

# 杂交与三倍体诱导对海湾扇贝(*Argopecten irradians*)幼虫的复合作用

张守都<sup>1</sup>, 邹杰<sup>2</sup>, 丛文虎<sup>3</sup>, 李娟<sup>4</sup>, 姜勇<sup>1</sup>, 徐科凤<sup>1</sup>, 李莉<sup>5</sup>

(1. 青岛国家海洋科学研究中心, 山东 青岛 266072; 2. 广西海洋研究所, 广西 北海 536000; 3. 威海海洋职业学院, 山东 威海 264300; 4. 自然资源部北海环境监测中心, 山东 青岛 266033; 5. 中国科学院海洋研究所, 山东 青岛 266071)

**摘要:** 基于 2×2 交叉实验设计, 通过杂交和 6-DMAP 等诱导处理, 构建了二倍体自交组、二倍体杂交组、三倍体诱导自交组和三倍体诱导杂交组等四个实验组家系, 探讨了海湾扇贝(*Argopecten irradians*)幼虫期生长及存活的杂种优势和 6-DMAP 诱导处理效应的复合作用。分别计算各家系的孵化率, 测定了各家系幼虫期第 1、5、10 天幼虫个体的壳长以及第 5 天和第 10 天各家系幼虫的存活率。利用一般线性模型(general linear model (GLM))计算表型变量的原因方差组分, 评估了杂交和 6-DMAP 处理对扇贝幼虫生长和存活的影响。结果显示: 6-DMAP 处理组孵化率要显著低于非处理实验组( $P<0.05$ )。三倍体诱导自交组第 5 天幼虫存活率显著低于其他组( $P<0.05$ ), 到第 10 天三倍体自交组全部死亡。三倍体诱导杂交组第 10 天存活率低于二倍体组但不显著( $P>0.05$ )。在第 1 天幼虫生长中, 三倍体诱导杂交组幼虫壳长显著小于其他组( $P<0.05$ ), 第 5 天幼虫生长中, 三倍体诱导杂交组壳长则显著大于其他组, 而三倍体诱导自交组则显著小于其他组( $P<0.05$ )。在第 10 天幼虫生长中, 二倍体自交组显著小于二倍体杂交组和三倍体诱导杂交组( $P<0.05$ )。上述结果显示扇贝幼虫生长期的杂种优势和三倍体诱导效应间存在一定相互作用。

**关键词:** 海湾扇贝; 杂种优势; 三倍体诱导

**中图分类号:** S917.3

**文献标识码:** A

**文章编号:** 1000-3096(2019)11-0028-07

**DOI:** 10.11759/hyxx20180914001

杂种优势一般是指两个或两个以上不同遗传类型(不同基因型)的物种、品种、群体、自交系或个体杂交产生的杂种第一代, 在生长势、生活力、抗病性、产量和品质等比其双亲优势的现象。1908 年, Shull 最早报道了杂种优势现象<sup>[1]</sup>, 他发现杂交 F1 与纯合的双亲性状的算术平均值比较具有优势, 他把这种现象定义为杂种优势(Heterosis), 并认为是杂合度(Heterozygosity)增加的结果。在此之后, 人们开展了大量的杂种优势的机理研究, 但至今一直没有确切的说法。当前, 关于杂交优势的机理, 主要有显性(dominance)、超显性(overdominance)和上位(epistasis)等三种非加性基因效应假说被认为是对杂种优势最合理的解释<sup>[2-3]</sup>。

得益于贝类人工育苗技术不断进步与成熟, 到 20 世纪 70 年代, 对贝类杂交育种的研究开始日渐繁荣, 像珠母贝<sup>[4]</sup>、牡蛎<sup>[5-8]</sup>、扇贝<sup>[9-11]</sup>、鲍<sup>[12]</sup>等贝类都开展了大量如何有效利用杂交优势的研究。另外, 还

有像贻贝 *Mytilus edulis* 和 *M. galloprovincialis* 等亚种间的种间杂交也有少量的尝试与研究<sup>[13-15]</sup>。科学家也开始通过贝类杂交探索杂种优势的背后机理, 其中, 以 Hedgecock 研究最具有代表性, 他通过两个长牡蛎近交系的杂交实验<sup>[16-18]</sup>对杂种优势的上位效应假说进行了有效验证。郑怀平等则通过两个不同地理群体海湾扇贝间杂交, 发现中亲杂种优势介于两个单亲杂种优势之间且为正值, 认为导致海湾扇贝杂种优势的原因主要是上位效应<sup>[19]</sup>。Pogson<sup>[20]</sup>等通过 RFLP 技术, 发现 DNA 的多态性与生长率不相关, 因此他们认为在扇贝中用超显性来解释杂种优势与

