

温度、盐度对海湾扇贝(*Argopecten irradians*)南北亚种回交幼虫生长和存活的影响

张守都¹, 李娟², 丛文虎³, 李莉⁴

(1. 青岛国家海洋科学研究中心, 山东 青岛 266072; 2. 国家海洋局北海环境监测中心, 山东 青岛 266011; 3. 威海海洋职业学院, 山东 威海 264300; 4. 中国科学院海洋研究所, 山东 青岛 266071)

摘要: 开展了海湾扇贝南北亚种杂交子代同海湾扇贝北方亚种间回交、杂交子二代及北方亚种对照组等群体的基因型和温度、盐度等环境因素之间的互作研究。研究结果表明, 杂种 F2 和回交组别相对纯种组别存在生长优势。温度和盐度均对不同基因型群体的生产和存活产生显著的影响, 其中在逆境温度下杂种 F2 和回交组能够更加适应并表现出更高的生长优势, 而在盐度中结果却并非如此, 这表明基因型和环境之间的互作机制比较复杂。研究结果为继续在不同海区环境下开展海湾扇贝回交育种提供了积极的理论依据和实践参考。

关键词: 海湾扇贝(*Argopecten irradians*); 南北亚种; 回交; 温盐度; 基因型

中图分类号: S917.3 文献标识码: A 文章编号: 1000-3096(2017)11-0089-08

DOI: 10.11759/hyxx20170815002

在回交后代中选择具备优良目标性状的个体进行连续回交是回交育种最常用的方法。因此, 对优良个体的选择关系到目标性状能否被有效导入轮回亲本, 关系到回交育种计划的成功与否。为了更快地恢复轮回亲本的优良生产性状, 应该从回交后代, 尤其是在早代中选择具有优良目标性状而大部分其他生产性状又与轮回亲本尽可能相似的个体进行回交。为了易于鉴别和选择具有优良目标性状的个体, 需要创造使该性状得以充分显现的条件。例如, 探索并创造适合回交个体的最佳环境条件, 并且清楚环境条件中最主要因素对不同基因型个体所产生的影响以及这些因素之间的交互作用。

科学家很早就发现基因型与环境之间能够产生互作^[1]。在不同环境中不同基因型群体在存活和/或生长的差别可能会有所改变^[2-11]。对海洋生物而言, 温度和盐度是两个最重要和最基本的环境因素和环境胁迫的来源, 并且它们的生物学效应常常以某种方式相互联系^[12]。1982 年, 海湾扇贝的北方亚种 *Argopecten irradians irradians*(Lamarck)首先从美国引入中国^[13]。1998 年和 1999 年, 该亚种新的野生群体再次被引进到中国^[14], 现已成为我国北方海区的海湾扇贝主要养殖群体。以该养殖群体为材料, 经过多代的定向选育, 扇贝育种工作者成功地培育出了“中科红”和“中科 2 号”两个海湾扇贝新品种。南方亚种 *Argopecten irradians*

concentricus(Say)在 1991 年也被成功地引进到中国^[15], 目前主要养殖区域集中在我国的北部湾海区。由于这两个亚种对环境适应能力尤其是对温度的适应能力差别迥异, 两个亚种在我国的养殖也受限于品种和地理分布, 产业发展不均衡。两个亚种在跨亚种杂交时能够产生显著的杂种优势^[16], 因此, 通过开展连续回交育种并且培育适应新环境的新品种具有积极的研究价值和商业前景。本研究在南北亚种杂交的基础上, 构建了正反向回交群体、杂交 F2 群体和北方对照群体, 然后把各个群体幼虫在不同的温度、盐度环境中培养, 研究不同基因型群体在不同环境下幼虫生长、存活以及各因子之间的互作效应, 为海湾扇贝回交选择育种应用和推广提供理论依据和实践基础。

1 材料与方 法

1.1 亲贝的获取与培养

海湾扇贝南北亚种杂交贝(Z) 为 2011 年春季由

收稿日期: 2017-08-15; 修回日期: 2017-10-21

基金项目: 国家贝类产业技术体系项目(CARS-47); 国家自然科学基金(31502150)

[Foundation: Modern Agro-industry Technology Research System (CARS-47); Chinese National Natural Science Foundation (31502150)]

作者简介: 张守都(1984-), 男, 山东日照人, 博士, 助理研究员, 主要从事贝类遗传育种研究和科技管理, 电话: 0532-66007087, E-mail: shouduzhang@163.com; 李莉, 通信作者, E-mail: lili@qdio.ac.cn

前期工作中海湾扇北方亚种(*A.i. irradians*)和海湾扇南方亚种(*A.i. concentricus* (Say))杂交获取; 海湾扇贝(*A.i. irradians*, N)取自山东青岛当地养殖群体; 所有实验扇贝的亲贝均按照郑怀平等^[17]的方法在青岛崂山东海珍品良种培育有限公司的育苗车间中进行升温促熟。两种扇贝均是从 5℃ 逐渐升到 19℃ 至性腺成熟, 然后均在 22℃ 诱导产卵。

