

重要经济贝类选择育种及遗传力研究进展 *

REVIEW OF SELECTIVE BREEDING AND HERITABILITY OF
COMMERCIALLY IMPORTANT MOLLUSKS刘小林^{1,2} 相建海^{1**}

(1 中国科学院海洋研究所实验海洋生物学开放实验室 青岛 266071)

(2 西北农林科技大学动物科技学院 杨陵 712100)

中图分类号 S968.31 文献标识码 A 文章编号 1000-3096(2003)-06-0015-06

重要经济动植物家养化已经有了 10000 年左右的历史,它们在生长、产量、抗病性和其他特性方面的改良已达到惊人的程度,这主要归功于选择育种技术。可以确信,早期家养化的成功,没有任何真正科学意义上的遗传学原理和概念,到了 19 世纪末叶才清楚阐明了科学原理。然而,早期的改进却已涉及了当今的遗传学操纵途径,从选择亲本开始,到淘汰劣质后裔、与其它种群的杂交育种、建立种内的品系及品系杂交等育种方法。动物选择育种的遗传学作用在今天看来大体上仍然包括了这些过程。难以想象,如果没有这些遗传育种技术,现代农业和畜牧生产的繁荣昌盛将怎么成为可能。水生生物在人工或半人工条件下的生产通常称为水产,它是一个相对新的和快速发展的农牧渔业分支,水产科学由研究生理固有特性逐渐把注意力转向水产生物学改良方向^[1]。

1 选择育种在贝类养殖中的重要性

选择育种是人类对养殖种类有益性状的改进为目的的选种、选配和培育工作,而贝类遗传学包括各个层次研究遗传的理论和方法学,涉及诸如孟德尔遗传学、细胞遗传学、群体遗传学、分子遗传学、数量遗传学等,它们在选择育种中作为工具,但它们自身不会产生所需要的遗传进展,在贝类群体的遗传改进的养殖实践中,传统的选择育种的应用是无法取代的。

贝类许多物种早已被养殖,从各种理由来看,它们应当是最佳的选择育种的候选对象。首先是其现实的或潜在的经济重要性。从经济领域看,贝类选择育种对遗传改进的性状如生长率、肉产量、抗病性、存活率等将有一个非常有利的影 响。贝类的生活周期已被控制,随着人工养殖和选择育种的开展,

遗传改良的贝类品系孵化的种苗将比野生种苗更合人意、更优越,即使在依赖于自然获得种苗的地区也是如此^[2]。

Cunningham 强调,任何育种首先是确定育种目标^[3]。育种学家最终目标是使生产者日益提高经济效益^[4]。小群体的动物育种目标有多种,如增强存活率、提高生长速度、改进品质或多种混合目标及其他特征。水产养殖生物的直接育种目标可能包括广泛的抗病性、较高的幼、稚体的存活率、生长率的改进、较高的肉/壳比率、好的食物转化率以及其他许多方面。遗传改良是以物种中可利用的群体间或群体内选择性状变异性为基础,育种程序的设计需要选择性地改变后裔特性的表达,使其向着人类需要的方向改进。

2 贝类选择育种的优势

养殖贝类潜在遗传改良的期望值及实现的比率要比从现代家养动物所能获得的更多更好。其原因是现代家养动物和养殖的贝类动物之间存在大量不同

* 中国博士后基金(鲁博办 2001(001)号)和国家重大基础研究项目课题 G1999012009 号资助。

第一作者:刘小林,出生于 1961 年,副教授,博士后,现主要从事海洋生物遗传育种研究。E-mail: Xiaolinliu2000@sina.com

** 通讯作者:相建海,研究员,现主要从事海洋动物生殖与遗传工程学研究。Tel: 0532-2898571, E-mail: jhxiang@ms.qdiao.ac.cn

收稿日期:2002-11-06;修回日期:2003-05-06

特性,最主要的区别如下:

