

DOI: 10.12264/JFSC2023-0109

壳紫长牡蛎家系生长存活比较及生长性状的遗传参数评估

李琳¹, 徐成勋¹, 李琪^{1,2}

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

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

摘要: 为了培育壳色和生长性状优良的壳紫长牡蛎(*Crassostrea gigas*)新品系, 2021 年通过家系选育的方式, 以壳色性状为主要选育指标, 建立了第 1 代壳紫长牡蛎选育群体。本研究以壳紫 F1 为亲本, 采用平衡巢式设计建立了 36 个全同胞家系, 并以野生长牡蛎为亲本建立对照组, 比较分析了各家系在生长和存活方面的性能表现; 同时利用多性状动物模型对壳紫家系幼虫和稚贝期的生长性状遗传参数进行了评估。结果显示, 不同生长阶段壳紫长牡蛎家系的存活率和壳高均值均高于对照组, 幼虫期分别提高了 1.49%~10.18%和 3.75%~15.94%, 稚贝期分别提高了 4.05%~16.94%和 15.95%~18.25%。不同壳紫家系的生长和存活情况也存在差异, 没有发现在存活率和生长性状方面同时具有优势的家系。壳紫长牡蛎幼虫期壳高和壳长的狭义遗传力范围分别为 0.43~0.84 和 0.49~0.80, 稚贝期壳高和壳长的遗传力分别为 0.15~0.33 和 0.18~0.37, 均属于中高等遗传力。不同生长阶段壳紫长牡蛎家系壳高和壳长的遗传相关与表型相关均为正相关, 幼虫期的相关系数分别为 0.67~0.97 和 0.17~0.51, 稚贝期为 0.77~0.99 和 0.14~0.65。本研究表明壳紫长牡蛎家系具有一定的生长和存活优势, 其壳高和壳长性状均具有较大的选育潜力。研究结果为培育壳紫长牡蛎新品系提供了重要参考。

关键词: 长牡蛎; 壳紫家系; 存活率; 生长性状; 遗传参数

中图分类号: S917

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2023)07-0841-11

长牡蛎(*Crassostrea gigas*)又称太平洋牡蛎, 具有营养价值高、生长速度快、对环境的适应性强等特点, 已成为世界上养殖范围最广、产量最高的海产经济贝类。牡蛎是我国主要的海水养殖贝类, 2021 年全国产量 582 万 t, 居世界首位^[1]。牡蛎养殖在我国海水养殖业中占有十分重要的地位。

贝类壳色是一种天然标记, 具有丰富的多态性。壳色作为最直观的表型性状, 可影响消费者的选择及贝类的商品价值^[2], 因此, 培育具有良好壳色性状的经济贝类具有广阔的市场前景。目前, 以壳色为目标性状进行选育已经在许多水生动物中取得了重要进展, 国内已培育出长牡蛎^[3-4]、文蛤(*Meretrix meretrix*)^[5]和海湾扇贝(*Argopecten irradians*)^[6-7]等贝类的壳色新品种,

极大地丰富了我国的贝类种质资源。在育种过程中, 笔者在长牡蛎“海大 4 号”中发现了紫壳色突变个体, 并结合家系选育和群体选育的技术构建了第 1 代壳紫长牡蛎选育群体, 有望培育出壳色性状稳定遗传的长牡蛎壳紫品系。

选择育种是进行新品系培育最有效的手段之一, 它可以积累个体中的优良基因并遗传给下一代^[8]。长牡蛎具有繁殖力强、世代间隔短和野生群体遗传变异水平高等特点^[9], 适于开展遗传选育工作。大量研究表明长牡蛎的壳色性状受遗传因素控制^[10-12], 并与生长和存活等重要的经济性状间存在某种联系^[13-14], 在选择育种过程中应综合考虑。通过家系选育对长牡蛎壳色性状进行选择, 在壳色纯化的同时, 进一步改良其生长和存

收稿日期: 2023-05-24; 修订日期: 2023-06-16.

基金项目: 国家贝类产业技术体系项目(CARS-49); 山东省农业良种工程项目(2021LZGC027).

作者简介: 李琳(1998-), 女, 硕士研究生, 研究方向为贝类遗传育种. E-mail: linli199806@163.com

通信作者: 李琪, 教授, 研究方向为海洋贝类遗传育种学和繁殖生物学. E-mail: qili66@ouc.edu.cn

活性状,可以获得综合性能优良的新品系。

表型性状的遗传参数评估是选择育种过程中的重要基础工作,其评估值的大小和准确度对育种策略的制定具有重要意义^[15]。目前,国内外已开展了一系列有关长牡蛎经济性性状遗传参数的评估工作。Evans 等^[16]通过评估长牡蛎贝壳色素的遗传力,探究了通过选择育种来改变贝壳总色素沉淀的可行性。赵宗武等^[17]对壳白长牡蛎幼虫生长性状的遗传参数进行了分析,发现各性状均具有中高等遗传力,可继续进行选育。Xu 等^[18]对长牡蛎壳黑品系的生长与壳色性状的相关性研究中发现,生长性状与壳黑色具有较高的遗传和表型相关,并以此为依据优化了下一步的选育策略。壳紫色长牡蛎作为一种新的壳色突变体,评估其生长性状的遗传参数,探讨其作为目标性状的继代选育潜力,对于长牡蛎壳紫新品系育种策略的制定具有至关重要的作用。

本研究以第 1 代长牡蛎壳紫选育群体为亲本,以壳紫色为主要选择目标,通过巢式设计建立了 36 个全同胞家系,分别比较了各家系在幼虫和稚贝阶段生长性状和存活率的差异,并对壳紫家系生长性状的遗传参数进行了评估,旨在为培育生长性状优良、壳色性状稳定遗传的壳紫长牡蛎新品系提供参考。

