



深凹壳型香港牡蛎选育群体生长性状的遗传参数估计

莫日馆^{1,2}, 肖 述¹, 秦艳平^{1,2}, 张跃环¹, 马海涛¹, 喻子牛^{1*}

(1. 中国科学院南海海洋研究所, 中国科学院热带海洋生物资源与生态重点实验室,
广东省应用海洋生物重点实验室, 广东广州 510301;

2. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 为了培育壳型和生长性状优良的深凹壳型香港牡蛎新品系, 以广东台山镇海湾野生香港牡蛎天然采苗的2龄养殖群体为基础群体, 以壳型指数D为指标, 按照10%留种率和1.755选择强度, 利用截头法进行深凹壳型香港牡蛎的群体选育; 分析了幼虫期、中间培养期、养成后期的选择反应、遗传获得和现实遗传力等遗传参数。结果发现, 选择组的壳高和壳型指数D均大于对照组, 遗传参数估算值随着个体的增大而增加。幼虫期, 壳高的平均选择反应、平均遗传获得、平均现实遗传力分别为 0.363 ± 0.167 、 $1.678\% \pm 0.416\%$ 、 0.207 ± 0.095 , 中间培养期分别 0.639 ± 0.115 、 $7.618\% \pm 2.666\%$ 、 0.364 ± 0.065 , 养成后期分别为 0.668 ± 0.179 、 $8.861\% \pm 3.072\%$ 、 0.381 ± 0.102 。养成后期, 壳型指数D的平均选择反应、平均遗传获得、平均现实遗传力分别为 0.748 ± 0.066 、 $9.090\% \pm 0.565\%$ 、 0.426 ± 0.038 。研究结果为培育深凹壳型、生长性能良好的香港牡蛎优良品种提供了实验依据和理论基础。

关键词: 香港牡蛎; 深凹壳型; 壳型指数D; 群体选育; 遗传参数

中图分类号: Q 347; S 917.4

文献标志码: A

群体选育实际上是一种个体选择技术, 是从一个原有群体中按照选育目标挑选出一定比例和数量表型优良的个体作为亲本, 通过自由交配繁育后代, 养成后再进一步选择表型优良个体继续繁育, 如此循环直到获得符合选育目标、性状稳定的优良群体的过程。群体选育一般来说操作简便、效果明显, 被广泛运用于包括贝类在内的水产动物育种上^[1]。贝类研究成果证明通过群体选育可增加贝类抗病抗逆性能、提升生长速度及其品质性状, 目前国内外通过群体选育已培育出一批性状优良的贝类新品种, 如“中科红”海湾扇贝(*Argopecten irradians*)^[2]、“中国红”皱纹盘鲍(*Haliotis discus hannai*)^[3]、“南科珍珠红”马氏珠母贝(*Pinctada martensi*)^[4]、“Wilde strain”和“Milford high-line”美洲牡蛎

(*Crassostrea virginica*)^[5]速长品系、“海大1号”和“海大2号”太平洋牡蛎(*Crassostrea gigas*)^[6-7]、“金蚬1号”葡萄牙牡蛎(*Crassostrea angulata*)^[8]、“华南1号”香港牡蛎(*Crassostrea hongkongensis*)^[9]等, 贝类新品种的成功培育极大促进了贝类产业持续的健康发展。

香港牡蛎主要分布和养殖于华南沿海咸淡水水域, 其他国家和地区目前均未发现, 具有明显的地方特色。华南沿海俗称“白蚝”, 其现名是由国内外学者通过分子系统学和形态学分析重新订名所确定^[10-12]。香港牡蛎软体部颜色为乳白色, 肉质优良, 具有个体肥大、生长快、产量高、口味好等特点, 2017年产量约170万t, 约占全国牡蛎产量的35%^[13], 具有很高的经济价值。华南地区养殖的香港牡蛎主要来自未经过

收稿日期: 2018-11-19 修回日期: 2019-03-26

资助项目: 广东省科技厅项目(2016B020233005); 国家贝类产业体系建设专项(CARS-49)

通信作者: 喻子牛, E-mail: carlzyu@scsio.ac.cn

遗传改良的野生群体, 加上养殖密度扩大, 某些养殖牡蛎存在个体生长较缓慢、死亡率高、病害频发等现象。同时, 产业近年来优质苗种缺乏日益明显, 加上某些劣质苗种的混入, 使部分养殖产品质量降低, 严重困扰着牡蛎养殖业的发展。因此培育生长快、品质优、抗逆性强的优良品种是香港牡蛎养殖业稳定健康和高效持续发展的关键所在。壳型作为牡蛎一种重要的表观形态性状, 壳腔容量大、壳型规则美观、生长性能优越的牡蛎更容易受到养殖产业和消费者的青睐。国内外关于牡蛎壳型选育的研究较少, 美洲牡蛎“Wilde strain”品系通过生长速度和深杯壳型(壳宽)选育得到, 该品系生长速度快, 最大的特点是牡蛎壳的凹度(壳宽)大^[5], “海大1号”太平洋牡蛎则以生长速度和壳形作为选育指标, 经连续6代选育后, 壳型整齐度明显优于普通商品太平洋牡蛎^[6], 但目前国内外尚没有关于香港牡蛎壳型性状的选育研究报道。本研究以广东台山镇海湾野生香港牡蛎天然采苗的2龄养殖群体为基础群体, 利用壳型指数D(又称为壳深指数, ISD)^[14]为选择指标, 开展深凹壳型香港牡蛎的群体选育, 分析深凹壳型香港牡蛎选育群体的选择反应、遗传获得和现实遗传力, 为培育出深凹壳型、生长性能良好的香港牡蛎优良品种提供实验依据和理论基础。

1 材料与方法

1.1 亲本来源与处理

2015年5—6月采集广东台山镇海湾香港牡蛎野生群体繁殖的天然苗种, 养殖于自然海区。2017年6月, 以此2龄香港牡蛎养殖群体作为基础群体, 从中随机挑选500个个体, 在湛江东海岛实验基地养至性腺成熟, 清除表面杂质,

