

贝类种群壳形态性状多态性研究进展

刘 括, 李晓彤, 车宗豪, 梁 腾, 方 蕾, 霍忠明, 闫喜武

(大连海洋大学水产与生命学院 辽宁省贝类良种繁育工程技术研究中心, 辽宁 大连 116023)

摘要: 贝类壳形态具有丰富、复杂的多态性。壳形态作为贝类重要的数量性状是一种环境适应的进化, 是不同生理功能适应其生活方式的结果, 受环境和遗传因素影响, 与贝类的生长、存活、代谢及繁殖等生态、生理行为密切相关。通过贝类可量可数性状建立的壳形态数值分类学方法已在贝类种群形态学比较及群体亲缘关系研究中广泛应用。本文对贝类种群壳形态性状的多态性研究进行了综述, 并对壳形态分析方法在贝类种质资源评估(种群识别)及遗传育种(壳宽型/深凹型品系选育)中的应用提出展望, 旨在为研究者较全面了解壳形态性状的多态性和分析方法提供参考。

关键词: 壳形态; 多态性; 环境; 遗传; 育种方法

中图分类号: S-90 文献标识码: A 文章编号: 1000-3096(2021)04-0213-09

DOI: 10.11759/hyxx20201018001

1 生态环境及遗传对壳形态性状影响

1.1 生态环境对贝类种群壳形态性状影响

贝类种群壳形态的多态性受生态环境因素控制。在不同环境条件下, 贝类种群的壳长、壳宽、壳高生长速度, 以及体螺层数、左右旋的差异会导致壳形态出现分化。Hornbach 等^[1]对淡水珍珠蚌(*Amblema plicata*)的研究结果表明, 由于环境的不同, 生活在上游的淡水珍珠蚌的壳形态与中游、下游及池塘的个体存在显著差异。Sousa 等^[2]研究发现, 葡萄牙两个河口区的同一种河蚶(*Corbicula fluminea*)在不同环境中, 壳形态存在显著差异。Mattoccia^[3]将同父同母菲律宾蛤仔(*Ruditapes philippinarum*)放于不同的养殖设施中养殖 15 至 18 个月, 观察到壳形态有明显的差异。Yokogawa 等^[4]在对日本两个群体菲律宾蛤仔形态学和遗传学比较中发现, 两者遗传距离小, 但壳高与壳宽比差异显著, 认为两种群的壳形态差异主要是由环境引起的。Watanabe 等^[5]发现菲律宾蛤仔的壳锐度(shell sharpness indices)和壳厚度(shell thickness)有明显不同, 扁平(flatter shells)菲律宾蛤仔生长速度较快, 并指出壳形态性状与环境有关。Kenchington 等^[6]对扇贝(*Placopecten magellanicus*)的壳形态多态性现象进行了研究, 发现成贝阶段壳尺寸之间的生长速率有较大差异, 指出这种现象可能与栖息地环境有关。

影响贝类种群壳形态的生态环境因素主要包括养殖密度、底质、水流速度、重金属、捕食、疾病等。

在养殖密度对贝类种群壳形态影响方面, Nathalie 等^[7]对菲律宾蛤仔壳形态与养殖密度之间的关系进行了研究, 结果表明在养殖密度较低(48 个/m²)条件下, 壳形态更趋于球形, 而在养殖密度较高(>100 个/m²)的情况下更为扁平。Alumno 等^[8]在研究中也发现高密度紫贻贝(*Mytilus edulis*)群体贝壳形态更为扁平, 推测这可能是由于个体间食物竞争和相互干扰造成的。在底质对贝类壳形态影响方面, Hinch 等^[9]将沙滩与泥滩的珠蚌(*Lampsilis radiata*)相互移植, 发现移植前后珠蚌的壳形态差异显著。Eager 等^[10]认为菲律宾蛤仔为保证在泥含量较高的底质中生活不下沉, 壳形态趋于球形。在水流速度对贝类种群壳形态影响方面, Costa^[11]等对不同地理群体的菲律宾蛤仔(*Ruditapes Philippinarum*)壳形态分析中提出为避免水体流动带来的个体位移, 菲律宾蛤仔壳宽变窄, 壳形态趋于细长。Balla 等^[12]在澳大

收稿日期: 2020-10-18; 修回日期: 2020-12-22

基金项目: 国家重点研发计划“蓝色粮仓科技创新项目”(2018YFD0901404, 2019YFD0900704); 国家贝类产业技术体系专项(CARS-49); 辽宁省“兴辽英才计划”项目(XLYC1807271); 大连市支持高层次人才创新创业项目(2017RQ062)

[Foundation: Ministry of Science and Technology of China's National Key Research and Development Program, No. 2018YFD0901404, No. 2019YFD0900704; The Special Fund for Modern Agricultural Industry Technology Research System, No. CARS-49; The Liaoning Talent Revitalization Plan, No. XLYC1807271; The Dalian High Level Talent Innovation Support Plan, No. 2017RQ062]

作者简介: 刘括(1995—), 男, 硕士研究生, 主要研究方向为贝类遗传育种与繁殖, E-mail: 24342589@163.com; 霍忠明(1983—), 通信作者, 男, 博士, 副教授, 主要研究方向为贝类遗传育种与繁殖, E-mail: huozm@dloou.edu.cn

