

长牡蛎 F3 代快速生长选育群体生长特性的研究

孔 宁, 李 琪, 丛日浩, 王庆志, 孔令锋

(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: 采用模型拟合方法研究了长牡蛎(*Crassostrea gigas*)F3 代快速生长选育群体不同时期各生长性状的发育规律。结果表明, 长牡蛎幼虫期壳高(SH)、壳长(SL)对日龄(t)的回归遵循 Logistic 模型, 生长方程分别为 $SH=455.612/(1+9.500e^{-0.142t})$, $R^2=0.999$; $SL=462.476/(1+8.026e^{-0.108t})$, $R^2=0.996$ 。幼虫期壳高与壳长成直线相关, 回归方程为 $SL=0.76SH+18.82$, $R^2=0.994$ 。长牡蛎养成期各生长性状呈现明显的季节变化, 壳高(SH)、壳长(SL)、壳宽(SW)和总质量(TW)对月龄(X)的多项式回归方程分别为 $SH=-0.0297X^4+1.0365X^3-12.0220X^2+57.6500X-68.9260$, $R^2=0.985$; $SL=-0.0173X^4+0.5893X^3-6.5702X^2+30.2420X-34.4150$, $R^2=0.986$; $SW=-0.0068X^4+0.2620X^3-3.2806X^2+16.9170X-22.1410$, $R^2=0.956$; $TW=-0.0219X^4+0.8234X^3-10.1680X^2+50.7040X-85.4110$, $R^2=0.972$ 。壳高、壳长、壳宽与总质量均呈幂函数相关, 回归方程分别为 $SH=23.645TW^{0.3213}$, $R^2=0.998$; $SL=12.337TW^{0.3776}$, $R^2=0.995$; $SW=6.611TW^{0.3589}$, $R^2=0.981$ 。

关键词: 长牡蛎(*Crassostrea gigas*); 生长模型; Logistic 模型; 多项式模型

中图分类号: S968.3 文献标识码: A 文章编号: 1000-3096(2015)03-0007-05
doi: 10.11759/hyxx20120530001

长牡蛎(*Crassostrea gigas*), 俗称太平洋牡蛎, 隶属于瓣鳃纲, 牡蛎科, 巨蛎属, 具有生长快、抗逆性强、肥满度高、营养丰富等优点, 是世界上产量最大的经济贝类。中国长牡蛎养殖始于 20 世纪 80 年代初, 凭借投入低、产量高等优势, 迅速发展为中国海水养殖的重要品种, 并取得了显著的经济效益和社会效益^[1]。近年来, 随着养殖集约化程度的提高, 养殖的长牡蛎开始出现生长减缓、死亡率增高、产量降低等严重问题。为建立适宜的生产规模和生产方式, 亟需开展长牡蛎生长特性的研究^[2]。在贝类生长研究方面, 龚世园等^[3]以幼蚌和成蚌为研究对象, 对绢丝丽蚌的年龄与壳长、壳质量和体质量的关系进行了回归分析; 邱盛尧等^[4]利用 von Bertalanffy 生长方程描述了美洲帘蛤的一般生长过程; 刘志刚等^[5]利用 Logistic 生长模型对墨西哥湾扇贝的形态增长规律进行了拟合; 王辉等^[6]采用模型拟合方法研究了湛江北部湾海域养殖墨西哥湾扇贝在一个养殖周期中的质量增长规律; 符世伟等^[7]分别采用 Brody、von Bertalanffy、Gompertz、Logistic 和 Richards 5 个生长模型对马氏珠母贝壳长的生长进行了拟合。长期以来, 长牡蛎的研究主要集中于养成技术^[8-9]、常规育种^[10-14]及分子遗传学等方面^[15-19], 有关生长特

性的研究较少, 仅见对浙江漩门港长牡蛎壳长与体质量关系及生长规律的报道^[20]。

作者利用定期采集的生物学数据, 首次建立了长牡蛎幼虫期壳高和壳长的 Logistic 生长模型, 并利用多项式模型拟合了养成期各生长性状的发育规律, 旨在揭示长牡蛎的生长发育特征, 以为合理制定育种计划及生态研究提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 材料来源