1.2 实验设计与采卵

从每个群体中为每个实验重复各随机选择 20 个性腺发育至第 IV 期的个体^[18]。参照郑怀平等^[17]的组合方法来实现雌雄同体的扇贝相继分开排放精卵。

首先, 将所有待产扇贝放在空气中阴干大约 30 min。接下来给每个扇贝个体的闭壳肌注射 0.1 mL 的 0.02 mmol/L 的五羟色胺^[19]。最后是升温刺激, 将每个扇贝放在一个单独的 1 L 的烧杯中, 烧杯中注入 23℃ 的沙滤海水。大约 20~40 min 后, 扇贝开始排放精子, 这个过程大约持续 30 min。接下来会有一个大约 10 min 的暂停期, 这时候将扇贝取出来用干净海水反复冲洗, 将烧杯中水倒掉经淡水消毒后重新注入同温海水, 将扇贝再放回烧杯继续产卵。该过程重复数次, 直到扇贝开始排放卵子。接下来收集卵子并经直径 30 μm 的筛绢进行洗卵, 以尽可能降低自交发生概率。将收集到的卵子在显微镜下镜检, 如果发现卵子已经受精则视为被污染, 则丢弃之。最后在每个实验重复中每种扇贝收集 10 份纯净未受精的卵子备用。

将所有的扇贝卵子平均分成 2 份, 其中 1 份用另外一种 10 只扇贝的混合精子受精, 另外一份用自己种内的另外 9 只扇贝的混合精子受精。将具有相同交配类型的受精卵混合, 至此通过种间的双列杂交产生了 4 个不同的遗传组别, 分别以精子来源在前命名为: ZZ(杂交 F2 组) 和 NN(对照组), ZN 和 NZ(正反回交组)。

1.3 幼虫孵化与培育

每组受精卵用 50 L 的塑料桶养在 22℃ 和盐度为 30 的沙滤海水中, 孵化密度为 20 个/mL。每 0.5 h 搅桶一次来提高孵化率, 大约 24 h 受精卵孵化至 D 形幼虫。

待完成幼虫孵化后, 4 个实验组幼虫都分别受到了 18、23、28℃ 三个温度水平和 25、30、35 三个盐度水平的处理。温度 23℃ 是扇贝育苗的正常培育水温, 盐度 30 是实验点自然海水的盐度, 因此, 温度

23℃ 和盐度 30 被视为其他实验组的对照。实验使用的容器是 250 mL 的玻璃烧杯, 水体是 200 mL, 幼虫起始密度是 10 个/mL, 每天投饵 2 次、全换水 1 次, 新配制的水在换水前被预热或预冷, 换水时烧杯都被彻底地清洗, 整个实验过程不充气。投喂饵料为新鲜金藻 *Isochrysis galbana*, 随幼虫生长投喂量细胞数从 2 000 个/d 提至 10 000 个/d。所有的换水设备在一组用过之后浸泡在淡水中 5 min, 将沾染幼虫杀死, 避免各遗传组别间交叉污染。

1.4 取样与数据测量

幼虫的生长是通过测量各组的 1 日龄和 10 日龄的幼虫壳长计算, 存活率通过 1 日龄和 10 日龄的密度变化来计算。

1.5 数据分析

不同交配组合间的生长和存活, 采用单因素方差分析, 并进行多重比较。将壳长和壳高数据转换成对数以增加正态性与方差齐性^[20], 存活率转换成三角函数^[21]。

普通线性模型被用来分析基因型 (*G*(ZZ, ZN, NZ, NN) 与环境 (*E*(温度: 18、23、28℃ 或盐度: 25、30、35)) 对各性状单独影响和交互影响, 该模型如下:

$$Y_{ijk} = \mu + G_i + E_j + (G \times E)_{ij} + e_{ijk}$$

模型中, Y_{ijk} 是来自第 i 个交配方式的第 j 种环境处理的第 k 个个体的性状表型值; μ 是常数项; G_i 是基因型的影响 ($i = 1, 2, 3, 4$); E_j 是环境的影响 ($j = 1, 2, 3$); $(G \times E)_{ij}$ 是基因型和环境的交互影响; e_{ijk} 是随机观察误差。

生长优势 (A) 按以下公式计算^[19]:

$$A(\%) = [(F_1 - P) \times 100] / p$$

其中, F_1 为回交组合或杂交二代的平均壳长或存活率; p 为对照群体的平均壳长或存活率。所有的统计分析均采用 SPSS 19.0, 差异显著性设为 $P < 0.05$ 。

2 结果与分析

2.1 温度与基因型之间的互作

2.1.1 温度对 4 种基因型幼虫存活率的影响

图 1 反映出温度对 4 种基因型幼虫的存活率都能够产生显著的影响, 但不同温度影响结果并不相同。低温时(18℃), 杂交 F2 组 ZZ 的存活率高于对照组 NN 的存活率, 但差异不显著, 回交组 ZN 的存活率显著高于 NZ 组的存活率; 高温时(28℃), 杂交 F2 组 ZZ 的存活率依旧高于对照组 NN 的存活率, 但差

