

长牡蛎幼体生长性状的遗传力及其相关性分析

王庆志,李琪,刘士凯,孔令锋,郑小东,于瑞海

(中国海洋大学 水产学院,山东 青岛 266003)

摘要: 采用平衡巢式设计方法和人工授精技术,每个雄体配3个雌体,构建了12个半同胞家系和36个全同胞家系。应用数量遗传学的全同胞组内相关分析法,利用SPSS软件的GLM过程计算表型变量的原因方差组分,估算了长牡蛎幼体生长性状的遗传力。结果表明,5~25日龄幼体壳高狭义遗传力估计值为0.161~0.771,壳长狭义遗传力估计值为0.139~0.814,其中利用父系半同胞组内相关法估计壳高的遗传力依次为0.387、0.364、0.262、0.378、0.161,壳长的遗传力依次为0.383、0.398、0.302、0.361、0.139,二者均为中等遗传力。雌性亲本间半同胞个体具有较大的变异程度,存在着较大的母性效应;由雄性遗传方差组分估计的遗传力准确可靠,由父系半同胞组内相关法计算的狭义遗传力是长牡蛎幼体遗传力的无偏估计值。长牡蛎幼体不同生长时期壳高和壳长的遗传相关和表型相关均为正相关,相关系数的范围分别为0.091~0.820、0.224~0.360,表明以壳高或壳长为参数进行选育时,均可达到改良生长性状的效果。[中国水产科学,2009,16(5):736-743]

关键词: 长牡蛎; 幼体; 生长性状; 遗传力; 遗传相关

中图分类号: S91

文献标识码: A

文章编号: 1005-8737-(2009)05-0736-08

长牡蛎(*Crassostrea gigas*)也称太平洋牡蛎,属于瓣鳃纲,珍珠贝目,牡蛎科,自然分布于日本、中国和韩国。由于其生长速度快、环境适应性强、肉味鲜美,成为世界上养殖范围最广、产量最大的海洋贝类,2006年世界产量达460万t^[1]。目前,长牡蛎在中国南北沿海均有养殖,养殖所需苗种主要依靠人工育苗,所用亲本都来源于未经过遗传改良的养殖群体^[2]。近几年,随着养殖海区环境的恶化,长牡蛎出现死亡率高、出肉率低、肉质差等问题,导致其市场价格偏低,达不到牡蛎活体出口标准,严重影响了中国牡蛎养殖业的发展。因此,进行长牡蛎的遗传改良,培育具有优质、高产、抗逆等优良性状的新品种,已成为牡蛎养殖业亟待解决的问题。杂交、选择等常规育种手段在贝类的遗传改良中已取得成效,如国际上通过定向选育使欧洲牡蛎(*Ostrea edulis*)和悉尼岩牡蛎(*Saccostrea commercialis*)的生长速度得到显著提高;

使美洲牡蛎(*Crassostrea virginica*)对尼氏单孢子虫病(MSX)具有较强的抗性,日本马氏珠母贝(*Pinctada fucata martensii*)壳宽得到增加^[3];长牡蛎后代的夏季死亡率显著降低^[4-5],生长率和出肉率得到提高^[6-7]。中国在皱纹盘鲍(*Haliotis discus hannai*)^[8]、海湾扇贝(*Argopecten irradians*)^[9]、栉孔扇贝(*Chlamys farreri*)^[10]等贝类的遗传改良研究也取得了进展。

遗传力是反映性状遗传能力大小的重要遗传参数,在育种值估计、选择指数确定、选择反应预测、选择方法比较以及育种规划决策等方面,起着十分重要的作用^[11]。自20世纪70年代以来,动物选择育种理论已开始应用于鱼^[12]、虾^[13-14]、贝^[15-23]等水产动物的育种研究。中国在水产动物方面的选择育种工作开展较晚,目前仅见对长毛对虾(*Fenneropenaeus penicillatus*)^[24]、罗氏沼虾(*Macrobrachium rosenbergii*)^[25]、海胆(*Strongylocentrotus intermedius*)^[26]、鲤(*Cyprinus*

收稿日期: 2009-01-12; 修订日期: 2009-03-04.