本研究所用材料为长牡蛎第三代快速生长选育群体。选育亲本的基础群体为 2007 年春季采捕于威海乳山湾人工养殖的 2 龄长牡蛎。选育前用游标卡尺(精确度 0.01mm)对亲本群体进行测量。以壳高为选择标准, 连续选育两代获得第三代选育群体。第三代群体的苗种培育于 2009 年 6 月在山东省文登市水产综合育苗试验基地进行。

收稿日期: 2012-06-24; 修回日期: 2012-08-02

基金项目: 国家高技术研究发展计划项目(2012AA10A405); 国家自然科学基金项目(31372524)

作者简介: 孔宁(1987-), 男, 河北南宫人, 硕士研究生, 从事贝类遗传育种学研究; 李琪, 通信作者, E-mail: qili66@ouc.edu.cn

1.2 人工授精与孵化

解剖性成熟的长牡蛎亲本进行性别鉴定, 鉴定完成后收集雌性配子, 在显微镜下估测每个亲本的卵子密度后进行等量混合。混合后的卵子加海水熟化, 此时收集雄性配子。精子收集完成后与成熟卵子混合受精, 精卵比例约为 50 : 1。将获得的受精卵置于 20 m³ 的水泥池中, 于 23℃ 水温下进行孵化。

1.3 幼虫培育

受精卵孵化后约 22 h 发育至 D 形幼虫, D 形幼虫密度控制为 10 个/mL, 随着幼虫生长逐步调整。幼虫的前期饵料为等鞭金藻, 壳高增至 120 μm 后加投扁藻。投饵量和投饵次数随着幼体的增长而相应增加。所用海水经过砂滤处理, 水温控制在 23~24℃, 持续充气。每天换水一次, 换水量 1/3~1/2, 每周清底一次。

1.4 采苗与养成

当眼点幼虫比例达 30% 左右时投放扇贝串附着基进行采苗。扇贝串在投放前须经严格消毒, 并反复浸泡冲洗。每个扇贝串上有 180~200 片扇贝壳。待幼虫全部附着后继续培养 3~4 d, 然后出池转至山东威海刘公岛海区, 在海上暂养 1 周后进行夹苗养成。

1.5 取样及数据测量

幼虫阶段每 2 天定时取样, 样品用碘液固定后置于显微镜下测量壳高和壳宽(精确度 0.01 μm), 每组样品测量 30 个体。养成阶段分别于 2、3、4、6、8、10、11.3、12.7 和 14 月龄时取样, 按照图 1 所示参数, 用电子游标卡尺测量壳高、壳长和壳宽(精确度 0.01 mm), 用电子秤称量总质量(精确度 0.1 g), 每组样品测量 50 个体。

1.6 模型拟合

利用 SPSS16.0 软件进行长牡蛎生长模型的构建及各性状间的相关性分析。幼虫期及养成期的生长

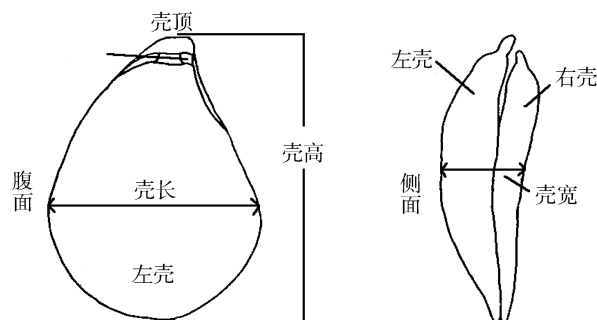


图 1 长牡蛎的壳型性状

Fig.1 Shell characters of the Pacific oyster *Crassostrea gigas*

规律分别采用 Logistic 模型和多项式模型进行拟合。Logistic 模型的形式为: $y=B/(1+ae^{-kt})$, 式中 y 为幼虫期生长性状, B 为该生长性状的极限值, a 为增长初始值, k 为该性状的最大可能增长速率, t 为日龄(d)。使用 Levenberg-Marquardt 迭代法估测 Logistic 模型中的参数, 迭代精度设为 10^{-8} , 参数初始值预设为 $B=350, a=50, k=0.2$ 。

2 结果

长牡蛎幼虫培育阶段水温为 22~24℃; 养成阶段水温为养殖海域的自然水温, 其中 2、3、4、6、8、10、11.3、12.7 和 14 月龄对应自然月份的平均水温依次为: 25、20、13、4、4、13、18、22 和 24℃。