用游标卡尺测量壳高、壳长、壳宽(精确至0.01 mm); 然后计算壳型指数D(其数值等于壳宽除以壳高与壳长之和的百分比), 按照壳型指数D大小分为3类: 深凹型($ISD \geq 30\%$), 中凹型($20\% \leq ISD < 30\%$), 浅凹型($ISD < 20\%$), 同时绘制壳型指数D频率分布图(图1)。

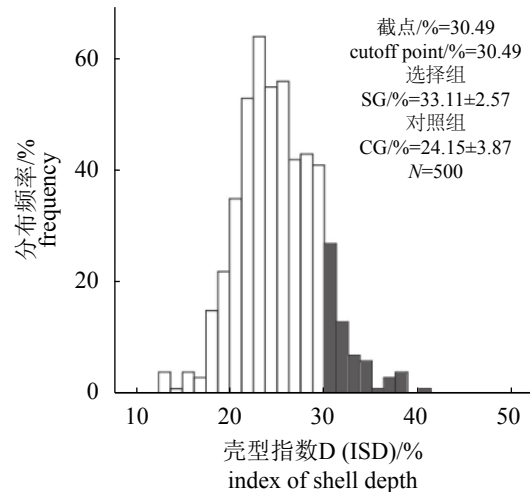


图1 香港牡蛎的ISD大小分布及截头选择的亲本(黑色部分)

Fig. 1 Index of shell depth size distribution of *C. hongkongensis* and parents selected for truncation selection (black parts)

选育时留种率为10%, 选择强度为1.755^[15], 利用截头法, 选择壳型指数D最大($ISD \geq 30\%$)的50个个体, 作为选择组(SG); 随机从剩余个体中选取50个个体作为对照组(CG), 统计选择组和对照组亲本信息(表1)。其中, ISD选择截点为30.49%, 最大值为40.46%, 选择组(SG)雌雄比例为36:14, 对照组(CG)雌雄比例为33:17。

表1 深凹壳型香港牡蛎选择组和对照组亲本信息

Tab. 1 Parents information of the selected and control group of the deep-cupped shell of *C. hongkongensis*

组别 group	雌亲数 female	雄亲数 male	壳高/mm shell height	壳长/mm shell length	壳宽/mm shell width	ISD/% index of shell depth
选择组 SG	36	14	101.84±14.89 ^a	66.71±11.03 ^a	55.63±6.75 ^a	33.11±2.57 ^a
对照组 CG	33	17	109.30±19.18 ^b	73.47±11.82 ^b	43.80±7.51 ^b	24.15±3.87 ^b

注: 同一列内标有不同字母的表示差异显著($P < 0.05$)

Notes: Different superscript letters within the same letter indicate significant difference among means ($P < 0.05$)

采用人工解剖授精的方式分别建立深凹壳型群体的选择组(SG)和对照组(CG)。操作时, 先移除亲贝右壳, 显微镜下辨别雌雄后, 收集母本性腺, 用300目筛网轻轻揉搓去除组织碎片,

<http://www.sxuebao.cn>

再用500目筛网洗卵2~3次去除多余的组织液和粘液, 随后将卵子放置于60 L塑料桶中, 加入干净的海水。当卵子大部分变为圆形时, 收集、解剖父本性腺获得精子, 用300目筛网轻轻揉搓去

中国水产学会主办 sponsored by China Society of Fisheries

除组织碎片, 获得精液后放入7 L塑料桶中, 并加入适量海水活化; 镜检精子变得活跃时, 加入到卵液中受精, 精卵密度约(5~10): 1。待其发育至囊胚期后, 利用500目筛绢网洗卵2~3次去除多余精子, 之后将受精卵分别置于20 m³水泥培育池中孵化, 盐度控制在15~18, 水温控制在27~30 °C, 持续微量充气。

1.2 子代培育

孵化24 h, 受精卵发育至D型幼虫时, 用300目筛绢网进行选优; 选优后的幼虫放入新加入新鲜海水的20 m³水泥育苗池中培育, 幼虫培育密度调整为5个/mL, 后期根据幼虫生长情况调整密度, 附着变态时调整为1个/mL。整个幼虫培育期间, 隔5~7 d全量或半量换水, 盐度控制在15~18, 水温控制在27~30 °C, 持续微量充气。每天早晚各投饵一次, 前7 d的饵料以等鞭金藻为主, 后期混合投喂云微藻和角毛藻, 两个实验组每天早晚同时投喂等量的饵料。当20%~30%的牡蛎幼虫出现眼点时, 投放牡蛎壳附着基进行采苗; 待幼虫完全附着后, 移入室内外育苗池进行中间培育。待自然海区环境条件适宜, 无野生牡蛎幼虫时, 转移到北海市竹林盐场海区进行稚贝养成。整个培育阶段, 选择组(SG)和对照组(CG)子代的培育条件基本一致。

1.3 指标测定和处理

人工授精前, 显微镜下统计各实验组的卵径, 人工授精后, 显微镜下统计各实验组的受精率和卵裂率, 整个幼虫期间, 统计D幼率和变态率, 统计3、6、9、12、15日龄的壳高。中间培养期, 统计30、60、90、120日龄的壳高; 养成后期, 统计180、270、360日龄的壳高、壳长、壳宽、总重、软体体质量、壳重等指标, 各实验组随机测量90个个体。

受精率为受精卵数量与卵细胞数量的百分比, 卵裂率为卵裂的受精卵数量与受精卵数量的百分比, D幼率为D型幼虫数量与受精卵数量的百分比, 变态率为出现眼点、斧足的幼虫数量与D型幼虫数量的百分比, 每个实验组设置3个重复, 每个重复随机测量3次。