基金项目: 国家863计划项目(2006AA10A409).

作者简介: 王庆志(1982-),男,博士研究生,从事水产动物遗传育种学研究. E-mail: wqzlm@126.com

通讯作者: 李琪. Tel: 0532-82031622; E-mail: qili66@ouc.edu.cn

carpio)^[27]、刺参 (*Apostichopus japonicus* Selenka)^[28]、中国明对虾 (*Fenneropenaeus chinensis*)^[29]、大菱鲆 (*Scophthalmus maximus*)^[30] 等部分性状遗传参数的报道。在中国,长牡蛎的遗传改良研究刚刚起步,迄今还没有生长性状遗传参数分析的报道。本研究通过巢式设计建立全同胞和半同胞家系,利用二因素系统分组的方差、协方差分析,对长牡蛎早期生长性状的遗传力和遗传相关进行估计,旨在为建立长牡蛎科学合理的育种方法和策略提供必要的理论依据。

1 材料与方法

1.1 实验设计

实验所用亲贝为威海本地养殖的长牡蛎群体。选取300个左右健康无损伤、性状优良的个体进行室内促熟。辨别雌雄后,选取性腺发育良好的12个雄性和36个雌性牡蛎,解剖采集精卵,将适量精卵混合进行授精,采用Comstock等^[31]建立的巢式交配设计,每个雄性牡蛎分别与3个雌性牡蛎交配,共构建12个半同胞家系和36个全同胞家系。

1.2 孵化与苗种培育

将构建的36个家系长牡蛎分别放在盛有过滤海水的200 L聚乙烯桶中培育,水温控制在24℃左右,孵化密度20~30个/mL, D形幼体时期密度调整到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,投喂适量等鞭金藻 (*Isochrysis galbana*) 和扁藻 (*Platymonas* sp.)。保持各家系幼体密度相同,投饵、换水、充气等操作一致,各家系之间严格避免相互混杂。每个家系分别随机选取30个个体,测量5、10、15、20和25日龄的壳高和壳长(μm)。

1.3 数据分析

生长性状数据的方差分析及协方差分析使用SPSS16.0软件的一般线性模型(General line model, GLM)。数据分析前对所有参数进行正态性检验(Kolmogorov-Smirnov)。二因素系统分组的方差分析及协方差分析的数学模型为:

$$x_{ijk}=s_i+d_{ij}+e_{ijk}+\mu$$

其中, x_{ijk} 表示某性状第 k 个个体的生长指标, μ 表示总体均值, s_i 表示第 i 个雄性效应, d_{ij} 表示第 i 个雄性内第 j 个个体的雌性效应, e_{ijk} 表示随机误差变量。全同胞资料表型变量的方差组成如表1所示,全同胞资料表型变量间的协方差组成如表2所示。

1.4 遗传参数计算

根据全同胞资料作二因素系统分组方差分析可得到3个遗传力估计值^[32],即:

$$h_s^2=4\sigma_s^2/(\sigma_s^2+\sigma_D^2+\sigma_e^2),$$

$$h_D^2=4\sigma_D^2/(\sigma_s^2+\sigma_D^2+\sigma_e^2),$$

$$h_{SD}^2=2(\sigma_s^2+\sigma_D^2)/(\sigma_s^2+\sigma_D^2+\sigma_e^2)。$$

式中, h_s^2 、 h_D^2 、 h_{SD}^2 分别为父系半同胞、母系半同胞和全同胞估计的狭义遗传力, σ_s^2 、 σ_D^2 、 σ_e^2 分别为父系半同胞、母系半同胞和全同胞个体间方差。

根据全同胞资料作二因素系统分组方差分析及协方差分析,可以得到3个遗传相关的估计值^[32],即:

$$r_s=cov_S(x, y)/\sigma_{Sx} \cdot \sigma_{Sy},$$

$$r_D=cov_D(x, y)/\sigma_{Dx} \cdot \sigma_{Dy},$$

$$r_{(S+D)}=cov_S(x, y) + cov_D(x, y) / \sqrt{(\sigma_{Sx}^2 + \sigma_{Dx}^2)(\sigma_{Sy}^2 + \sigma_{Dy}^2)}。$$