2.1 幼虫期各生长性状增长规律

表 1 列出了 Logistic 模型中各生长参数的估测值与模型拟合精度。拟合精度以根均方误差和复相关系数表示, 并对模型进行 ANOVA 统计检验。从表 1 可知, Logistic 模型的 RMSE 较小, R^2 均大于 0.995, ANOVA 检验的 F 值均有统计学意义 ($P<0.001$), 表明长牡蛎幼虫期壳高与壳长的增长规律遵循 Logistic 模型(图 2)。幼虫期壳高与壳长的生长方程可通过代入表 1 各参数得到。

表 1 Logistic 模型参数估测与拟合精度

Tab.1 Parameter estimation and fitting of the Logistic model

性状	参数	估测值	标准误	95%置信区间		根均方误差	复相关系数 R^2	模型 F 值	Sig.	
				下限	上限					
壳高	B	455.612	14.654	422.463	488.760	2.878	0.999	19491.350	$P<0.001$	
	SH	a	9.500	0.252	8.930					10.070
		k	0.142	0.004	0.132					0.152
壳长	B	462.476	62.792	320.430	604.523	5.498	0.996	3817.062	$P<0.001$	
	SL	a	8.026	0.904	5.980					10.071
		k	0.108	0.009	0.087					0.130

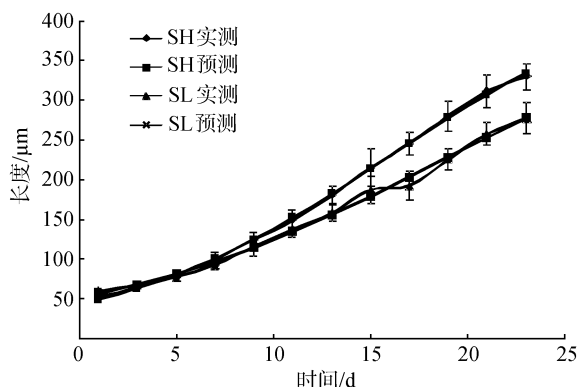


图2 幼虫期壳高、壳长与日龄的关系

Fig.2 The relationships between shell height and age, as well as shell length and age at larval stage

2.2 幼虫期壳高与壳长的关系

经散点图分析可知, 幼虫期壳高与壳长成直线相关, 回归方程为: $SL=0.76SH+18.82(R^2=0.994, P<0.001)$ 。式中, SL 为壳长(μm), SH 为壳高(μm), R^2 为复相关系数。对应的回归拟合线见图 3。

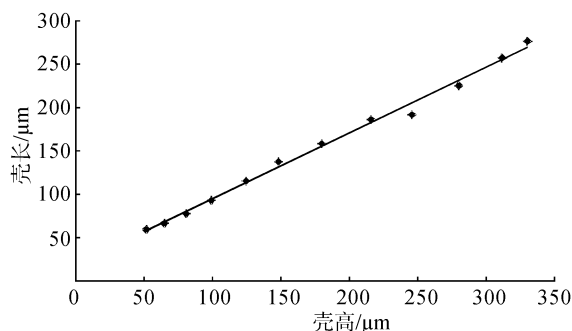


图3 幼虫期壳高与壳长的关系

Fig.3 The relationship between shell height and shell length at larva stage

2.3 养成期各生长性状增长规律

利用多项式模型拟合长牡蛎养成期壳高、壳长、壳宽及总质量的增长规律, 回归方程分别为: $SH=-0.0297X^4+1.0365X^3-12.022X^2+57.65X-68.926, R^2=0.985$; $SL=-0.0173X^4+0.5893X^3-6.5702X^2+30.242X-34.415, R^2=0.986$; $SW=-0.0068X^4+0.262X^3-3.2806X^2+16.917X-22.141, R^2=0.956$; $TW=-0.0219X^4+0.8234X^3-10.168X^2+50.704X-85.411, R^2=0.972$ 。式中, SH 为壳高(mm), SL 为壳长(mm), SW 为壳宽(mm), TW 为总质量(g), X 为月龄, R^2 为复相关系数。上述模型 ANOVA 检验的 F 值均有统计学意义($P<0.01$), 对应的拟合曲线见图 4 和图 5。