(1) 家畜是恒温的脊椎动物,其遗传变异水平的杂合性测度为 0.05~0.06,多态位点比例为 0.10~0.20,每个多态位点的等位基因数目接近 2,普遍很低;养殖的水产动物是无脊椎动物(软体动物、甲壳动物、棘皮动物)或变温的脊椎动物,其遗传变异用同样的方法度量,显著较高。以贝类为例,杂合度达到 0.15,多态位点比例达 0.35,每个多态位点的等位基因数目平均达到 3.9^[1]。这些证据表明,水产生物的变异程度高,遗传操纵的基础非常好。

(2) 家畜经历了漫长历史的人工选择的改进,进一步改良的潜力是有限的^[5,6];水产生物多数仍未受到人工选择的改变,它们的遗传特性反映了在自然环境下自然选择的作用。人工养殖附加了一个直接的选择因素,可以将不同的野生基因型选择出来,以适应不同的人工环境。

(3) 许多水产养殖的无脊椎动物的多产性比任何陆生脊椎动物都大得多。因此,优秀个体交配可得到的同胞(sibling)数目相当大,从而使选择强度可大大提高,具有统计学意义的大量全同胞和半同胞家系的后裔很容易产生,可以获得大量具有理想性状的繁殖群体。

(4) 无脊椎动物性别决定更容易塑造,性转变和雌性先熟的雌雄同体是该类生物的共同特征。通过激素处理的单性别群体容易产生,雌雄同体的自体受精或性变雌性与其贮存的精子受精,促进了完全近交系的产生^[1]。

(5) 种间杂交后代普遍能够生存和生长发育,营体外受精及幼体发育,比胎生哺乳动物的种间杂交容易进行,杂种可以发育到成熟并能繁殖。

这些特征足以说明水生动物存在的变异性,更容易在育种中利用,对家畜不适应或不可能的遗传策略,也许在水产上是可行的或者甚至是理想的。虽然海洋生物的水生生活模式使人们对其研究、管理和饲养受到许多限制,但是从遗传学观点来看,这些可以通过其生活周期中的一些遗传和繁殖特征得到超值的补偿。根据贝类重要经济性状的遗传变异程度大可知,贝类选择育种项目有成功的良好潜力,加之其非常高的繁殖力,即使有关性状的遗传力低一些,要进行种群改良,进行混合选择育种也应当是行之有效的。

尽管这些理由使海水养殖计划应当给予选择育种更多的优先权,但贝类选择育种研究还是较少,可

能的一个原因是遗传育种者还未非常有效地展示其发展优势。遗传改良的价值仅以文章的形式表现出来,而不是用非常硬的经济指标表现。贝类数量性状遗传变异或基因型与环境互作的研究进展缓慢,其原因是贝类产地自然环境波动大,难于控制饲养条件及进行大量的交配试验^[7,8]。

3 选择育种的基本原理

选择育种的改良效果即遗传改进量 Δgt 取决于性状的选择反应 R 和育种的世代间隔 GI , $\Delta gt = R/GI$, $R = Sh^2$, S 为性状的选择差(其大小取决于群体表型标准差 σ_P 和选择强度 i , 即 $S = i\sigma_P$), h^2 为性状的遗传力。因此,世代间隔 GI 越短、性状选择差越大或群体表型标准差 σ_P 和选择强度 i 越大、遗传力 h^2 越高,遗传改进量 Δgt 就越大,育种效果越好。选择原理清楚地表明,起始的变异必须在物种中的表现是正态的,有效的变异必须是可度量 and 可检测的。能够实现的改良程度取决于育种方案的多个方面,如性状自身的遗传力、性状与基因组的其他生物学方面以及环境生理学方面的互作。

