ 、 $0.31\pm 0.11$ 、 $0.02\pm 0.02$ 、 $0.28\pm 0.05$ 、 $0.08\pm 0.04$ 、 $0.45\pm 0.14$ 和 $0.36\pm 0.12$ , 除ISA和 $L^*$ 的遗传力处于低水平外, 其他性状的遗传力都为中高水平(表2)。

壳高、壳长、壳宽、总重、壳重、肉重、出肉率、壳型指数ISA、ISB、 $L^*$ 、 $a^*$ 和 $b^*$ 的不同环境间的遗传相关分别为 $0.09\pm 0.28$ 、 $0.75\pm 0.18$ 、 $0.66\pm 0.20$ 、 $0.75\pm 0.14$ 、 $0.72\pm 0.14$ 、 $0.74\pm 0.15$ 、 $0.52\pm 0.24$ 、 $-0.47\pm 0.40$ 、 $-0.23\pm 0.70$ 、 $-0.09\pm 0.38$ 、 $0.02\pm 0.30$ 和 $0.25\pm 0.30$ , 均小于0.8, 存在明显的G×E效应(表2)。

表 1 两个环境下的壳白长牡蛎品系生长和壳色性状表型参数

Tab. 1 Phenotypic parameters of growth and shell color related traits in strains of the white shell *C. gigas* in two environments

性状 trait	乳山 RS						荣成 RC					
	样本数/个 no.	极小值 minimum	极大值 maximum	均值 mean	标准差 SD	变异系数 CV	样本数/个 no.	极小值 minimum	极大值 maximum	均值 mean	标准差 SD	变异系数 CV
壳高/mm shell height	446	29.43	74.95	53.05	8.25	15.56	487	23.85	65.94	39.61	6.91	17.44
壳长/mm shell length	446	12.11	57.08	33.39	5.92	17.73	487	13.19	43.26	27.81	5.49	19.76
壳宽/mm shell width	446	7.88	69.43	16.58	4.47	26.99	487	1.12	28.48	13.47	3.07	22.78
总重/g total weight	446	5.31	36.25	14.49	4.99	34.46	487	1.73	20.08	7.53	3.36	44.58
壳重/g shell weight	444	3.44	29.93	10.65	3.85	36.15	485	1.17	13.49	5.16	2.28	44.25
肉重/g meat weight	438	0.33	13.12	3.91	1.80	46.06	485	0.24	6.94	2.38	1.27	53.21
出肉率/% meat ratio	438	1.79	71.02	26.83	7.22	26.91	485	6.96	67.73	31.03	7.65	24.66
壳型指数A/% ISA	446	0.12	1.36	0.32	0.09	28.33	487	0.03	0.68	0.35	0.08	22.19
壳型指数B/% ISB	446	0.21	1.08	0.64	0.13	20.44	487	0.37	1.05	0.71	0.11	15.98
$L^*$	429	45.35	73.02	63.63	3.60	5.66	438	34.44	76.70	60.50	4.87	8.05
$a^*$	429	-3.23	0.87	-2.26	0.47	-20.92	438	-4.90	-1.35	-2.86	0.53	-18.56
$b^*$	429	-12.01	11.54	-4.67	3.31	-70.87	438	-15.88	11.65	-4.06	3.71	-91.46

表 2 两个环境下的壳白长牡蛎品系生长和壳色性状的遗传参数

Tab. 2 Genetic parameters of growth and shell color related traits in strains of the white shell *C. gigas* in two environments

性状 trait	遗传力 heritabilities (SE)			遗传相关 genetic correlation
	乳山组 RS	荣成组 RC	乳山组+荣成组 RS+RC	乳山组+荣成组 RS+RC
壳高/mm shell height	0.55±0.16	0.57±0.16	0.33±0.11	0.09±0.28
壳长/mm shell length	0.24±0.11	0.48±0.15	0.29±0.10	0.75±0.18
壳宽/mm shell width	0.23±0.10	0.39±0.13	0.22±0.08	0.66±0.20
总重/g total weight	0.53±0.16	0.75±0.18	0.51±0.09	0.75±0.14
壳重/g shell weight	0.46±0.15	0.66±0.17	0.47±0.14	0.72±0.14
肉重/g meat weight	0.50±0.16	0.76±0.18	0.28±0.06	0.74±0.15
出肉率/% meat ratio	0.30±0.12	0.52±0.16	0.31±0.11	0.52±0.24
壳型指数A/% ISA	0.14±0.08	0.08±0.05	0.02±0.02	-0.47±0.40
壳型指数B/% ISB	0.40±0.14	0.01±0.03	0.28±0.05	-0.23±0.70
$L^*$	0.21±0.39	0.18±0.09	0.08±0.04	-0.09±0.38
$a^*$	0.62±0.18	0.78±0.19	0.45±0.14	0.02±0.30
$b^*$	0.56±0.17	0.43±0.15	0.36±0.12	0.25±0.30

