

DOI: 10.3724/SP.J.1118.2018.17041

壳白长牡蛎品系生长和壳色性状遗传参数估计

邢德, 李琪, 张景晓

中国海洋大学, 海水养殖教育部重点实验室, 山东 青岛 266003

摘要: 以经过连续 4 代家系选育获得的壳白长牡蛎(*Crassostrea gigas*)选育系为亲本, 通过巢氏平衡设计建立了 30 个全同胞家系混合养殖, 采用微卫星多重 PCR 技术进行家系鉴定, 基于 REML 法估算 24 月龄壳白长牡蛎的生长性状和壳色性状的遗传参数。结果表明, 壳白长牡蛎品系壳高、壳长、总重、壳重、 L^* (明度)、 a^* (红绿轴色品指数)和 b^* (黄蓝轴色品指数)的遗传力为中高等水平, 依次为 0.35 ± 0.13 、 0.18 ± 0.09 、 0.20 ± 0.09 、 0.16 ± 0.08 、 0.16 ± 0.08 、 0.27 ± 0.11 和 0.19 ± 0.08 , 壳宽、肉重、出肉率、壳型指数 A 和壳型指数 B 的遗传力为低等水平, 依次是 0.07 ± 0.02 、 0.11 ± 0.06 、 0.02 ± 0.03 、 0.08 ± 0.06 和 0.11 ± 0.06 。壳高、壳长、壳宽、总重、壳重和肉重之间的遗传相关和表型相关均为正相关, 其中, 壳高、壳宽和总重与其他生长性状的相关性较高, 分别为 $0.40 \pm 0.65 \sim 0.90 \pm 0.14$ 、 $0.39 \pm 0.55 \sim 0.97 \pm 0.24$ 和 $0.50 \pm 0.66 \sim 0.99 \pm 0.02$ 。壳型指数 A 和壳型指数 B 与壳高均为较高的负相关, 分别为 -0.94 ± 0.16 和 -0.77 ± 0.19 , 表明仅以壳高性状为选育目标时, 可能不会对长牡蛎壳型改良产生作用。壳白长牡蛎壳色参数与生长性状之间的遗传相关范围为 $-0.09 \pm 0.42 \sim 0.91 \pm 0.74$, 不同性状间的遗传相关差异很大, 其中 L^* 与生长参数遗传相关较高, 为 $0.49 \pm 0.29 \sim 0.91 \pm 0.74$, 表明以壳高、壳长、总重和 L^* 任一个为选育目标时, 其他生长性状都可以获得提高。壳色参数间 L^* 与 a^* 负的相关性最高, 为 -0.96 ± 0.04 , L^* 与 b^* 和 a^* 与 b^* 相关性较低, 分别为 -0.08 ± 0.36 和 0.21 ± 0.31 , 表明以 L^* 为选育目标时, 可间接降低 a^* 值。本研究为合理制定壳白长牡蛎新品系育种方案 and 选择反应预测提供了参考依据。

关键词: 长牡蛎; 壳白品系; 生长性状; 壳色性状; 遗传力; 遗传参数估计

中图分类号: S917

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2018)01-0026-08

长牡蛎(*Crassostrea gigas*)又称太平洋牡蛎, 具有味道鲜美, 营养丰富, 环境适应能力强, 生长快等优点, 是世界上养殖范围最广、产量最高的经济贝类, 也是中国最重要的海水养殖种类之一, 2016 年中国牡蛎养殖产量达 457 万 t, 居世界首位^[1]。目前, 中国牡蛎良种匮乏, 养殖的苗种主要来源于未经遗传改良的野生群体, 单产低, 品质不好, 严重制约了牡蛎养殖业的发展。开展长牡蛎遗传改良, 选育优良的长牡蛎新品种是中国牡蛎养殖产业健康、可持续发展的重要保障。

壳色作为贝类的重要的表观性状, 在很大程度上影响消费者的喜好和水产商品价值。以壳色为选育性状进行定向选育已经在许多水产生物上

取得了重要进展^[2-4]。笔者自 2010 年开始进行连续 4 代家系选育^[5], 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系, 为长牡蛎新品种培育提供了重要素材。

遗传参数的估计是动物选择育种的一项基础性工作。其中, 遗传力和遗传相关在评估育种值、预测选择反应和育种方案设计中起着至关重要的作用, 是育种项目过程中最为重要的遗传参数^[6], 因此, 在长牡蛎选择育种中, 国内外学者对遗传参数的评估倍加关注。在国外, Dégremont 等^[7]通过建立 43 个全同胞家系置于 3 个地点养殖的方法评估了长牡蛎稚贝的生长和存活的狭义遗传力;

收稿日期: 2017-02-19; 修订日期: 2017-04-15.