4 重要经济贝类选择育种进展

数量遗传选择技术应用于贝类的历史较短,第一篇关于贝类生长率选择育种实验的报道是 Chanley 对硬壳蛤(*Mercentaria mercenaria*)生长率的选择试验^[9],他用单对交配产生的 120 个生长最快的个体中挑选出来的两个 44 月龄的大硬壳蛤的 15 月龄后代和从野生群体随机选择的雌雄一雌的后代作对照组,对其生长率进行了比较,结果显示个体大的硬壳蛤后代比随机后代生长率提高 60%。Gallivan 和 Allen 提出了开展硬壳蛤(*M. mercenaria*)的育种规划^[10],以建立更为理想的优良硬壳蛤育种群体。Hadley 报道了在硬壳蛤(*M. mercenaria*)生长率选择育种中进行的 3 个实验^[11],其中两个选择进展较大,第 3 个出现负的选择反应。美国华盛顿大学进行了太平洋长牡蛎(*Crassostrea gigas*)的系统选择育种^[12],其初步目标是展示牡蛎选择育种的优点,并提供商业利用的实验孵化群体,现在已扩展到夏季死亡率的研究,目前的主要目标是:夏季死亡过程的存活、糖原含量的遗传决定性以及近交的效应。Crenshaw 等进行了海湾扇贝(*Argopecten irradians concentricus*)选择育种^[13]。Toro 等报道了欧洲食用牡蛎(*Ostrea edulis*)生长率的双向选择的育种工作^[14];Toro 等分别报道了智利牡蛎

(*O. chilean*) 壳高和活重采用双向个体选择^[15,16], 结果表明, 对体尺、体重和生长率向上、向下选择育种均有极显著的效果。Losee^[17], Newkirk 等^[18,19]分别用弗吉尼亚牡蛎(*Crassostrea virginica*)进行了选择育种实验及两岁龄的正向选择反应, 结果表明自然种群中具有相当大的加性遗传方差值得在选择项目中开发利用。Allen 等^[20]报道了美国新泽西、弗吉尼亚、马里兰州进行牡蛎育种项目的区域协作, 建立了各具不同特色的品系, 供商业生产之用。Wada^[7]用马氏珠母贝(*Pinctada fucata martensii*)对壳宽、壳曲线性状进行了遗传选择, 他指出对养殖珠母贝的选择是非常有效的。

我国贝类选择育种的报道尚不多, 主要研究集中在种苗培育^[21]、生长及环境因素的相关^[22]、不同物种间混养研究^[23]。我国贝类养殖量很大, 应当全面地开展贝类选择育种工作。

5 数量性状遗传力的研究进展

在各种贝类选择育种工作进行的同时, 估计遗传力的报道越来越多。Rawson 和 Hilbish^[24]用同胞分析方法估计了硬壳蛤(*Mercentaria mercenaria*) 9 月龄稚贝生长率的遗传力为 0.37 ± 0.13 。Hadley^[11]报道了在硬壳蛤(*M. mercenaria*) 生长率选择育种中的 3 个实验, 其中两个现实遗传力估计值分别为 0.43 ± 0.06 和 0.42 ± 0.10 , 第 3 个出现负的选择反应而无法估计。

Crenshaw 等^[13]根据单个世代的标准化选择反应 0.314 与标准化的选择差 1.525 估计了海湾扇贝(*Argopecten irradians concentricus*) 10 周龄稚贝壳长的现实遗传力为 0.206。Newkirk 和 Hadley^[25,21]对欧洲食用牡蛎(*Ostrea edulis*) 第一世代 2 岁龄体重 7 个混合选择组的选择遗传改进量为 8%~38%, 平均为 23%。Newkirk^[19]对欧洲食用牡蛎(*O. edulis*) 分别进行了选择, 结果其选择反应比预期的小。Newkirk 和 Hadley^[21]认为近交可能影响了选择组的性能表现。Ruzzante 等^[26]报道了欧洲食用牡蛎(*O. edulis*) 生长率的选择反应和遗传参数估计, 按成年体重分成三组, 高于群体平均值 1.5 个标准差组、低于群体平均值 1.5 个标准差组和对照组, 用多变量分析方法对壳长、壳高和体重的现实遗传力进行了估计, 结果遗传力均低于或等于 0.10 ($h^2 \leq 0.10$)。Lannan^[27]根据太平洋牡蛎(*C. gigas*) 同一套交配的 11~15 个全同胞家系估计了幼体存活率的遗传力为 0.31。Toro 等^[14]报道