2.4 养成期壳高、壳长、壳宽与总质量的关系

经散点图分析可知, 养成期壳高、壳长、壳宽与

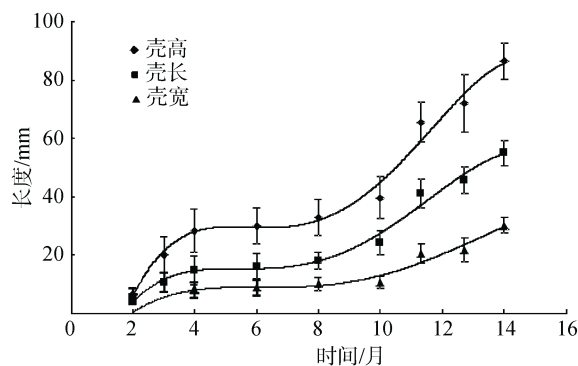


图4 养成期壳高、壳长、壳宽与月龄的关系

Fig. 4 The relationships between shell height, shell length, shell width and age during grow-out stage

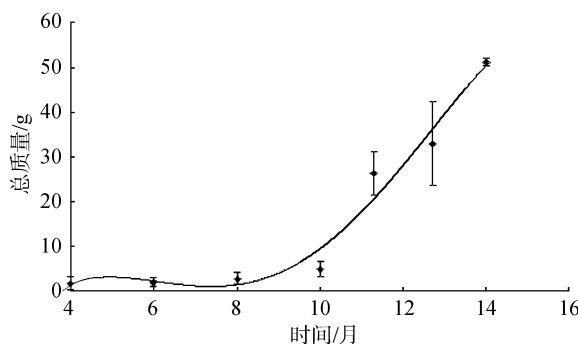


图5 养成期总质量与月龄的关系

Fig.5 The relationship between total weight and age during grow-out stage

总质量均呈幂函数相关, 回归方程分别为: $SH = 23.645TW^{0.3213}, R^2 = 0.998$; $SL = 12.337TW^{0.3776}, R^2 = 0.995$; $SW = 6.611TW^{0.3589}, R^2 = 0.981$ 。式中, SH 为壳高(mm), SL 为壳长(mm), SW 为壳宽(mm), TW 为总质量(g), R^2 为复相关系数。上述模型 ANOVA 检验的 F 值均有统计学意义($P < 0.01$), 对应的回归拟合线见图 6 所示。

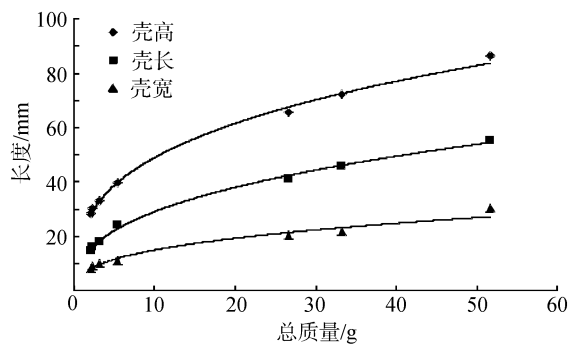


图6 养成期壳高、壳长、壳宽与总质量的关系

Fig.6 The relationships between shell height, shell length, shell width and total weight during grow-out stage

3 讨论

用统计学方法对生物的生长进行研究并建立生长方程,不但可以了解生物的生长过程,还可以预测其生长规律^[21]。常用于描述水产动物生长规律的方程有 Logistic 生长方程、von Bertalanffy 生长方程、Gompertz 生长方程等,其中 von Bertalanffy 生长方程是渔业资源管理及评估中最为常用的模型^[22]。本研究通过分析收集到的生物学数据,选取合适的生长方程,对长牡蛎不同生长阶段的发育规律进行了拟合,并达到了较高的拟合精度。

本研究中,长牡蛎幼虫期壳高和壳长的增长规律均符合 Logistic 生长模型($R^2 > 0.995$, $P < 0.001$)。Logistic 模型中生长速率最大值点即是生长拐点,拐点上侧生长速率逐渐降低,拐点上侧生长速率逐渐升高^[5]。幼虫期壳高、壳长的拐点日龄分别为 15.85 d 和 19.28 d,对应的拐点壳高、拐点壳长分别 227.8、231.2 μm 。幼虫到达生长拐点前,随着消化器官的形成及摄食量增大,生长速率逐渐升高;拐点过后的一段时间内仍能维持较高的生长速率,然而随着附着期的临近,幼虫摄取的大部分能量用于变态发育,导致生长速率逐渐降低。附着前生长速率降低的另一个原因可能是生长速率快的幼虫较早附着,水体中余下的为生长较慢的小个体,因此取样后统计出的生长数据较前期并未出现大幅增长。长牡蛎幼虫期的壳高与壳长呈直线相关, R^2 值为 0.994,如此高的拟合精度表明可以通过一个性状准确预测另一个性状的生长规律。