1 材料与方法

1.1 实验设计

本研究所用亲贝来自于 2021 年建立的第 1 代长牡蛎壳紫选育群体。2022 年 5 月,从该选育群体中挑选壳色纯正,性状优良的个体进行室内人工促熟。2022 年 6 月,亲贝性腺发育成熟后,采用解剖法辨别雌雄,挑选 12 个雄性个体和 36 个雌性个体。按照平衡巢式设计的方式,将每个雄性个体的精子分别与 3 个雌性个体的卵子在塑料桶里逐一混合均匀,共构建 36 个全同胞家系。同时,通过单对交配构建 3 个野生长牡蛎家系作为对照组。实验共有 32 个壳紫长牡蛎家系培育至稚贝期。

1.2 幼虫孵化与培育

人工授精完成后,将每个壳紫家系和对照组

家系的受精卵分别置于 100 L 聚乙烯塑料桶中进行孵化。孵化时幼虫密度需保持在 20~30 个/mL,海水温度控制在 24 ℃左右,整个过程始终保持微充气。孵化 22 h 后用 300 目筛绢收集 D 形幼虫,并重新置于干净的 100 L 塑料桶中进行培育,幼虫初始培育密度控制在 10 个/mL。幼虫培育参照王庆志等^[19]的方法,在培育过程中,每天换水 1 次,每次换水量为 1/3。每 2 天进行 1 次密度调整,消除密度对各家系的影响。根据幼虫的生长和摄食情况适时调整饵料的投喂比例和投喂量,前期主要投喂等鞭金藻(*Isochrysis galbana*),后期适当混合投喂扁藻(*Platymonas* sp.)和小球藻(*Chlorella vulgaris*)。在整个培育期间,各家系的管理操作基本保持一致,同时避免家系之间的交叉污染。

1.3 稚贝养成

当 30%左右的牡蛎幼虫出现眼点时,投放栉孔扇贝壳以供幼虫进行附着变态。待大部分幼虫附着完成后,停止采苗,然后转移到室外沉淀池进行暂养。待稚贝适应自然海区环境时,转移至荣成桑沟湾海区进行吊笼养殖,期间各笼所处的水体深度和养殖密度均保持相同。

1.4 生长和存活指标测定

在 D 形幼虫的第 1、6、11、16、21 天分别测定各个家系的密度,每个家系重复测量 3 次,以第 1 天幼虫密度为初始密度,计算幼虫存活率;从每个家系中随机选取 30 个幼虫,用卢戈氏液固定后,使用 Image-Pro Plus 图像分析软件 6.0 测量其壳长和壳高。

在稚贝阶段,以稚贝附着数为初始密度,分别统计第 90、180 和 270 日龄的各家系存活率;从每个家系中随机选取 30 个稚贝,在 90、180 和 270 日龄时,分别用游标卡尺测量稚贝的壳高和壳长,精确到 0.01 mm。

1.5 数据分析

采用 Excel 2019 和 SPSS 26.0 软件对幼虫和稚贝的生长和存活数据进行分析。利用 R 语言 ASReml 3.0 程序包中的约束极大似然法(REML)对各生长性状的遗传参数进行评估。采用个体动物模型,运用单性状分析法,计算不同生长阶段壳高和壳长的遗传力。运用双性状分析法,估计

同一生长阶段壳高与壳长之间的遗传相关与表型相关。建立个体动物模型:

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

式中, i, j, k 依次为父本编号, 母本编号, 个体编号。 Y_{ijk} 代表个体性状的观测值, μ 是性状的总体平均值, a_{ijk} 是加性遗传效应, f_{ijk} 为家系效应(包括共同环境效应), e_{ijk} 为随机残差。由于家系效应很小且对所测性状均不显著, 故将 f_{ijk} 去除, 因此, 模型最终简化为:

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

遗传力的计算公式为:

$$h^2=\frac{2\sigma_a^2}{\sigma_a^2+\sigma_e^2}$$

遗传相关与表型相关的计算公式为:

$$r_g=\frac{COV_g(x,y)}{\sqrt{\sigma_g(x)\cdot\sigma_g(y)}}$$
$$r_p=\frac{COV_p(x,y)}{\sigma_p(x)\cdot\sigma_p(y)}$$

式中, h^2 为遗传力, σ_a^2 为加性遗传方差, σ_e^2 为残差

方差, x, y 分别表示进行相关分析的两个性状, COV_g 和 COV_p 分别为两性状之间的遗传协方差组分和表型协方差组分, σ_g, σ_p 分别为遗传方差组分, 表型方差组分的标准差。

2 结果与分析

2.1 生长和存活性状的描述性统计

壳紫长牡蛎存活率和生长性状的表型参数值列于表 1。在不同生长阶段, 壳紫长牡蛎存活率的变异系数均较高, 幼虫期变异系数为 13.56%~52.85%, 稚贝期变异系数为 23.16%~52.67%。相比之下, 壳紫长牡蛎生长性状的变异系数则较低, 幼虫期壳高和壳长的变异系数分别为 5.67%~20.97%和 5.27%~23.86%, 稚贝期分别为 21.57%~33.08%和 22.56%~32.98%。以上结果表明存活率在各家系间的差异更为显著, 具有较大的遗传变异, 可继续对存活性状进行遗传改良。壳紫长牡蛎各性状的变异系数在整体上均随个体的生长而增大, 表明个体差异在不断增大。

表 1 壳紫长牡蛎存活和生长性状的描述性统计
Tab. 1 Description statistics of growth and survival traits of the purple shell *Crassostrea gigas*