收稿日期: 2018-09-14; 修回日期: 2019-08-23

基金项目: 国家贝类产业技术体系项目(CARS-47)

[Foundation: Modern Agro-industry Technology Research System, No. CARS-47]

作者简介: 张守都(1984-), 男, 山东日照人, 助理研究员, 研究方向: 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

杂合性的关系是行不通的。经过综合的数量性状的遗传分析, 张国范<sup>[21]</sup>等认为杂种优势的遗传实质应是显性、超显性、上位、加性、互补和连锁效应等各种基因效应的总和。

1981 年 Stanley 等<sup>[22]</sup>报道了人工诱导美洲牡蛎 (*Crassostrea virginica*) 三倍体成功以来, 贝类多倍体制作技术取得了快速发展, 目前已在 30 余种贝类中开展了多倍体育种的研究<sup>[23]</sup>。田传远等<sup>[24]</sup>研究了用 6-DMAP 抑制受精卵第二极体释放而诱导长牡蛎三倍体的最佳条件。相对杂种优势现象来源于父母染色体的相互作用, 三倍体则是染色体的复制增加, 引起遗传基础的改变<sup>[25]</sup>, 但从某种程度上讲, 杂交和多倍体都是通过对染色体的重新组合实现对生物体遗传的干预。

到目前为止, 尚没有将杂种优势和三倍体结合起来研究的报道。本研究在前人对杂种优势和三倍体研究的基础上, 以交配方式和多倍体诱导为因素, 通过 2×2 交叉实验设计, 构建四个相互对照实验组, 以期验证多倍体处理对杂种优势或自交劣势是否会产生影响, 为进一步探讨海湾扇贝杂种优势的内在机理奠定基础。

## 1 材料与方法

### 1.1 亲贝的获取与培养

海湾扇贝 (*Argopecten irradians*) 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<sup>[26]</sup>的方法在青岛崂东海珍品良种培育有限公司的育苗车间中进行暂养, 然后从 5℃ 逐渐升到 19℃ 至性腺成熟, 并在 22℃ 诱导刺激产卵。

### 1.2 实验设计

从暂养亲贝群体中随机选择 30 个性腺发育至第 IV 期的个体<sup>[27]</sup>。参照郑怀平等<sup>[28]</sup>的组合方法来实现雌雄同体的扇贝相继分开排放精卵, 共收集到的 20 份纯净未受精的卵子备用。

将所有的扇贝个体的卵子平均分成 4 份, 其中 2 份用该个体自己的精子受精, 另外 2 份用其他 19 只扇贝的混合精子受精, 分别形成 2 份自交和杂交组。取其中 1 份自交和杂交组受精卵, 待第二极体比例达到 40% 时, 用 100 mg/L 的 6-DMAP 处理 20 min 建立三倍体实验组<sup>[29]</sup>, 将具有相同交配类型和处理方式的受精卵混合, 至此通过 2×2 交叉设计产生了四

个不同的实验组, 分别根据交配方式和染色体倍性命名为: S2N(自交二倍体组)、C2N(杂交二倍体组)、S3N(自交三倍体诱导组)和 C3N(杂交三倍体诱导组)。

### 1.3 幼虫孵化与培育

各组受精卵放置在盛有沙滤海水(水温 22℃、盐度 30)的 50 L 塑料桶中孵化, 孵化密度设置 20 个/mL。每 0.5 h 搅桶一次以提高孵化率, 大约 24 h 后受精卵孵化至 D 形幼虫。幼虫起始密度设置为 10 个/mL, 每天投饵 2 次, 投喂饵料为新鲜金藻 *Isochrysis galbana*, 随幼虫生长投喂量从 2 000 细胞/天提至 10 000 细胞/天。以电加热水浴的方式保持培养桶中孵化和培育水温恒定在 22℃。每天全量换水 1 次, 为避免各实验组交叉污染, 所有换水设备用过之后在淡水中浸泡 5 min。