基金项目: 国家自然科学基金项目(31372524); 泰山学者种业计划专家项目; 山东省科技发展计划项目(2016ZDJS06A06).

作者简介: 邢德(1992-), 男, 硕士研究生, 从事贝类遗传育种研究. E-mail: xingzhidezhi@126.com

通信作者: 李琪, 教授. E-mail: qili66@ouc.edu.cn

Evans 等^[8]利用 26 个全同胞家系评估了长牡蛎壳着色的广义和狭义遗传力。在国内, 王庆志等^[9-10]连续 3 年分别建立了 36 个、24 个和 32 个全同胞家系, 估测了长牡蛎幼体和成体生长性状的遗传力和遗传相关。王雪磊等^[11]利用 25 个全同胞家系评估了壳金长牡蛎的壳色性状遗传参数。然而, 在这些研究中, 大多采用了家系分开养殖的方法, 无法完全排除环境因素对遗传参数估计准确性的影响, 并且关注的性状指标较少, 没有对所有重要经济性状的遗传参数进行全面的估计。

本研究以壳白长牡蛎选育品系为素材, 利用巢氏平衡设计建立 30 个全同胞家系, 在相同养殖环境中进行混养, 消除环境因素影响; 以微卫星标记为家系鉴定手段, 全面评估了 24 月龄壳白长牡蛎品系 12 个生长和壳色性状指标的遗传参数, 旨在为壳白长牡蛎新品种的选育提供基础资料。

1 材料与方法

1.1 实验设计

2014 年从山东乳山海区养殖的第 4 代壳白长牡蛎家系中, 挑选个体较大、壳型规则、壳色性状优良的个体作为亲贝, 于室内进行人工促熟。辨别雌雄后, 选取性腺发育良好长牡蛎个体, 解剖采集精卵, 采用平衡巢氏设计, 一雄配三雌, 将精卵适量混合, 建立 30 个全同胞家系。授精完成后, 取亲贝的闭壳肌, 保存在 70%酒精中。

1.2 孵化、苗种培育和养成

受精完成后每个家系单独孵化。孵化在 5 L 孵化桶中进行, 孵化方式为静水孵化, 孵化密度控制在 30~50 个/mL, 温度控制在 23~24℃, 受精卵孵化后约 22 h, 发育至 D 形幼虫, 对每个交配组合的幼虫进行选优, 测量密度, 然后每组取等量 D 形幼虫混合放入 500 L 塑料桶中进行培养。苗种培养与养成参照王庆志等^[9]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。每天换水 1 次, 根据生长阶段, 投喂适量等边金藻(*Isochrysis galbana*)和扁藻(*Platymonas* sp.)。当牡蛎发育至眼点幼体阶段, 投放附着基采苗, 当牡蛎的壳高生长至 0.5~1.0 cm 时转入扇贝笼进行海上养成, 定期调整密度, 保证各笼

密度保持一致。2016 年 5 月从长牡蛎家系混养群体中随机采集 2 龄子代 528 个个体。

1.3 指标测定

1.3.1 生长性状测定 参考王庆志等^[12]的方法, 测定所有子代长牡蛎的壳高、壳长、壳宽、总重、壳重和肉重。出肉率按以下公式计算: 出肉率 (ISF)=肉重/总重×100%。壳型指数参照 Brake 等^[13]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%。取所有长牡蛎样品闭壳肌组织, 保存在 70%酒精中。

1.3.2 壳色性状测量 所有子代左壳先用清洁海水洗去泥沙, 放入质量分数为 6% 的次氯酸钠溶液中浸泡 2 h, 再用清洁海水冲洗, 除去附着物, 阴暗处晾干^[8]。使用计算机视觉系统 (CVS, computer vision system) 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 D₆₅(6500 kW) 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, 相机参数设置如下: 手动模式, 光圈值 f/5.6, 曝光时间 1/80 s, 无变焦, 无闪光, 白平衡为日光模式。照片像素设置为 3872×2592, 存储为 JPEG 格式^[14]。采用 Photoshop CS6 软件获取子代壳白性状颜色参数 L 、 a 、 b 值, 由于 L 、 a 、 b 值不是标准的颜色值, 需要进行数值转换, 转换公式如下^[15]:

$$L^* = \frac{\text{Lightness}}{255} \times 100$$

$$a^* = \frac{240a}{255} - 120$$

$$b^* = \frac{240b}{255} - 120$$

式中, 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^[16]。

1.4 家系鉴定

采用常规酚/氯仿法提取亲本和子代个体 DNA, 具体操作参照 Li 等^[17]。利用 4 组多重荧光 PCR 共 11 个微卫星位点对所有样本进行扩增, 多

重 PCR 反应的组合, 引物序列和最适 PCR 扩增条件等见表 1。PCR 的反应条件和反应程序参照 Liu 等^[18]的方法。用软件 GeneMarker 2.2.0 分析微卫星基因型, 使用 Cervus 3.0.7 基于最大似然法, 按照亲本交配方式, 进行可能性最大的亲缘关系分配^[8]。