### 2.3 综合育种值的评估

通过单性状动物模型BLUP法估计壳白长牡蛎品系壳高和 $L^*$ 的排名前20的综合育种值(表3)。乳山组综合育种值排名前20的子代个体中, 90%的个体来源于家系G1(45%)、G2(25%)和G21(20%), 而对于荣成组, 85%的个体来源于家系G4(35%)、G2(20%)、G22(15%)和G5(15%), 两个环境组中仅有25%的个体来源于相同的家系G2(20%)和G1(5%)(表3)。

## 3 讨论

对于数量性状, 遗传力不仅是性状本身的特征, 而且是群体和个体所处环境的综合体现。不同海域在温度、盐度、风浪和饵料组成上存在差异, 从而引起长牡蛎在生长和存活等性状上的差异<sup>[28]</sup>, 也就是说环境的差异能显著影响同一基因型性状的变异方差组分, 进而影响长牡蛎遗传力的评估。Dégremont等<sup>[29]</sup>研究发现, 养殖在法国海岸3个地点的长牡蛎的体质量的狭义遗传力不同, 分别为0.07±0.07、0.11±0.08和0.15±0.08, Evans等<sup>[8]</sup>评估了长牡蛎在美国海岸4个地点体质量和产量的广义遗传力, 分别为0.130~0.569和0.218~0.554, 李焕军等<sup>[30]</sup>报道了在

乳山海域和崆峒岛海域不同日龄长牡蛎遗传力存在着显著的不同, 乳山海域的遗传力为0.28~0.55, 为中高遗传力, 而崆峒岛海域的遗传力偏高, 为0.34~0.63, 属高遗传力。本研究与之类似, 在乳山和荣成海域2个不同环境下的壳白长牡蛎生长和壳色性状的遗传力不同, 分别为(0.14±0.08)~(0.62±0.18)和(0.01±0.03)~(0.78±0.19), 荣成组壳高、壳长、壳宽、总重、壳重、肉重、出肉率和 $a^*$ 的遗传力高于乳山组, 而乳山组ISA、ISB、 $L^*$ 和 $b^*$ 的遗传力高于荣成组, 可能存在明显的尺度效应。但是, 通过合适的分析方法, 尺度效应并不会对选育进程产生影响<sup>[9]</sup>。本研究以不同环境为固定效应, 综合两个环境计算出的生长和壳色性状的遗传力为(0.02±0.02)~(0.51±0.09), 除ISA和 $L^*$ 的遗传力处于低水平外, 其他性状的遗传力都为中高水平。然而, 由于可能有部分全同胞家系缺失, 导致母本效应(包括共同环境效应不显著<sup>[31]</sup>和模型未收敛)的原因, 模型未包括母本效应和显性效应, 导致本研究遗传力估计值偏高<sup>[32]</sup>。

对于长牡蛎生长性状 $G \times E$ 效应的研究, 国内外均有报道, 但结果有所不同。Swan等<sup>[9]</sup>研究了养殖在澳大利亚5个地点的长牡蛎总重的遗传相关, 除了一个时间点下的一个环境特例外, 其

表3 两个环境下壳白长牡蛎的综合育种值排序

Tab. 3 Ranks of comprehensive breeding values of the white shell *C. gigas* in two environments