利亚东南河系中发现了不同形态河蚌(*Alathyria jacksoni*), 其中澳大利亚墨累河的群体壳形态扁长, 背缘延伸成羽状, 而维多利亚和新南威尔士的群体壳形态椭圆, 背缘钝, 后腹缘变形, 并推测水流速度引起闭壳肌的变化最终产生了河蚌的形态差异。Lam 等^[13]对激流中的椎实螺(*Lymnaea peregra*)研究发现, 激流环境的椎实螺的壳口孔径与壳长的比值远大于在静水中生活的同龄个体, 这些内部变化导致了壳形态差异, 并指出大的壳口孔径可以适应激流环境。Brake 等^[14]在长牡蛎(*Crassostrea gigas*)的壳形态研究中, 发现壳形态的变异与水流速度之间存在一定的关系, 水流对次生壳外缘的不断冲击, 使长牡蛎壳宽与壳长比增加。壳宽较大的长牡蛎一般生活在潮间带比较湍急的水流中。在重金属对贝类种群壳形态影响方面, Sokolowski 等^[15]研究表明在重金属含量较高的水体中的白樱蛤(*Macoma balthica*)壳形态容易出现畸形。Maria 等^[16]研究了织纹螺(*Buccinanops globulosus*)三个群体的壳形态变异, 发现其中一个群体贝壳高而尖, 开口处孔径更大且壳体更宽, 经检测该群体未受到有机锡化合物污染, 而另外两个形态不同的群体受到了有机锡污染, 说明重金属对贝类的壳形态有一定影响。在捕食对贝类种群壳形态影响方面, Luttikhuisen^[17]等提出捕食者会对不同壳形态贝类进行选择捕食。扁平形贝类移动更加灵活, 埋栖深度较深, 能够较好地躲避速度较慢的捕食者。Nicol 等^[18]研究发现, 海洋双壳类的壳宽与壳长的比值是穴居移动的一个重要因素, 壳宽与壳长的比例低于 40% 的双壳贝类能够快速地进出洞穴, 有利于躲避捕食者。在疾病对贝类种群壳形态影响方面, Nathalie^[7]等对菲律宾蛤仔壳形态的分析中, 描述了菲律宾蛤仔棕色肌肉病感染比例与壳形态之间的关系, 指出球形蛤仔被感染的概率稍高(12%), 这可能由于患病蛤仔的贝壳形成过程受到干扰, 形成了特殊的形态。除棕色肌肉病外, 寄生虫病也可以改变贝类的壳形态。Levri 等^[19]在寄生虫(*Microphallus*)对一种淡水螺(*Potamopyrgus antipodarum*)壳形态影响的研究中发现, 感染寄生虫的个体, 壳明显少于正常的个体, 壳宽/壳长比值明显大于正常个体, 这可能是宿主与寄生虫共存的一种壳形态的适应方式。Zbikowska 等^[20]研究表明, 静水椎实螺(*Digenetic trematode*)壳形态差异是由其体内寄生虫的世代交替引起的。此外, 国内外学者研究表明贝类种群壳形态多态性也与波浪冲击^[21]、营养^[7]、沉积物^[22]、迁移^[7]、水深^[23]、海岸线^[24]、纬度^[25]、潮汐^[26] 等环境因素也有关。

1.2 遗传对贝类种群壳形态性状影响

贝类壳形态的变化不仅受生态环境的影响, 也由遗传决定。国内外学者通过家系建立和移养试验等研究证明了贝类种群壳形态性状是可遗传的。张兴志^[27]等选择了菲律宾蛤仔獐子岛群体中壳宽与壳长比值最大的 10% 个体(壳形态呈圆球形)作为亲贝构建了 33 个母系半同胞家系, 研究发现家系子代的壳形态性状与亲本一致。Eagar^[28]研究发现英国普利茅斯地区的克莱德河湾 3 个蛤仔(*Venerupis rhomboids*)群体有显著的壳形态差异, 移养到同一区域的不同个体的壳形态差异依然存在。Kitada 等^[29]发现从中国南方移养到日本海区的菲律宾蛤仔群体仍然为扁平形, 与日本群体壳形态有明显区别。贝类种群壳形态性状的遗传特点可进一步总结为“自然选择-微进化-可遗传”的综合作用过程。Seed 等^[30]对北爱尔兰处于高纬度的路拉沙蛤(*Lasaea rubra*)群体进行了周年观察, 发现路拉沙蛤出现“异速生长”现象, 壳宽生长速度快于壳长与壳高, 壳形态趋于球形。在相同体积下表面积最小的球形蛤仔可减少热量散失, 适应寒冷环境。在寒冷环境下这种球形蛤仔经过自然选择和遗传变异被逐代选留, 最终形成了壳形态特征明显的种群。Johannesso 等^[31]、Hull 等^[32]、Hollander 等^[33-34]研究发现自然选择和微进化决定了滨螺(*Littorina saxatilis*)的基因型, 使西班牙、英国、瑞典沿海出现了两种壳形态类型^[35]。Avaca 等^[36]对同一群体内形态差异显著的织纹螺(*Buccinanops globulosus*)进行研究, 发现小尺寸个体与大尺寸个体相比, 具有开口孔隙大, 尖顶部短的特征, 指出这种种群壳形态特点是由自然选择和遗传因素综合决定。

2 贝类壳形态分析方法

形态学的分析方法主要是对可以测量或计数的性状进行比较, 推断出物种间或种内群体间的遗传变异情况^[37], 进而定义、判别种群内或种群间的空间或遗传结构^[38]。目前对贝类壳形态的研究方法主要包括壳形态数值分类学方法和支序系统学分析方法, 支序系统学分析方法主要用于腹足纲等贝类的种间形态学比较与分类鉴定。壳形态数值分类学方法在贝类种群形态学比较及群体亲缘关系研究中应用较为广泛, 主要包括多元统计分析法(multivariate statistical analysis)、椭圆傅里叶分析法(elliptic Fourier analysis)、几何形态学测量法(geometric morphometric analysis)(表 1)。