所得数据使用SPSS 22.0统计软件的两独立样本*t*检验分析选择组与对照组的表型差异, 显著性水平为*P*<0.05。

1.4 选择反应、遗传获得与现实遗传力计算

参照Hadley^[16]和Zheng^[17]等的方法计算选择反应(selection reaction, SR)、现实遗传力(realized heritability, h_R^2)及遗传获得量(genetic gain, GG)。

$$SR = \frac{X_{SG} - X_{CG}}{S_{CG}}$$

$$h_R^2 = \frac{X_{SG} - X_{CG}}{iS_{CG}}$$

$$GG(\%) = \frac{X_{SG} - X_{CG}}{X_{CG}} \times 100\%$$

式中, X_{SG} 和 X_{CG} 分别是选择组(SG)和对照组(CG)个体的所测数值平均值, S_{CG} 是对照组(CG)的标准差, *i*是选择强度。

2 结果

2.1 卵径、受精率、卵裂率、D幼率、变态率

深凹壳型香港牡蛎群体选择组和对照组在卵径、受精率、卵裂率、D幼率、变态率均无明显差异(*P*>0.05, 表2)。深凹壳型香港牡蛎选择组和对照组的亲本均来自同一基础群体, 亲本的生长状况和性腺发育情况基本一致, 人工授精和幼虫培育条件保持基本一致, 故二者在卵径、受精率、卵裂率、D幼率、变态率上均无明显差异(*P*>0.05)。

表2 深凹壳型香港牡蛎选择组和对照组卵径、受精率、卵裂率、D幼率、变态率

Tab. 2 Egg size, fertilization rate, cleavage rate, D larval rate, metamorphic rate of the selected and control groups of the deep-cupped shell *C. hongkongensis*

组别 group	卵径/ μm egg size	受精率/% fertilization rate	卵裂率/% cleavage rate	D幼率/% D larval rate	变态率/% metamorphic rate
选择组 SG	53.89 \pm 3.33 ^a	94.74 \pm 2.26 ^a	91.34 \pm 3.00 ^a	83.68 \pm 2.29 ^a	61.94 \pm 4.41 ^a
对照组 CG	54.44 \pm 3.00 ^a	94.28 \pm 5.13 ^a	91.68 \pm 3.10 ^a	83.76 \pm 1.96 ^a	61.72 \pm 5.22 ^a

注: 显示相同字母的同一列表明无显著差异(*P*>0.05)

Notes: The same letter in each line means no significant difference (*P*>0.05)

2.2 生长性状的比较

统计选择组和对照组幼虫期和中间培养期的壳高, 以及养成后期各项生长指标, 将统计的数据进行两独立样本 t 检验分析(表3和表4)。

表3 深凹壳型香港牡蛎群体选择组及对照组不同日龄的平均壳高

Tab. 3 Mean shell height of the selected and control groups of the deep-cupped shell *C. hongkongensis* at different ages

日龄/d age	壳高 shell height	
	选择组 selected group	对照组 control group
幼虫期/μm larval stage		
3	83.25 \pm 6.02 ^a	82.17 \pm 4.02 ^a
6	119.33 \pm 8.00 ^a	117.67 \pm 6.74 ^a
9	195.42 \pm 11.66 ^a	192.67 \pm 11.88 ^a
12	244.08 \pm 11.77 ^a	239.33 \pm 10.47 ^b
15	325.42 \pm 8.04 ^a	318.25 \pm 11.68 ^b
中间培养期/mm intermediate cultivation stage		
30	5.69 \pm 0.54 ^a	5.14 \pm 0.75 ^a
60	8.17 \pm 0.69 ^a	7.82 \pm 0.69 ^a
90	12.97 \pm 1.26 ^a	12.16 \pm 1.40 ^a
120	29.69 \pm 3.57 ^a	27.33 \pm 2.36 ^b
养成后期/mm later grow-out stage		
180	45.66 \pm 5.72 ^a	40.74 \pm 8.27 ^b
270	56.21 \pm 5.33 ^a	53.05 \pm 5.89 ^b
360	65.52 \pm 6.81 ^a	60.36 \pm 5.92 ^b

注: 同一行内标有不同字母的表示差异显著($P<0.05$)

Notes: Different superscript letters within the same column indicate significant difference among means ($P<0.05$)

幼虫期以壳高为生长指标, 结果表明幼虫期大部分阶段生长优于对照组, 9日龄前选择组和对照组的壳高无明显差异($P>0.05$); 12日龄和15日龄, 选择组幼虫的壳高均显著大于对照组的壳高($P<0.05$)。

中间培养期, 选择组壳高始终大于对照组, 选择组和对照组在30日龄、60日龄、90日龄的壳高差异不显著($P>0.05$); 120日龄, 选择组壳高显著大于对照组壳高($P<0.05$)。

养成后期, 180日龄时, 选择组的壳高、壳长、壳宽、壳型指数D(ISD)、总重、软体体质量等指标均显著高于对照组($P<0.05$), 壳重和出肉

率差异不显著($P>0.05$)。270日龄时, 选择组的壳高、壳宽、壳型指数D(ISD)均显著高于对照组($P<0.05$), 壳长、总重、软体体质量、壳重、出肉率等差异不明显($P>0.05$)。360日龄时, 选择组的壳重大于对照组, 但差异不显著($P>0.05$), 选择组的其他生长指标均显著高于对照组($P<0.05$)。

纵观整个生长期, 选择组生长性状均优于对照组, 壳高性状差异显著出现在幼体12日龄后; 进入中间培养期后, 120日龄之前壳高在两组之间差异不显著, 120日龄后壳高差异开始显著。养成后期, 选择组的壳高、壳宽和壳型指数D(ISD)均显著高于对照组($P<0.05$), 总重、软体体质量、出肉率在360日龄后开始出现显著差异。