异不显著, 而回交组 NZ 的存活率略高于 ZN 组的存活率; 23℃时, 杂交 F2 组 ZZ 的存活率低于对照组 NN 的存活率, 同样差异并不显著, 回交组 NZ 的存活率要显著高于其他组的存活率。

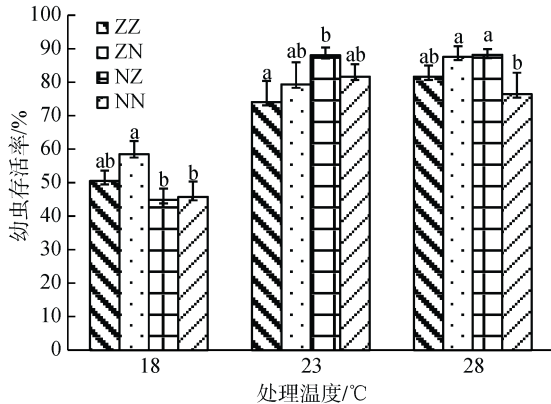


图 1 温度对海湾扇贝不同基因型幼虫存活率的影响(各温度中字母相同表示差异不显著($P > 0.05$))

Fig. 1 Influence of temperature on larval survival of four experimental groups (Within the same temperature, means with the same letter are not significantly different ($P > 0.05$))

方差分析(表 1)表明, 虽然基因型并未对存活产生显著影响, 但温度都能够对存活率产生显著的影响($P < 0.001$), 而它们的交互作用也是显著的($P < 0.01$)。

表 1 不同基因型幼虫在不同温度下幼虫存活率的方差分析
Tab. 1 Variance analysis for larval survival of the four groups at different temperature level

方差来源	自由度	均方	F 值	P 值
基因型	3	115.313	1.181	0.393
温度	2	4177.821	42.802	<0.001***
基因型× 温度交互	6	97.609	5.192	0.002**
误差	24			

注: ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$

2.1.2 不同温度下回交组和杂交 F2 组幼虫存活率的生长优势

无论是回交组(NZ, ZN)还是杂交 F2 组(ZZ), 低温组(18℃)和高温组(28℃)的存活优势都明显地高于对照组(23℃)的存活优势(表 2), 说明无论是回交组(NZ, ZN)还是杂交 F2 组(ZZ)均比对照组(NN)对低温和高温更具有存活耐受性。

2.1.3 温度对 4 种基因型幼虫生长的影响

温度对 4 种基因型幼虫的生长速度都能够产生

显著的影响, 随温度的升高, 生长显著地加快(图 2)。低温时(18℃), 杂交 F2 组 ZZ 和回交组 ZN 比回交组 NZ 和对照组 NN 生长的要快, 回交组 ZN 生长速度显著高于杂交 F2 组 ZZ, 而杂交 F2 组 ZZ 与对照组 NN 生长速度差异并不显著。在常温时(23℃), 回交组(ZN、NZ)生长速度要略高于杂交 F2 组(ZZ)和对照组(NN), 但只在 NZ 和 NN 组间差异显著。高温时(27℃), 两个回交组(ZN、NZ)生长最快, 杂交 F2 组(ZZ)次之, 而对照组(NN)则生长最慢。

表 2 不同温度各组幼虫存活率的生长优势(A)
Tab. 2 Survival advantage compared to purebred group (NN) at different temperature level

组别	生长优势(%)		
	18℃	23℃	28℃
回交组(NZ, ZN)	13.01	2.49	15.02
杂交 F2 组(ZZ)	10.42	-9.31	6.85

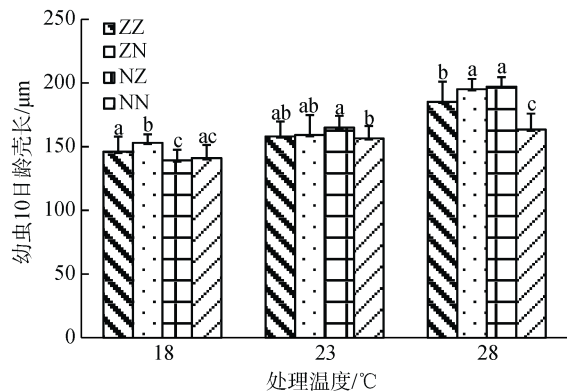


图 2 温度对海湾扇贝不同基因型幼虫生长的影响(各温度中字母相同表示差异不显著($P > 0.05$))

Fig. 2 Influence of temperature on larval growth of four experimental groups (Within the same temperature, means with the same letter are not significantly different ($P > 0.05$))

方差分析(表 3)表明, 温度都能够对存活率产生显著的影响($P < 0.001$), 但基因型并未对存活产生显著影响, 而它们的交互作用对生长影响也是显著的($P < 0.01$)。

2.1.4 不同温度下回交组和杂交 F2 组 10 日龄幼虫壳长的生长优势

无论是回交组(NZ, ZN)还是杂交 F2 组(ZZ), 低温组(18℃)和高温组(28℃)的生长优势都高于对照组(23℃)的壳长生长优势(表 4), 说明无论是回交组(NZ, ZN)还是杂交 F2 组(ZZ)均比对照组(NN)对低温和高温更具有耐受性。