### 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、5 日龄和 10 日龄的幼虫壳长计算, 存活率通过 5 日龄和 10 日龄的密度变化来计算。

### 1.5 数据分析

不同实验组的生长和存活, 采用单因素方差分析, 并进行多重比较。用一般性模型(generalized linear model, GLM)分析交配方式  $M(C, S)$  与倍性  $P(2N, 3N)$  对各性状单独影响和交互影响, 该模型如下:

$$Y_{ijk} = \mu + M_i + P_j + (M \times P)_{ij} + e_{ijk}, \quad (1)$$

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;  $\mu$  是常数项;  $M_i$  是交配方式的影响 ( $i=1, 2$ );  $P_j$  是倍性的影响 ( $j=1, 2$ );  $(M \times P)_{ij}$  是交配方式和倍性的交互影响;  $e_{ijk}$  是随机观察误差。

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 各实验组幼虫孵化率与存活率比较

不同实验组幼虫的孵化率和存活率见表 1。其中用 6-DMAP 处理组的孵化率要显著低于没用药物处理组 ( $P < 0.05$ )。三倍体诱导自交组(S3N)在第 5 天幼虫存活率要显著小于其他组的存活率 ( $P < 0.05$ ), 而在第 10 天三倍体诱导自交组(S3N)全部死亡, 而其他组间幼虫存活率并无显著差异 ( $P > 0.05$ )。

表 1 各实验组孵化率和幼虫期存活率

Tab. 1 The hatching rates and larval survival of the four experimental groups

| 组   | 孵化率(±SD, %)             | 存活率(±SD, %)              |                         |
|-----|-------------------------|--------------------------|-------------------------|
|     |                         | 第 5 天                    | 第 10 天                  |
| S2N | 60.41±1.38 <sup>a</sup> | 64.17±4.72 <sup>a</sup>  | 23.25±7.27 <sup>a</sup> |
| C2N | 64.54±2.16 <sup>a</sup> | 74.89±17.88 <sup>a</sup> | 18.52±2.05 <sup>a</sup> |
| S3N | 10.23±1.97 <sup>b</sup> | 27.78±9.62 <sup>b</sup>  | 0                       |
| C3N | 10.60±2.47 <sup>b</sup> | 63.49±5.50 <sup>a</sup>  | 15.87±5.72 <sup>a</sup> |

注: (1) S 代表自交, C 代表杂交, 2N 代表 2 倍体, 3N 代表三倍体诱导; (2) 同一列中相同字母上标注表示差异不显著( $P>0.05$ )

## 2.2 幼虫孵化率与存活率方差分析

各实验组孵化率和幼虫存活率的方差分析结果见表 2, 结果表明, 三倍体诱导对孵化率影响极显著( $P<0.01$ ), 交配方式和倍性诱导对 5 日龄幼虫存活率影响均极显著( $P<0.01$ ), 交配方式和倍性诱导对幼虫孵化率和存活率的交互作用影响均不显著( $P>0.05$ )。

## 2.3 各实验组幼虫生长比较

不同实验组幼虫的壳长生长结果见表 3, 其中第 1 天, 三倍体诱导杂交组(C3N)生长要低于其他组( $P<0.05$ ), 在第 5 天, 三倍体诱导杂交组(C3N)则要显著高于其他组( $P<0.05$ )组, 在第 10 天杂交三倍体组(C3N)显著高于自交二倍体组(S2N)( $P<0.05$ ), 但与杂交二倍体组(C2N)差异不显著( $P>0.05$ )。

表 2 孵化率和幼虫期存活率双因素方差分析(交配方式×三倍体诱导)

Tab. 2 Two-way analysis of variance for hatching rate and larval survival of the four groups

| 方差来源       | 自由度 | 孵化/存活 |            |            |
|------------|-----|-------|------------|------------|
|            |     | 均方    | <i>F</i> 值 | <i>P</i> 值 |
| 孵化率        |     |       |            |            |
| 交配方式       | 1   | 0.002 | 0.380      | 0.555      |
| 三倍体诱导      | 1   | 0.813 | 203.574    | < 0.001**  |
| 交配方式×三倍体诱导 | 1   | 0.001 | 0.265      | 0.621      |
| 第 5d 存活率   |     |       |            |            |
| 交配方式       | 1   | 0.162 | 13.912     | 0.006**    |
| 三倍体诱导      | 1   | 0.171 | 14.737     | 0.005**    |
| 交配方式×三倍体诱导 | 1   | 0.047 | 4.033      | 0.079      |
| 第 10d 存活率  |     |       |            |            |
| 交配方式       | 1   | 0.003 | 1.122      | 0.330      |
| 三倍体诱导      | 1   | 0.001 | 0.352      | 0.575      |
| 交配方式×三倍体诱导 | 0   | —     | —          | —          |