2.3 选择组和对照组360日龄各性状的相关性

对深凹壳型香港牡蛎群体选择组和对照组在360日龄的生长性状进行相关性分析, 各性状之间均为正相关, 但相关性的显著程度和大小存在差异(表5)。壳高与壳长相关性不显著($P>0.05$), 与其他性状相关性极显著($P<0.001$), 壳高在选择组和对照组中与壳宽、总重、软体体质量的相关性均存在极大的相关性。壳长与壳宽相关性显著($P<0.05$), 与其他性状相关性不显著($P>0.05$)。以总重来看, 总重在两个实验组中与壳重、软体体质量相关性均极显著($P<0.001$)且最大, 在选择组中相关性分别为0.983和0.957, 在对照组中相关性分别为0.989和0.969。出肉率与壳高、壳宽、软体体质量、ISD相关性较大, 与ISD相关性最大, 在选择组和对照组中的相关性分别为0.920和0.935。ISD与壳长的相关性不显著($P>0.05$), 与其他性状相关性极显著($P<0.001$), 其中与壳宽、出肉率的相关性最大。

2.4 遗传参数

随着日龄和个体的增大, 壳高的平均遗传参数逐渐增大, 即幼虫期<中间培养期<养成后期(表6)。幼虫期, 壳高的平均选择反应为0.363 \pm 0.167, 平均遗传获得为1.678% \pm 0.416%, 平均现实遗传力为0.207 \pm 0.095。中间培养期, 壳高的平均选择反应为0.639 \pm 0.115, 平均遗传获得为7.618% \pm 2.666%, 平均现实遗传力为0.364 \pm 0.065。养成后期, 壳高的平均选择反应为0.668 \pm 0.179, 平均遗传获得为8.861% \pm 3.072%, 平均现实遗传力为0.381 \pm 0.102。经过一年的培育, 360日龄时

表 4 深凹壳型香港牡蛎群体选择组及对照组养成后期生长性状比较

Tab. 4 Comparison of growth traits of the selected and control groups of the deep-cupped shell

C. hongkongensis at later grow-out stage

性状 traits	180 d		270 d		360 d	
	SG	CG	SG	CG	SG	CG
壳长/mm shell length	33.51±4.81 ^a	29.47±7.03 ^b	45.43±6.19 ^a	44.23±5.49 ^a	51.27±5.48 ^a	46.20±5.19 ^b
壳宽/mm shell width	20.16±3.38 ^a	16.17±3.35 ^b	27.43±2.82 ^a	24.45±4.12 ^b	33.26±5.52 ^a	27.89±4.78 ^b
ISD/% index of shell depth	25.57±4.25 ^a	23.30±3.00 ^b	27.04±2.22 ^a	24.86±3.22 ^b	28.31±2.67 ^a	26.03±2.82 ^b
总重/g total weight	14.24±4.42 ^a	11.44±4.43 ^b	25.72±4.98 ^a	23.84±4.33 ^a	51.21±12.09 ^a	48.55±11.11 ^b
壳重/g shell weight	9.64±3.12 ^a	9.29±3.55 ^a	19.07±3.28 ^a	18.08±2.98 ^a	37.61±7.64 ^a	36.86±7.08 ^a
软体体质量/g meat weight	2.77±0.90 ^a	2.15±0.95 ^b	6.65±1.86 ^a	5.76±1.60 ^a	13.60±4.79 ^a	11.69±4.24 ^b
出肉率/% meat ratio	19.81±4.34 ^a	18.47±3.00 ^a	25.51±3.04 ^a	23.92±3.24 ^a	25.98±4.00 ^a	23.53±3.43 ^b

注: 同一日龄中同一行内标有不同字母的表示差异显著($P<0.05$)Notes: Different superscript letters within the same column at the same age indicate significant difference among means($P<0.05$)

表 5 深凹壳型香港牡蛎选择组和对照组360日龄生长性状的相关性分析

Tab. 5 Correlation analysis of growth traits of the selected and control groups of the deep-cupped shell

C. hongkongensis at 360 days

性状 traits	壳高 shell height	壳长 shell length	壳宽 shell width	总重 total weight	壳重 shell weight	软体体质量 meat weight	出肉率 meat ratio	ISD index of shell depth
壳高 shell height		0.268	0.910**	0.890**	0.815**	0.947**	0.784**	0.849**
壳长 shell length	0.276		0.541**	0.340	0.346	0.307	0.239	0.315
壳宽 shell width	0.938**	0.431*		0.790**	0.693**	0.889**	0.851**	0.943**
总重 total weight	0.874**	0.253	0.788**		0.983**	0.957**	0.631**	0.667**
壳重 shell weight	0.826**	0.285	0.724**	0.989**		0.888**	0.485**	0.537**
软体体质量 meat weight	0.911**	0.188	0.856**	0.969**	0.921**		0.819**	0.826**
出肉率 meat ratio	0.841**	0.038	0.871**	0.731**	0.628**	0.867**		0.920**
ISD index of shell depth	0.854**	0.114	0.926**	0.672**	0.582**	0.790**	0.935**	

注: * 相关性显著($P<0.05$); ** 相关性极显著($P<0.001$), 对角线上方为选择组, 对角线下方为对照组Notes: * significant correlation ($P<0.05$); ** very significant correlation ($P<0.001$), above the diagonal is the selected group and below the diagonal is control group

深凹壳型香港牡蛎选育组壳高的选择反应、遗传获得、现实遗传力分别为0.872、8.549%、0.497。

对养成后期的壳型指数D(ISD)进行遗传参数分析, ISD的平均选择反应为0.748±0.066, 平均遗传获得为9.090%±0.565%, 平均现实遗传力为0.426±0.038。经过一周年的培育, 360日龄时ISD的选择反应、遗传获得、现实遗传力分别为0.809、8.759%、0.461(表7)。