日龄/d age	性状 trait	平均值 mean	最大值 max	最小值 min	标准差 SD	变异系数/% CV
1	壳高/ μm shell height	70.64	92.36	57.37	4.33	6.13
	壳长/ μm shell length	79.28	94.31	65.78	4.17	5.27
6	存活率/% survival rate	72.72	94.79	50.66	9.86	13.56
	壳高/ μm shell height	99.75	120.78	81.67	5.66	5.67
	壳长/ μm shell length	101.49	127.63	79.17	6.92	6.82
11	存活率/% survival rate	51.12	91.67	22.77	16.36	32.00
	壳高/ μm shell height	131.95	199.43	96.17	18.74	14.20
	壳长/ μm shell length	119.86	199.06	91.13	20.13	16.80
16	存活率/% survival rate	37.21	85.42	12.87	17.90	48.10
	壳高/ μm shell height	166.10	263.45	108.04	34.73	20.91
	壳长/ μm shell length	151.32	257.97	102.96	36.11	23.86
21	存活率/% survival rate	27.78	61.46	10.05	14.68	52.85
	壳高/ μm shell height	209.57	308.35	113.48	42.62	20.97
	壳长/ μm shell length	197.05	304.91	112.83	40.24	21.63
90	存活率/% survival rate	70.52	93.33	43.33	16.33	23.16
	壳高/mm shell height	19.81	34.91	6.89	4.27	21.57
	壳长/mm shell length	14.20	25.45	7.42	3.20	22.56
180	存活率/% survival rate	55.87	86.67	26.67	21.93	39.26
	壳高/mm shell height	33.59	52.98	18.10	11.11	33.08
	壳长/mm shell length	25.59	44.67	12.12	8.44	32.98
270	存活率/% survival rate	40.28	73.33	13.33	21.21	52.67
	壳高/mm shell height	37.91	56.96	20.01	10.12	26.68
	壳长/mm shell length	29.23	47.65	14.10	8.91	30.48

2.2 幼虫存活率的比较分析

由图 1 可知, 所有家系的存活率均呈现随日龄增加而下降的趋势。6 日龄时, 壳紫家系和对照组家系的存活率均较高。11 日龄时, 大部分家系的死亡率显著增加, 存活率下降明显。21 日龄时, 各家系的死亡率趋于稳定, 存活率波动范围较小。不同日龄壳紫家系的平均存活率均高于对照

组家系, 相对提高率为 1.49%~10.18%。其中 G6 和 G21 家系在 6 日龄后, 存活率显著低于对照组家系 ($P<0.05$), 21 日龄时的存活率仅为 11.09% 和 12.10%。而 G9、G15、G19、G22、G24 家系的存活率一直处于较高水平, 在 21 日龄时, 这些家系的存活率分别为 52.58%、54.60%、56.25%、59.12%、53.36%, 显著高于对照组 ($P<0.05$), 存活优势明显。

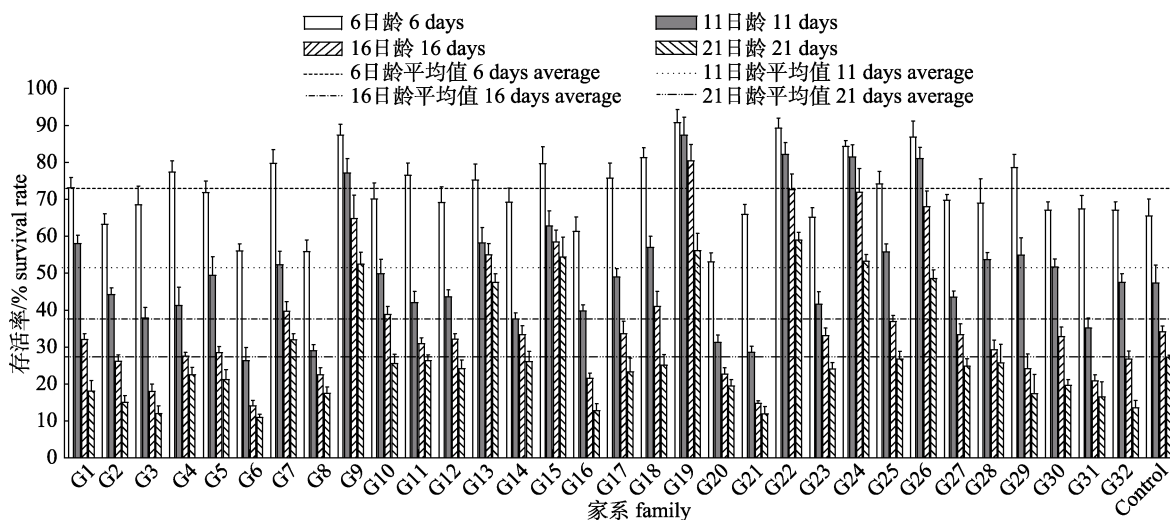


图 1 长牡蛎各家系幼虫期存活率的比较

Fig. 1 Comparison of survival rate of each full-sib family at larval stage of *Crassostrea gigas*

2.3 幼虫生长性状的比较分析

对幼虫期各家系的壳高性状进行比较分析, 结果发现, 不同日龄壳紫家系的壳高平均值均高于对照组家系, 相对提高率为 3.78%~15.90%。在 1 日龄和 6 日龄时, 各家系壳高均值间无明显差异 ($P>0.05$)。随着养殖时间增加, 幼虫生长速度变快, 11 日龄时, 大部分家系的壳高增长量明显。进一步分析表明, 不同家系在同一时期的壳高累积生长量不同, 幼虫的生长速度存在较大差异。其中 G10 家系在整个幼虫时期的生长速度缓慢, 壳高累积生长量最小, 低于其他壳紫家系和对照组家系。而 G6、G12、G14、G15、G28 家系生长速度较快, 21 日龄的累积生长量分别高出对照组 50.83%、53.54%、50.24%、58.60% 和 51.43%, 生长优势明显(图 2)。

2.4 稚贝存活率的比较分析

由图 3 可知, 随着养殖时间的增加, 各家系的存活率均出现明显降低。所有壳紫家系的平均

存活率均高于对照组, 相对提高率为 4.05%~16.94%。其中, G21 和 G32 家系的平均存活率在整个养成期间均处于较低水平, 270 日龄时的平均存活率仅为 16.67% 和 18.89%, 低于对照组家系。而 G15 和 G26 家系在不同日龄的平均存活率均较高, 下降幅度较小, 到 270 日龄时的平均存活率分别为 64.44% 和 68.89%, 高于其他壳紫家系和对照组家系, 具有明显的存活优势(图 3)。