长牡蛎养成期的生长性状呈现明显的季节变化。各性状的生长曲线既不是左右拉长的 S 型曲线,也不是趋于最大值的渐近线,因此水产动物研究中常用的 Logistic 模型与 von Bertalanffy 模型均不适合本研究。当研究的性状变化较为复杂,从散点图看不出明显的规律时,常用多项式回归来配合经验回归方程^[23]。本文利用多项式模型较好地拟合了长牡蛎养成期壳高、壳长、壳宽和总质量的生长曲线,并用幂函数对壳高、壳长、壳宽与总质量的相关性进行了回归分析。长牡蛎养成期出现的波动式增长,与生长环境(如水温、饵料丰欠度)有着密切联系。挂苗当年 9 月(2 月龄),威海刘公岛海区平均水温为 25℃,此时温度较高,饵料丰富,牡蛎生长迅速。随着冬季来临,水温逐渐降低,饵料减少,牡蛎生长速率呈减缓趋势。11 月后牡蛎几乎停止生长,11 月至翌年 1

月期间,长牡蛎壳高、壳长、壳宽与总质量的月增量分别仅为 0.80、0.71、0.47mm 和 0.09g。翌年春季到来时,水温开始回升,牡蛎生长速率亦呈增长趋势。5 月水温继续升高,浮游植物大量繁殖,饵料丰富度增高,牡蛎迎来了高速生长期。该时期内牡蛎摄食量急剧增大,各生长性状均出现大幅增长,性腺亦快速成熟。6 月中上旬水温升至 18℃ 以上时,性成熟的牡蛎进入繁殖期,此时摄取的大部分营养用于性腺发育和生殖繁育,生长速率再次减小。生殖期过后排放的个体经过短暂恢复,又可恢复快速生长。

根据生物学数据建立长牡蛎不同时期的生长模型,为准确把握各生长性状的变化规律提供了依据,同时也为合理制定育种计划及生态研究提供了参考。不同水产动物具有不同的生活史及生长规律,生长曲线也随之呈现不同的形状。进行生长拟合时不能机械套用常用模型,应根据研究对象的实际情况确定最佳拟合方程。本研究结果与楼宝^[20]的报道有较大不同,生长规律的差异可能源于养殖环境的不同。长牡蛎为变温动物,生长规律受环境影响较大。不同地区的环境差异较大,同一地区不同年份的水温、盐度、饵料丰度等也会有较大变化。本研究结果是在特定地区和特定年份下得出的,因此在应用上存在一定的局限性。今后的研究中可通过积累不同生长环境下的生物学数据,建立普适性生长模型,从而更好地指导生产实践。

参考文献:

- [1] 于瑞海,李琪,王照萍,等.我国北方太平洋牡蛎育苗及养殖现状[J].科学养鱼,2008,6:3-5.
- [2] 张学雷.滤食性贝类的生长模型和养殖容量研究[J].中国水产,2004(z1):34-37.
- [3] 龚世园,刘军,张训蒲,等.绢丝丽蚌年龄与生长的研究[J].水生生物学报,2003,27(5):521-526.
- [4] 邱盛尧,吕振波,魏振华,等.美洲帘蛤的年龄与生长[J].水产学报,2006,30(3):429-432.
- [5] 刘志刚,王辉,符世伟.湛江北部湾养殖墨西哥湾扇贝的形态增长规律[J].水产学报,2007,31(5):675-681.
- [6] 王辉,刘志刚,符世伟.湛江北部湾海域养殖墨西哥湾扇贝重量性状增长规律的研究[J].热带海洋学报,2007,26(5):53-59.
- [7] 符世伟,刘志刚,王辉,等.马氏珠母贝壳长生长模型研究[J].广东海洋大学学报,2008,28(4):30-35.