表 3 不同基因型幼虫在不同温度下 10 日龄壳长生长的方差分析

Tab. 3 Variance analysis for larval 10th d shell length of the four groups at different temperature level

方差来源	自由度	均方	F 值	P 值
基因型	3	4202.789	1.888	0.233
温度	2	50127.603	22.522	0.002**
基因型× 温度交互	6	2225.692	18.503	<0.001***
误差	24			

注: ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$

表 4 不同温度各组幼虫壳长生长的生长优势(A)

Tab. 4 Growth advantage compared to purebred group (NN) at different temperature level

组别	生长优势(%)		
	18℃	23℃	28℃
回交组(NZ, ZN)	3.61	3.48	19.96
杂交 F2 组(ZZ)	3.52	0.96	13.31

2.2 盐度与基因型间的互作

2.2.1 盐度对 4 种基因型幼虫存活率的影响

4 种基因型幼虫在相同盐度下的存活率并不相同(图 3)。其中, 2 个盐度组(盐度 25 组和盐度 30 组)结果比较接近, 回交组(ZN、NZ)组和杂交 F2 组的存活率都显著高于 2 个对照组(NN)。而高盐度组(35)中对照组(NN)则表现出了最高的幼虫存活率, 杂交 F2 组(ZZ)幼虫存活率则最低, 但各实验组别间差异都不显著。

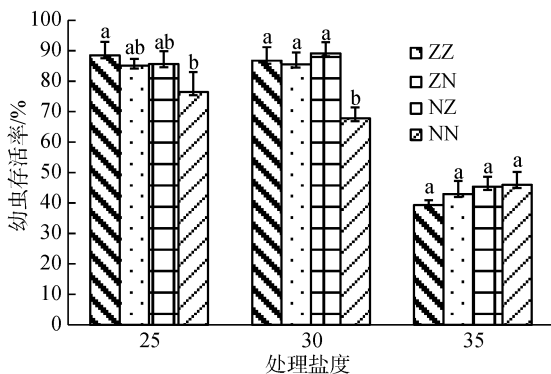


图 3 盐度对海湾扇贝不同基因型幼虫存活率的影响(各盐度中字母相同表示差异不显著($P > 0.05$))

Fig. 3 Influence of salinity on larval survival of four experimental groups (Within the same salinity, means with the same letter are not significantly different ($P > 0.05$))

方差分析(表 5)表明, 虽然基因型没有对幼虫存活率产生显著影响($P > 0.05$), 盐度都能够对幼虫存活

率产生极显著的影响($P < 0.001$), 而它们的交互作用也是极显著的($P < 0.001$)。

表 5 不同基因型幼虫在不同盐度下存活率的方差分析

Tab. 5 Variance analysis for larval survival of the four groups at different salinity level

方差来源	自由度	均方	F 值	P 值
基因型	3	175.526	1.606	0.284
盐度	2	6317.495	57.813	<0.001***
基因型× 盐度交互	6	109.275	6.672	<0.001***
误差	24			

注: *** $P < 0.001$

2.2.2 不同盐度下回交组和杂交 F2 组幼虫的存活优势

无论是回交组(NZ, ZN)还是杂交 F2 组(ZZ), 低盐组(盐度 25)和高盐组(盐度 35)的生长优势都明显地低于对照组(盐度 30)的生长优势(表 6), 而高盐组中的回交组(NZ, ZN)或杂交 F2 组(ZZ)相对于对照组的生长优势最低, 甚至为负值。结果说明无论是回交组(NZ, ZN)还是杂交 F2 组(ZZ)相比对照组(NN)对低盐和高盐的耐受性上并无优势, 高盐甚至为负值。

表 6 不同盐度各组幼虫存活率的生长优势(A)

Tab. 6 Survival advantage compared to purebred group (NN) at different salinity level

组别	生长优势(%)		
	盐度 25	盐度 30	盐度 35
回交组(NZ, ZN)	11.69	28.72	-3.88
杂交 F2 组(ZZ)	15.79	27.86	-14.37

2.2.3 盐度对 4 种基因型幼虫生长的影响

盐度对 4 种基因型幼虫的生长速度都能够产生显著的影响, 随盐度的升高, 生长显著地受到抑制(图 4), 结果基本符合海湾扇贝最适合盐度的生物学属性。在低盐(盐度 25)和中盐(盐度 30)条件下, 杂交 F2 组 ZZ 和回交组(ZN 和 NZ)的都明显地比对照组 NN 生长快, 而在高盐时(盐度 35), 杂交 F2 组 ZZ 和回交组(ZN 和 NZ)生长均明显地慢于对照组 NN, 但实验组别间差异不显著。

方差分析(表 7)表明, 盐度能够对存活率产生显著的影响($P < 0.05$), 但基因型并未对存活产生显著影响($P > 0.05$), 而盐度与基因型之间的交互作用对存活影响极显著($P < 0.01$)。