2.5 稚贝生长性状的比较分析

对 90、180 和 270 日龄稚贝的壳高性状进行比较分析。随着养殖时间的增加, 各家系壳高性状的生长速度由快到慢, 生长趋势大致相同, 整体呈现上升趋势。在 90 日龄时, 所有家系壳高均值差异较小。180 日龄时, 各家系生长速度较快, 壳高累积增长明显, 相对于 90 日龄时的壳高均值提高了 69.56%。270 日龄时, 各家系壳高累积增长量较小, 生长速度缓慢。在不同生长阶段, 壳紫家系的壳高平均值均高于对照组家系, 相对提高

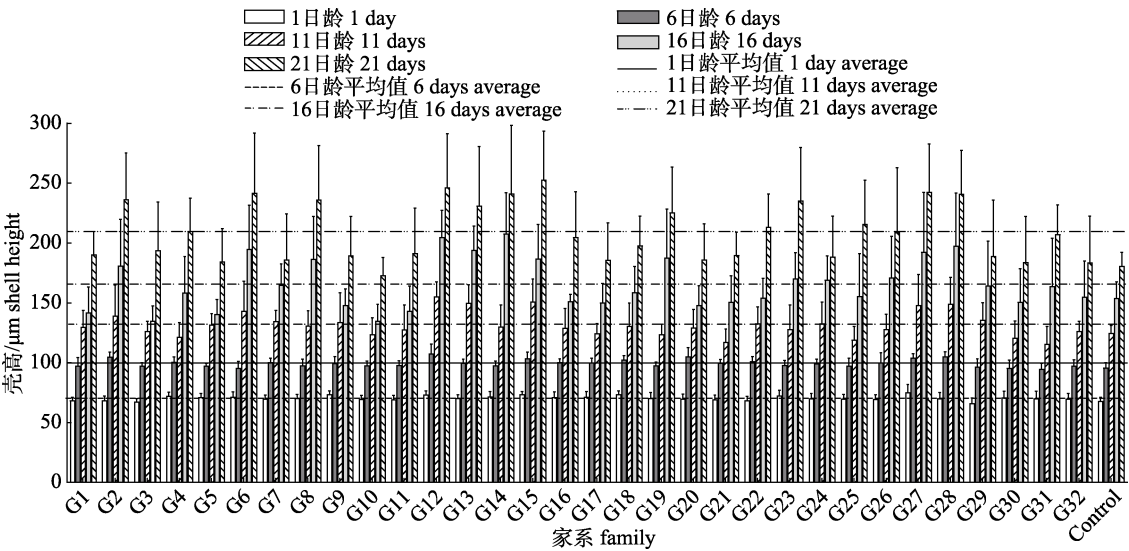


图 2 长牡蛎各家系幼虫期壳高性状的比较

Fig. 2 Comparison on shell height of each full-sib family of *Crassostrea gigas* at larval stage

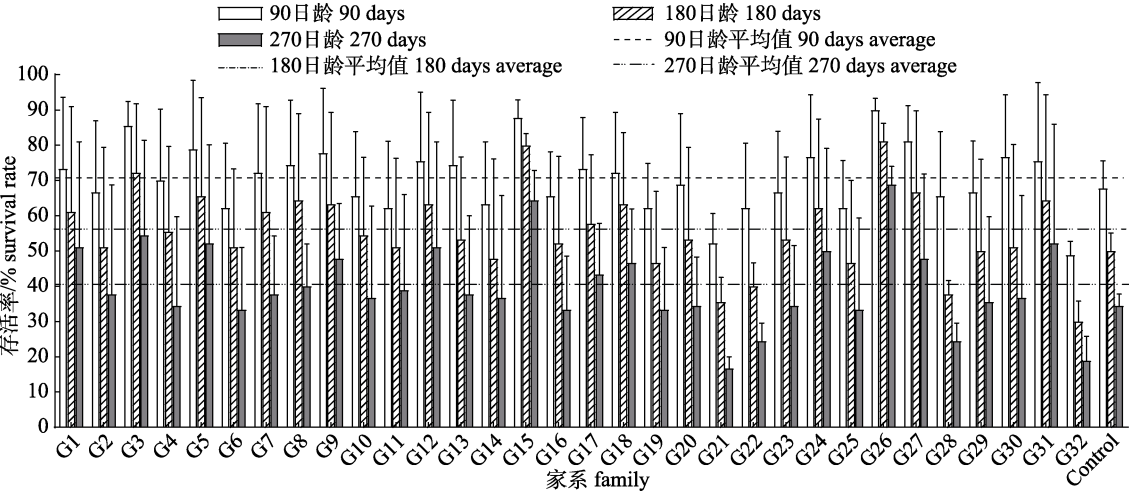


图 3 长牡蛎各家系稚贝期存活率的比较

Fig. 3 Comparison on survival rate of each full-sib family of *Crassostrea gigas* at juvenile stage

率为 15.95%~18.25%。其中 G11、G19 和 G20 家系在整个稚贝时期生长速度均较慢, 270 日龄时的壳高累积增长量处于所有壳紫家系的下游, 分别低于对照组家系 30.20%、22.27%和 26.38%。而 G24 和 G32 家系在 270 日龄时的累积生长量最大, 分别高于对照组家系 64.73%和 63.42%, 具有明显的生长优势(图 4)。

2.6 幼虫期和稚贝期生长性状的遗传参数

利用个体动物模型对壳紫长牡蛎生长性状的狭义遗传力进行估算。结果如表 2 所示, 壳紫长牡蛎的生长性状在不同日龄具有不同的遗传力。

在 1、6、11、16、21 日龄时, 壳高遗传力的范围在 0.43~0.81, 壳长遗传力的范围在 0.49~0.80, 均属于高等遗传力, 并呈现随幼虫日龄增加而变大的趋势。在 90、180 和 270 日龄时, 壳高性状的遗传力为 0.15~0.33, 壳长性状的遗传力为 0.18~0.37, 均属于中等遗传力。这些结果表明, 壳紫长牡蛎的生长性状在幼虫期和稚贝期均具有较大的遗传改良潜力。