注: \*代表差异显著, \*\*代表差异极显著

表 3 各实验组幼虫期壳长生长

Tab. 3 The larval growth of the four experimental groups

| 组   | 壳长(±SD, $\mu\text{m}$ )  |                          |                           |
|-----|--------------------------|--------------------------|---------------------------|
|     | 第 1 天                    | 第 5 天                    | 第 10 天                    |
| S2N | 99.73±1.01 <sup>a</sup>  | 126.83±4.79 <sup>b</sup> | 156.67±17.13 <sup>b</sup> |
| C2N | 99.47±1.17 <sup>a</sup>  | 129.83±5.19 <sup>b</sup> | 186.00±12.47 <sup>a</sup> |
| S3N | 100.33±1.58 <sup>a</sup> | 115.47±6.78 <sup>c</sup> | —                         |
| C3N | 98.33±2.47 <sup>b</sup>  | 134.57±8.23 <sup>a</sup> | 182.67±14.63 <sup>a</sup> |

注: (1) S 代表自交, C 代表杂交, 2N 代表 2 倍体, 3N 代表三倍体诱导; (2) 同一列中相同字母上标注表示差异不显著( $P>0.05$ )

## 2.4 幼虫壳长生长方差分析

各实验组幼虫生长的方差分析结果见表 4。结果表明,第 1 天交配方式对生长存在极显著影响( $P<0.01$ ),交配方式和三倍体诱导之间存在极显著的互作( $P<0.01$ ),第 5 天无论是交配方式和三倍体诱导对生长具有极显著影响( $P<0.01$ ),而交配方式和三倍体诱导之间的互作也极显著( $P<0.01$ ),第 10 天,由于自交三倍体组(S3N)的死亡缺失,只检测到交配方式对生长的极显著影响( $P<0.01$ )。

## 3 讨论

杂种优势的三大假说仍然是当前关于杂种优势机理解释的主流。其中,显性假说认为杂交使有害的隐性基因被有利显性等位基因掩盖或互补,从而使杂种后代表现出杂种优势。而超显性假说认为杂种优势是等位基因间相互作用的结果,由于具有不同作用的

一对等位基因可以在生理上相互作用,使杂合个体比任何一个纯合个体在生活力和适应性上更为优越。无论是显性假说还是超显性假说都是建立在遗传学的单基因理论上的,而根据多基因假说,数量性状是由许多微效多基因控制的,这些性状与基因之间的关系是一种“网状”结构,因此,上位效应假说认为非等位基因间存在互作效应,这种互作效应既可以是正的,也可以是负的,因而会使后代的性状受到抑制或增强<sup>[30]</sup>。近年来,随着分子生物学的发展,特别是分子标记、连锁图谱的构建和 QTL 定位的基因组学研究的进展,人们越来越认识到上位效应在杂种优势中扮演了重要的作用。Yu 等<sup>[31]</sup>认为杂合度在水稻杂种优势中的效应是不明显的,两个基因的互作在所检测的群体内发生的频率更高且更常见,这种互作常包括很多的位点,并非所检测的一个位点。这明确地表明,上位效应在杂种优势中扮演了重要的角色。

表 4 幼虫期壳长双因素方差分析(交配方式×三倍体诱导)

Tab.4 Two-way analysis of variance for larval growth of the four groups

| 方差来源       | 自由度 | 壳长        |            |            |
|------------|-----|-----------|------------|------------|
|            |     | 均方        | <i>F</i> 值 | <i>P</i> 值 |
| 1 d        |     |           |            |            |
| 交配方式       | 1   | 38.533    | 14.027     | < 0.001**  |
| 三倍体诱导      | 1   | 2.133     | 0.777      | 0.380      |
| 交配方式×三倍体诱导 | 1   | 22.533    | 8.203      | 0.005**    |
| 5 d        |     |           |            |            |
| 交配方式       | 1   | 3 663.075 | 89.585     | < 0.001**  |
| 三倍体诱导      | 1   | 330.008   | 8.071      | 0.005**    |
| 交配方式×三倍体诱导 | 1   | 1 944.075 | 47.545     | < 0.001**  |
| 10 d       |     |           |            |            |
| 交配方式       | 1   | 2 940.000 | 13.308     | < 0.001**  |
| 三倍体诱导      | 1   | 510.417   | 2.310      | 0.132      |
| 交配方式×三倍体诱导 | 0   | —         | —          | —          |