1.5 数据分析

采用 Excel 2010 和 SPSS 18.0 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。所得数据按照 ASREML 软件的要求进行整理和排列, 建立多性状个体动物模型, 构建的具体模型如下:

$$Y_{ijk} = \mu + a_{ijk} + f_{ijk} + e_{ijk}$$

式中, Y_{ijk} 为性状观测值, μ 表示总体均值, a_{ijk} 为加性遗传效应, f_{ijk} 为家系效应(包括共同环境效应), e_{ijk} 为随机残差。采用 ASREML 软件中的约束极大似然法进行遗传参数的估计。

2 结果与分析

2.1 家系鉴定

子代 11 个微卫星位点的平均等位基因数为 6.3, 平均期望杂合度为 0.63, 多态信息含量(PIC)平均值为 5.9, 其中 8 个位点的 $PIC > 0.5$, 表现为高度多态性。在 95% 的置信度标准下, 模拟鉴定率均接近 100%。基于最大似然法, 516 个子代个体鉴定到父母本, 实际亲子鉴定成功率为 97.7%。亲子鉴定结果显示, 30 个家系之间的子代个体数存在较大差异, 介于 2~46。

2.2 表型性状

长牡蛎各家系生长和壳色性状的均值、标准差和变异系数等参数见表 2。生长性状参数中, 重量性状参数包括总重、壳重、肉重和出肉率的变异系数较高, 为 28.93%~43.15%, 具有较大的遗传改良潜力。相比之下, 壳高、壳长、壳宽、壳

表 1 长牡蛎微卫星多重 PCR 引物组合及特征
Tab. 1 Multiplexes of microsatellite markers for *Crassostrea gigas*

组合 编号	位点 locus	引物序列(5'-3') Primer sequence (5'-3')	退火 温度/℃ T_a	产物片段 大小/bp fragment length
Panel 1	<i>ucdCg-117</i>	F-TGTAAAACGACGGCCAGTCCAAGCTTGCACTCACTCAA 6-FAM R-GAGTGTCTCTGGTGTGCCAAAT	58	290
	<i>ucdCg-120</i>	F-TGTAAAACGACGGCCAGTGGGTGAGATTAGGGGGAGA 6-FAM R-CTCCATCAAACCTGCCAAAC	58	152
	<i>ucdCg-198</i>	F-TGTAAAACGACGGCCAGTGAAAGACACGACCGGAGAGA 6-FAM R-CTGATGATGTCCACACCTG	58	230
Panel 2	<i>ucdCg-146</i>	F-TGTAAAACGACGGCCAGTCGCTCTGGTCTTTGTTCCAT NED R-ACCCCAACAGATCACAATCC	58	218
	<i>Crgi3</i>	F-TGTAAAACGACGGCCAGTTAGGATGAGGCTGGCACCTTGGA NED R-GCCTGCCTTGCCCTTTGAGGAATA	58	161-173
	<i>uscCgi-210</i>	F-TGTAAAACGACGGCCAGTTTCACAATGAAGATGACAGTGC NED R-CCTCCTCTGCCTCCATATCA	58	316
Panel 4	<i>otgfa0_0129_E11</i>	TGTAAAACGACGGCCAGTTGACTGTTCTTCGTACCCATCA VIC AGGTGGAACGAGATTGCCTTT	50	155-165
	<i>otgfa0_0007_B07F</i>	TGTAAAACGACGGCCAGTTATCATCGCGCAATTCGTG VIC GCAACTTAGCTGGTCGTTC	50	279-295
	<i>Crgi4</i>	TGTAAAACGACGGCCAGTCCAAAACACGATAAGATACACTTTC VIC GATCAGTCCCTCACATCTTTCCTC	50	235, 238
Panel 6	<i>ucdCg-200</i>	F-TGTAAAACGACGGCCAGTAAAGTTGCTTTGCTGTCGTC PET R-CGCTAACGTGCTTCATTCAA	54	254
	<i>otgfa0_408293</i>	F-TGTAAAACGACGGCCAGTACCCTGGTTTGATCTGAGAAATG PET R-TCTAAGGAGTGTTGAGTGTTAGTAG	54	118-122