表 1 贝类壳形态数值分类学方法

Tab. 1 Numerical taxonomy of shell morphology

物种	壳形态数值分类学方法	主要结果	参考文献
菲律宾宾蛤仔(<i>Ruditapes philippinarum</i>)	多元统计分析	壳形态性状出现遗传变异。不同地理群体的壳重与全湿重相关系数均最大	刘仁浩等 ^[69]
渔舟蜃螺(<i>Nerita albicilla</i>)等 29 个品种	多元统计分析	渔舟蜃螺壳重与总重的反正弦变换比最高。29 个品种的壳重与全湿重具有相关性	Tokeshi 等 ^[70]
高雅海神蛤(<i>Panopea generosa</i>)和球形海神蛤(<i>Panopea glohosa</i>)	多元统计分析	同属 2 个种间的神蛤壳形态遗传分化较大	Rocha-Olivares A 等 ^[71]
索足蛤(<i>Thyasira gouldi</i>)	多元统计分析	螺丝有共生体的壳尺寸大于螺丝无共生体的壳尺寸	Batstone ^[40]
拟沼螺(<i>Assimineidae</i>)	多元统计分析	2 种不同壳形态的拟沼螺的线粒体 DNA 存在差异	Miranda ^[41]
文蛤(<i>Meretrix meretrix</i> Linnaeus)、日本文蛤(<i>Meretrix lamarckii</i> Deshayes)	多元统计分析	中国 6 个地理群体文蛤壳形态相近, 南北方群体各聚为一类, 日本文蛤与长乐丽文蛤形态类似, 属于同一种的不同地理群体	吴杨平等 ^[43]
菲律宾宾蛤仔(<i>Ruditapes philippinarum</i>)	多元统计分析	法国阿卡雄湾蛤仔群体蛤仔壳形态为圆形或球形	Nathalie 等 ^[7]
尖紫蛤(<i>Soletellina acuta</i>)	多元统计分析	发现壳长和壳宽是决定尖紫蛤全湿重的主要因素, 而壳长和壳高是决定尖紫蛤软体重的主要因素	陈亨君等 ^[44]
岩扇贝(<i>Crassadoma gigantea</i>)	多元统计分析	发现壳高、壳宽对 6 月龄岩扇贝全湿重具有显著的直接作用, 而壳长、壳宽对 18 月龄岩扇贝全湿重具有显著的直接作用	王潇等 ^[45]
香港牡蛎(<i>Crassostrea hongkongensis</i>)	多元统计分析	壳高对不同规格的香港牡蛎全湿重直接作用最大	韦婉媛等 ^[46]
棕带仙女蛤(<i>Callista erycina</i>)	多元统计分析	壳宽对棕带仙女蛤的体质量直接作用最大	魏海军等 ^[47]
文蛤(<i>Meretrix meretrix</i>)与青蛤(<i>Cyclina sinensis</i>)	多元统计分析	发现壳宽和壳高对文蛤与青蛤的全湿重影响最大	Zhang 等 ^[48]
菲律宾宾蛤仔(<i>Ruditapes Philippinarum</i>)	多元统计分析	发现南方群体蛤仔壳高对软体重直接作用最大。南方移养北方蛤仔壳宽对软体重的直接作用最大。北方群体蛤仔壳长对软体重的直接作用最大	梁健等 ^[49]
青蛤(<i>Cyclina sinensis</i>)	多元统计分析	壳高对不同月龄青蛤全湿重影响最大	张雷雷等 ^[50]
帘蛤(<i>Chamelea gallina</i>)	椭圆傅里叶分析方法	壳形态方法可以明显区分地中海沿岸的不同地理群体的帘蛤	Palmer 等 ^[52]
菲律宾宾蛤仔(<i>Ruditapes philippinarum</i>) 沟纹毡蛤(<i>Ruditapes decussatus</i>)	椭圆傅里叶分析方法	两种蛤仔在形态上有明显分化, 种群间的蛤仔壳形态会根据本地环境发生形态学适应	Costa 等 ^[11]
大刀蛸(<i>Ensis siliqua</i>)	几何形态测量法	葡萄牙、西班牙和爱尔兰三个海岸的大刀蛸不同群体壳形态存在明显差异	Marta 等 ^[62]
菲律宾宾蛤仔(<i>Ruditapes philippinarum</i>)	几何形态测量法	依靠建立起的逻辑斯蒂回归方程判别胶州湾和天鹅湖蛤仔形态差异, 结果表明天鹅湖群体比胶州湾群体壳形态椭圆, 且隆起程度较高, 判别准确率为 94.23%	董建宁等 ^[63]
芋螺科(<i>Conus</i>)	几何形态测量法	建立了几何形态测量方法及壳形态差异捕获方法	Ibarra 等 ^[64]

2.1 多元统计分析法

多元统计分析(multivariate statistical analysis)是一种综合的分析方法,又称多变量分析,是研究多个自变量与因变量相互关系的统计分析方法,主要包括主成分分析(principal components analysis, PCA)、聚类分析(cluster analysis)与判别分析(discriminant analysis)等。1) 主成分分析主要是利用降维的原理,在损失很少信息的前提下把多个相关变量转化为少数不相关变量的多元统计方法^[39]; 2) 聚类分析是指根据“物以类聚”的道理,对样品或指标进行分类的一种多元统计分析方法。它是在没有先验知识的情况下,对样本按各自的特性来进行合理的分类。聚类分析有两种计算方法,分别是凝聚层次聚类和K均值聚类^[39]; 3) 判别分析是根据某研究对象的各种特征指标来判别其类别归属问题的一种多元统计方法。