综合排名 rank	乳山组 RS			荣成组 RC		
	编号 ID	育种值 EBV	所属家系 family	编号 ID	育种值 EBV	所属家系 family
1	RS_133	6.28	G2	RC_494	6.88	G22
2	RS_115	6.15	G1	RC_122	5.36	G2
3	RS_113	6.00	G1	RC_204	5.01	G5
4	RS_137	5.98	G2	RC_177	4.92	G4
5	RS_108	5.67	G1	RC_190	4.71	G4
6	RS_118	5.64	G1	RC_178	4.71	G4
7	RS_474	5.48	G21	RC_114	4.47	G2
8	RS_152	5.45	G3	RC_535	4.39	G25
9	RS_112	5.42	G1	RC_219	4.39	G5
10	RS_150	5.39	G3	RC_196	4.09	G4
11	RS_103	5.32	G1	RC_112	4.03	G2
12	RS_132	5.28	G2	RC_488	3.93	G22
13	RS_470	5.28	G21	RC_109	3.78	G1
14	RS_465	5.26	G21	RC_174	3.73	G4
15	RS_135	5.11	G2	RC_517	3.73	G25
16	RS_146	5.10	G2	RC_193	3.70	G4
17	RS_129	4.97	G1	RC_508	3.67	G22
18	RS_130	4.97	G1	RC_181	3.65	G4
19	RS_476	4.94	G21	RC_116	3.61	G2
20	RS_128	4.94	G1	RC_212	3.60	G5

他环境间的遗传相关为0.81~0.97, 重排效应不显著。Evans等<sup>[8]</sup>对太平洋西北部4个不同地区长牡蛎体质量和产量的研究时, 发现G×E效应虽然显著但是只占表型变异中的2%和5%。然而, Langdon等<sup>[33]</sup>报道了相同家系在不同养殖环境中的产量相关性很低或不相关, 存在明显的G×E效应。宋盛亮等<sup>[10]</sup>报道了壳高性状主要受显性-环境交互效应控制, 显性-环境交互效应方差表型的比例高达37%。本研究中生长和壳色性状在两个环境间的遗传相关为(-0.47±0.40)~(0.75±0.18), 均小于0.8, 表明壳白长牡蛎品系的生长和壳色性状都具有明显的重排效应<sup>[34]</sup>。这种效应可归因于不同基因型敏感性的差异, 也就是说, 一给定的环境差异对一些基因型比对另外一些基因型具有更大的影响<sup>[35]</sup>。研究表明, 测试环境差异

越大, 遗传相关越小, G×E效应越大<sup>[36]</sup>。本研究中两个养殖海域环境有显著差异, 乳山海域比荣成海域年平均水温高, 风浪大, 可能产生了显著的G×E效应。因此, 以生长和壳色性状为壳白长牡蛎品系的选育目标时, 需要针对不同的养殖环境培育不同适应性的选育家系。

在壳白长牡蛎品系选育过程中, 壳高和壳色参数 $L^*$ 是最重要的选育指标, 通过加权得到的育种值综合考虑了两个性状, 作为壳白长牡蛎品系选育时的参考具有重要意义。本研究中, 乳山组综合育种值排名前20的子代个体中, 90%的个体来源于家系G1(45%)、G2(25%)和G21(20%), 而对于荣成组, 85%的个体来源于家系G4(35%)、G2(20%)、G22(15%)和G5(15%)。由于重排效应, 两个环境组中仅有25%的个体来源

于相同的家系G2(20%)和G1(5%), 75%的个体来源于不同家系。由此可见, 家系G1和G21对于乳山海域表现出特殊的适应性, 而家系G4、G22和G5对荣成海域环境具有特适性, 家系G2则对两个环境具有普适性。

综上所述, 本研究结果表明壳白长牡蛎品系的生长和壳色性状均表现出明显的G×E效应, 家系G1和G21对于乳山海域表现出特殊的适应性, 而家系G4、G22和G5对荣成海域环境具有特适性, 家系G2则对两个环境具有普适性。研究结果为壳白长牡蛎品系的良种选育提供了重要的参考资料。