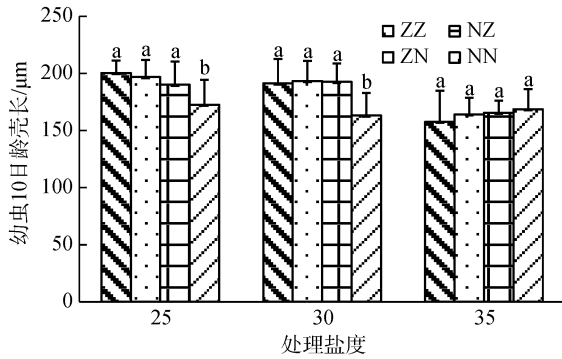


图 4 盐度对海湾扇贝不同基因型幼虫生长的影响(各盐度中字母相同表示差异不显著($P > 0.05$))

Fig. 4 Influence of salinity on larval growth of four experimental groups (Within the same salinity, means with the same letter are not significantly different ($P > 0.05$))

表 7 不同基因型幼虫在不同盐度下 10 日龄壳长生长的方差分析

Tab. 7 Variance analysis for larval 10d shell length of the four groups at different salinity level

方差来源	自由度	均方	F 值	P 值
基因型	3	5400.259	1.731	0.260
盐度	2	22811.925	7.311	0.025*
基因型×盐度互作	6	3120.006	9.315	<0.001***
误差	24			

注: * $P < 0.05$; *** $P < 0.001$

2.2.4 不同盐度下回交组和杂交 F2 组 10 日龄幼虫壳长的生长优势

无论是回交组(NZ, ZN)还是杂交 F2 组(ZZ), 低盐组(盐度 25)和高盐组(盐度 35)的壳长生长速度都低于对照组(盐度 30)的生长速度(表 8), 而高盐组(盐度 35)中的回交组(NZ, ZN)或杂交 F2 组(ZZ)相对于对照组的生长优势最低, 甚至为负值。结果说明无论是回交组(NZ, ZN)还是杂交 F2 组(ZZ)相比对照组(NN)对低盐和高盐的耐受性上并无优势, 高盐条件下回交组和杂交 F2 组甚至表现出负的生长优势。

表 8 不同盐度下各组幼虫存活率的生长优势(A)

Tab. 8 Growth advantage compared to purebred group at different salinity level

组别	生长优势(%)		
	盐度 25	盐度 30	盐度 35
回交组(NZ, ZN)	12.11	18.28	-2.28
杂交 F2 组(ZZ)	16.07	17.18	-6.52

3 讨论

生长速度与存活率(抗病力)是品种选育中最重要的生产性状。同高等动物生长速度与肉质等性状的表现的负相关^[22-23]不同, 在许多水产动物研究中发现生长速度和存活率存在明显正相关, 周银环等^[24]发现等鞭金藻、亚心形扁藻和和小球藻对珠母贝幼虫生长和存活也能产生一致的影响, 刘志刚等^[25]在海湾扇贝南方亚种选育中发现选育家系的生长速度与存活率均高于对照家系。孔杰等^[26]通过对生长速率、存活的协同选择, 培育出了“黄海 2 号”中国对虾新品种。在本研究中各个实验组别的生长速度和存活率基本保持正相关, 即生长速度快的组别存活率也相对较高。

品种选育的理想目标是实现优良生产性状在不同环境中保持稳定状态, 即一个品种要具有能够调节其表现的特性, 使之适应不同环境的变化, 维持其内在平衡的生理、生殖特性, 也要具有低的遗传型与环境的交互作用, 通俗来讲就是品种具有广泛的环境适应性。目前, 水产动物研究工作者开展了贝类、海参等的环境与生长之间关系的研究, 刘超等^[27]开展了不同盐度对施氏懒蛤浮游期幼虫存活与生长的影响的研究, 张媛等^[28]开展了水温、盐度和饵料密度对橄榄蚶滤水率的影响研究, 侯西坦等^[29]进行了刺参不同选育品系幼参对低盐胁迫的耐受及生理生化影响的研究, 孔宁等^[30]开展了水温和盐度对皱纹盘鲍“97”选群第 6 代变态级变态幼虫生长存活影响的研究, 研究初步阐释了温度、盐度等环境因素对生长和存活的影响, 但较少涉及基因型和环境的互作研究, 郑怀平等^[31]曾对海湾扇贝的环境与基因型互作进行过初步研究。

基因型和环境的互作是指: 生产性状包括生长速度、存活率、产量、品质、抗逆等性状的表现都是基因型和环境共同作用的结果, 基因通过控制一定的生理生化过程而实现其作用, 环境因素则通过各种作用机制影响着基因所控制的生理生化反应, 从而影响基因的表达。在数量遗传学中, 表型方差被剖分为基因型效应(G)、环境效应(E)和 GEI 三个部分, 而在这三部分中, 关于基因型效应的研究最为深入, 数量遗传学将其进一步剖分为加性效应、显性效应和上位性效应。在水产动物群体遗传改良中, 亦参照植物和动物用随机试验设计被用来量化不同的基因效应, 不同方式的双列杂交设计, NC、NC、