了欧洲食用牡蛎(*O. edulis*) 生长率的双向选择的选择反应和遗传参数估计, 24 个家系 (6 低 18 高) 遗传力估计值的范围为 0.112~0.243, 活重和壳高之间的遗传相关性高。Toro 等^[15,16]报道了智利牡蛎(*O. chilean*) 采用双向个体选择方法按壳高分高、平均、低 3 个组, 得到了后两个组 30 月龄后代的平均壳高差异达统计学显著水平, 现实遗传力估计为 0.34 ± 0.12 , 表明该性状选择育种在智利当地牡蛎是有效的; 采用双向个体选择方法按活重分为高、平均、低 3 个组, 以选择强度 1.75 进行了选择, 分别在 8, 14, 27 月龄对 200 个个体的活重和壳高进行了检测, 向上选择组的活重遗传力估计为从 0.43 ± 0.18 到 0.69 ± 0.11 范围, 向下选择组的活重遗传力估计为从 0.24 ± 0.06 到 0.35 ± 0.08 范围。Langdon^[28]对美国西海岸太平洋长牡蛎进行选择育种和遗传力估计, 45 个全同胞家系估计的生长产量的遗传力为 0.54, 指出家系选择提高生产性能非常有效。Davis^[29]进行了弗吉尼亚牡蛎(*C. virginica*) 选择群体和非选择群体幼体和稚贝生长性状的狭义遗传力估计, 三个世代选择群体和对照组, 用 25 个父系半同胞资料估计的幼体壳长遗传力分别为 0.44 ± 0.14 和 0.14 ± 0.07 , 7 月龄体重的遗传力分别为 0.51 ± 0.15 和 0.1 ± 0.05 。Newkirk 等^[18]通过两个实验用 8 雄贝与 5 雌贝交配的半同胞资料估计了弗吉尼亚牡蛎(*C. virginica*) 第 6 天、第 16 天幼体生长率的遗传力平均值分别为 0.33 和 0.50。Losee^[17]用 8 雄贝与 8 雌贝交配的半同胞资料估计了弗吉尼亚牡蛎(*C. virginica*) 第 7 天、第 14 天、第 21 天幼体生长率的遗传力分别为 0.44、0.40、0.55。Losee^[17]用两个交配实验分别估计了 6 周龄幼蚝体长的遗传力为 0.29 和 0.71。这两篇报道给人留下样本规模非常小的印象, 且估计方法简洁, 令人鼓舞, 估计遗传力为 0.25~0.50, 表明自然种群中具有相当大的加性遗传方差, 值得在选择项目中开发利用。Jarayahand^[30]报道了泰国僧帽囊牡蛎(*Saccostrea cucullata*) 的选择育种效果和上市体格生长率的现实遗传力估计值为 0.277 ± 0.006 。Innes and Haley^[31]分析了食用贻贝(*Mytilus edulis*) 幼体生长率的遗传变异, 采用 6 雄贝配 6 雌贝的析因单个体交配实验, 交叉交配产生 36 个家系, 重复实验饲养在不同盐度中, 半同胞遗传力估计结果为 0.16, 全同胞估计遗传力为 0.29, 表明在家系均值与盐度间存在互作。Newkirk 等^[32]从几个相似的实验合并估计得到食用贻贝(*M. edulis*) 幼体生长率的遗传力, 半同胞估计为 0.12, 全同胞估计为 0.62, 在其交