3 讨论

牡蛎怀卵量大, 性成熟快, 繁殖周期短, 人工授精操作简便, 能够快速地进行多代选

育; 同时牡蛎也具备多个可供选育的性状, 如壳高、壳长、壳宽、总重、软体体质量等, 是良好的育种材料^[18-19]。选择育种技术是一种有效的育种技术, 对目标性状进行直接选育可以获得良好的选育效果。本研究以广东台山镇海湾野生香港牡蛎天然采苗的2龄养殖群体为基础群体, 采用壳型指数D作为亲本选择指标, 利用群体选育技术构建了F₁选育群体。经过一周年的培育, 选择组相比于对照组在各项生长性状上均获得了良好的遗传改良效果; 其中养成后期壳高和ISD的平均遗传获得约为9%, 这一结果相比于其他学者在太平洋牡蛎^[20-23]、欧洲牡蛎(*Ostrea edulis*)^[19]、悉尼岩牡蛎(*Saccostrea commercialis*)^[24-28]

表6 深凹壳型香港牡蛎群体选育不同日龄壳高选择反应、遗传获得和现实遗传力

Tab. 6 Selection reaction (SR), current genetic gains (GG) and realized heritability (h_R^2) of shell height from the deep-cupped shell *C. hongkongensis* strain at different ages

日龄/d age	选择反应 SR	遗传获得/% GG	现实遗传力 h_R^2
幼虫期 larval stage			
3	0.269	1.314	0.153
6	0.246	1.411	0.140
9	0.231	1.427	0.132
12	0.454	1.985	0.259
15	0.614	2.253	0.350
平均值 mean	0.363±0.167	1.678±0.416	0.207±0.095
中间培养期 intermediate cultivation stage			
30	0.733	10.700	0.418
60	0.507	4.476	0.289
90	0.579	6.661	0.330
120	0.738	8.635	0.420
平均值 mean	0.639±0.115	7.618±2.666	0.364±0.065
养成后期 later grow-out stage			
180	0.595	12.077	0.339
270	0.537	5.957	0.306
360	0.872	8.549	0.497
平均值 mean	0.668±0.179	8.861±3.072	0.381±0.102

表7 深凹壳型香港牡蛎群体选育养成后期ISD选择反应、遗传获得和现实遗传力

Tab. 7 Selection reaction (SR), current genetic gains (GG) and realized heritability (h_R^2) of ISD from the deep-cupped shell *C. hongkongensis* strain at later grow-out stage

日龄/d age	选择反应 SR	遗传获得/% GG	现实遗传力 h_R^2
180	0.757	9.742	0.431
270	0.677	8.769	0.386
360	0.809	8.759	0.461
平均值 mean	0.748±0.066	9.090±0.565	0.426±0.038

等报道的遗传获得略低,可能与牡蛎种类不同或养殖环境不同有关,上述不同种类牡蛎大小各异的遗传获得量也证明了这种差异。另外,

<http://www.scxuebao.cn>

本实验中壳高和ISD也获得了很高的选择反应,幼虫期到养成后期壳高的平均选择反应为0.363~0.668,养成后期ISD的平均选择反应为0.748,说明对深凹壳型香港牡蛎进行人工群体选育以获得生长速度快和深凹壳型的选育策略是有效的。研究结果也发现,选择组子代早期(幼虫期、中间培养期)大部分时期的壳高与对照组差异不明显,180日龄后壳高开始出现显著的差异,表明亲本对子代后期的表型性状影响更大,在海湾扇贝的群体选育研究中也有类似的结果^[17,29]。本实验的选择组和对照组的亲贝来源、性腺促熟、人工授精、幼虫培育、稚贝中间培育和后期养成的环境条件均保持一致,可认为选择组与对照组的差异是由于遗传差异引起。出现性状差异的主要原因是人工对壳型性状的选择,导致了选择组在控制该性状及其相关性状的遗传变化,从而产生了选择组和对照组在表型性状上的差异^[30-31]。本实验研究结果也很好证明了通过对香港牡蛎的壳型指数D进行选育,可以获得生长性状优良的深凹壳型香港牡蛎选育新品系。

选择合适的目标性状进行选择十分重要,Evans等^[32]的12个太平洋牡蛎同胞家系实验表明,单独以软体体质量为选择指标导致了选育后代低产,也就是说软体体质量对于太平洋牡蛎高产选育或许不是理想选择指标,有时因为不同性状之间不一定完全正相关关系,可能导致其他生长性状的负选择效应。现在已经清楚,对某一性状的直接选择可间接影响其他某一个或几个性状的选择^[30]。相对于牡蛎的其它性状,凹壳性状可以视为一种综合选育性状,因为根据ISD计算方法,凹壳性状与牡蛎壳高、壳长、壳宽都有密切的关系,一定程度上由这3个指数的值共同决定,而壳高、壳长、壳宽等性状是衡量牡蛎生长的重要性状指标。本实验以壳型指数D为目标,不仅获得了选育性状的良好选择反应,同时其他重要生长性状都获得了很好的正向选择效果。整个生长阶段(幼虫阶段、中期培养阶段以及后期养成阶段),选择组的壳高均高于对照组。特别是在360日龄时,选择组的壳高、壳长、壳宽、总重、软体体质量、出肉率、壳型指数D均显著大于对照组($P<0.05$),相对于对照组分别提高了8.55%、10.97%、19.25%、5.48%、16.34%、10.41%、8.76%。整个养成后期(180日龄~360日龄),选择组的壳高、

壳宽和壳型指数D始终显著大于对照组($P < 0.05$), 显示出良好的生长优势, 这说明凹壳性状的选育, 与生长速度在遗传机制上具有一定共性, 在表型上可体现出良好的协同进化性能。通过生长速度和壳型选育获得的太平洋牡蛎“海大1号”^[6]和美洲牡蛎“Wilde strain”品系^[5], 也证实了牡蛎的壳型和生长速度这两组不同性能存在内在的紧密联系。同时, 对1年龄的选择组和对对照组进行遗传相关性分析后发现, 两个实验组相关性结果基本一致, 壳型指数D与壳高、壳宽、出肉率的相关性较高, 表明对壳型指数D进行直接选育, 有利于对壳高、壳宽、出肉率的间接选育, 这说明通过可量化的壳型指数D进行壳凹性状的选育, 有望获得生长速度快、出肉率高的选育个体, 该结果也与华贵栉孔扇贝(*Chlamys nobilis*)^[33]和太平洋牡蛎^[34]的数量性状遗传相关性研究结果一致。综合一周年群体选育结果分析, 凹壳性状是一个十分具有选育价值的综合选育性状, 通过壳型指数D的选择不仅能获得壳型美观(深凹壳型)的牡蛎、而且能获得生长优良、出肉率高的香港牡蛎新品系。