表 2 壳白长牡蛎品系生长和壳色性状表型参数
Tab. 2 Phenotypic parameters of growth and shell color related traits in strains of the white-shell *Crassostrea gigas*

性状 trait	个体数 number	均值 mean	标准差 SD	极小值 min	极大值 max	变异系数/% CV
壳高/mm shell height	516	100.24	15.58	55.82	157.02	15.54
壳长/mm shell length	516	58.08	10.11	27.99	122.70	17.41
壳宽/mm shell width	516	36.84	8.02	15.81	73.64	21.77
总重/g total weight	516	91.31	26.42	31.33	194.93	28.93
壳重/g shell weight	516	64.38	20.45	5.91	147.54	31.76
肉重/g meat weight	516	26.93	11.62	1.65	73.72	43.15
出肉率/% meat ratio	516	29.37	9.25	3.77	60.78	31.49
壳型指数 A ISA	516	0.37	0.08	0.02	0.79	21.62
壳型指数 B ISB	516	0.59	0.11	0.05	1.25	18.64
明度 L*	515	71.42	9.25	22.14	90.13	12.95
红绿轴色品指数 a*	515	-1.09	0.33	-1.82	-0.01	-30.28
黄蓝轴色品指数 b*	515	-2.49	1.98	-7.00	4.09	-79.52

型指数 A 和壳型指数 B 的变异系数较低, 为 15.54%~21.77%。壳色性状中, a^* 和 b^* 的均值分别为 -1.09 ± 0.33 和 -2.49 ± 1.98 , 接近 0, 表明在红绿轴和黄蓝轴上为中性色。

2.3 遗传参数

长牡蛎生长性状和壳色性状的遗传力、遗传相关和表型相关见表 3。壳高、壳长、壳宽、总重、壳重、肉重、出肉率、壳型指数 A、壳型指数 B、 L^* 、 a^* 和 b^* 的遗传力依次是 0.35 ± 0.13 、 0.18 ± 0.09 、 0.07 ± 0.02 、 0.20 ± 0.09 、 0.16 ± 0.08 、 0.11 ± 0.06 、 0.02 ± 0.03 、 0.08 ± 0.06 、 0.11 ± 0.06 、 0.16 ± 0.08 、 0.27 ± 0.11 和 0.19 ± 0.08 。壳高、壳长、壳宽、总重、壳重和肉重之间的遗传相关和表型相关均为正相关, 出肉率、壳型指数 A、壳型指数 B、 L^* 、 a^* 和 b^* 之间以及与其他生长性状之间存在负相关。在遗传相关方面, 壳高、壳宽和总重与其他生长性状的相关性较高, 分别为 $0.40\pm0.65\sim0.90\pm0.14$ 、 $0.39\pm0.55\sim0.97\pm0.24$ 和 $0.50\pm0.66\sim0.99\pm0.02$; 壳型指数 A 和壳型指数 B 与壳高均为较高的负相关, 分别为 -0.94 ± 0.16 和 -0.77 ± 0.19 ; L^* 与壳长、壳高和总重的遗传相关都为正相关, 分别为 0.49 ± 0.29 、 0.70 ± 0.25 、 0.54 ± 0.33 ; 而 a^* 和 b^* 与壳长、壳高和总重的遗传相关都为负相关, 且相关性不高; L^* 、 a^* 和 b^* 三者间的遗传相关性具有明显的差异性, L^* 与 a^* 负的相关性最高, 为 -0.96 ± 0.04 , L^* 与 b^* 和 a^* 与 b^* 相关性较低, 分别