配设计中得到了没有环境效应和母体效应的理想的全同胞遗传力估计值。这些实验结果表明,群体中幼体生长率有一定的加性遗传方差和相当大的非加性遗传方差。Mallet 等^[33]利用同胞分析技术估计了加拿大食用贻贝(*M. edulis*)幼体、稚贝、两组成体体长的遗传力分别为 0.11 ± 0.02 , 0.62 ± 0.06 , 0.92 ± 0.27 , 0.22 ± 0.07 , 幼体和成体存活率分别为 0 和 0.15 ± 0.4 , 两种成体生长环境下生长的遗传力显著的不同(0.92, 0.22)。Brichette 等^[34]对养殖贻贝种内竞争生长的遗传分析,指出竞争生长的产量的遗传力较低(0.1),但是这样低的遗传力仍可获得显著的选择反应,因为贝类可以加大选择压。

Wada^[7]用马氏珠母贝(*Pinctada fucata martensii*)对壳宽、壳曲线性状进行了遗传选择,用选择反应对选择差的回归计算了现实遗传力,壳宽 $h^2 = 0.467$,壳曲线 $h^2 = 0.350$,他指出这样的遗传力表明对养殖珠母贝的选择将是有效的。

纵观贝类选择育种和遗传力的研究现状可以看出,贝类选择育种和遗传力估计主要集中在部分物种和幼、稚贝的研究,更广泛的物种和成年贝的性状遗传力报道较少,后者更具有应用价值。涉及贝类人工选择作用的报道^[35,36]表明,贝类抗病性的遗传变异显著,但这类性状选择育种和遗传力的计算尚无报道,客观上讲,抗病性的度量指标很难确定,即使提出了抗病性指标,测定也有难度,况且这些指标与抗病力的相关程度需要做深入研究,因此,这类研究就更少。

6 贝类数量遗传学及遗传参数的研究方法

贝类遗传学研究尚处于起始阶段,为了客观地研究贝类遗传规律,估计数量性状遗传参数,为育种服务,我们应当借鉴鱼类和陆生动物、植物遗传学研究有关途径和理论原理,探索适应于贝类遗传分析的模式,建立贝类数量性状选择育种和遗传参数研究的理想方法,根据作者对贝类数量遗传和育种研究实

践,认为以下遗传分析方法简便易行。

从生产的观点看,大多数最有益的性状几乎都是受微效多基因控制,它们被称为数量性状,主要包括生长、存活、产量、形状大小等。在此类性状中寻找少数基因去解释说明变异的主要部分是渺茫的。农牧育种历史表明,大多数情况下,研究的是多基因性状,每个基因效应微小,对性状的贡献小。研究这类性状应以群体为对象,性状的特征以平均数和方差来描述。

任何性状的表现都是基因型和环境互相作用的结果,表型值 P 均可表示为 $P = G + E$, 其中 G 为基因型值, E 为环境效应值。

基因型值又可进一步按基因作用的性质分为加性效应 A 、显性效应 D 、上位(互作)效应 I 和环境效应 E , 即可用公式表示为 $P = A + D + I + E$ 。在生物种群的变异分析中,通常对总变异按变异原因进行方差分析(ANOVA)。性状变异的总方差 V_P 以其组成效应可剖分为遗传方差 V_G 、环境方差 V_E 以及它们的互作效应 $V_{G \times E}$, 即 $V_P = V_G + V_E + V_{G \times E}$, 遗传方差的相对重要性通常表达为遗传方差 V_G 对总表型方差 V_P 的比率,又叫做广义遗传力(H^2),即 $H^2 = V_G/V_P$ 。

遗传方差 V_G 又可进一步剖分为加性遗传方差(Additive genetic variance) V_A 和非加性遗传方差(Non-additive genetic variance) V_{NA} , 非加性遗传方差又包括显性效应 V_D 和上位效应 V_I 。故有 $V_G = V_A + V_{NA} = V_A + V_D + V_I$ 。加性遗传效应的相对大小用加性遗传方差 V_A 与总表型方差 V_P 的比率来表示,即为狭义遗传力,即通常所简称的遗传力 h^2 , $h^2 = V_A/V_P$ 。