式中, r_s 、 r_D 、 $r_{(S+D)}$ 分别为父系半同胞、母系全同胞和全同胞个体间估计的遗传相关, σ_s^2 和 σ_D^2 意义上。由于后2个估计值受显性效应和母体效应影响较大,相比之下第1个估计值较为无偏,因此,采用第1个公式计算性状间的遗传相关系数作为结果^[19]。表型相关的计算公式为: $r_p=cov_P(x, y)/\sigma_{Px} \cdot \sigma_{Py}$ 。

2 结果与分析

2.1 长牡蛎幼体不同生长时期的表型参数

长牡蛎幼体不同生长时期表型参数的平均值、标准差和变异系数如表3所示,所有参数经检验均符合正态分布,并且随着幼体的生长,壳高和壳长的变异系数分别逐渐增加,表明幼体生长性状的个体差异不断增大。

表1 全同胞家系表型变量组成的方差分析
Tab. 1 Variance analysis for components of phenotypic variation of full-sib families

变异来源 Source of variance (SV)	自由度 Degree of freedom (df)	平方和 Sum of square (SS)	均方 Mean square (MS)	期望平方 Expected mean square (EMS)
雄亲间 Sires	$S-1$	SS_s	MS_s	$\sigma_e^2 + k\sigma_D^2 + k\sigma_s^2$
雄内雌亲间 Dams	$S(D-1)$	SS_D	MS_D	$\sigma_e^2 + k\sigma_D^2$
后裔个体间 Progenies	$SD(k-1)$	SS_e	MS_e	σ_e^2
总和 Total	$SDk-1$	SS_T		

注: S 为雄性亲本数; D 为每一雄性亲本所配雌性亲本数; k 为每一雌性亲本的后裔数.

Note: S is the numbers of sires; D is the number of dams; k is the number of progenies of every dam.

表2 全同胞家系表型变量组成的协方差分析
Tab. 2 Covariance analysis for components of phenotypic variation of full-sib families

变异来源 Source of variance (SV)	自由度 Degree of freedom (df)	叉积 Sum of cross product (CP)	均积 Mean product (MP)	期望均积 Expected mean product (EMP)
雄亲间 Sires	$S-1$	CP_s	MP_s	$cov_e(x, y) + kcov_D(x, y) + kdcov_s(x, y)$
雄内雌亲间 Dams	$S(D-1)$	CP_D	MP_D	$cov_e(x, y) + kcov_D(x, y)$
后裔个体间 Progenies	$SD(k-1)$	CP_e	MP_e	$cov_e(x, y)$
总和 Total	$SDk-1$	CP_T		

注: S 为雄性亲本数; D 为每一雄性亲本所配雌性亲本数; k 为每一雌性亲本的后裔数; $cov_s(x, y)$ 为父系半同胞协方差, $cov_D(x, y)$ 为母系半同胞协方差, $cov_e(x, y)$ 为全同胞个体间协方差.

Note: S is the number of sires; D is the number of dams; k is the number of progenies of every dam; $cov_s(x, y)$ is the covariance of sires half-sibs; $cov_D(x, y)$ is the covariance of dams half-sibs; $cov_e(x, y)$ is the covariance of full-sibs.

表3 不同日龄长牡蛎幼体的壳长和壳高参数
Tab. 3 Parameters of shell length and shell height of *Crassostrea gigas* larvae

项目 Item	5 d		10 d		15 d		20 d		25 d	
	SH/ μm	SL/ μm								
平均数 Mean	81.95	87.84	107.88	104.21	140.05	126.82	191.72	173.24	241.75	216.85
标准差 SD	4.25	3.86	7.04	6.25	14.31	11.98	29.79	29.31	39.24	37.12
变异系数/% Coefficient of variation	5.19	4.40	6.52	6.00	10.22	9.45	15.54	16.92	16.23	17.12

注: SH表示壳高, SL表示壳长; 变异系数为标准差与平均数的比值.

Note: SH means shell height. SL means shell length. Coefficient of variation indicates the ratio of standard deviation to mean.