注: \*代表差异显著, \*\*代表差异极显著

在植物研究中认为多倍体生长优势源于杂合度的提高,由于多倍体染色体成倍增加,同源多倍体比二倍体有较多的等位基因,异源多倍体比二倍体具有更多的杂合位点和更多的互作效应,因而表现对二倍体的生长优势,而且无论根据杂种优势的哪种假说都可以解释这种优势产生的原因<sup>[32]</sup>。在贝类研究中通常认为三倍体不育是成体具有生长优势的主要原因,如 Skjr 等<sup>[33]</sup>研究发现三倍体长牡蛎只有在繁殖期后才表现出对二倍体的生长优势。曾志南

等<sup>[34]</sup>比较了太平洋牡蛎二倍体和三倍体的生长,发现三倍体在成体的生长速度和抗病能力都要优于二倍体个体,但在幼虫期并未发现生长和抗病优势。

在本研究中,通过 2×2 交叉实验设计,理论上可以观察三倍体效应与杂种优势的交互作用,但受实验条件限制,并未对 6-DMAP 处理的实验幼虫进行三倍体检测,故不能对所处理幼虫定性为三倍体,但假设存在一定比例三倍体,亦应对实验结果具有积极意义。本研究中,由于 6-DMAP 的毒副作用,用

6-DMAP 处理的实验组幼虫孵化率均偏低,但孵化幼虫数量足够进行后续实验。无论是二倍体组还是三倍体诱导组,杂种组均表现出对自交组的生长优势。而三倍体诱导自交组(S3N)无论是幼虫存活率还是生长均比二倍体自交组(S2N)表现出更多的近交衰退现象,甚至最终全部死亡,三倍体诱导杂交组(C3N)则一定程度上比二倍体杂交组(C2N)表现出更大的杂种优势。虽然三倍体诱导自交组也可能是因6-DMAP 的毒副作用而导致整个幼虫期的生长和抗逆劣势,但三倍体处理杂交组表现出的更大杂种优势更可能与三倍体诱导产生的三倍体有关。根据上述结果,我们推测三倍体效应同杂种优势和自交劣势之间存在互作,通过方差分析也显示,杂种优势和药物处理两因素间在幼虫期的生长中确实存在较大的互作。本研究为进一步通过三倍体研究杂种优势机理提供了有益线索。