为 -0.08 ± 0.36 和 0.21 ± 0.31 。

3 讨论

遗传力是遗传改良过程中至关重要的遗传参数, 遗传力估计对遗传育种具有重要的指导意义。国内外对长牡蛎产量性状遗传力评估的报道较多, 研究表明长牡蛎壳高、壳长、壳宽、肉重和总重的遗传力一般在 0.15~0.49、0.20~0.36、0.15~0.45、0.14~0.37 和 0.27~0.35 范围^[10, 19-21], 属中高等水平。然而, 在这些研究中, 家系大多分开单独养殖, 密度等环境因素的不同会造成家系之间出现差异, 导致遗传力估计不准确^[22]。本研究采用了家系混养的方式消除了家系间环境因素的差异, 获得的壳白长牡蛎品系壳高、壳长、壳重和总重的遗传力分别为 0.35 ± 0.13 、 0.18 ± 0.09 、 0.16 ± 0.08 和 0.20 ± 0.09 , 处于中高水平; 壳宽和肉重的遗传力为 0.07 ± 0.02 和 0.11 ± 0.06 , 处于低水平, 略低于已报道的长牡蛎生长性状遗传力。遗传力不仅是性状的特征, 而且也是群体和个体所处环境的特征, 基因型与环境互作效应能显著影响长牡蛎的体重、存活和产量^[23], 因而研究群体所处环境的不同, 评估出的遗传力可能有很大差异。此外, 个体生长阶段不同以及使用的遗传评估方法或遗传模型不同均会对遗传力的评估结果造成影响^[24-25]。王雪磊等^[11]利用 Lab 法评估了壳金长牡蛎的壳色 L^* 、 a^* 和 b^* 的遗传力为 $0.13\pm$

表 3 壳白长牡蛎品系生长和壳色性状遗传参数的表型相关(对角线下方)、遗传相关(对角线上方)和遗传力(对角线粗体)
Tab. 3 Estimates of phenotypic correlations (below diagonal), genetic correlations (above diagonal) and heritabilities (in bold on diagonal) for growth and shell color traits in the white-shell strain of *Crassostrea gigas*

表型性状 phenotypic trait	壳高 shell height	壳长 shell length	壳宽 shell width	总重 total weight	壳重 shell weight	肉重 meat weight	出肉率 meat ratio	壳型指数 A ISA	壳型指数 B ISB	明度 <i>L</i> *	红绿轴色 品指数 <i>a</i> *	黄蓝轴色 品指数 <i>b</i> *
壳高 shell height	0.35±0.13	0.79±0.14	0.83±0.38	0.89±0.09	0.88±0.11	0.90±0.14	0.40±0.65	-0.94±0.16	-0.77±0.19	0.49±0.29	-0.57±0.24	-0.43±0.28
壳长 shell length	0.49±0.04	0.18±0.09	0.39±0.55	0.90±0.15	0.81±0.20	0.97±0.24	0.81±0.73	-0.71±0.32	-0.17±0.40	0.70±0.25	-0.63±0.25	-0.28±0.34
壳宽 shell width	0.39±0.04	0.54±0.03	0.07±0.02	0.80±0.10	0.82±4.60	0.95±0.54	0.20±1.8	-0.58±0.79	0.15±0.05	0.79±0.91	-0.28±0.87	0.35±1.70
总重 total weight	0.64±0.03	0.46±0.04	0.38±0.04	0.20±0.09	0.99±0.02	0.98±0.07	0.50±0.66	-0.35±0.46	-0.29±0.41	0.54±0.33	-0.53±0.31	-0.24±0.35
壳重 shell weight	0.60±0.03	0.42±0.04	0.39±0.04	0.92±0.01	0.16±0.08	0.96±0.16	0.46±0.79	-0.27±0.51	-0.26±0.45	0.49±0.37	-0.52±0.33	-0.29±0.36
肉重 meat weight	0.42±0.04	0.32±0.04	0.19±0.04	0.70±0.03	0.35±0.04	0.11±0.06	0.62±0.46	-0.38±0.53	-0.12±0.50	0.72±0.35	-0.63±0.34	-0.09±0.42
出肉率 meat ratio	-0.04±0.05	0.001±0.05	-0.09±0.05	0.01±0.05	-0.38±0.04	0.69±0.02	0.02±0.03	-0.71±0.39	0.04±0.68	0.91±0.74	-0.50±0.61	0.16±0.55
壳型指数 A ISA	-0.37±0.04	0.18±0.05	0.64±0.03	-0.06±0.05	-0.03±0.05	-0.08±0.05	-0.11±0.07	0.08±0.06	0.51±0.41	-0.44±0.44	0.91±0.25	0.55±0.34
壳型指数 B ISB	-0.45±0.04	0.47±0.04	-0.48±0.71	-0.11±0.05	-0.11±0.05	-0.05±0.05	0.04±0.05	0.55±0.03	0.11±0.06	0.22±0.45	0.14±0.42	0.40±0.39
明度 <i>L</i> *	0.20±0.05	0.06±0.05	-0.04±0.05	0.07±0.05	0.02±0.05	0.12±0.05	0.11±0.05	-0.18±0.05	-0.14±0.05	0.16±0.08	-0.96±0.04	-0.08±0.36
红绿轴色品指数 <i>a</i> *	-0.23±0.06	-0.07±0.05	0.03±0.05	-0.02±0.05	0.03±0.05	-0.10±0.05	-0.14±0.05	0.19±0.05	0.16±0.05	-0.82±0.02	0.27±0.11	0.21±0.31
黄蓝轴色品指数 <i>b</i> *	-0.15±0.05	-0.01±0.05	0.10±0.05	0.02±0.05	0.05±0.05	-0.03±0.05	-0.06±0.05	0.16±0.05	0.15±0.05	-0.42±0.04	0.54±0.04	0.19±0.08