2.2 长牡蛎幼体不同生长期生长性状的方差分析和协方差分析

长牡蛎幼体不同生长期壳长和壳高的方差和协方差分析分别如表4和表5所示。方差和协方差

分析结果表明,长牡蛎幼体在孵化后第5天、10天、15天、20天、25天,雄亲间和雄内雌亲间的壳长、壳高及壳长和壳高间的 F 检验结果均存在极显著差异 ($P < 0.01$),可进行遗传力估计。

表 4 长牡蛎幼体不同生长时期表型变量组成的方差分析
Tab. 4 Variance analysis for components of phenotypic variation of *C. gigas* larvae at different stages

日龄/d Age	性状 Traits	变异来源 Source of variance (SV)								
		雄亲间 Sires			雄内雌亲间 Dams			后裔间 Progenies		总和 Total
		df	MS	F	df	MS	F	df	MS	df
5	SH	11	324.13	26.256**	24	128.13	10.379**	1044	12.35	1080
	SL	11	215.61	19.279**	24	85.30	7.627**	1044	11.18	1080
10	SH	11	586.89	27.465**	24	210.83	5.867**	1044	35.93	1080
	SL	11	600.50	21.103**	24	245.28	8.62**	1044	28.46	1080
15	SH	11	2568.66	16.736**	24	1349.25	8.791**	1044	153.48	1080
	SL	11	1977.98	18.892**	24	991.55	9.47**	1044	104.70	1080
20	SH	11	7568.98	57.143**	24	2624.37	18.097**	1044	454.46	1080
	SL	11	6932.94	49.908**	24	2667.11	13.45**	1044	402.90	1080
25	SH	11	9815.44	22.023**	24	5330.78	12.654**	1044	1046.94	1080
	SL	11	9715.55	20.676**	24	6067.08	11.402**	1044	1062.84	1080

注: SH表示壳高, SL表示壳长; df为自由度, MS为均方, F为均方比, **表示组间F检验差异性极显著(P<0.01).

Note: SH means shell height, SL means shell length; df means degree of freedom, MS means mean square, F means F-value; ** means significant difference among groups (F-test, P<0.01).

表 5 长牡蛎幼体不同生长时期表型变量组成的协方差分析
Tab. 5 Covariance analysis for components of phenotypic variation of *C. gigas* larvae at different stages

日龄/d Age	变异来源 Source of variance (SV)								
	雄亲间 Sires			雄内雌亲间 Dams			后裔间 Progenies		总和 Total
	df	MP	F	df	MP	F	df	MP	df
5	11	228.39	137.64**	24	112.58	67.85**	1044	1.66	1080
10	11	419.77	121.94**	24	120.05	34.87**	1044	3.44	1080
15	11	242.38	5.24**	24	142.77	3.09**	1044	46.25	1080
20	11	1441.75	8.57**	24	842.10	5.01**	1044	168.26	1080
25	11	1393.72	5.71**	24	795.74	3.26**	1044	244.22	1080

注: df为自由度, MP为均积, F为均积比, **表示组间F检验差异性极显著(P<0.01).

Note: df means degree of freedom, MP means mean product, F means F-value; ** means significant difference among groups (F-test, P<0.01).

2.3 表型变量的原因方差组分和表型变量间的原因协方差组分

根据方差分析结果与期望均方的方差组分构成,可以建立由全同胞和半同胞协方差估计的各个原因方差组分的对应关系,依据关系如表6所示。根据协方差分析结果与期望均积的协方差组分的构成,可以建立由全同胞和半同胞协方差估计的各个原因协方差组分的对应关系,依据关系见表7。

2.4 长牡蛎不同生长时期壳长与壳高的遗传力和遗传相关估计

根据表6计算的父系半同胞、母系半同胞和全同胞个体间遗传方差组分估测长牡蛎幼体5 d、10

d、15 d、20 d、25 d日龄时的壳长和壳高的遗传力(表8)。壳高和壳长的父系半同胞遗传力为0.161~0.387和0.139~0.398,母系半同胞遗传力为0.461~0.686和0.570~0.814,全同胞遗传力为0.311~0.536和0.354~0.564。各性状以母系全同胞遗传力估计值最高,全同胞个体间遗传力估计值次之,父系半同胞遗传力估计值最低。根据表7计算的父系半同胞遗传协方差组分,分别估测5、10、15、20、25日龄长牡蛎幼体的壳长和壳高的遗传相关和表型相关(表9)。壳高和壳长的遗传相关和表型相关,分别为0.091~0.725和0.224~0.360,均为正相关。