壳紫长牡蛎生长性状的遗传相关和表型相关评估见表 3。在不同养殖时期, 壳紫长牡蛎的壳高和壳长性状之间均为正相关且遗传相关大于表型

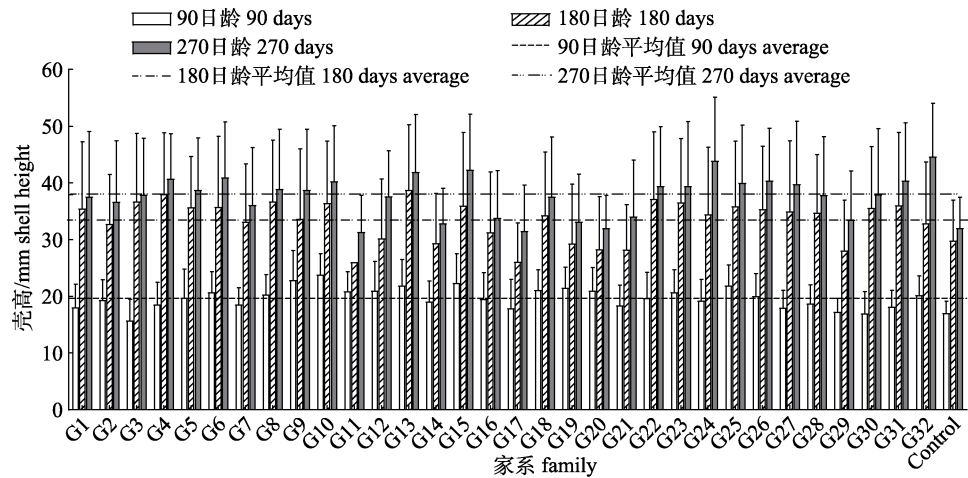


图 4 长牡蛎各家系稚贝期壳高性状的比较

Fig. 4 Comparison on shell height of each full-sib family of *Crassostrea gigas* at juvenile stage

表 2 壳紫长牡蛎幼虫期和稚贝期生长性状的方差组分和遗传力估计

Tab. 2 Variance components and heritability estimates for growth traits of purple shell *Crassostrea gigas* at larval and juvenile stages

日龄/d age	性状 trait	方差组分 variance component			遗传力 heritability
		σ_a^2	σ_e^2	$\sigma_a^2 + \sigma_e^2$	
1	壳高 shell height	7.75	8.79	16.54	0.43±0.10
	壳长 shell length	8.23	7.70	15.93	0.56±0.12
6	壳高 shell height	19.00	8.27	27.27	0.71±0.13
	壳长 shell length	24.60	20.46	45.06	0.56±0.11
11	壳高 shell height	189.05	164.83	353.88	0.61±0.12
	壳长 shell length	326.19	87.03	413.22	0.80±0.13
16	壳高 shell height	864.84	205.41	1070.25	0.84±0.13
	壳长 shell length	886.86	414.88	1301.74	0.74±0.13
21	壳高 shell height	1055.45	781.35	1836.80	0.67±0.13
	壳长 shell length	1268.47	370.15	1638.62	0.78±0.13
90	壳高 shell height	6.26	12.44	18.70	0.33±0.09
	壳长 shell length	3.87	6.61	10.48	0.37±0.09
180	壳高 shell height	18.69	105.69	124.38	0.15±0.06
	壳长 shell length	12.71	59.57	72.28	0.18±0.06
270	壳高 shell height	19.74	83.26	103.00	0.19±0.06
	壳长 shell length	16.21	65.07	81.28	0.20±0.07

注: σ_a^2 表示加性遗传方差, σ_e^2 表示残差方差。
Note: σ_a^2 means additive variance, σ_e^2 means residual variance.

表 3 壳紫长牡蛎幼虫期和稚贝期生长性状的遗传相关和表型相关

Tab. 3 Genetic and phenotypic correlations of growth traits of purple shell *Crassostrea gigas* at larval and juvenile stages

相关参数 correlation	日龄/d age							
	1	6	11	16	21	90	180	270
遗传相关 genetic correlation	0.67±0.13	0.70±0.11	0.75±0.09	0.97±0.02	0.97±0.02	0.85±0.07	0.99±0.10	0.77±0.13
表型相关 phenotypic correlation	0.17±0.06	0.35±0.05	0.41±0.05	0.51±0.05	0.50±0.05	0.65±0.02	0.14±0.04	0.31±0.03

相关,但相关性大小存在差异。幼虫期遗传相关和表型相关范围分别为 0.67~0.97 和 0.17~0.51。稚贝期遗传相关和表型相关范围分别为 0.77~0.99 和 0.14~0.65。

3 讨论

3.1 壳紫长牡蛎的生长和存活性状

选择育种是指利用群体内的加性遗传效应,对表型性状优良的个体进行长期连续的遗传改良,从而选育出新品种或新品系的方法^[20]。家系选育是选择育种的重要方式之一,通过建立全同胞家系或半同胞家系的方法对家系表型性状均值的高低进行选择,能更好地利用不同家系间的遗传变异^[21]。