0.09~0.69±0.19。本研究中, 壳白群体壳色参数 L^* 、 a^* 和 b^* 的遗传力为 0.16±0.08~0.27±0.11, 与其研究结果相似。较高的壳色遗传力表明长牡蛎壳色性状可能受遗传控制程度较高^[8, 26], 以壳色作为选育目标, 选择反应的效果明显, 适宜用群体选育的方法来进行育种。本研究首次估计了长牡蛎壳型指数 A 和壳型指数 B 的遗传力, 分别为 0.08±0.06、0.11±0.06, 属于低水平遗传力。本研究中尽管采用家系混养的方式评估遗传力较为准确, 但是混养的各家系存活个体数介于 2~46 之间, 差异显著。家系个体数的不平衡会使部分数值缺失, 因而可能导致遗传力评估精度的降低^[27]。

遗传力较低的经济性状受多量微效基因的共同作用, 环境条件对其的影响较大, 因此在育种中如果对这些性状进行直接选育, 往往得不到预期的效果。然而, 根据遗传相关的关系, 从遗传力较高的性状来选择, 可间接地选育遗传力较低的性状。王庆志等^[10]报道了成体阶段长牡蛎的各生长性状间的表型相关和遗传相关均为正相关, 对成体阶段任意生长性状作为目标性状进行选育时, 其他生长性状均可达到间接的选育效果。本研究与之类似, 壳白长牡蛎品系的壳高、壳宽和总重与其他生长性状的相关性较高分别 0.40±0.65~0.90±0.14、0.39±0.55~0.97±0.24 和 0.50±0.66~0.99±0.02, 表明对壳白长牡蛎品系壳高、壳长和总重等生长性状进行选育时, 其他生长性状也可获得间接的较大的提高。牡蛎的壳型指数作为评价牡蛎品质的依据, 直接关系到牡蛎的商品价值, 优质的半壳牡蛎壳型指数 $A \geq 0.25$, 壳型指数 $B \geq 0.63$ ^[28]。然而, 本研究中壳型指数 A 和壳型指数 B 与壳高均为较高的负相关, 分别为 -0.94±0.16 和 -0.77±0.19, 表明仅以壳高性状为选育目标时, 可能不会对长牡蛎壳型改良发挥作用。

王照旗等^[29]报道了三角帆蚌(*Hyriopsis cumingii*)内壳颜色参数和生长性状相关性很低, 为 0.02~0.18。王雪磊等^[11]报道了壳金长牡蛎选育群体壳色参数与各生长性状之间的遗传相关范围为 -0.04~0.26, 颜色参数之间的遗传相关范围为 -0.25~0.37。本研究中, 壳白长牡蛎品系壳色参数与生长性状之间的遗传相关范围 -0.09±0.42~

0.91±0.74, 不同性状间的遗传相关差异较大, 其中 L^* 与生长参数遗传相关较高, 为 0.49±0.29~0.91±0.74, 壳色参数间, L^* 与 a^* 负的相关性最高为 -0.96±0.04, L^* 与 b^* 和 a^* 与 b^* 相关性较低, 分别为 -0.08±0.36 和 0.21±0.31, 暗示了壳白长牡蛎选育群体壳色性状 L^* 与生长性状间以及壳色性状 L^* 与 a^* 间可以进行互相选择。品种、环境条件和发育时期的不同可能使估计的遗传相关存在较大差异^[30], 以及长牡蛎壳白选育群体与壳金选育群体壳色遗传模式的不同^[26]可能是造成不同选育品系研究结果出现差异的原因。

综上所述, 以具有中高等水平遗传力的壳高、壳长、总重、壳重、 L^* 、 a^* 和 b^* 等作为壳白长牡蛎品系选育的目标性状, 预期能够达到良好的改良效果, 并且根据性状间遗传相关, 对壳高、壳宽、总重和 L^* 中的任意性状进行选育时, 其中的其他性状以及具有低等水平遗传力的壳宽、肉重和出肉率等性状可获得间接的选育效果。壳色参数 L^* 与 a^* 由于存在高的负相关, 以 L^* 为选育目标时, 可间接的降低 a^* 值; 然而, b^* 与其他性状遗传相关都较低, 需要对壳色参数 b^* 进行单独的性状选育。研究结果为壳白长牡蛎品系的良好选育提供了重要的参考资料。