NC 设计已经被广泛应用。随着基因作用效应理论研究的深入以及应用于水产动物育种实践,在增加产量、改善品质和提高品种抗逆性方面取得了较好的效果。但在品种选育过程中,环境是一个重要的因素,如何正面利用环境因素关系到选育计划的效率甚至成败。在多变环境品种试验中,不论是环境效应(E)还是基因型与环境的互作(genotype by environment interaction, GEI),大多表现出E和GEI比基因型效应(G)要大。在一个成功的选择育种计划中,新品种要在各种不同的生态环境内实现广泛推广,新品种不仅在一个区域具有高产、优质、抗逆能力强,而且其他多种环境内也具有相同或相似的稳定表现。作物品种产量、品质和抗性等性状的表现型并非基因型效应与环境效应的简单相加,而是还有GEI在起作用,这一点早已被广大遗传育种学家和遗传学家所认同。但是目前,相对于基因型效应而言,对水产动物的环境效应和GEI的研究太少。实际上,环境是一个具有时间和空间特性的极其复杂的多维实体,对基因型效应有重要影响,理论上应受到研究者更多的关注。但在以往的选择育种实践和生产试验中,环境因被过于简化而其作用未受到足够的重视。为加快选择育种进程,大多数品种试验安排在条件最好的环境(试验点),并给予最好的生产管理,从而保证有利基因的完全表达,虽然这也符合“优养”的养殖理念,但在这些“最优环境”中选育的基因型只能在少数有利环境中才能重复其表现,而有时候环境多样性及变化并不能以我们的意志为转移。因而环境在新品种选育和作物生产中越来越受到育种学家和遗传学家的重视。由于这种交互作用的存在,减少了同一基因型在不同环境条件下一致的表现,从而使得基因型与表现型的相关性降低,在遗传育种实验中,降低了从表现型试验结果推断基因型的可信程度。因此,开展作物育种工作,需要根据育种目标对GEI加以仔细分析和充分利用。如果要使所育成品种成为适应广大地区环境的新品种,那么育种方案应该选择GEI较小的品种。相反,如果其目的是选育适应特殊地区环境的品种,则育种方案可以选择GEI较大的品种。所以,研究环境和基因型的互作对于水产动物新品种的选育目标和试验评价是一个重要考虑因素和研究课题。

4 结论

本研究中选择了最能够影响海湾扇贝的两个基

本环境因素——温度和盐度,作为研究环境与基因型互作的对象。基因型—环境互作分析对于扇贝新品种的鉴定,新品种的推广,育种区域的划分和育种目标的制定具有十分重要的意义。新品种不但需要具有优良性状的基因型,还要能够适应于不同的环境,不但在适宜的环境条件下有良好的表现,而且也要能够适应不利的环境,即降低环境与基因型互作在方差组分中的比例。依据本研究结果可以归纳出以下两个重要的结论:1)海湾扇贝亚种间杂交F₂代和回交后代相对于纯种对照组依旧存在生长优势,这是继续开展选择育种的基础;2)杂交F₂代和回交后代相比纯种对照组更能够适应多变的温度,而盐度并非如此。在所有的温度下,杂交F₂代和回交后代幼虫始终比纯种对照组幼虫存活率高、生长快,杂交背景依旧产生了积极的生长优势;幼虫存活率最高可以达到15.02%,幼虫生长速度的优势最高可以达到19.96%。实验对照组23℃水温是海湾扇贝苗种培育所用的水温,对照组30盐度是自然海水的盐度。同对照组相比,实验中的低温18℃和高温28℃以及低盐25和高盐35对幼虫来说均属于不利的环境(逆境),杂交F₂代和回交后代幼虫在高温、低温等温度逆境中表现出了更好的生长优势,说明杂交F₂代和回交后代幼虫比北方纯种对照组更能够适应不利的温度环境,而在高盐、低盐等盐度逆境中却表现出了生长劣势,这种差异可能与海湾扇贝南北两个亚种的适温和适盐范围有关,杂交F₂代和回交后代兼具南北方两个亚种的温度适应特征,因而具有更广的适温范围,在试验设定的温度条件下均能够适应并表现出较大杂种优势,而南北方亚种的盐度适应特征并无太大差异,实验设置高盐条件已经超出了2个亚种的最适盐度上限,各个实验组别的生长存活均受到较大抑制,杂交与回交组别生长优势也不再体现,具体原因尚需进一步研究。本研究结构表明海湾扇贝南北亚种间杂交并开展回交育种是海湾扇贝遗传改良的一个重要的途径,为海湾扇贝继续开展回交育种实践和发展不同海区产业提供了有益的参考。

致谢:感谢青岛崂东海珍品良种培育有限公司为本研究提供了实验所用的场地以及所有设施。

参考文献:

- [1] Pederson D L. Environmental stress, heterozygote advantage and genotype-environment interaction in *Arabi-*