多元统计分析方法可以判别区分同一种贝类不同地理种群间的亲缘关系,也可应用于壳形态性状对重要性状影响效果分析。Batstone等^[40]以壳尺寸与鳃的结构为主要变量,采用多元统计分析方法,将纽芬兰波恩湾的索足蛤(*Thyasira gouldi*)分为两类。Miranda等^[41]通过对生活在南非圣露西亚海口的9个不同地理位置的拟沼螺(*Assimineidae*)的壳形态性状多元统计分析,将拟沼螺分为两个不同的类群。Mahilum等^[42]以背面长/孔径、腹面长/孔径两个比值为参数,采用多元统计分析对福寿螺(*Pomacea canaliculata*)不同性别的壳形态进行研究,结果表明不同性别间壳形态存在显著差异。吴杨平等^[43]运用多元统计方法探讨了中国文蛤与日本文蛤壳形态差异,结果显示,中国文蛤6个地理群体壳形态相近,南北方群体各聚为一类。而日本文蛤与长乐丽文蛤形态类似,属于同一种的不同地理群体。Nathalie等^[7]利用多元统计分析方法将法国阿卡雄湾蛤仔群体壳形态分为圆形和球形。Kitada等^[29]采用多元统计分析方法对日本群体与中国南方群体蛤仔壳形态比较发现,中国南方移养蛤仔的壳形态扁平,放射肋数目多,与日本群体(壳宽与壳长比值较大)有明显的区别。此外,多元统计分析可以理清贝类壳形态性状对重量性状作用效果,为育种目标性状的选择提供参考。陈亭君等^[44]通过尖紫蛤(*Soletellina acuta*)20月龄的生长性状多元统计分析,建立了壳形态性状与全湿重及软体重的回归方程,发现壳长和壳宽是决定

尖紫蛤全湿重的主要因素,而壳长和壳高是决定尖紫蛤软体重的主要因素。王潇等^[45]通过逐步回归的方法对岩扇贝的生长性状进行多元统计分析,发现壳高、壳宽对6月龄岩扇贝(*Crassadoma gigantea*)全湿重具有显著的直接作用,而壳长、壳宽对18月龄岩扇贝全湿重具有显著的直接作用。韦嫔媛等^[46]发现壳高对不同规格的香港牡蛎(*Crassostrea hongkongensis*)全湿重直接作用最大。魏海军等^[47]发现壳宽对棕带仙女蛤(*Callista erycina*)的体质量直接作用最大。Zhang等^[48]发现壳宽和壳高对文蛤(*Meretrix meretrix*)与青蛤(*Cyclina sinensis*)的全湿重影响最大。梁健等^[49]发现南方群体菲律宾蛤仔壳高对软体重的直接作用最大。而南方移养北方的菲律宾蛤仔壳宽对软体重的直接作用最大。北方群体蛤仔壳长对软体重的直接作用最大。张雷雷等^[50]发现壳高对不同月龄青蛤(*Cyclina sinensis*)全湿重影响最大。

2.2 椭圆傅里叶分析法

椭圆傅里叶分析法是对贝类轮廓进行的数学上的分析,它可以有效区分同种不同种群或相似物种的细微区别,并加以分类。椭圆傅里叶分析法侧重于对贝类外形轮廓的拟合,通过比较分析贝壳轮廓曲线的椭圆傅里叶系数,对贝壳轮廓形态进行分析^[51]。Costa等^[11]结合椭圆傅里叶和最小二乘判别分析法,区分了同一海区蛤仔属的两个种类(*T. decussatus*和*T. philippinarum*),分类正确率达96.6%。Palmer等^[52]对来自地中海沿岸的一种帘蛤(*Chamelea gallina*)不同地理群体的壳周长进行椭圆傅里叶分解,并结合典型变量分析,结果表明该方法分类的错误率<1%,而且这种分析方法在视觉上可以直观地观察到贝类轮廓上的差异。但目前,国内通过椭圆傅里叶法分析贝类壳形态的报道甚少,张仪方等^[53]利用椭圆傅里叶分析法研究鲍鱼壳形态,利用主成分分析的方法降维处理后,发现绿鲍(*Haliotis fulgens*, HF)、红鲍(*H. rufescens*, HR)、皱纹盘鲍(*H. discus hanai*, HH)、杂色鲍(*H. divericolor*, HD)和西氏鲍(*H. gigantes*, HS)的长宽比差异显著。

2.3 几何形态测量法

几何形态测量法就是将壳形态数学化、视觉化,通过直观的图像对不同壳形态进行分类并加以区分。几何形态测量法可以对形状和尺寸进行分区,保留样本主要的几何性质并生成一种视觉图像,对形

状变量进行统计分析,可有效地描述或定量不同地理群体贝类的壳形态差异。在形态学领域,几何形态测量经常被描述成一种“革命”,而且这项技术可在生物学、生态学、分类学、个体发生学、进化等领域应用^[54]。几何形态学技术包括两种方法:轮廓分析(contour analysis)和地标分析(landmark analysis)。起初,研究者主要使用轮廓分析方法对贝类壳形态进行分析,随着研究的深入发现单独使用地标分析法或两种方法结合能够更准确描述不同生态型贝类种群的壳形态差异^[55-61]。Marta 等^[62]利用几何形态测量法(地标与轮廓分析法结合)对葡萄牙、西班牙和爱尔兰三个群体的大刀蛎壳形态进行分析,结果显示阿威罗群体与爱尔兰群体壳形态较为类似(两地相距 1 500 km),阿威罗群体壳高与壳宽比值相对较高。董建宇等^[63]采用广义线性模型与传统形态测量相结合的方法,判别胶州湾和天鹅湖菲律宾蛤仔的形态差异,结果表明天鹅湖群体比胶州湾群体壳形态椭圆,且隆起程度较高,判别准确率为 94.23%。

3 展望

贝类种群壳形态性状多态性及分析方法可应用于贝类种质资源的评估。目前已发现不同地理种群的厚壳贻贝、菲律宾蛤仔、马氏珠母贝、魁蚶、缢蛏、文蛤等贝类壳形态性状均存在多态性,可利用这一特点建立基于壳形态性状的种群识别技术,查明贝类种群的亲缘关系及不同生态环境下的遗传特征。此外,可以利用贝类种群壳形态性状多态性对贝类的壳形态性状(壳长、壳宽、壳高)和质量性状(活体质量、软体质量)进行多元统计分析,找出壳形态性状中影响质量性状的主要因素,为种质资源的高效利用提供参考。