表 6 长牡蛎幼体不同时期表型变量的原因方差组分
Tab. 6 Causal components of phenotypic variance of *C. gigas* larvae at different stages

日龄/d Age	性状 Traits	方差组分 Variance component				
		σ_s^2	σ_D^2	σ_e^2	$\sigma_s^2 + \sigma_D^2$	$\sigma_T^2 = \sigma_s^2 + \sigma_D^2 + \sigma_e^2$
5	SH	2.18	3.86	16.47	6.04	22.51
	SL	1.45	2.47	11.18	3.92	15.10
10	SH	4.18	5.83	35.93	10.01	45.94
	SL	3.95	7.23	28.46	11.17	39.63
15	SH	13.55	39.86	153.48	53.41	206.89
	SL	10.96	29.56	104.70	40.52	145.22
20	SH	54.94	72.33	454.46	127.27	581.73
	SL	47.40	75.47	402.90	122.87	525.77
25	SH	49.83	142.79	1046.94	192.62	1239.56
	SL	40.54	166.81	962.84	207.35	1170.18

注: SH表示壳高, SL表示壳长.

Note: SH means shell height, SL means shell length.

表 7 长牡蛎幼体不同生长时期表型变量组成的协方差组分
Tab. 7 Components of phenotypic covariance of *C. gigas* larvae at different stages

协方差 Covariance	日龄 Age				
	5 d	10 d	15 d	20 d	25 d
$cov_s(x, y)$	1.29	3.33	1.11	6.66	6.64
$cov_D(x, y)$	3.70	3.89	3.22	22.46	18.38
$cov_e(x, y)$	1.66	3.44	46.25	168.26	244.22
$cov_p(x, y)$	6.64	10.66	50.57	197.38	269.24

表 8 根据长牡蛎幼体不同时期生长性状遗传方差组分估计的遗传力
Tab. 8 Heritabilities of growth traits in *C. gigas* larvae at different stages

遗传力估计方法 Estimation methods of h^2	5 d		10 d		15 d		20 d		25 d	
	SH	SL								
父系半同胞 Sires of half-sibs	0.387	0.383	0.364	0.398	0.262	0.302	0.378	0.361	0.161	0.139
母系半同胞 Dams of half-sibs	0.686	0.654	0.508	0.729	0.771	0.814	0.497	0.574	0.461	0.570
全同胞 Full-sibs	0.536	0.519	0.436	0.564	0.516	0.558	0.438	0.467	0.311	0.354

注: SH表示壳高, SL表示壳长.

Note: SH means shell height. SL means shell length.

表 9 长牡蛎幼体不同时期生长性状间的遗传相关和表型相关
Tab. 9 Genetic and phenotypic correlations of growth traits in *C. gigas* larvae at different stages

相关系数 Correlation	日龄 Age				
	5 d	10 d	15 d	20 d	25 d
遗传相关 Genetic correlation	0.725	0.820	0.091	0.131	0.148
表型相关 Phenotypic correlation	0.360	0.250	0.292	0.357	0.224