- dopsis*[J]. *Heredity*, 1968, 23: 127-138.
- [2] Mc William J R, Griffing B. Temperature dependent heterosis in maize[J]. *Aust J Biol Sci*, 1965, 18: 569-583.
- [3] Barnett S A, Mount L E. Resistance to cold in mammals[M]//Rose A H. *Thermobiology*, New York: Academic Press, 1967: 411-477.
- [4] Zuberi M I, Gale J S. Variation in wild populations of *Papaver dubium* X. Genotype-environment interaction associated with differences in soil[J]. *Heredity*, 1976, 36: 359-368.
- [5] Newkirk G F. Interaction of genotype and salinity in larvae of the oyster *Crassostrea virginica*[J]. *Mar Biol*, 1978, 48: 227-234.
- [6] Newkirk G F. Review of the genetics and the potential for selective breeding of commercially important bivalves[J]. *Aquaculture*, 1980, 19: 209-228.
- [7] Mallet A L, Haley L E. Growth rate and survival in pure population matings and crosses of the oyster *Crassostrea virginica*[J]. *Can J Fish Aquacult Sci*, 1983, 40: 948-954.
- [8] Green R H, Singh S M, Hicks B, et al. An arctic intertidal population of *Macoma balthica* (Mollusca, Pelecypoda): genotype and phenotypic components of population structure[J]. *Can J Fish Aquat Sci*, 1983, 40: 1360-1371.
- [9] Rodhouse P G, Gaffney P M. Effect of heterozygosity on metabolism during starvation in the American oyster *Crassostrea virginica*[J]. *Mar Biol*, 1984, 80: 179-187.
- [10] Diehl W J, Koehn R K. Multiple-locus heterozygosity, mortality, and growth in a cohort of *Mytilus edulis*[J]. *Mar Biol*, 1985, 88: 265-271.
- [11] Scott T M, Koehn R K. The effect of environmental stress on the relationship of heterozygosity to growth rate in the coot clam *Mulinia lateralis* (Say) [J]. *J Exp Mar Biol Ecol*, 1990, 135: 109-116.
- [12] Kinne O. The effects of temperature and salinity on marine and brackish water animals[J]. *Temperature Oceanogr Mar Biol A Rev*, 1963, 1: 301-340.
- [13] 张福绥, 何义朝, 刘强生, 等. 海湾扇贝的引种、育苗与试养[J]. *海洋与湖沼*, 1986, 17(5): 367-374.
Zhang Fusui, He Yichao, Liu Qiangsheng, et al. A report on the introduction, spat-rearing and experimental culture of bay scallop *Argopecten irradians* Lamarck[J]. *Oceanol Limnol Sin*, 1986, 17(5): 367-374.
- [14] 李云福, 刘路伟, 邢光敏, 等. 美国海湾扇贝引种制种及选育技术报告[J]. *河北渔业*, 2000, 2: 29-32.
Li Yunfu, Liu Luwei, Xing Guangmin, et al. The report of introduction of American bay scallop (*Argopecten irradians concentricus* (Say)) and selective breeding technology[J]. *Hebei Fisheries*, 2000, 2: 29-32.
- [15] 张福绥, 何义朝, 元铃欣, 等. 墨西哥湾扇贝的引种和子一代苗种培育[J]. *海洋与湖沼*, 1994, 25(4): 372-377.
Zhang Fusui, He Yizhao, Qi Lingxin, et al. Studies on the restoration of cultured bay scallop *Argopecten irradians* through reintroduction of broodstock[J]. *Oceanol Limnol Sin*, 1997, 28(2): 146-152.
- [16] Zhang H B, Liu X, Zhang G F, et al. Growth and survival of reciprocal crosses between two bay scallops, *Argopecten irradians concentricus* Say and *A. irradians irradians* Lamarck[J]. *Aquaculture*, 2007, 272: 88-93.
- [17] 郑怀平, 张国范, 刘晓, 等. 海湾扇贝杂交家系与自交家系生长和存活的比较[J]. *水产学报*, 2004, 28(3): 267-271.
Zheng Huaiping, Zhang Guofan, Liu Xiao, et al. Comparison of growth and survival between the self-fertilized and hybridized families in *Argopecten irradians irradians*[J]. *J Fish Chin*, 2004, 28(3): 267-271.
- [18] Sastry A N. Reproduction of the bay scallop *Aequipecten irradians* Lamarck. Influence of temperature on maturation and spawning[J]. *Biol Bull*, 1963, 125: 146-153.
- [19] Cruz P, Ibarra A M. Larval growth and survival of two catarina scallop (*Argopecten circularis*, Sowerby, 1835) populations and their reciprocal crosses[J]. *J Exp Mar Biol Ecol*, 1997, 212: 95-110.
- [20] Neter J, Wasserman W, Kutner M. *Applied Linear Statistical Models*, 2nd. Edition[M]. Homewood IL: Irwin, 1985: 1127.
- [21] Rohlf F J, Sokal R R. *Statistical Tables*[M]. New York: W H Freeman and Company, 1981: 219.
- [22] 刘琴, 高俊波. 家禽肌肉生长速度与肉质关系[J]. *山东家禽*, 2003(3): 47-48.
Liu Qin, Gao Junbo. The correlation analysis between meat growth and quality for poultry[J]. *Shandong Poultry*, 2003(3): 47-48.
- [23] 陈海燕, 朱海平, 傅衍. 杂种猪生长速度与肉质性状间的典型相关分析[J]. *养猪大视野*, 2005: 51-54.
Chen Haiyan, Zhu Haiping, Fu Yan. The classical correlation analysis between growth rate and meat quality for hybrid pigs[J]. *Pigs Raise Eyeshot*, 2005: 51-54.
- [24] 周银环, 黄海立, 邓陈茂, 等. 几种微藻对珠母贝面盘幼虫生长和存活的影响[J]. *应用海洋学学报*, 2007, 26(2): 249-255.
Zhou Yinhan, Huang Haili, Deng Chenmao, et al. Effect of microalgae on the growth and survival of *Pinctada margaritifera veligers*[J]. *J Applied of Oceanography*, 2007, 26(2): 249-255.
- [25] 刘志刚, 章启忠, 朱晓闻, 等. 海湾扇贝南部亚种自交家系选育及其 Kung 育种值评价[J]. *中国水产科学*, 2013(2): 308-315.
Liu Zhigang, Zhang Qizhong, Zhu Xiaowen, et al. Breeding of a self-fertilizing family and kung breeding value evaluation of *Argopecten irradians concentricus* (Say)[J]. *J Fish Sci Chin*, 2013(2): 308-315.