贝类壳形态性状多态性及分析方法可应用于贝类的遗传育种。以往在贝类遗传育种中主要以壳长或全湿重等单一性状作为选育指标进行品种选育。近年来随着国内外学者研究的深入,发现贝类种群的壳形态特征与多个育种优良性状指标相关。Nathalie 等^[7]、张兴志等^[27]通过壳形态分析方法研究发现“宽壳型”蛤仔(种群内壳宽与壳长比值最大的 10%个体)的壳腔体积较大,全湿重、壳质量、软体重等重量性状以及产卵量等繁殖性状优于“扁平型”蛤仔(种群内壳宽与壳长比值最小的 10%个体)。Ibarra 等^[64]认为海湾扇贝(*Argopecten ventricosus*)的壳宽是一种与母本品质相关性状,壳宽较宽的扇贝

储能多,更有利于亲本性腺发育和子代成活率的提高。因此,越来越多的育种工作者将贝类的壳宽与壳长/壳高比值等壳形态综合性状作为重要选育指标,并在牡蛎、蛤仔、扇贝和马氏珠母贝中进行了遗传育种研究的尝试。早在 1961 年,日本 Imai 等^[65]采用壳型指数 D(又称为壳深指数,ISD)对太平洋牡蛎形态的凹度进行了研究,ISD 可以较完整地描述牡蛎壳形态的凹度情况。在国内,中国科学院南海海洋研究所喻子牛教授团队发现香港牡蛎壳形态存在不同程度的凹度,因此依据 ISD 作为量化壳形态凹度的指标,同时将凹度最大的壳形态称为深凹壳型,以香港牡蛎野生群体为基础群体,以壳形态和生长为主要选育目标,选育深凹壳型、生长性能良好的香港牡蛎优良品系。莫日馆等^[66]培育出生长速度快和深杯壳型(宽壳)的美洲牡蛎(*C.virginica*)品系“Wilde strain”。霍忠明等^[67]提出一种壳宽型菲律宾蛤仔新品系制种方法,即在自然繁育群体或人工繁育群体中采集蛤仔,选择壳宽与壳长比值最大的 10%个体作为壳宽型蛤仔,采用多性状 Blup 育种的方法逐代培育壳宽型品系。张学开^[68]对菲律宾蛤仔“宽壳型”品系进行了连续两代选育,使蛤仔的壳宽获得了较明显的遗传改进。

综上所述,贝类种群壳形态性状多态性分析方法在贝类种群形态遗传变异研究和土著种群识别等贝类种质资源评估研究中具有广泛的应用前景。同时利用壳形态综合性状的评估培育壳宽型/深凹型双壳贝类品系的方法能够更加可靠地辅助贝类软体重及全湿重的重量性状的选育,为水产贝类遗传育种提供了新的研究思路。

参考文献:

- [1] HORNBAACH D J, DENEKA T, PAYNE B S, et al. Shell morphometry and tissue condition of *Amblema plicata*(Say, 1817) from the upper Mississippi River[J]. *Journal of Freshwater Ecology*, 1996, 11(2): 233-240.
- [2] SOUSA R, FREIRE R, RUFINA M. Genetic and shell morphological variability of the invasive bivalve *Corbicula Fluminea* (Muller, 1774) in two Portuguese estuaries[J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2007, 74(1/2): 166-174.
- [3] MATTOCCIA M. Struttura genetica e fenotipica di *Tapes decussatus* e *Tapes philippinarum* (Bivalvia, Veneridae)[D]. Rome: University of Rome Tor Vergata, 1991.
- [4] YOKOGAWA K. Morphological variabilities and genetic features in Japanese common clam *Ruditapes plippina-*