3 讨论

3.1 长牡蛎幼体生长性状的遗传力

方差分析结果表明,壳高与壳长在父系半同胞间、母系半同胞间差异均极显著($P < 0.01$),本实验中长牡蛎幼体在5、10、15、20、25日龄时壳高的遗传力估计值分别为0.387~0.686、0.364~0.508、0.262~0.771、0.378~0.497和0.161~0.461,壳长的遗传力估计值为0.383~0.654、0.398~0.729、0.302~0.814、0.361~0.574和0.139~0.570。在长牡蛎的选择育种中,Dégremont等^[5]利用巢式方法构建了17个全同胞和43个半同胞家系,得到6~8月龄存活率的狭义遗传力为0.47~1.08,广义遗传力为0.07~0.38;Lannan^[15]利用11~15个全同胞家系估计了18月龄壳高、总重、壳重、肉重和总重的广义遗传力,依次为0.15、0.33、0.32、0.37和0.46;Langdon等^[7]利用全同胞家系估计了产量(24月龄,总重/袋)的现实遗传力为0.42;Evans等^[17]利用34个全同胞家系在4个不同养殖环境下的192日龄、370日龄和664日龄存活率和产量的广义遗传力分别为0.360~0.712和0.218~0.539;Ernande等^[19]利用24个全同胞家系和不同分析模型报道了长牡蛎幼体生长、存活、变态及稚贝生长、存活的狭义和广义遗传力。本研究所得遗传力的所有估计值中,父系半同胞、母系半同胞和全同胞个体间遗传力的估计值均有差别,其中以母系半同胞遗传力估计值最高,这与方差组分的计算结果相一致,表明存在较大的母性效应,这可能是由于卵细胞质量、上位效应和环境效应共同作用的结果^[16,20]。一般认为,基于全同胞资料估计的遗传力,由于包含显性效应和母性效应,较真实值偏大^[11]。本研究采用巢式设计和父系半同胞组内相关分析法,克服了用全同胞资料估计遗传力的缺点,同时采用随机抽样,代表性强,因此可以认为采用父系半同胞组内相关法估计的遗传力是长牡蛎各生长性状遗传力的无偏估计值,且用雄性亲本遗传方差组分估计的遗传力准确可靠。父系半同胞估计壳高和壳长的狭义遗传力分别为0.161~0.387和0.139~0.398,介于0.1~0.4之间,

为中等遗传力,这表明选择育种对改良长牡蛎生长性状具有重要作用。

3.2 长牡蛎幼体生长性状的遗传相关和表型相关

由基因连锁和基因的多效性引起的遗传相关,使生物体不同的性状间存在不同程度的相关性。在选择育种实践中,有些性状可通过直接选择获得较满意的效果;而对有些不能通过直接选择获得理想结果的性状,则可通过对与其相关性较高性状的选择达到间接选育的目的。通常观察到的是性状间的表型相关,它包括遗传相关和环境相关两部分。性状间遗传相关越大,间接选育的效果就越好,但不同环境条件和不同发育时期的同一性状的遗传相关可能存在较大差异^[11]。通过协方差分析来度量性状间相互关联的变异程度,是数量遗传学研究的一项重要内容,也是选择育种过程中的一项基本工作。在贝类的育种研究中,Ernande等^[19]报道长牡蛎相同生长时期的不同性状存在连续的相关性,变态时期和稚贝时期性状显著相关,但幼体时期性状的相关性较差,这与Newkirk等^[21]对欧洲牡蛎(*Ostrea edulis*)、Stromgren等^[22]对贻贝(*Mytilus eduli*)、Hilbish等^[23]对硬壳蛤(*Mercenaria mercenaria*)的研究结果相同。本研究中长牡蛎幼体不同生长时期壳高和壳长间的遗传相关均为正相关,范围在0.091~0.820,表明壳高和壳长互相影响。在选育时,如选择壳高或壳长为目标性状时,都会带来间接的选育效果。不同生长时期壳高和壳长的表型相关也均为正相关,范围在0.224~0.360,表明对所选指标进行相关分析具有一定的实际意义。但本研究也表明,长牡蛎幼体不同生长时期壳高和壳长的遗传相关有随着生长逐渐降低的趋势,这可能是导致壳高和壳长变异系数随着生长逐渐增大的原因之一,也与长牡蛎成体时期个体差异较大的特征相吻合。本研究分析了长牡蛎幼体时期的遗传力和遗传相关,为了更有效地制定育种规划,在今后的工作中还应继续分析长牡蛎成贝不同时期、不同环境条件下的遗传力和遗传相关。

参考文献:

- [1] Food and Agriculture Organization (FAO). World aquaculture production of fish, crustaceans, molluscs, etc., by principal species [R/OL]. Yearbooks of Fishery Statistics, 2008. <ftp://ftp.fao.org/fi/stat/summary/default.htm>.
- [2] 于瑞海, 李琪, 王昭萍, 等. 我国北方太平洋牡蛎育苗及养殖现状 [J]. 科学养鱼, 2008, 6: 3-4.
- [3] 张国范, 刘晓. 关于贝类遗传改良几个问题的讨论 [J]. 水产学报, 2006, 30(1): 130-137.
- [4] Hershberger W K, Perdue J A, Beattie J H. Genetic selection and systematic breeding in Pacific oyster culture [J]. Aquaculture, 1984, 39: 237-245.
- [5] Dégrémont 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: 41-53.
- [6] Ward R D, English L J, Mcgoldrick D J, et al. Genetic improvement of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg) in Australia [J]. Aquac Res, 2000, 31: 35-44.
- [7] 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: 227-244.
- [8] 刘晓, 张国范, 赵洪恩. 皱纹盘鲍“中国红”品系的选育 [J]. 动物学杂志, 2003, 38(4): 27.
- [9] Zheng H P, Zhang G F, Liu X. Different responses to selection in two stocks of the bay scallop *Argopecten irradians* Lamarck (1819) [J]. Mar Biol, 2004, 313: 213-223.
- [10] 刘小林, 常亚青, 相建海, 等. 栉孔扇贝中国种群与日本种群杂交一代的中期生长发育 [J]. 水产学报, 2003, 27(3): 193-199.
- [11] Falconer D S, MacKay T F C. 数量遗传学导论 [M]. 第4版. 北京: 中国农业科技出版社, 2000.
- [12] Brian P K. A review of quantitative genetics in fish breeding [J]. Aquaculture, 1983, 31: 283-304.
- [13] Benzie J A H, Kenway M, Trott L. Estimates for the heritability of size in juvenile *Penaeus monodon* prawns from half-sib mating [J]. Aquaculture, 1996, 152: 49-53.
- [14] Hetzel D J S, Crocos P J, Davis G P, et al. Response to selection and heritability for growth in the Kuruma prawn, *Penaeus japonicus* [J]. Aquaculture, 2000, 181: 215-223.
- [15] Lannan J E. Estimating heritability and predicting response to selection for the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* [J]. Proc Natl Shellfish Assoc, 1972, 62: 62-66.
- [16] Sheridan A K. Genetic improvement of oyster production—a critique [J]. Aquaculture, 1997, 153: 165-179.
- [17] Evans S, Langdon C. Effects of genotype × environment interactions on the selection of broadly adapted Pacific oysters (*Crassostrea gigas*) [J]. Aquaculture, 2006, 261: 522-534.
- [18] Evans S, Langdon C. Direct and indirect responses to selection on individual body weight in the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) [J]. Aquaculture, 2006, 261: 546-555.
- [19] Ernande B, Clobert J, McCombie H, et al. Genetic polymorphism and trade-offs in the early life-history strategy of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1795): a quantitative genetic study [J]. J Evol Biol, 2003, 16: 399-414.
- [20] Jones R, Bates J A, Innes D J, et al. Quantitative genetic analysis of growth in larval scallops (*Placopecten magellanicus*) [J]. Mar Biol, 1996, 124: 671-677.
- [21] Newkirk G F, Haley L E. Phenotypic analysis of the European oyster *Ostrea edulis* L.: relationship between larval period and postsetting growth rate [J]. J Exp Mar Biol Ecol, 1982, 59: 177-184.
- [22] Stromgren T, Nielsen M V. Heritability of growth in larvae and juveniles of *Mytilus edulis* [J]. Aquaculture, 1989, 80: 1-6.
- [23] Hillbish T J, Winn E P, Rawson P D. Genetic variation and covariation during larval and juvenile growth in *Mercenaria mercenaria* [J]. Mar Biol, 1993, 115: 97-104.
- [24] 吴仲庆, 徐福章, 周雪芳. 长毛对虾体长、体重的一些遗传参数 [J]. 厦门水产学院学报, 1990, 12(2): 5-14.
- [25] 陈刚, 蔡华紧, 林晓文. 罗氏沼虾体长和体重的一些遗传参数分析 [J]. 湛江水产学院学报, 1996, 16(1): 25-30.
- [26] 刘小林, 常亚青, 相建海, 等. 虾夷马粪海胆早期生长发育的遗传力估计 [J]. 中国水产科学, 2003, 10(3): 206-211.
- [27] 李思发, 王成辉, 刘志国, 等. 三种红鲤生长性状的杂种优势与遗传相关分析 [J]. 水产学报, 2006, 30(2): 175-180.
- [28] 栾生, 孙慧玲, 孔杰. 刺参耳状幼体遗传力的估计 [J]. 中国水产科学, 2006, 13(3): 378-383.
- [29] 黄付友, 何玉英, 李健, 等. “黄海1号”中国对虾体长遗传力的估计 [J]. 中国海洋大学学报, 2008, 38(2): 269-274.
- [30] 马爱军, 王新安, 杨志, 等. 大菱鲆 (*Scophthalmus maximus*) 幼鱼生长性状的遗传力及其相关性分析 [J]. 海洋与湖沼, 2008, 39(5): 499-504.
- [31] Comstock R E, Robinson H F. Estimation of average dominance of genes [M]// Gowen J W. Heterosis. Ames, IA: Iowa State College Press, 1952: 494-516.
- [32] 顾万春. 统计遗传学 [M]. 北京: 科学出版社, 2006: 282-314.