- [8] 杨爱国, 牛锡端, 沈决奋, 等. 太平洋牡蛎单体苗种培育技术的研究[J]. 海洋科学, 1993, (2): 7-10.
- [9] 刘洪军, 王金山, 王进河, 等. 太平洋牡蛎工厂化育苗技术[J]. 海洋科学, 1996, (4): 30-32.
- [10] 田传远, 赵厚均. 太平洋牡蛎多倍体研究 [J]. 黄渤海海洋, 1999, 17 (2): 75-83.
- [11] 王昭萍, 姜波, 孔令峰, 等. 利用四倍体与二倍体杂交规模化培育全三倍体太平洋牡蛎苗种[J]. 中国海洋大学学报, 2004, 34 (5): 742-746.
- [12] 滕爽爽. 长牡蛎杂交育种的研究[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2009.
- [13] 宋盛亮, 李琪, 孔令峰. 不同地理群体长牡蛎杂交子代的早期生长发育[J]. 中国海洋大学学报, 2011, 41 (12): 30-35.
- [14] 王庆志. 长牡蛎品种选育与生长性状的遗传参数估计[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2011.
- [15] 李莉, 郭希明. 利用 RAPD 和 AFLP 标记初步构建太平洋牡蛎的遗传连锁图谱[J]. 海洋与湖沼, 2003, 34 (5): 541-551.
- [16] Li Q, Yu H, Yu R H. Genetic variability assessed by microsatellites in cultured populations of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) in China[J]. Aquaculture, 2006, 259: 95-102.
- [17] Li R H, Li Q, Yu R H. Parentage determination and effective population size estimation in mass spawning Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, based on microsatellite analysis[J]. Journal of the World Aquaculture Society, 2009, 40: 667-677.
- [18] 于红, 李琪. 太平洋牡蛎养殖与野生群体遗传变异的微卫星研究 [J]. 遗传学报, 2007, 34 (12): 1114-1122.
- [19] 于红. 牡蛎良种选育的遗传学基础研究[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2010.
- [20] 楼宝. 太平洋牡蛎生长特性研究[J]. 浙江海洋学院学报, 2000, 19 (3): 303-306.
- [21] 刘颖, 薛敏, 任泽林, 等. 鱼类的生长模型及其在营养需求研究中的应用[J]. 饲料工业, 2008, 29 (10): 20-23.
- [22] 沈伟, 姜亚洲, 程家骅. 东海发光鲷的年龄与生长特性[J]. 中国水产科学, 2009, 16 (4): 588-595.
- [23] 张勤. 生物统计学[M]. 北京: 中国农业大学出版社, 2008.

Study on growth characteristics of the selected third generation of Pacific oyster *Crassostrea gigas* with rapid growth

KONG Ning, LI Qi, CONG Ri-hao, WANG Qing-zhi, KONG Ling-feng

(Key Laboratory of Mariculture Ministry of Education, Ocean University of China, Qingdao 266003, China)

Received: Jun., 24, 2012

Key words: *Crassostrea gigas*; growth model; Logistic model; polynomial model

Abstract: The growth pattern of the selected third generation of Pacific oyster *Crassostrea gigas* with rapid growth at different stages was investigated by model fitting with regularly collected biological data. Results showed that at larval stage, the relationships between age (t) and shell height (SH), as well as age (t) and shell length (SL) both conformed to Logistic model, and the growth equations were $SH=455.612/(1+9.500e^{-0.142t})$, $R^2=0.999$; $SL=462.476/(1+8.026e^{-0.108t})$, $R^2=0.996$, respectively. At larval stage, shell height and shell length was linearly related, and the linear regression equation was $SL=0.76SH+18.82$, $R^2=0.994$. The growth pattern of *C. gigas* at grow-out stage showed significant seasonal variation. The polynomial regression equations between age (X) and shell height (SH), shell length (SL), shell width (SW), and total weight (TW) were $SH=-0.0297X^4+1.0365X^3-12.0220X^2+57.6500X-68.9260$, $R^2=0.985$; $SL=-0.0173X^4+0.5893X^3-6.5702X^2+30.2420X-34.4150$, $R^2=0.986$; $SW=-0.0068X^4+0.2620X^3-3.2806X^2+16.9170X-22.1410$, $R^2=0.956$; and $TW=-0.0219X^4+0.8234X^3-10.1680X^2+50.7040X-85.4110$, $R^2=0.972$, respectively. Shell height, shell length and shell width all showed significant power function correlativity with total weight. The regression equations were $SH=23.645TW^{0.3213}$, $R^2=0.998$; $SL=12.337TW^{0.3776}$, $R^2=0.995$; and $SW=6.611TW^{0.3589}$, $R^2=0.981$, respectively.

(本文编辑: 梁德海)