进行家系选育的主要目的是改良选育动物与经济性状相关的表型特征。生长和存活性状是水产动物重要的经济性状,直接影响生产的产量和经济效益^[22]。通过家系选育技术,有望获得生产性能优良的长牡蛎家系。Dégremont 等^[23]在夏季高温季节筛选出了死亡率显著降低的家系。Taris 等^[24]通过建立全同胞家系对长牡蛎幼虫的大小进行选择,发现选育组幼虫比对照组生长速度提高了 10%,变异系数降低了 30%~40%。De Melo 等^[25]对长牡蛎进行了连续 5 代的家系选育,发现存活率的累积现实增益比对照组家系增加了 11.7%。本研究通过对比分析壳紫长牡蛎家系和野生对照组家系在幼虫期和稚贝期的生长和存活情况,发现不同生长阶段壳紫长牡蛎家系的存活率和壳高均值均大于对照组家系。这表明壳紫长牡蛎家系在生长和存活方面均具有一定程度的优势,选育潜力较高。与此相似,莫日馆等^[26]通过对深凹壳型香港牡蛎(*Crassostrea hongkongensis*)的选育,发现其生长和存活性状得到了正向选育的效果。王雪磊等^[27]在对长牡蛎壳金品系壳色纯化的过程中,发现其生长和存活性状也得到了同步改良。这些研究均表明壳型和壳色等表型性状与生长性状间在遗传角度上可能存在密切的相关性。因此,通过连续多代的家系选育,有望获得生产性能优良的长牡蛎壳紫家系。另外,壳紫长牡蛎家系的生长和存活情况也存在较大差异,没有发

现在生长和存活方面同时具有优势的家系。Barros 等^[28]研究发现不同时期海湾扇贝的生长和存活性状间均不存在相关性,这表明控制生长和存活性状的基因可能是独立且不相关的。而 Chi 等^[29]对长牡蛎幼虫期各性状的遗传相关进行了评估,结果显示生长和存活性状间存在负相关,这表明长牡蛎的这两种性状之间可能存在相互竞争的资源消耗机制^[30]。因此,应进一步对壳紫长牡蛎生长和存活性状的相关性进行探究,以便制定合理的育种计划开展壳紫长牡蛎新品系的培育工作。

3.2 壳紫长牡蛎生长性状的遗传参数

遗传力是水产动物选择育种中重要的遗传参数之一,它可以推断出种群中某一特定性状的潜在选择反应。一般情况下,将遗传力划分为 3 个水平: $h^2 \leq 0.10$ 为低等遗传力, $0.10 < h^2 < 0.40$ 为中等遗传力, $h^2 \geq 0.40$ 为高等遗传力^[15]。本研究评估了不同生长阶段壳紫长牡蛎家系生长性状的遗传力,发现幼虫期壳高和壳长的遗传力分别为 0.43~0.84 和 0.49~0.80,均属于高等遗传力。方佳峰等^[31]等用单性状分析法评估了壳橙长牡蛎各性状的遗传力,幼虫期壳高和壳长的遗传力分别为 0.19~0.36 和 0.17~0.28,为中等遗传力,低于本研究结果。这表明壳紫长牡蛎幼虫的生长性状受遗传因素控制较高,具有较大的选育价值。壳紫家系稚贝期壳高和壳长性状的遗传力分别为 0.15~0.33 和 0.18~0.37,为中等遗传力。Gomes 等^[32]估测的长牡蛎收获时壳高遗传力为 0.34 ± 0.05 。Kong 等^[33]采用动物模型估计了 45 个长牡蛎家系在 12 月龄时生长性状的遗传力,各性状遗传力在 0.35~0.49 之间。张景晓等^[34]采用 REML 法估算了经过两代家系选育后的长牡蛎“海大 1 号”壳高和壳长的遗传力,分别为 0.22~0.37 和 0.16~0.18,均为中等遗传力,与本研究得出的结论相似。此外,本研究发现不同日龄壳紫长牡蛎生长性状的遗传力存在差异,且稚贝期的遗传力相比于幼虫期有所下降,这可能与遗传或环境因素有关。幼虫期各家系养殖环境基本保持一致,受环境因素影响较小,差异主要来源于亲本的遗传基础。而长牡蛎稚贝期间养殖在海区,遗传力差异受环境

影响较大。由于海区环境因子波动较大,环境方差在表型总方差中占的比例增大,加性遗传方差的比例减小,从而导致稚贝期的遗传力降低。因此,在壳紫长牡蛎幼虫期对其生长性状进行改良,预期会取得良好的结果。

生物的数量性状间大多存在不同程度的相互关联,估计两个性状间的相关性是选择目标性状的常用方法,可以用来推测重要经济性状的选育潜力^[35]。Wang 等^[36]发现文蛤的各生长性状和质量性状间均存在显著正相关。王庆志等^[37]研究发现长牡蛎成体不同生长阶段壳高和壳长性状间的相关性均为正相关,壳高和壳长性状之间可以相互选择。Collet 等^[38]研究表明长牡蛎幼虫的生长速度与变态后稚贝的生长速度之间存在显著的正相关。本研究中,壳紫长牡蛎壳高和壳长性状的遗传相关均为正相关,这表明这两个性状在壳紫长牡蛎中可能是由同一组基因控制的。因此,在对壳高性状进行选择时,壳长也会获得间接选育。两个性状间的表型相关由遗传相关和环境因素共同决定^[8]。本研究中,壳紫长牡蛎家系各生长性状间的表型相关存在差异,可能是由基因与环境的相互作用引起的。此外,同一性状在不同环境中的遗传相关也会存在不同。邢德等^[39]发现壳白长牡蛎的生长和壳色性状在不同环境中的遗传相关小于 0.8,基因与环境互作效应明显,需要针对不同的环境选育不同适应性的家系。而 Vu 等^[40]发现福建牡蛎(*Crassostrea angulata*)的收获体重在两种不同养殖环境中的遗传相关接近于 1,没有发生明显的基因型与环境互作效应。这些研究结果表明,为了更好地制定育种计划,应该继续对不同环境中的壳紫长牡蛎的遗传参数进行评估,从而选育出适应不同养殖环境的壳紫长牡蛎品系。

4 结论

本研究比较分析了长牡蛎壳紫家系和野生对照家系的存活率和生长性状的性能表现,发现在不同养殖时期,所有壳紫长牡蛎家系的存活率和壳高性状的平均值均高于对照组家系,表明壳紫长牡蛎家系具有明显的生长存活优势。进一步对壳紫长牡蛎家系各生长性状的遗传参数进行评

估,发现其壳高和壳长性状均具有中高等遗传力,继代选育的潜力较高。壳高和壳长性状之间存在显著的正相关,可以进行间接选育。本研究结果为壳紫长牡蛎新品系的培育提供了重要参考。