现实遗传力通常通过同一时期的后代与亲本进行比较来估计^[30], 双壳贝类在培养周期内的环境变化较大, 该方法不太适用于双壳贝类。为了排除环境的影响, 可以使用建立选择组和控制组的选育方式, 同时保持选择组和控制组的养殖环境一致, 通过两个实验组的后代可以较准确地估计现实遗传力^[17]。重要性状的遗传力大小对于选择育种具有十分重要的意义, 在一定程度上决定了选育的成败, 通常认为遗传力大于0.20该性状才具备潜在的选育价值, 遗传力越大, 选育的潜力越大, 遗传改良的效果越显著。目前已报道的主要牡蛎种类的遗传力大小为0.20~0.50, 如欧洲牡蛎第二代选育群体中, 总重的现实遗传力为0.16~0.22^[35]。通过歧化选择得到智利牡蛎(*Ostrea chilensis*)30月龄的壳高遗传力为0.34±0.12, 向上选择组活体体质量现实遗传力为0.43±0.18~0.69±0.11, 向下选择组活体体质量现实遗传力为0.24±0.06~0.35±0.08^[36]。Newkirk^[37]和Losee^[38]采用半同胞资料估计了美洲牡蛎的幼体生长率遗传力为0.25~0.50。Lannan^[39]根据11~15个长牡蛎全同胞家系估测了幼体存活率遗传力约为0.31。Jarayabhand^[40]报道了泰国僧帽牡蛎(*Saccostrea cuculata*)上市规格生长率的现实遗传力为0.277±0.006。张跃环等^[29]估计了熊本牡蛎多嵴和无嵴品系第三代的壳高现实遗传力分别

为0.40、0.20, 鲜重的现实遗传力分别为0.43、0.19。王庆志等^[23]报道长牡蛎中、日、韩3个地理群体第三代的壳高的平均现实遗传力分别为0.447±0.226、0.471±0.291、0.367±0.167。不同种类的牡蛎遗传力均为中高等水平, 说明牡蛎存在着较大的遗传变异, 具备良好的选育潜力。同时不同种类的牡蛎和不同性状的遗传力估计值不一样, 选择遗传力大的牡蛎种类和性状进行选育, 可获得更大的选育效果。本实验中, 深凹壳型香港牡蛎选择组幼虫期、中间培养期、养成后期壳高的平均现实遗传力分别为0.207±0.095、0.364±0.065、0.381±0.102, 壳型指数D养成后期的平均现实遗传力为0.426±0.038, ISD的平均现实遗传力高于壳高, 表明对ISD进行选育有望获得更大的遗传改良效果。不同日龄的现实遗传力比某一时段的现实遗传力的平均值更具说服力, 从12日龄起, 壳高性状的现实遗传力均大于0.20, ISD在180日龄后的现实遗传力均大于0.30, 两个性状的现实遗传力均处于一个中高等水平, 表明深凹壳型香港牡蛎群体存在着较大的遗传方差和遗传改良潜力, 可进一步通过选育获得更大的选择反应。

综上所述, 深凹壳型香港牡蛎具有良好的遗传改良潜力, 本研究估测的深凹壳型香港牡蛎生长性状的遗传参数, 可以为香港牡蛎的遗传改良研究和制定育种方案提供参考依据。

参考文献:

- [1] 楼允东. 鱼类育种学[M]. 北京: 中国农业出版社, 1999. Lou Y D. Fish Breeding[M]. Beijing: China Agriculture Press, 1999(in Chinese).
- [2] 许飞, 郑怀平, 张海滨, 等. 海湾扇贝“中科红”品种与普通养殖群体不同温度下早期性状的比较[J]. 水产学报, 2008, 32(6): 876-883. Xu F, Zheng H P, Zhang H B, et al. Comparison on the larval traits between strain “Zhongkehong” and common cultured population of bay scallop *Argopecten irradians* under different temperature[J]. Journal of Fisheries of China, 2008, 32(6): 876-883(in Chinese).
- [3] 黄璞祎, 周一兵, 刘晓, 等. 不同温度下皱纹盘鲍“中国红”与各家系代谢和吸收效率的比较[J]. 大连水产学院学报, 2008, 23(1): 37-41. Huang P Y, Zhou Y B, Liu X, et al. Metabolism and absorption efficiency of “Chinese red” abalone *Haliotis discus hannai* at various temperatures with reference to