### 参考文献:

- [1] 丛日浩, 李琪, 葛建龙, 等. 长牡蛎4种壳色家系子代的表型性状比较[J]. 中国水产科学, 2014, 21(3): 494-502. Cong R H, Li Q, Ge J L, *et al.* Comparison of phenotypic traits of four shell color families of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*)[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2014, 21(3): 494-502(in Chinese).
- [2] Evans S, Camara M D, Langdon C J. Heritability of shell pigmentation in the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*[J]. *Aquaculture*, 2009, 286(3-4): 211-216.
- [3] Mas-Muñoz J, Blonk R, Schrama J W, *et al.* Genotype by environment interaction for growth of sole (*Solea solea*) reared in an intensive aquaculture system and in a semi-natural environment[J]. *Aquaculture*, 2013, 410-411: 230-235.
- [4] 吴曼, 刘宝锁, 黄桂菊, 等. 合浦珠母贝不同生长阶段的基因型与环境互作效应[J]. 中国水产科学, 2015, 22(5): 916-924. Wu M, Liu B S, Huang G J, *et al.* Genotype-by-environment interactions at different growth stages of the pearl oyster, *Pinctada fucata*[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2015, 22(5): 916-924(in Chinese).
- [5] 马爱军, 王新安. 基于AMMI模型分析大菱鲆选育家系基因型与环境互作效应[J]. 水产学报, 2012, 36(11): 1633-1639. Ma A J, Wang X A. Analysis of genotype-environmental interaction of turbot (*Scophthalmus maximus*) based on AMMI model[J]. Journal of Fisheries of China, 2012, 36(11): 1633-1639(in Chinese).
- [6] Sae-Lim P, Kaue A, Mulder H A, *et al.* Genotype-by-environment interaction of growth traits in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*): A continental scale study[J]. *Journal of Animal Science*, 2013, 91(12): 5572-5581.
- [7] Trọng T Q, Mulder H A, van Arendonk J A M, *et al.* Heritability and genotype by environment interaction estimates for harvest weight, growth rate, and shape of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) grown in river cage and VAC in Vietnam[J]. *Aquaculture*, 2013, 384-387: 119-127.
- [8] Evans S, Langdon C. Effects of genotype×environment interactions on the selection of broadly adapted Pacific oysters (*Crassostrea gigas*)[J]. *Aquaculture*, 2006, 261(2): 522-534.
- [9] Swan A A, Thompson P A, Ward R D. Genotype×environment interactions for weight in Pacific oysters (*Crassostrea gigas*) on five Australian farms[J]. *Aquaculture*, 2007, 265(1-4): 91-101.
- [10] 宋盛亮, 李琪, 孔令锋, 等. 长牡蛎生长性状的遗传效应及与环境互作分析[J]. 中国海洋大学学报, 2013, 43(10): 41-47. Song S L, Li Q, Kong L F, *et al.* Genetic effect and interaction between genotype and environment of growth-related traits of Pacific oyster (*Crassostrea gigas*)[J]. Periodical of Ocean University of China, 2013, 43(10): 41-47(in Chinese).
- [11] 栾生, 孔杰, 王清印. 水产动物育种值估计方法及其应用的研究进展[J]. 海洋水产研究, 2008, 29(3): 101-107. Luan S, Kong J, Wang Q Y. Methods and application of aquatic animal breeding value estimation: A review[J]. Marine Fisheries Research, 2008, 29(3): 101-107(in Chinese).
- [12] 李镭, 白俊杰, 李胜杰, 等. 大口黑鲈生长性状的遗传参数和育种值估计[J]. 中国水产科学, 2011, 18(4): 766-773. Li R, Bai J J, Li S J, *et al.* Estimation of parameters and breeding values for growth traits of largemouth bass[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2011, 18(4): 766-773(in Chinese).
- [13] Gall G A E, Bakar Y. Application of mixed-model techniques to fish breed improvement: Analysis of breeding-value selection to increase 98-day body weight in tilapia[J]. *Aquaculture*, 2002, 212(1-4): 93-113.
- [14] Zhang T S, Kong J, Luan S, *et al.* Estimation of genetic parameters and breeding values in shrimp *Fenneropenaeus chinensis* using the REML/BLUP procedure[J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 2011, 30(1): 78-86.
- [15] Comstock R E, Robinson H F. Estimation of average