环境方差又可剖分为共同环境变量组分 V_{EC} 和特殊环境变量组分 V_{ES} , 即 $V_E = V_{EC} + V_{ES}$ 。

上述效应剖分的组分中,只有加性效应在育种中能够得到固定,加性遗传方差在群体选择中能够得到连续进展。因此遗传力 h^2 反映了性状在选择育种中能够稳定遗传部分所占的比例,一般通过半同胞家系资料得到估计。Falconer^[37]指出用方差组分的标准化分解,加性遗传方差 V_A 是半同胞协方差 COV_{HS} 的 4 倍。表型方差的原因组分分析如表 1 和表 2。

表 1 表型变异组分的方差分析

方差来源	自由度 df	均方 MS	期望均方 $E(MS)$
父间	$S-1$	MS_s	$\sigma^2 + k_{13}\sigma_r^2 + k_{12}\sigma_d^2 + k_{11}\sigma_s^2$
父内母间	$S(d-1)$	MS_d	$\sigma^2 + k_{23}\sigma_r^2 + k_{22}\sigma_d^2$
重复	$Sd(r-1)$	MS_r	$\sigma^2 + k_{33}\sigma_r^2$
误差	$Sdr(n-1)$	MS_w	σ^2

注: s 为父本个数, m 为母本个数, r 为重复数, n 为家系内个体数, 父内母间指父本与配之母本个体间

表 2 表型方差的原因组分、半同胞协方差和全同胞协方差的相关分析

观察组分	协方差组分	原因组分
σ_s^2	COV_{HS}	$1/4 V_A$
$\sigma_s^2 + \sigma_d^2$	COV_{FS}	$1/2 V_A + 1/4 V_{NA} + V_{EC}$
$\sigma_s^2 + \sigma_d^2 + \sigma_r^2$	COV_{REP}	$1/2 V_A + 1/4 V_{NA} + V_{EC} + V_{REP}$
		$V_P = V_A + V_{NA} + V_{EC} + V_{ES} + V_{REP}$

非加性遗传效应可由半同胞和全同胞家系估计协方差的差值得到, $COV_{FS} = 1/2V_A + 1/4V_d$ 。非加性遗传方差在杂交育种中能够得以开发利用, 但是将不会产生连续的混合选择反应。在实际统计过程中, 遗传力采用以下几种方法计算:

(1) 现实遗传力, 以选择反应 R 与选择差 S 的比值计算, 即 $h^2 = R/S$, 其中选择反应是指由于对父母的选择而使下一代的改变量, 等于选择后代的平均值 O 与全群平均值 O' 之差, $R = O - O'$; 选择差 S 是指留种个体平均值 P 高出全群平均值 P' 的部分, $S = P - P'$, 因而, $h^2 = R/S = (O - O') / (P - P')$ 。

(2) 半同胞组内相关法: 遗传力是半同胞组内相关系数 r_{HS} 的 4 倍 ($h^2 = 4r_{HS}$), 半同胞组内相关系数 $r_{HS} = \sigma_s^2 / (\sigma_s^2 + \sigma_d^2)$ 。

(3) 全同胞组内相关法: 遗传力是全同胞组内相关系数 r_{FS} 的 2 倍 ($h^2 = 2r_{FS}$), 全同胞组内相关系数 $r_{FS} = (\sigma_s^2 + \sigma_d^2) / (\sigma_s^2 + \sigma_d^2 + \sigma_r^2)$ 。