参考文献:

- [1] Bureau of Fisheries, Ministry of Agriculture of China. China Fishery Statistical Yearbook[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2016. [中国农业部渔业局. 中国渔业统计年鉴[M]. 北京: 中国农业出版社, 2016.]
- [2] Ge J L, Li Q, Yu H, et al. Comparison of growth and survival among the hybrid offspring of three different shell color families of Pacific oyster (*Crassostrea gigas*)[J]. Journal of Fisheries of China, 2015, 39(3): 345-352. [葛建龙, 李琪, 于红, 等. 长牡蛎 3 种壳色家系间杂交子代生长和存活比较[J]. 水产学报, 2015, 39(3): 345-352.]
- [3] Yan X W, Zhang Y H, Huo Z M, et al. Studies on phenotypic traits of different shell color strains F_2 of Manila clam (*Ruditapes philippinarum*)[J]. Journal of Fisheries of China, 2010, 34(6): 881-889. [闫喜武, 张跃环, 霍忠明, 等. 不同壳色菲律宾蛤仔品系 F_2 的表型性状[J]. 水产学报, 2010, 34(6): 881-889.]
- [4] Xu F, Zheng H P, Zhang H B, et al. Comparison on the larval traits between strain "Zhongkehong" and common cul-

- tured population of bay scallop *Argopecten irradians* under different temperature[J]. Journal of Fisheries of China, 2008, 32(6): 876-883. [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.]
- [5] 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. [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.]
- [6] Gjedrem T, Baranski M. Selective Breeding in Aquaculture: An Introduction[M]. Amsterdam: Springer Press, 2009.
- [7] Dégremont 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.
- [8] Evans S, Camara M D, Langdon C J. Heritability of shell pigmentation in the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*[J]. Aquaculture, 2009, 286(3): 211-216.
- [9] 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. [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.]
- [10] 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. [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.]
- [11] Wang X L, Li Q, Yu H, et al. Estimates of genetic parameters for golden shell color and correlation with growth traits in the golden shell strain of Pacific oyster (*Crassostrea gigas*)[J]. Journal of Fisheries of China, 2016, 40(12): 1889-1896. [王雪磊, 李琪, 于红, 等. 长牡蛎壳金性状遗传参数评估及与生长性状的关联分析[J]. 水产学报, 2016, 40(12): 1889-1896.]
- [12] 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): 36-41. [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): 36-41.]
- [13] 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.
- [14] 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.
- [15] 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.
- [16] 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.
- [17] Li Q, Yu H, Yu R. Genetic variability assessed by microsatellites in cultured populations of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) in China[J]. Aquaculture, 2006, 259(1): 95-102.
- [18] Liu T, Li Q, Song J L, et al. Development of genomic microsatellite multiplex PCR using dye-labeled universal primer and its validation in pedigree analysis of Pacific oyster (*Crassostrea gigas*)[J]. Journal of Ocean University of China, 2017, 16(1): 151-160.
- [19] Lannan J E. Estimating heritability and predicting response to selection for the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*[J]. Proceedings of the National Shellfish Association, 1972, 62: 62-66.
- [20] Hedgecock D, Cooper K, Hershberger W. Genetic and environmental components of variance in harvest body size among pedigreed Pacific oysters *Crassostrea gigas* from controlled crosses[J]. Journal of Shellfish Research, 1991, 10(2): 516.
- [21] Kong N, Li Q, Yu H, et al. Heritability estimates for growth-related traits in the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) using a molecular pedigree[J]. Aquaculture Research, 2015, 46(2): 499-508.
- [22] Wang C M, Lo L C, Zhu Z Y, et al. Estimating reproductive success of brooders and heritability of growth traits in Asian sea bass (*Lates calcarifer*) using microsatellites[J]. Aquaculture Research, 2008, 39(15): 1612-1619.
- [23] Evans S, Langdon C. Effects of genotype $\times$ environment interactions on the selection of broadly adapted Pacific oysters (*Crassostrea gigas*)[J]. Aquaculture, 2006, 261(2): 522-534.
- [24] Liang J, Zheng H P, LI L, et al. Estimation of heritability for a cultured population of *Patinopecten yessoensis* Jay[J]. Marine Sciences, 2011, 35(3): 1-7. [梁峻, 郑怀平, 李莉, 等. 虾夷扇贝养殖群体的遗传力估算[J]. 海洋科学, 2011, 35(3): 1-7.]
- [25] Jiang X, Liu J Y, Lai Z F. Estimation of genetic parameter for low salinity tolerance and growth of *Haliotis diversicolor*