- [26] 孔杰, 罗坤, 栾生, 等. 中国对虾“黄海 2 号”新品种的培育[J]. 水产学报, 2012, 36(12): 1854-1862.
Kong Jie, Luo Kun, Luan Sheng, et al. The new variety of *Fenneropenaeus chinensis* “Huanghai No.2”[J]. J Fish Chin, 2012, 36(12): 1854-1862.
- [27] 刘超, 彭张明, 黄佳, 等. 不同盐度对施氏獭蛤浮游期幼虫存活与生长的影响[J]. 海洋科学, 2015, 39(12): 65-69.
Liu Chao, Peng Zhangming, Huang Jia, et al. Influence of different salinity levels on the survival and growth of *Lutraria sieboldii* floating larva[J]. Marine Sciences, 2015, 39(12): 65-69.
- [28] 张媛, 方建光, 毛玉泽, 等. 水温、盐度和饵料密度对橄榄蚶滤水率的影响[J]. 海洋科学, 2015, 39(9): 39-43.
Zhang Yuan, Fang Jianguang, Mao Yuze, et al. Effects of water temperature, salinity and diet concentration on the filtration rate of *Estellarca olivacea*[J]. Marine Sciences, 2015, 39(9): 39-43.
- [29] 侯西坦, 廖梅杰, 李彬, 等. 刺参 4 个不同选育品系幼参对低盐胁迫的耐受及生理生化响应[J]. 海洋科学, 2016, 40(5): 19-28.
Hou Xitan, Liao Meijie, Li Bin, et al. Response to low salinity of four strains of sea cucumber *Apostichopus japonicus* larvae[J]. Marine Sciences, 2016, 40(5): 19-28.
- [30] 孔宁, 连建武, 薛艳洁, 等. 水温和盐度对皱纹盘鲍“97”选群第 6 代变态及变态幼体生长存活的影响[J]. 海洋科学, 2016, 40(10): 49-54.
Kong Ning, Lian Jianwu, Xue Yanjie, et al. Effects of water temperature and salinity on metamorphosis, post-larval survival, and growth of the sixth generation of “97” selective breeding population of *Haliotis discus hannai Ino*[J]. Marine Sciences, 2016, 40(10): 49-54.
- [31] 郑怀平. 海湾扇贝两个养殖群体数量性状及壳色遗传研究[D]. 北京: 中国科学院研究生院, 2005.
Zheng Huaiping. Genetic Studies of Quantitative Traits and Shell Colors in Two Hatchery Stocks of the Bay Scallop, *Argopecten irradians irradians*[D]. Beijing: Graduate University of Chinese Academy of Sciences (QDIO), 2005.

The effects of temperature, salinity on larval growth and survival of *Argopecten irradians* backcrosses

ZHANG Shou-du¹, LI Juan², CONG Wen-hu³, LI Li⁴

(1. National Oceanographic Center, Qingdao, Qingdao 266072, China; 2. North China Sea Environment monitoring Center, State Oceanic Administration, Qingdao 266011, China; 3. Weihai Ocean Vocational College, Weihai 264300, China; 4. Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China)

Received: Aug. 15, 2017

Key words: *Argopecten irradians*; subspecies; backcross; temperature; salinity; genotype

Abstract: The independent and interactive effects of genotype and environmental factors on survival and growth at larvae stage were studied by rearing four distinctly genotypic larvae including two backcross groups, one F2 hybrid group and one purebred group from inter- and intra-crosses of *A.i.irradians* and F1 hybrid (*A.i.irradians* and *A.i.concentricus*) under the different temperatures and salinities. Backcross groups or F2 hybrid group were found have a significant advantage over the purebred group in larval growth ($P < 0.05$). Larval survival and growth was significantly affected not only by genotype and temperature or salinity, but also by their interaction. More growth advantage for survival and growth was examined under higher or lower temperature environmental condition, which indicated that hybrid is more fit to inverse temperature than purebred. But the reverse results were found in the salinity test, which may implicate the unknown complicated mechanism of the interaction between genotype and environmental factors. The study might give constructive feedback for the bay scallop backcross breeding and the development of scallop industry.

(本文编辑: 张培新)