- rum[J]. Japanese Journal of Malacology, 1988, 57(2): 121-132.
- [5] WATANABE S, KATAYAMA S. Relationships among shell shape, shell growth rate, and nutritional condition in the manila clam (*Ruditapes philippinarum*) in Japan[J]. Journal of Shellfish Research, 2010, 29(2): 353-359.
- [6] KENCHINGTON E L, FULL W E. Fourier analysis of sea scallop (*Placopecten magellanicus*) shells in determining population structure[J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 1994, 51(2): 348-356.
- [7] NATHALIE C M, NOËLLE B, KÉLIG M, et al. Shell shape analysis and spatial allometry patterns of Manila Clam (*Ruditapes Philippinarum*) in a Mesotidal coastal lagoon[J]. Journal of Marine Biology, 2012, 28(6): 1-11.
- [8] ALUNNO B M, BOURGET E, FRÉCHETTE M. Shell allometry and length-mass-density relationship for *Mytilus edulis* in an experimental food-regulated situation[J]. Marine Ecology Progress Series, 2001, 219(1): 177-188.
- [9] HINCH S G, BAILEY R C, GREEN R H. Growth of *Lampsilis radiata* (Bivalvia: Unionidae) in sand and mud: A reciprocal transplant experiment[J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 1986, 43(3): 548-552.
- [10] EAGAR R M C. Shape and function of the shell: a comparison of some living and fossil bivalve mollusks[J]. Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society, 1978, 53(2): 169-210.
- [11] COSTA C, MENESATTI P, AGUZZI J, et al. External shape differences between sympatric populations of commercial clams *Tapes decussatus* and *T. Philippinarum*[J]. Food and Bioprocess Technology, 2010, 3(1): 43-48.
- [12] BALLA S A, WALKER K F. Shape variation in the Australian freshwater mussel *Alathyria Jacksoni* iredale (Bivalvia, Hyriidae)[J]. Hydrobiologia, 1991, 220(2): 89-98.
- [13] LAM P K S, CALOW P. Differences in the shell shape of *Lymnaea peregra* (Mueller) (Gastropoda: Pulmonata) from lotic and lentic habitats; environmental or genetic variance?[J]. Journal of Molluscan Studies, 1988, 54(2): 197-207.
- [14] BRAKE J, EVANS F, LANGDON C, et al. 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.
- [15] SOKOLOWSKI A, FICHET D, GARCIA-MEUNIER P, et al. The relationship between metal concentrations and phenotypes in the Baltic clam *Macoma balthica*(L.) from the gulf of Gdansk, Southern Baltic[J]. Chemosphere, 2002, 47(5): 475-484.
- [16] MARÍA S A, MAITE N, PABLO M, et al. Shell shape variation in the Nassariid *Buccinanops globulosus* in northern Patagonia[J]. Helgoland Marine Research, 2013, 67(3): 567-577.
- [17] LUTTIKHUIZEN P C, DRENT J, VAN D W, et al. Spatially structured genetic variation in a broadcast spawning bivalve: quantitative vs. molecular traits[J]. Journal of Evolutionary Biology, 2003, 16(2): 260-272.
- [18] NICOL D. Shell shape and burrowing habits of marine pelecypods[J]. Florida Scientist, 1983, 46(2): 120-125.
- [19] LEVRI E P, DILLARD J, MARTIN T. Trematode infection correlates with shell shape and defence morphology in a freshwater snail[J]. Parasitology, 2005, 130(6): 699-708.
- [20] ZBIKOWSKA E, ZBKOWSKI J. Differences in shell shape of naturally infected *Lymnaea Stagnalis*(L.) individuals as the effect of the activity of Digenetic Trematode larvae[J]. Journal of Parasitology, 2005, 91(5): 1046-1051.
- [21] AKESTER R J, MARTEL A L. Shell shape, dysodont tooth morphology, and hinge-ligament thickness in the bay mussel *Mytilus trossulus* correlate with wave exposure[J]. Canadian Journal of Zoology, 2000, 78(2): 240-253.
- [22] CLAXTON W T, WILSON A B, MACKIE G L, et al. A genetic and morphological comparison of shallow and deepwater populations of the introduced dreissenid bivalve *Dreissena bugensis*[J]. Canadian Journal of Zoology, 1998, 76(7): 1269-1276.
- [23] HOLME A. Shell form in *Venerupis rhomboides* (Pennant)[J]. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 1961, 41(3): 705-722.
- [24] FRANZ D R. Allometry of shell and body weight in relation to shore level in the intertidal bivalve *Geukensia demissa* (Bivalvia: Mytilidae)[J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 1993, 174(2): 193-207.
- [25] BEUKEMA J J, MEEHAN B W. Latitudinal variation in linear growth and other shell characteristics of *Macoma balthica*[J]. Marine biology, 1985, 90(1): 27-33.
- [26] DAME R F. Comparison of various allometric relationship in intertidal and subtidal American oysters[J]. Fishery Bulletin, 1972, 70(4): 1121-1126.
- [27] 张兴志, 张继彪, 刘辉, 等. 菲律宾蛤仔獐子岛群体两种壳型表型性状比较[J]. 水产科学, 2015, 34(10): 617-620.
- ZHANG Xingzhi, ZHANG Jibiao, LIU Hui, et al. Comparison of phenotypic traits of two shell types in clam *Ruditapes philippinarum*[J]. Fisheries Science, 2015, 34(10): 617-620.