- dominance of genes[M]//Gowen J W. Heterosis. Ames: Iowa State College Press, 1952: 494-519.
- [16] 王庆志, 李琪, 刘士凯, 等. 长牡蛎幼体生长性状的遗传力及其相关性分析[J]. *中国水产科学*, 2009, 16(5): 736-743.
- Wang Q Z, Li Q, Liu S K, *et al.* Estimates of heritabilities and genetic correlations for growth in *Crassostrea gigas* larvae[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2009, 16(5): 736-743(in Chinese).
- [17] 陈辰. 乳山海域长牡蛎养殖环境与养殖容量研究[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2012: 13-20.
- Chen C. Studies on environmental conditions and carrying capacity of Pacific oyster farming sites in Rushan[D]. Qingdao: Ocean University of China, 2012: 13-20(in Chinese).
- [18] 孙宝楠, 杨永增, 滕涌, 等. 乳山湾邻近海域波浪特征要素规律研究[J]. *海洋科学进展*, 2014, 32(4): 459-466.
- Sun B N, Yang Y Z, Teng Y, *et al.* Study on wave characteristic parameters in the coastal area of Rushan Bay[J]. *Advances in Marine Science*, 2014, 32(4): 459-466(in Chinese).
- [19] 宫立新. 山东半岛东部海滩侵蚀现状与保护研究[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2014: 12-19.
- Gong L X. Erosion situation and protection of beach in eastern part of Shandong Peninsula[D]. Qingdao: Ocean University of China, 2014: 12-19(in Chinese).
- [20] 张朝晖. 桑沟湾海洋生态系统服务价值评估[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2007: 52-90.
- Zhang C H. The valuation of marine ecosystem services in Sanggou Bay[D]. Qingdao: Ocean University of China, 2007: 52-90(in Chinese).
- [21] 王庆志, 李琪, 刘士凯, 等. 长牡蛎不同地理群体选育系数数量性状的比较[J]. *中国海洋大学学报*, 2011, 41(7-8): 36-41.
- Wang Q Z, Li Q, Liu S K, *et al.* Comparison of quantitative traits among the breeding lines of different geographic populations of *Crassostrea gigas*[J]. *Periodical of Ocean University of China*, 2011, 41(7-8): 36-41(in Chinese).
- [22] Brake J, Evans F, Langdon C. Is beauty in the eye of the beholder? Development of a simple method to describe desirable shell shape for the Pacific oyster industry[J]. *Journal of Shellfish Research*, 2003, 22(3): 767-772.
- [23] Mendoza F, Dejmek P, Aguilera J M. Calibrated color measurements of agricultural foods using image analysis[J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2006, 41(3): 285-295.
- [24] Yam K L, Papadakis S E. A simple digital imaging method for measuring and analyzing color of food surfaces[J]. *Journal of Food Engineering*, 2004, 61(1): 137-142.
- [25] Segnini S, Dejmek P, Öste R. A low cost video technique for colour measurement of potato chips[J]. *LWT - Food Science and Technology*, 1999, 32(4): 216-222.
- [26] Gilmour A R, Gogel B, Cullis B, *et al.* ASReml User Guide Release 3.0[M]. Hemel Hempstead: VSN International Hemel Ltd, 2009.
- [27] Kolstad K, Thorland I, Refstie T, *et al.* Genetic variation and genotype by location interaction in body weight, spinal deformity and sexual maturity in Atlantic cod (*Gadus morhua*) reared at different locations off Norway[J]. *Aquaculture*, 2006, 259(1-4): 66-73.
- [28] Brown J R, Hartwick E B. Influences of temperature, salinity and available food upon suspended culture of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*: I. Absolute and allometric growth[J]. *Aquaculture*, 1988, 70(3): 231-251.
- [29] Dégrement L, Ernande B, Bédier E, *et al.* Summer mortality of hatchery-produced Pacific oyster spat (*Crassostrea gigas*). I. Estimation of genetic parameters for survival and growth[J]. *Aquaculture*, 2007, 262(1): 41-53.
- [30] 李焕军, 徐涛, 王卫军, 等. 长牡蛎生长性状遗传力、遗传相关和表型相关分析[J]. *水产学报*, 2017, 41(11): 1680-1686.
- Li H J, Xu T, Wang W J, *et al.* Analysis of heritability, genetic correlation and phenotypic correlation for growth trait in Pacific oyster (*Crassostrea gigas*)[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2017, 41(11): 1680-1686(in Chinese).
- [31] Vandeputte M, Kocour M, Mauger S, *et al.* Heritability estimates for growth-related traits using microsatellite parentage assignment in juvenile common carp (*Cyprinus carpio* L.)[J]. *Aquaculture*, 2004, 235(1-4): 223-236.
- [32] 孔杰, 栾生, 罗坤, 等. 不同盐度下凡纳滨对虾生长和存活性状遗传评估[J]. *水产学报*, 2017, 41(4): 573-579.
- Kong J, Luan S, Luo K, *et al.* Genetic evaluation for body weight and survival of Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*) at different salinity[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2017, 41(4): 573-579(in Chinese).
- [33] Langdon C, Evans F, Jacobson D, *et al.* Yields of cultured Pacific oysters *Crassostrea gigas* Thunberg