- the family strains[J]. Journal of Dalian Fisheries University, 2008, 23(1): 37-41(in Chinese).
- [4] 何毛贤. 马氏珠母贝红壳品系“南科珍珠红”的培育[J]. 热带海洋学报, 2006, 25(2): 58.
- He M X. “Nanke Pearl Red” breeding line of pearl oyster *Pinctada martensii*[J]. Journal of Tropical Oceanography, 2006, 25(2): 58(in Chinese).
- [5] Allen S K, Gaffney P M, Ewart J W. Genetic improvement of the Eastern oyster for growth and disease resistance in the Northeast[R]. NRAC fact sheet No. 210, College Park, MD: Northeastern Regional Aquaculture Center, 1993: 2.
- [6] 李玲蔚, 张哲, 马培振, 等. “海大1号”长牡蛎规模化人工育苗技术的研究[J]. 海洋湖沼通报, 2017(4): 139-144.
- Li L W, Zhang Z, Ma P Z, *et al.* Studies on the techniques of large-scale artificial reproduction of the Pacific oyster “Haida No.1”[J]. Transactions of Oceanology and Limnology, 2017(4): 139-144(in Chinese).
- [7] 于洋, 李琪, 张哲, 等. “海大2号”长牡蛎规模化育苗技术的研究[J]. 海洋湖沼通报, 2017(6): 122-128.
- Yu Y, Li Q, Zhang Z, *et al.* Studies on the techniques of large-scale artificial reproduction of the Pacific oyster “Haida No.2”[J]. Transactions of Oceanology and Limnology, 2017(6): 122-128(in Chinese).
- [8] 巫旗生, 宁岳, 曾志南, 等. 不同贝龄“金蛎1号”福建牡蛎数量性状的相关性和通径分析[J]. 厦门大学学报(自然科学版), 2018, 57(1): 72-78.
- Wu Q S, Ning Y, Zeng Z N, *et al.* Correlation and path analysis of quantitative traits of different-age “golden oyster #1” *Crassostrea angulata*[J]. Journal of Xiamen University (Natural Science), 2018, 57(1): 72-78(in Chinese).
- [9] 宁岳, 郭香, 曾志南, 等. 牡蛎育种研究进展[J]. 厦门大学学报(自然科学版), 2016, 55(5): 624-636.
- Ning Y, Guo X, Zeng Z N, *et al.* Progress on oyster breeding[J]. Journal of Xiamen University (Natural Science), 2016, 55(5): 624-636(in Chinese).
- [10] Lam K, Morton B. Mitochondrial DNA and morphological identification of a new species of *Crassostrea* (Bivalvia: Ostreidae) cultured for centuries in the Pearl River Delta, Hong Kong, China[J]. *Aquaculture*, 2003, 228(1-4): 1-13.
- [11] Wang H Y, Guo X M, Zhang G F, *et al.* Classification of Jinjiang oysters *Crassostrea rivularis* (Gould, 1861) from China, based on morphology and phylogenetic analysis[J]. *Aquaculture*, 2004, 242(1-4): 137-155.
- [12] 王海艳, 郭希明, 刘晓, 等. 中国近海“近江牡蛎”的分类和订名[J]. 海洋科学, 2007, 31(9): 85-86.
- Wang H Y, Guo X M, Liu X, *et al.* Classification of “Jin Jiang” oysters in China[J]. *Marine Sciences*, 2007, 31(9): 85-86(in Chinese).
- [13] 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[M]. 北京: 中国农业出版社, 2018.
- Fisheries and Fisheries Administration Bureau of the Ministry of Agriculture and Rural Areas, National Aquatic Technology Promotion Station, China Society of Fisheries. China fishery statistical yearbook[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2018(in Chinese).
- [14] Brake J, Evans F, Langdon C J. 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.
- [15] 盛志廉, 陈瑶生. 数量遗传学[M]. 北京: 科学出版社, 1999.
- Sheng Z L, Chen Y S. Quantitative genetics[M]. Beijing: Science Press, 1999(in Chinese).
- [16] Hadley N H, Dillon R T Jr, Manzi J J. Realized heritability of growth rate in the hard clam *Mercenaria mercenaria*[J]. *Aquaculture*, 1991, 93(2): 109-119.
- [17] Zheng H P, Zhang G F, Liu X A, *et al.* Sustained response to selection in an introduced population of the hermaphroditic bay scallop *Argopecten irradians irradians* Lamarck (1819)[J]. *Aquaculture*, 2006, 255(1-4): 579-585.
- [18] 王如才, 王昭萍. 海水贝类养殖学[M]. 青岛: 中国海洋大学出版社, 2008.
- Wang R C, Wang Z P. Science of marine shellfish culture[M]. Qingdao: China Ocean University Press, 2008(in Chinese).
- [19] Newkirk G F, Haley L E. Progress in selection for growth rate in the European oyster *Ostrea edulis*[J]. Marine Ecology Progress Series, 1982, 10(1): 77-79.
- [20] 葛建龙, 李琪, 于红, 等. 长牡蛎壳金选育群体生长性状的选择效应[J]. 水产学报, 2016, 40(4): 612-617.