- supertexta*[J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2014, 45(3): 542-547. [蒋湘, 刘建勇, 赖志服. 九孔鲍(*Haliotis diversicolor supertexta*)耐低盐与生长性状的遗传参数评估[J]. 海洋与湖沼, 2014, 45(3): 542-547.]
- [26] Ge J L, Li Q, Yu H, et al. Mendelian inheritance of golden shell color in the Pacific oyster *Crassostrea gigas*[J]. *Aquaculture*, 2015, 441: 21-24.
- [27] 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): 223-236.
- [28] Coddington-Ring C. Evaluation of a mechanical grader for the improvement of the aquaculture production of the eastern oyster, *Crassostrea virginica*, in the Northern Gulf of Mexico[D]. Auburn, AL: Auburn University, 2012: 7-20.
- [29] Wang Z Q, Han X K, Bai Z Y, et al. Estimates of genetic parameters for inner shell color and growths traits during one year old stage in the purple strain of *Hyriopsis cumingii* using microsatellite based parentage assignment[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2014, 38(5): 644-650. [王照旗, 韩学凯, 白志毅, 等. 三角帆蚌紫色选育系 1 龄阶段内壳色及生长性状的遗传参数估计[J]. 水产学报, 2014, 38(5): 644-650.]
- [30] Falconer D S, Mackay T F C. Introduction to quantitative genetics[M]. 4th ed. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 2000. [Falconer D, Mackay T. 数量遗传学导论[M]. 第 4 版. 北京: 中国农业科技出版社, 2000.]

Estimates of genetic parameters for growth and shell color traits in the white-shell strain of Pacific oyster (*Crassostrea gigas*)

XING De, LI Qi, ZHANG Jingxiao

The Key Laboratory of Mariculture, Ministry of Education; Ocean University of China, Qingdao 266003, China

Abstract: The Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) is the most widely cultured shellfish in the world. There is considerable focus on improving selective breeding procedures for economic traits. We used specimens of the white-shell strain of *C. gigas* after four generations of family selection as parents to construct 30 full-sib families in a nested design. A mixed family approach combined with parentage analysis using highly polymorphic microsatellite makers and REML based on the animal model was used to estimate genetic parameters of white-shell *C. gigas* at the age of 24 months. The results showed that heritabilities of shell height, shell length, total weight, shell weight, L^* , a^* , and b^* were 0.35 ± 0.13 , 0.18 ± 0.09 , 0.20 ± 0.09 , 0.16 ± 0.08 , 0.16 ± 0.08 , 0.27 ± 0.11 , and 0.19 ± 0.08 , respectively. Shell width, meat weight, meat ratio, and indexes A and B of shell shape showed lower heritabilities of 0.07 ± 0.02 , 0.11 ± 0.06 , 0.02 ± 0.03 , 0.08 ± 0.06 , and 0.11 ± 0.06 , respectively. All phenotypic and genetic correlations among shell height, shell length, shell width, total weight, shell weight, and meat weight were positive. Genetic correlations were higher between shell height, shell length, total weight, and the other growth traits, ranging from 0.40 ± 0.65 to 0.90 ± 0.14 , 0.39 ± 0.55 to 0.97 ± 0.24 , and 0.50 ± 0.66 to 0.99 ± 0.02 , respectively. Genetic correlation between index A of shell shape and shell height was -0.94 ± 0.16 , and -0.77 ± 0.19 between index B of shell shape and shell height, suggesting that shell shape would not change if just shell height were selected in breeding programs. Genetic correlations were significantly different between shell color traits and growth traits, varying from -0.09 ± 0.42 to 0.91 ± 0.74 . Higher genetic correlations between L^* and growth traits indicated that direct selection on L^* (the same as shell height, shell length, and total weight) could improve other growth traits. There was a negative genetic correlation between L^* and a^* of -0.96 ± 0.04 . Conversely, genetic correlations were lower between L^* and a^* , and between a^* and b^* , suggesting that selection to improve L^* could also decrease a^* . This information will benefit genetic improvement of the white-shell strain of *C. gigas*.

Key words: *Crassostrea gigas*; white-shell; growth traits; shell color traits; heritability; genetic correlation

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