- improved after one generation of selection[J]. *Aquaculture*, 2003, 220(1-4): 227-244.
- [34] Robertson A. The sampling variance of the genetic correlation coefficient[J]. *Biometrics*, 1959, 15(3): 469-485.
- [35] Falconer D S. Selection in different environments: Effects on environmental sensitivity (reaction norm) and on mean performance[J]. *Genetics Research*, 1990, 56(1): 57-70.
- [36] Eknath A E, Bentsen H B, Ponzoni R W, *et al.* Genetic improvement of farmed tilapias: Composition and genetic parameters of a synthetic base population of *Oreochromis niloticus* for selective breeding[J]. *Aquaculture*, 2007, 273(1): 1-14.

## Genotype by environment (G×E) interaction for growth and shell color traits in the white-shell strain of Pacific oyster (*Crassostrea gigas*)

XING De<sup>1</sup>, LI Qi<sup>1,2\*</sup>, ZHANG Jingxiao<sup>1</sup>

(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 266200, China)

**Abstract:** The purpose of the present study is to reveal the genotype by environment (G×E) interactions on growth and shell color traits in the white-shell strain of Pacific oyster (*Crassostrea gigas*). The specimens of the white shell strain of *C. gigas* under six-generation of selection as parents were used to construct full-sib families following the method of nested design. All families were divided into two batches and grown in two environments, Rushan and Rongcheng. Linear mixed model and REML method based on an animal model were applied to estimate genetic parameters of white shell *C. gigas* at the age of 11 months. The best linear unbiased prediction (BLUP) method was used to estimate breeding values for shell height and  $L^*$ , and superior families were selected based on comprehensive estimated breeding values. The results showed that heritabilities for growth and shell color traits in Rushan ranged from  $0.14 \pm 0.08$  to  $0.62 \pm 0.18$ , while these were different in Rongcheng, varying from  $0.01 \pm 0.03$  to  $0.78 \pm 0.19$ , which indicated that G×E interactions might be present as scale effects. After integrating the data in two different environments, heritabilities for growth and shell color traits ranged from  $0.02 \pm 0.02$  to  $0.51 \pm 0.09$ . However, the estimates of heritabilities might be over-estimated because maternal/common environmental effects and dominance effects were included in the estimation model due to absence of some families and convergence problem. Genetic correlations for all growth and shell color traits between two environments, ranging from  $-0.47 \pm 0.40$  to  $0.75 \pm 0.18$ , were less than 0.8. This suggested that G×E interactions in the form of re-ranking of families across environments was apparent. It will be necessary to select lines that are suited to particular sites. The top 20 offspring in the rank of comprehensive estimated breeding values derived from different families in two different environments, indicating that the different families performed differently across the different rearing sites. The families G1 and G21 performed better in Rushan area, while the G4, G22 and G5 were most excellent families in Rongcheng area, and family G2 had high adaptability to both sites. The information obtained in this study will benefit genetic improvement of the white shell strain of *C. gigas*.

**Key words:** *Crassostrea gigas*; white-shell; growth traits; shell color traits; genotype by environment (G×E) interaction; breeding value

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

**Funding projects:** Agricultural Fine Seed Project of Shandong Province (2017LZGC009); Industrial Development Project of Qingdao City (17-3-3-64-nsh); Taishan Scholars Seed Industry Experts Project Plan