- Ge J L, Li Q, Yu H, *et al.* Selection response in mass selection of golden shell Pacific oyster (*Crassostrea gigas*)[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2016, 40(4): 612-617(in Chinese).
- [21] 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.
- [22] Wang Q Z, Li Q, Kong L F, *et al.* Response to selection for fast growth in the second generation of Pacific oyster (*Crassostrea gigas*)[J]. *Journal of Ocean University of China*, 2012, 11(3): 413-418.
- [23] 王庆志, 李琪, 孔令锋, 等. 长牡蛎第三代选育群体生长性状的选择效应[J]. *水产学报*, 2013, 37(10): 1487-1494.
- Wang Q Z, Li Q, Kong L F, *et al.* Third generation evaluation of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) breeding lines selected for fast growth[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2013, 37(10): 1487-1494(in Chinese).
- [24] Nell J A, Sheridan A K, Smith I R. Progress in a Sydney rock oyster, *Saccostrea commercialis* (Iredale and Roughley), breeding program[J]. *Aquaculture*, 1996, 144(4): 295-302.
- [25] Nell J A, Hand R E. Evaluation of the progeny of second-generation Sydney rock oyster *Saccostrea glomerata* (Gould, 1850) breeding lines for resistance to QX disease *Marteilia sydneyi*[J]. *Aquaculture*, 2003, 228(1-4): 27-35.
- [26] Nell J A, Smith I R, Sheridan A K. Third generation evaluation of Sydney rock oyster *Saccostrea commercialis* (Iredale and Roughley) breeding lines[J]. *Aquaculture*, 1999, 170(3-4): 195-203.
- [27] 张跃环, 秦艳平, 张扬, 等. 熊本牡蛎多嵴和无嵴品系 F_1 生长性状的群体选育[J]. *中国水产科学*, 2016, 23(4): 882-889.
- Zhang Y H, Qin Y P, Zhang Y, *et al.* Population selection for growth in two strains of the Kumamoto oyster *Crassostrea sikamea*[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2016, 23(4): 882-889(in Chinese).
- [28] 张跃环, 秦艳平, 张扬, 等. 熊本牡蛎(*Crassostrea sikamea*)多嵴和无嵴品系二代生长性状的选择效应[J]. *海洋与湖沼*, 2016, 47(3): 581-586.
- Zhang Y H, Qin Y P, Zhang Y, *et al.* Selective effect of the second generation for fast growth in two strains of the Kumamoto oyster *Crassostrea sikamea*[J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2016, 47(3): 581-586(in Chinese).
- [29] Zheng H P, Zhang G F, Liu X, *et al.* Different responses to selection in two stocks of the bay scallop, *Argopecten irradians irradians* Lamarck (1819)[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2004, 313(2): 213-223.
- [30] Falconer D S, Mackay T F C. Introduction to quantitative genetics[M]. 4th ed. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 2000.
- [31] Liang J, Zhang G F, Zheng H P. Divergent selection and realized heritability for growth in the Japanese scallop, *Patinopecten yessoensis* Jay[J]. *Aquaculture Research*, 2010, 41(9): 1315-1321.
- [32] Evans S, Langdon C. Direct and indirect responses to selection on individual body weight in the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*)[J]. *Aquaculture*, 2006, 261(2): 546-555.
- [33] 郑怀平, 孙泽伟, 张涛, 等. 华贵栉孔扇贝1龄贝数量性状的相关性及通径分析[J]. *中国农学通报*, 2009, 25(20): 322-326.
- Zheng H P, Sun Z W, Zhang T, *et al.* Correlation and path analysis to quantitative traits of noble scallop *Chlamys nobilis* reeve at one-year old[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2009, 25(20): 322-326(in Chinese).
- [34] 王庆志, 李琪, 刘世凯, 等. 长牡蛎成体生长性状的遗传参数估计[J]. *中国水产科学*, 2012, 19(4): 700-706.
- Wang Q Z, Li Q, Liu S K, *et al.* Estimates of genetic parameters for growth-related traits in adult *Crassostrea gigas*[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2012, 19(4): 700-706(in Chinese).
- [35] Newkirk G F, Haley L E. Selection for growth rate in the European oyster, *Ostrea edulis*: Response of second generation groups[J]. *Aquaculture*, 1983, 33(1-4): 149-155.
- [36] Toro J E, Newkirk G F. Response to artificial selection and realized heritability estimate for shell height in the Chilean oyster *Ostrea chilensis*[J]. *Aquatic Living Resources*, 1991, 4(2): 101-108.
- [37] Newkirk G F, Haley L E, Waugh D L, *et al.* Genetics of larvae and spat growth rate in the oyster *Crassostrea*

- virginica*[J]. *Marine Biology*, 1977, 41(1): 49-52.
- [38] Losee E. Influence of heredity on larval and spat growth in *Crassostrea virginica*[J]. *Journal of the World Aquaculture Society*, 1978, 9(1-4): 101-107.
- [39] Lannan J E. Estimating heritability and predicting response to selection for the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*[J]. *Proceedings of the National Shellfisheries Association*, 1972, 62: 62-66.
- [40] Jarayabhand P, Thavornnyutikarn M. Realized heritability estimation on growth rate of oyster, *Saccostrea cucullata* Born, 1778[J]. *Aquaculture*, 1995, 138(1-4): 111-118.

Estimates of genetic parameters of growth-related traits for the selective breeding of deep-cupped shell *Crassostrea hongkongensis*

MO Riguan^{1,2}, XIAO Shu¹, QIN Yanping^{1,2}, ZHANG Yuehuan¹, MA Haitao¹, YU Ziniu^{1*}

(1. *Key Laboratory of Tropical Marine Biological Resources and Ecology, South China Sea Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Guangdong Key Laboratory of Applied Marine Biology, Guangzhou 510301, China;*
2. *University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China*)

Abstract: In order to breed a new strain with deep-cupped shell of *Crassostrea hongkongensis* and better growth traits, a breeding program of truncation selection was initiated based on the 2-year-old culture population of wild *C. hongkongensis* collected naturally from Taishan Town Bay, Guangdong Province. The index of shell depth was used as an indicator, with 10% retention rate and 1.755 selection strength. The genetic parameters including selection reaction, genetic gain and realized heritability in larval stage, intermediate cultivation stage and later grow-out stage were estimated. The results showed that the shell height and index of shell depth in selected group were higher than those in control group, and the genetic parameters increased with the growth of individuals, showing a favorable genetic improvement potential. The average selective reaction, genetic gain and realized heritability of shell height at larval stage was 0.363 ± 0.167 , $1.678\% \pm 0.416\%$ and 0.207 ± 0.095 , respectively; at intermediate cultivation stage was 0.639 ± 0.115 , $7.618\% \pm 2.666\%$, and 0.364 ± 0.065 , respectively; and later grow-out stage was 0.668 ± 0.179 , $8.861\% \pm 3.072\%$ and 0.381 ± 0.102 , respectively. At the later grow-out stage, the average selective reaction, genetic gain and realized heritability of index of shell depth was 0.748 ± 0.066 , $9.090\% \pm 0.565\%$, and 0.426 ± 0.038 , respectively. The research provided useful data for the breeding of a new strain with deep-cupped shell and good growth traits in *C. hongkongensis*.

Key words: *Crassostrea hongkongensis*; deep-cupped shell; index of shell depth; mass selection; genetic parameters

Corresponding author: YU Ziniu. E-mail: carlzyu@scsio.ac.cn

Funding projects: Guangdong Provincial Department of Science and Technology (2016B020233005); National Shellfish Industry Technology System (CARS-49)