参考文献:

- [1] Bureau of Fisheries of Ministry of Agriculture and Rural Affairs, National Fisheries Technology Extension Center, China Society of Fisheries. China Fishery Statistical Yearbook[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2022. [农业农村部渔业渔政管理局. 中国渔业统计年鉴[M]. 北京: 中国农业出版社, 2022.]
- [2] Alfnes F, Guttormsen A G, Steine G, et al. Consumers' willingness to pay for the color of salmon: a choice experiment with real economic incentives[J]. American Journal of Agricultural Economics, 2006, 88(4): 1050-1061.
- [3] Ge J L, Li Q, Yu H, et al. Selection response in mass selection of golden shell Pacific oyster (*Crassostrea gigas*)[J]. Journal of Fisheries of China, 2016, 40(4): 612-617. [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.]
- [4] Han Z Q, Li Q, Liu S K, et al. Genetic variability of an orange-shell line of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* during artificial selection inferred from microsatellites and mitochondrial COI sequences[J]. Aquaculture, 2019, 508: 159-166.
- [5] Wu Y P, Chen A H, Zhang Y, et al. Analysis on selection effect and growth advantage of a fifth-generation selected line of red shell colored *Meretrix meretrix*[J]. Marine fisheries, 2022, 44(3): 340-349. [吴杨平, 陈爱华, 张雨, 等. 文蛤红壳色选育系 G5 的生长优势及选择效应分析[J]. 海洋渔业, 2022, 44(3): 340-349.]
- [6] Wang C, Liu B, Li J, et al. Introduction of the Peruvian scallop and its hybridization with the bay scallop in China[J]. Aquaculture, 2011, 310(3-4): 380-387.
- [7] Zheng H P, Zhang G F, Liu X, et al. Establishment of different shell color lines of bay scallop *Argopecten irradians* Lamarck (1819) and their development[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2003, 34(6): 632-639. [郑怀平, 张国范, 刘晓, 等. 不同贝壳颜色海湾扇贝 (*Argopecten irradians*) 家系的建立及生长发育研究[J]. 海洋与湖沼, 2003, 34(6): 632-639.]
- [8] Gjerdem T, Baranski M. Selective Breeding in Aquaculture: An Introduction[M]. Springer, 2010.
- [9] Newkirk G F. Applied breeding of commercially important

- molluscs: a summary of discussion[J]. *Aquaculture*, 1983, 33(1-4): 415-422.
- [10] Wan S, Li Q, Liu T, et al. Heritability estimates for shell color-related traits in the golden shell strain of Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) using a molecular pedigree[J]. *Aquaculture*, 2017, 476: 65-71.
- [11] 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.
- [12] Han Z Q, Li Q. Mendelian inheritance of orange shell color in the Pacific oyster *Crassostrea gigas*[J]. *Aquaculture*, 2020, 516: 734616.
- [13] Brake J, Evans F, Langdon C. Evidence for genetic control of pigmentation of shell and mantle edge in selected families of Pacific oysters, *Crassostrea gigas*[J]. *Aquaculture*, 2004, 229(1-4): 89-98.
- [14] 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.]
- [15] Falconer D S, Mac Kay T F C. Introduction to Quantitative Genetics[M]. Chu M X, trans. 4th ed. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 2000: 127-135. [Falconer D S, Mac Kay T F C. 数量遗传学导论[M]. 褚明星, 译. 第 4 版. 北京: 中国农业科技出版社, 2000: 127-135.]
- [16] 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.
- [17] Zhao Z W, Li Q, Zhang J X, et al. Genetic parameters and growth traits in white shell families of Pacific oyster (*Crassostrea gigas*)[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2019, 43(2): 315-321. [赵宗武, 李琪, 张景晓, 等. 壳白长牡蛎家系幼体生长存活比较及生长性状遗传参数评估[J]. *水生生物学报*, 2019, 43(2): 315-321.]
- [18] Xu L, Li Q, Yu H, et al. Estimates of heritability for growth and shell color traits and their genetic correlations in the black shell strain of Pacific oyster *Crassostrea gigas*[J]. *Marine Biotechnology*, 2017, 19(5): 421-429.
- [19] 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.]
- [20] Wang J Y, Chen G H. Quantitative Genetics and Animal Breeding[M]. Nanjing: Southeast University Press. 2004, 243-244. [王金玉, 陈国宏. 数量遗传与动物育种[M]. 南京: 东南大学出版社. 2004, 243-244]
- [21] Xiao S, Yu Z N. Review of selective breeding research and practice in oyster cultivation[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2008, 32(2): 287-295. [肖述, 喻子牛. 养殖牡蛎的选择育种研究与实践[J]. *水产学报*, 2008, 32(2): 287-295.]
- [22] Cruz P, Ibarra A M. Larval growth and survival of two catarina scallop (*Argopecten circularis*, Sowerby, 1835) populations and their reciprocal crosses[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1997, 212(1): 95-110.
- [23] 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.
- [24] Taris N, Ernande B, McCombie H, et al. Phenotypic and genetic consequences of size selection at the larval stage in the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*)[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2006, 333(1): 147-158.
- [25] De Melo C M R, Durland E, Langdon C. Improvements in desirable traits of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, as a result of five generations of selection on the West Coast, USA[J]. *Aquaculture*, 2016, 460: 105-115.
- [26] Mo R G, Xiao S, Qin Y P, et al. Comparison of growth and survival traits among different deep-cupped shell shape families of *Crassostrea hongkongensis*[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2019, 26(5): 869-882. [莫日馆, 肖述, 秦艳平, 等. 深凹壳型香港牡蛎家系生长与存活性状比较[J]. *中国水产科学*, 2019, 26(5): 869-882.]
- [27] Wang X L, Li Q, Kong L F, et al. Construction and comparison of growth and survival among different golden shell families of Pacific oyster (*Crassostrea gigas*)[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2016, 40(11): 1683-1693. [王雪磊, 李琪, 孔令锋, 等. 壳金长牡蛎家系的建立及生长和存活性状的比较[J]. *水产学报*, 2016, 40(11): 1683-1693.]
- [28] Barros J, Winkler F M, Velasco L A. Heritability, genetic correlations and genotype-environment interactions for growth and survival of larvae and post-larvae of the Caribbean scallop, *Argopecten nucleus* (Mollusca:

- Bivalvia)[J]. *Aquaculture*, 2018, 495: 948-954.
- [29] Chi Y, Li Q, Liu S, et al. Genetic parameters of growth and survival in the Pacific oyster *Crassostrea gigas*[J]. *Aquaculture Research*, 2021, 52(1): 282-290.
- [30] Rauw W M, Kanis E, Noordhuizen-Stassen E N, et al. Undesirable side effects of selection for high production efficiency in farm animals: a review[J]. *Livestock Production Science*, 1998, 56(1): 15-33.
- [31] Fang J F, Li Q. Estimation of genetic parameters for growth traits of larvae and juveniles of the orange-shell strain of Pacific oyster[J]. *Periodical of Ocean University of China*, 2020, 50(11): 38-44. [方佳峰, 李琪. 长牡蛎壳橙品系幼虫和稚贝的生长性状遗传参数评估[J]. *中国海洋大学学报*, 2020, 50(11): 38-44.]
- [32] Gomes R B, Dybas P R, da Silva F C, et al. Estimates of genetic parameters for growth and survival in Pacific oyster (*Crassostrea gigas*)[J]. *Boletim do Instituto de Pesca*, 2018, 44(2):1-9.
- [33] 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.
- [34] Zhang J X, Li Q, Xu C X, et al. Estimates of genetic parameters of growth-related traits in *Crassostrea gigas* 'Haida No.1' [J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2018, 25(5): 998-1003. [张景晓, 李琪, 徐成勋. 长牡蛎‘海大 1 号’生长性状的遗传参数评估[J]. *中国水产科学*, 2018, 25(5): 998-1003.]
- [35] Kenway M, Macbeth M, Salmon M, et al. Heritability and genetic correlations of growth and survival in black tiger prawn *Penaeus monodon* reared in tanks[J]. *Aquaculture*, 2006, 259(1-4): 138-145.
- [36] Wang H X, Chai X L, Liu B Z. Estimation of genetic parameters for growth traits in cultured clam *Meretrix meretrix* (Bivalvia: Veneridae) using the Bayesian method based on Gibbs sampling[J]. *Aquaculture Research*, 2011, 42(2): 240-247.
- [37] 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, 刘士凯, 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.]
- [38] Collet B, Boudry P, Thebault A, et al. Relationship between pre-and post-metamorphic growth in the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg)[J]. *Aquaculture*, 1999, 175(3-4): 215-226.
- [39] Xing D, Li Q, Zhang J X. Genotype by environment (G×E) interaction for growth and shell color traits in the white-shell strain of Pacific oyster (*Crassostrea gigas*)[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2019, 43(2): 474-482. [邢德, 李琪, 张景晓. 壳白长牡蛎基因型与环境互作(G×E)效应分析[J]. *水产学报*, 2019, 43(2): 474-482.]
- [40] Vu S V, Gilmour A R, Nguyen N T H, et al. Does genetic correlation change across environments for harvest whole weight and its uniformity in the Portuguese oyster (*Crassostrea angulata*)[J]. *Aquaculture*, 2021, 536: 736444.

Comparison and evaluation of genetic parameters of growth and survival in purple shell families of Pacific oyster (*Crassostrea gigas*)

LI Lin¹, XU Chengxun¹, LI Qi^{1,2}

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

2. Laboratory for Marine Fisheries Science and Food Production Processes, Qingdao National Laboratory for Marine Science and Technology, Qingdao 266237, China

Abstract: The Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) has become the economically valued shellfish with the widest range of cultivation and highest yield in the world because of its high nutritional value, strong reproductive ability, and extensive environmental adaptability. Its unique shell color not only influences the choice of consumers, but also affects the commodity value. In previous breeding practices, we found a purple shell color mutant in “Haida No. 4” of *C. gigas*, and combined the techniques of family selection and mass selection to construct the first generation of a *C. gigas* breeding population with purple shells. However, the genetic stability of shell color, growth, and survival performance of purple-shelled *C. gigas* remain unclear. To develop a new strain with excellent shell color and growth characteristics, a nested mating design was used to construct 36 full-sib families based on the first generation breeding population of purple-shelled *C. gigas*. Simultaneously, unselected individuals were used as parents to produce three control groups by mating in single pairs to compare and analyze the differences in growth and survival traits of these families at various developmental stages. The genetic parameters of shell height and shell length of purple-shelled *C. gigas* were evaluated using a multi-trait animal model. Compared to the control groups, all purple-shelled families had higher average shell height and survival rates at various developmental stages, which increased by 1.49%–10.18% and 3.75%–15.94% during the larval stage and 4.05%–16.94% and 15.95%–18.25% during the juvenile stage, respectively. There were also significant differences in the growth and survival traits among the different families. No family was found to excel in both survival and growth traits, which will need to be further improved for the following selective program. The heritability of shell height and shell length of *C. gigas* during the larval stage were 0.43–0.84 and 0.49–0.80, while those during the juvenile stage were 0.15–0.33 and 0.18–0.37, respectively, all indicating middle to high heritability. The genetic and phenotypic correlations of shell height and shell length at different developmental stages were positive, with correlation coefficients of 0.67–0.97 and 0.17–0.51 at the larval stage and 0.77–0.99 and 0.14–0.65 at the juvenile stage, respectively. This study demonstrated that the purple-shelled families of *C. gigas* have certain growth and survival advantages over other families and that the selection for shell height and shell length traits shows promising potential. This study provides a reference for the development of a purple-shelled strain of *C. gigas*.

Key words: *Crassostrea gigas*; purple shell family; survival; growth; genetic parameter

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