Estimates of heritabilities and genetic correlations for growth in *Crassostrea gigas* larvae

WANG Qing-zhi, LI Qi, LIU Shi-kai, KONG Ling-feng, ZHENG Xiao-dong, YU Rui-hai

(Fisheries College, Ocean University of China, Qingdao 266003, China)

Abstract: Pacific oyster *Crassostrea gigas* is a widely cultivated aquatic species with an annual world production of 4.6 millions tons in 2006. *C. gigas* is cultured in most parts of Chinese coast including Liaoning and Shandong provinces in the north, and Fujian and Guangdong provinces in the south. Pacific oyster seeds are produced mainly by hatcheries. Although artificial seed production technology is well developed, genetic degradation, such as inbreeding depression, becomes a concern. To improve Pacific oyster industry, genetic improvement programs have been carried out in several countries. Selection, either natural or artificial, induces an inter-generational response only when the trait exhibits additive genetic variation. An index of additive genetic variation is narrow-sense heritability (h^2) which is the ratio of additive genetic variance to phenotypic variance. According to the breeder's equation, h^2 is a key indicator when surveying the potential for genetic improvement in an unknown natural population with putative commercial value. Body size (and any of its surrogates such as mass, length and other linear dimensions) has been considered as one of the most important determinants of every possible aspect of an animal's life history. In this study, the heritabilities of shell length and shell height of *C. gigas* larvae were estimated by means of intra group correlation of full-sib. Twelve half-sib families and thirty-six full-sib families of *C. gigas* were obtained by artificial fertilization of three females by single males based on a balanced nest design. The shell height and shell length of larvae were measured on day 5, 10, 15, 20 and 25 post-hatch (30 individuals per family). Causal components of phenotypic variance were calculated with the GLM procedure of the SPSS software. The estimates of narrow-sense heritabilities were 0.161–0.771 for shell height and 0.139–0.814 for shell length. Narrow-sense heritabilities of paternal half-sib were 0.387, 0.364, 0.262, 0.378 and 0.161 for shell height, and 0.383, 0.398, 0.302, 0.361 and 0.139 for shell length at different stages, respectively. Analysis of variance showed that maternal effect existed because maternal genetic variance was significantly larger than paternal genetic variance. Hence, the estimates of narrow-sense heritabilities obtained from intra-group correlation of paternal half-sib were precise and unbiased for both shell length and shell height of *C. gigas* larvae at all stages. The medium heritability (0.1–0.4) at five different larval stages shows that it is possible to increase the shell size by selection during larval stage. The estimation of genetic and phenotypic correlation coefficients between the two growth traits at different stages were 0.091–0.820 and 0.224–0.360, respectively. Medium heritability estimates and positive genetic correlations indicate that both shell height and shell length should respond favorably to direct and indirect selection for growth. Further studies are needed to establish the precise contributions of these variation sources on adult stages in different environments to assess the real potential for the response to selection. [Journal of Fishery Sciences of China, 2009, 16 (5): 736–743]

Key words: *Crassostrea gigas*; larvae; heritability; growth; genetic correlation

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