- [28] EAGAR R M C, STONE N M, DICKSON P A. Correlation between shape, weight and thickness of shell in four populations of *Venerupis rhomboids* (Pennant)[J]. Journal of Molluscan Studies, 1984, 50(1): 19-38.
- [29] KITADA S, FUJIKAKE C, ASAKULA Y, et al. Molecular and morphological evidence of hybridization between native *Ruditapes philippinarum* and the introduced *Ruditapes* form in Japan[J]. Conservation Genetics, 2013, 14(3): 717-733.
- [30] SEED R, O'CONNOR R J. Shell shape and seasonal changes in population structure in *Lasaea rubra* (Bivalvia: Erycinidae)[J]. Journal of Molluscan Studies, 1980, 46(1): 66-73.
- [31] JOHANNESSON K, JOHANNESSON B, ROLÁN A E. Morphological differentiation and genetic cohesiveness over a microenvironmental gradient in the marine snail, *Littorina saxatilis*[J]. Evolution, 1993, 47(6): 1770-1787.
- [32] HULL S L, GRAHAME J, MILL P J. Morphological divergence and evidence for reproductive isolation in *Littorina saxatilis* (Olivi) in northeast England[J]. Journal of Molluscan Studies, 1996, 62(1): 89-99.
- [33] HOLLANDER J, LINDEGARTH M, JOHANNESSON K. Local adaptation but not geographical separation promotes assortative mating in a snail[J]. Animal Behaviour, 2005, 70(5): 1029-1219.
- [34] HOLLANDER J, ADAMS D C, JOHANNESSON K. Evolution of adaptation through allometric shifts in a marine snail[J]. Evolution, 2006, 60(12): 2490-2497.
- [35] CONDE P P, CABALLERO A, ROLÁN A E. Relative role of genetic determination and plastic response during ontogeny for shell-shape traits subjected to diversifying selection[J]. Evolution, 2009, 63(5): 1356-1363.
- [36] AVACA M S, NARVARTE M A, MARTÍN P R. Description of the radula of *Buccinanops globulosus* (Neogastropoda: Nassariidae) and an assessment of its variability among Northern Patagonian Gulfs[J]. Malacologia, 2010, 53(1): 175-184.
- [37] 张辉. 西北太平洋两种卵胎生鱼类(许氏平鲉和褐菖鲉)的分子系统地理学研究[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2013.
- ZHANG Hui. Molecular phylogeography of two egg viviparous fishes (*Sebastes schlegeli* and *Sebastes marmoratus*) in the Northwest Pacific Ocean. Qingdao: Ocean University of China, 2013.
- [38] WAPLES R S. A bias correction for estimates of effective population size based on linkage disequilibrium at unlinked gene loci[J]. Conservation Genetics, 2006, 7(2): 167-184.
- [39] 何晓群. 多元统计分析(第二版)[M]. 北京: 中国人民大学出版社, 2008, 57-153.
- HE Xiaqun. Multivariate Statistical Analysis (2nd Edition)[M]. Beijing: China Renmin University Press, 2008, 57-153.
- [40] BATSTONE R T, LAURICH J R, SALVO F, et al. Divergent Chem-osymbiosis-Related Characters in *Thyasira cf. gouldi* (Bivalvia: Thyasiridae)[J]. PLoS One, 2014, 9(3): e92856.
- [41] MIRANDA N A F, ROOYEN R V, MACDONALD A, et al. Genetics and shell morphometrics of assimineids (Mollusca, Caenogastropoda, Truncatelloidea) in the St Lucia Estuary, South Africa[J]. Zookeys, 2014, 419(1): 73-86.
- [42] MAHILUM J J M, DEMAYO C G. Sexual Dimorphism on Shell Shape of *Pomacea canaliculata* lamarck thriving in lakes using the geometric morphometric approach[J]. International Journal of Bioscience, Biochemistry and Bioinformatics, 2014, 4(4): 284-288.
- [43] 吴杨平, 姚国兴, 陈爱华, 等. 文蛤属 2 种贝类多变量形态分析及日本文蛤的物种有效性[J]. 水产学报, 2011, 35(9): 1410-1418.
- WU Yangping, YAO Guoxing, CHEN Aihua, et al. Multivariate morphological analysis of two species of *Meretrix* and species validity of *Meretrix*[J]. Acta Fisheries Sinica, 2011, 35(9): 1410-1418.
- [44] 陈亭君, 何旭盟, 申玉春, 等. 20 月龄尖紫蛤壳形态性状对体质量的影响[J]. 广东海洋大学学报, 2019(6): 23-29.
- CHEN Tingjun, HE Xumeng, SHEN Yuchun, et al. Effects of morphological traits on body weight of 20-month-old *Soletellina acuta*[J]. Journal of Ocean University of Guangdong, 2019(6): 23-29.
- [45] 王潇, 曹善茂, 印明昊, 等. 不同贝龄岩扇贝数量性状的相关性及通径分析[J]. 河北渔业, 2018, 2(1): 23-28.
- WANG Xiao, CAO Shanmao, YIN Minghao, et al. Correlation and path analysis of quantitative traits of *Crassadoma gigantean* at different ages[J]. Hebei Fisheries, 2018, 2(1): 23-28.
- [46] 韦嫔媛, 彭金霞, 李蔚, 等. 不同规格香港牡蛎壳形态性状对重量性状的影响[J]. 南方农业学报, 2020, 51(4): 961-967.
- WEI Binyuan, PENG Jinxia, LI Wei, et al. Effects of shell morphological traits on the weight traits of *Crassostrea hongkongensis* with different sizes[J]. Journal of Southern Agriculture, 2020, 51(4): 961-967.
- [47] 魏海军, 邓正华, 陈明强, 等. 棕带仙女蛤数量性状的相关与通径分析[J]. 南方水产科学, 2019, 15(6): 34-40.
- WEI Haijun, DENG Zhenghua, CHEN Mingqiang, et al. Correlation and path analysis of quantitative traits of clam (*Callista erycina*). South China Fisheries Science, 2019, 15(6): 34-40.
- [48] ZHANG A, WANG L, YANG X, et al. Relationship