7 应当注意的问题

贝类的多产性促成了对其选择育种的乐观态度, 然而值得注意的是: 1) 实践中常因多产性而用小数量的个体留种, 导致近交, 虹鳟鱼实践已证明, 小群体的近交使群体大量多态位点的遗传变异减少, 幼苗的死亡率增加, 出现明显的近交衰退现象, 导致体重下降每年达 36.6% (近交系数 $F = 0.25$)^[38]。Gjerde^[39]报道, 海水养殖虹鳟鱼 2 岁半的体重的近交衰退与近交系数 F 值几乎呈直线关系 ($F = 0.25, 0.375, 0.50$, 衰退分别为 11.3%, 19.9%, 27%), 这一结果提示我们, 商业生产种苗时, 应强调异地协作, 互换亲本, 或应当用不同品系、家系杂交, 可有效避免近交, 提高生产率。2) 自然条件下, 只有非常小的比例的幼贝存活到留下后代, 稳定的人工选择是对人类所期望的最佳基因型的保持和扩展, 贝类比哺乳动物和禽类具有更重要的潜在意义^[40]。3) 同胞家系资料估计遗传力的过程中, 特别强调各个全同胞家系必须保持相对独立, 分缸交配、孵化, 分笼分区养殖, 逐家系检测、记录。目

前尚无理想的标记方法将其从混合群体中分开, 生化和分子遗传标记尚待开发利用。

参考文献

- Wilkins N P. The rationale and relevance of genetics in aquaculture: a review. *Aquaculture*, 1981, 22: 209-228
- Newkirk G B. Applied breeding of commercially important molluscs: a summary of discussion. *Aquaculture*, 1983, 33: 415-422
- Cunningham E B. Current developments in the genetics of livestock improvement. *Anim Blood Groups Biochem Genet*, 1976, 7: 191-200
- Robertson A. Biochemical polymorphism in animal improvement. *Proceedings of the European Conference on Anim. Blood Groups Biochem Genet*, 1966, 544
- Mayr E. *Animal species and evolution*. Cambridge, MA: Harvard University Press, 1963. 797
- Manwell C, Baker C M A. *Molecular Biology and the Origin of Species*. London: Sidgwick and Jackson, 1970. 394
- Wada K T. Genetic selection for shell traits in Japanese pear oyster, *Pinctada fucata martensi*. *Aquaculture*, 1986, 57: 171-176
- Wada K T. Aquaculture genetics of bivalve molluscs: a review. *青岛海洋大学学报*, 2000, 30(1): 107-114
- Chanley P E. Inheritance of shell marking and growth in the hard clam, *Mercenaria mercenaria*. *Proc Atl Shellfish Assoc*, 1961, 50: 163-169
- Gallivan T, Allen S. The clam breeding project: Building a better clam. *The Virginia Institute of Marine Science: the first annual Northeast Aquaculture Conference and Exposition*, 1998. 76
- Hadley N H, Dillon R T Jr, Manzi J J. Realized heritability of growth rate in the hard clam *Mercenaria mercenaria*. *Aquaculture*, 1991, 93: 109-119
- Hershberger W K, Perdue J A, Beattie J H. Genetic selection and systematic breeding in Pacific oyster culture. *Aquaculture*, 1984, 39: 237-245
- Crenshaw J W Jr, Heffernan P B, Walker R L. Heritability of growth rate in the southern Bay scallop, *Argopecten irradians*

- dians concentricus. Journal of Shellfish Research, 1991, 10(1): 55-63
- 14 Toro J E, Newkirk G F. Divergent selection for growth rate in the European oyster *Ostrea edulis*: Response to selection and estimation of genetic parameters. Marine ecology progress series. MAR ECOL, 1990, 62(3): 219-227
- 15 Toro J E, Newkirk G F. Aquatic living resources/Ressources vivantes aquatiques. Nantes, 1991, 4(2): 101-108
- 16 Toro J E, Aguila P, Vergara A M, et al. Realized heritability estimates for growth from data on tagged Chilean native oyster (*Ostrea chilensis*). World Aquaculture, 1994, 25(2): 29-30
- 17 Losee E. Influence of heredity on larval and spat growth in Proceeding of the ninth annual meeting, World mariculture Society, 1978, 101-107
- 18 Newkirk G F, Hahley L E, Wuagh D L, et al. Genetics of larvae and spat growth rate in the oyster, *Crassostrea virginica*. Mar Biol, 1977, 41: 49-52
- 19 Newkirk G F. Review of the genetics and the potencial for selective breeding of commercially important bivalves. Aquaculture, 1980, 19:209-228
- 20 Allen Sk J, Gaffney P M. Cooperative oyster breeding project. Journal of Shellfish Research, 1998, 17(4): 230-235
- 21 张福绥, 何义朝, 卞铃欣, 等. 海湾扇贝引种复壮研究. 海洋与湖沼, 1997, 28(2): 146-152
- 22 Yang Hongsheng, Zhang Tao, Wang Jian, et al. Growth characteristics of *Chlamys farreri* and its relation with environmental factors in intensive raft-culture areas of Sishiliwan Bay, Yantai. Journal of Shellfish Research, 1999, 18(1): 71-76
- 23 Fang Jian-guang, Sun Hui-ling, Yan Jing-ping, et al. Polyculture of scallop *Chlamys farreri* and kelp *Laminaria japonica* in Sango Bay. Chinese Journal of Oceanology and Limnology. 1996, 14(4): 322-329
- 24 Rawson P D, Hilbish T J. Heritability of juvenile growth for the hard clam *Mercenaria mercenaria*. Marine Biology, 1990, 105(3): 429-436
- 25 Newkirk G F, Haley L E. Progress in selection for growth rate in European oyster *Ostrea edulis*. Mar Ecol Progr Ser, 1982, 10:77-79
- 26 Ruzzante D E, Newkirk G F. Selection for growth rate in the European oyster, *Ostrea edulis*: A multivariate approach. genetics in aquaculture III. Aquaculture, 1990, 85, 1-4
- 27 Lannan J E. Estimating heritability and predicting response to selection for the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*. Proc Natl Shellfish Assoc, 1972, 62:62-66
- 28 Langdon C J, Jacobson D P, Evans F, et al. The molluscan broodstock program - improving Pacific oyster broodstock through genetic selection. Journal of Shellfish Research, 2000, 19(1): 616
- 29 Davis C V. Estimation of narrow-sense heritability for larval and juvenile growth traits in selected and unselected sub-lines of eastern oysters, *Crassostrea virginica*. Journal of Shellfish Research, 2000, 19(1): 613
- 30 Jarayabhand P, Thavorniyutikarn M. Realized heritability estimation on growth rate of oyster, *Saccostrea cucullata* Born, 1778. Aquaculture, 1995, 138:111-118
- 31 Innes D J, Hadley L E. Genetic aspects of larval growth under reduced salinity in *Mytilus edulis*. Bio Bull, 1977, 153: 312-321
- 32 Newkirk G F. Interaction of genotype and salinity in larvae of the oyster *Crassostrea virginica*. Mar Biol, 1978, 48: 227-234
- 33 Mallet A L, Freeman K R, Dickie L M. The genetics of production characters in the blue mussel *Mytilus edulis* L, A preliminary analysis. Aquaculture, 1986, 57:133-140
- 34 Brichette I, Reyero M I, Garcia C. A genetic analysis of intraspecific competition for growth in mussel cultures. Aquaculture, 2001, 192(2-4):155-169
- 35 Haskin H H, Ford S E. Breeding for disease resistance in mollusks. World Symp. On selection, hybridization and genetic engineering in aquaculture. France: Bordeaux, 1987. 431-441
- 36 Beattie J H, Chew K K, Hershberger W K. Differential survival of selected strains of Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) during summer mortality. Proc Natl, Shellfish Assoc, 1980, 70:184-189
- 37 Falconer D S. Introduction to Quantitative Genetics. 2nd ed. London:Longman Press, 1981. 65-90
- 38 Kincaid H L. Inbreeding in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). J Fish Res Board Can, 1976, 33:2 420-2 426
- 39 Gjerde B, Gunnes K, Gjerdem T. Effect of inbreeding on mortality and growth in rainbow trout. Aquaculture, 1983, 31:256-264
- 40 Metter L E, Gregg T G. Population Genetics and Evolution. New Jersey, NJ (U S A): Prentice-Hill, 1963. 212

(本文编辑:张培新)