- between shell morphological traits and body weight in two Estuarine Clams, *Meretrix meretrix* and *Cyclina sinensis* in Shuangtaizi Estuary, Bohai Sea in China[J]. Journal of Shellfish Research, 2018, 37(5): 989-996.
- [49] 梁健, 王俊杰, 郭永军, 等. 不同地理群体菲律宾蛤仔表型性状的相关性与通径分析[J]. 水产科学, 2020, 39(1): 40-47.
LIANG Jian, WANG Junjie, GUO Yongjun, et al. Correlation and path analysis of phenotypic traits in different geographical groups of Manila Clam *Ruditapes philippinarum*[J]. Fisheries Science, 2020, 39(1): 40-47.
- [50] 张雷雷, 滕爽爽, 李腾腾, 等. 不同月龄青蛤形态性状对活体质量的影响分析[J]. 海洋科学, 2019, 43(12): 74-80.
ZHANG Leilei, TENG Shuangshuang, LI Tengting, et al. Effects of morphological traits on the body weight of *Cyclina sinensis* in different ages[J]. Marine Sciences, 2019, 43(12): 74-80.
- [51] CRAMPTON J S. Elliptic Fourier shape analysis of fossil bivalves: some practical considerations[J]. Lethaia, 1995, 28(2): 179-186.
- [52] PALMER M, PONS G X, LINDE M. Discriminating between geographical groups of a Mediterranean commercial clam (*Chamelea gallina* (L): Veneridae) by shape analysis[J]. Fisheries Research, 2004, 67(1): 93-98.
- [53] 张仪方. 鲍的种间及群体间形态差异和遗传多样性研究[D]. 厦门: 厦门大学, 2019.
ZHANG Yifang. Morphological differences and genetic diversity among species and populations of abalone[D]. Xiamen: Xiamen University, 2019.
- [54] FERSON S F, ROHLF F J, KOEHN R K. Measuring shape variation of two-dimension outlines[J]. Systematic Biology, 1985, 34(1): 59-68.
- [55] INNES D J, BATES J A. Morphological variation of *Mytilus edulis* and *Mytilus trossulus* in eastern Newfoundland[J]. Marine Biology, 1999, 133(4): 691-699.
- [56] RUFINO M M, Gaspar M B, Pereira A M, et al. The use of shape to distinguish *Chamelea gallina* and *Chamelea striatula* (Bivalvia: Veneridae): linear and geometric morphometric methods[J]. Journal of Morphology, 2006, 267(12): 1433-1440.
- [57] CARVAJAL-RODRÍGUEZ A, GUERRA-VARELA J, FERNÁNDEZ B, et al. An example of the application of geometric morphometric tools to the morphological diagnosis of two sibling species in *Nassarius* (Mollusca, Prosobranchia)[J]. Iberus, 2006, 24(2): 81-88.
- [58] CARVAJAL-RODRÍGUEZ A, CONDE-PADÍN P, ROLÁN-ALVAREZ E. Decomposing shell form into size and shape by geometric morphometric methods in two sympatric ecotypes of *Littorina saxatilis*[J]. Journal of Molluscan Studies, 2005, 71(4): 313-318.
- [59] GUERRA-VARELA J, COLSON I, BACKELJAU T, et al. The evolutionary mechanism maintaining shell shape and molecular differentiation between two ecotypes of the dogwhelk *Nucella lapillus*[J]. Evolutionary Ecology, 2009, 23(2): 261-280.
- [60] URR A, OLIVA D, SEPÚLVEDA M. Use of a morphometric analysis to differentiate *Adelomelon ancilla* and *Odontocymbiola magellanica* (Caenogastropoda: Volutidae) of Southern Chile[J]. Zoological Studies, 2007, 46(3): 253.
- [61] MÁRQUEZ F, GONZÁLEZ-JOSÉ R, BIGATTI G. Combined methods to detect pollution effects on shell shape and structure in Neogastropods[J]. Ecological Indicators, 2011, 11(2): 248-254.
- [62] MARTA M R, PAULO V, FÁBIO PEREIRA, et al. Geographical variation in shell shape of the pod razor shell *Ensis siliqua* (Bivalvia: Pharidae)[J]. Helgolander Marine Research, 2013, 67(1): 49-58.
- [63] 董建宇, 胡成业, 杨晓龙, 等. 基于 GLM 模型 Logistic 回归的菲律宾蛤仔地理群体判别[J]. 海洋与湖沼, 2018, 49(6): 1318-1324.
DONG Jianyu, HU Chengye, YANG Xiaolong, et al. Discrimination between geographical groups of *Ruditapes philippinarum* by Logistic regression based on GLM model[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2018, 49(6): 1318-1324.
- [64] IBARRA A M, CRUZ P, ROMERO B A. Effects of inbreeding on growth and survival of self-fertilized catarina scallop larvae, *Argopecten circularis*[J]. Aquaculture, 1995, 134(1-2): 37-47.
- [65] IMAI T, SAKAI S. Study of breeding of Japanese oyster, *Crassostrea gigas*[J]. Tohoku Journal of Agricultural Research, 1961, 12(2): 125-171.
- [66] 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(5): 869-882.
MO Riguan, XIAO Shu, QIN Yanping, et al. Comparison of growth and survival traits of deep concave shell oyster families[J]. Chinese Journal of Fisheries Sciences, 2019(5): 869-882.
- [67] 霍忠明, 闫喜武, 张兴志, 等. 壳宽型菲律宾蛤仔新品系制种方法: CN104855311A[P]. 2015-05-08.
HUO Zhongming, YAN Xiwu, ZHANG Xingzhi, et al. Seed production method of new clam *Ruditapes philippinarum*: CN104855311A[P]. 2015-05-08.
- [68] 张学开. 菲律宾蛤仔不同世代壳色、壳型品系遗传改良研究[D]. 大连: 大连海洋大学, 2016.
ZHANG Xuekai. Genetic improvement of shell color and shell type strains of *Ruditapes philippinarum*[D]. Dalian: Dalian Ocean University, 2016.

- [69] 刘仁沿, 张喜昌, 马成东, 等. 菲律宾蛤仔形态性状及与遗传变异的关系研究[J]. 海洋环境科学, 1999(2): 6-10.
LIU Renyan, ZHANG Xichang, MA Chengdong, et al. Study on the correlation between morphological characters and genetic variation of *R. philippinarum*[J]. Marine Environmental Science, 1999(2): 6-10.
- [70] TOKESHI M, OTA N, KAWAI T. A comparative study of morphometry in shell-bearing molluscs[J]. Journal of Zoology, 2000, 251(1): 31-38.
- [71] ROCHA-OLIVARES A, CALDERON-AGUILERA L E, ARAGÓN-NORIEGA E A, et al. Genetic and morphological variation of northeast Pacific *Panopea* clams: evolutionary implications[J]. Journal of Shellfish Research, 2010, 29(2): 327-335.

Current trends in population research on shell morphological polymorphism of mollusks

LIU Kuo, LI Xiao-tong, CHE Zong-hao, LIANG Teng, FANG Lei, HUO Zhong-ming, YAN Xi-wu

(Engineering Research Center of Shellfish Culture and Breeding in Liaoning Province, College of Fisheries and Life Science, Dalian Ocean University, Dalian 116023, China)

Received: Oct. 17, 2020

Key words: shell morphology; polymorphism; environment; genetic; breeding method

Abstract: Mollusks exhibit abundant and complex polymorphism in their shell morphology, resulting from adaptive evolution. The morphology of shellfish is a quantitative character that is closely associated with the ecological and physiological behaviors of bivalves, such as growth, survival, metabolism, and reproduction. Analysis of shell morphology is one of the principal methods of shellfish identification and has become an important index for germplasm evaluation and selective breeding. On the basis of quantitative trait comparison, numerical taxonomy methods to analyze mollusk shell morphology have been established. In an attempt to help researchers obtain the whole picture of shell morphological polymorphism and analytical methods, this article reviews current trends in shell morphological polymorphism research of shellfish and might be of valuable use to germplasm evaluation and selective breeding of shellfish varieties.

(本文编辑: 杨 悦)