致谢: 感谢青岛崂东海洋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] Shull G H. The composition of a field of maize[J]. Journal of Heredity, 1908, 4(1): 296-301.
- [2] Wright S. Evolution and the genetics of Population. Vol.3: Experimental Results and Evolutionary Deductions[M]. Chicago: The University of Chicago Press, 1977.
- [3] Lamkey K R, Edwards J W. Quantitative Genetics of Heterosis[C]. Coors J G, Pandey S. The Genetics and Exploitation of Heterosis in Crops. 1999, 31-48.
- [4] 魏贻尧, 姜卫国, 李刚. 合浦珠母贝长耳珠母贝和大珠母贝种间人工杂交的研究 I. 人工杂交和杂交后代的观察[J]. 热带海洋, 1983, 2(4): 309-315.  
Wei Yiyao, Jiang Weiguo, Li Gang. Studies on the cultivated interspecific hybridizations between pairs of *Pinctada Fucata*, *P. Chemnitzii* and *P. Maxima* (Mollusca, Bivalvia). I. cultivated hybridizations and observations on the hybrids[J]. Journal of Tropical Oceanography, 1983, 2(4): 309-315.
- [5] Gaffney P M, Allen S K. Hybridization among *Crassostrea* species: A review[J]. Aquaculture, 1993, 116, 1-13.
- [6] 周茂德, 高允田, 吴融. 太平洋牡蛎与近江牡蛎、褶牡蛎人工杂交的初步研究[J]. 水产学报, 1982, 6(3): 235-241.  
Zhou Maode, Gao Yuntian, Wu Rong. The studies of hybridizations between *Crassostrea gigas* and *Ostrea rivularis* Gould and *O. plicatula*[J]. J Fish Chin, 1982, 6(3): 235-241.
- [7] 吕豪, 魏若飞. 太平洋牡蛎与大连湾牡蛎杂交实验[J]. 水产科学, 1994, 13(6): 8-11.  
Lv Hao, Wei Ruofei. The hybridization between *Crassostrea gigas* and *Ostrea talienwhanensis* Crosse[J]. Fisheries Science, 1994, 13(6): 8-11.
- [8] 张国范, 郑怀平. 海湾扇贝养殖遗传学[M]. 科学出版社, 青岛, 2009.  
Zhang Guofan, Zheng Huaiping. Aquaculture Genetics in Bay Scallop[M]. Science China Press, Qingdao, 2009.
- [9] 陈来钊, 王子臣. 温度对海湾扇贝与虾夷扇贝及其杂交受精、胚胎和早期幼体发育的影响[J]. 大连海洋大学学报, 1994, 9(4): 1-9.  
Chen Laizhao, Wang Zichen. Effects of temperature on the fertilization and embryonic development of *Argopecten irradians* Lamarck, *Patinopecten yessoensis* Jay and their hybrids[J]. J Dalian Fish Univ, 1994, 9(4): 1-9.
- [10] 杨爱国, 王清印, 刘志鸿, 等. 虾夷扇贝×栉孔扇贝人工受精过程的荧光显微观察[J]. 海洋水产研究, 2003, 23(3): 1-4.  
Yang Aiguo, Wang Qingyin, Liu Zhihong, et al. Cytological observation on fertilization of *Chlamys farreri* and *patinopecten yessoensis* with fluorescent microscope[J]. Marine Fisheries Research, 2003, 23(3): 1-4.
- [11] Zhang Haibin, Liu Xiao, Zhang Guofan, 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.
- [12] 柯才焕, 田越, 周时强, 等. 杂色鲍与皱纹盘鲍、盘鲍杂交的初步研究[J]. 海洋科学, 2000, 24(11): 39-41.  
Ke Caihuan, Tian Yue, Zhou Shiqiang, et al. Preliminary studies on hybridization of three species of abalone[J]. Marine Sciences, 2000, 24(11): 39-41.
- [13] Beaumont A R, Abdul-Matin A K M, Seed R. Early development, survival and growth in pure and hybrid larvae of *Mytilus edulis* and *M. galloprovincialis*[J]. J. Molluscan Stud, 1993, 59: 120-123.
- [14] Beaumont A R, Turner G, Wood A R, et al. Hybridisations between *Mytilus edulis*, and *Mytilus galloprovincialis*, and performance of pure species and hybrid veliger larvae at different temperatures[J]. Journal of Experimental Marine Biology & Ecology, 2004, 302(2): 177-188.
- [15] Bierne N, David P, Boudry P, et al. Assortative fertilization and selection at larval stage in the mussels *mytilus edulis* and *m. galloprovincialis*[J]. Evolution, 2010, 56(2): 292-298.
- [16] Hedgecock D, McGoldrick D J, Bayne B L. Hybrid vigour in Pacific oysters: An experimental approach using crosses among inbred lines[J]. Aquaculture, 1995, 137, 285-298.
- [17] Hedgecock D, McGoldrick D J, Manahan D T, et al.

- Quantitative and molecular genetic analyses of heterosis in bivalve molluscs[J]. *Journal of Experimental Marine Biology & Ecology*, 1996, 203(1): 49-59.
- [18] Hedgecock D, Lin J Z, Decola S, et al. Transcriptomic Analysis of Growth Heterosis in Larval Pacific Oysters (*Crassostrea gigas*)[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104(7): 2313-2318.
- [19] 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]. 青岛: 中国科学院海洋研究所, 2005.
- Zheng Huaiping. Genetic Studies of Quantitative Traits and Shell Colors in Two Hatchery Stocks of the Bay Scallop, *Argopecten irradians irradians*[D]. Qingdao: Institute of Oceanography, Chinese Academy of Sciences, 2005.
- [20] Pogson G H, Zouros E. Allozyme and RFLP heterozygosities as correlates of growth rate in the scallop *Placopecten magellanicus*: a test of the associative overdominance hypothesis.[J]. *Genetics*, 1994, 137(1): 221-231.
- [21] 张国范, 刘晓, 阙华勇, 等. 贝类杂交及杂种优势理论和技术研究进展[J]. *海洋科学*, 2004, 28(7): 54-60.
- Zhang Guofan, Liu Xiao, Que Huayong, et al. The theory and application of hybridization and heterosis in marine mollusks[J]. *Marine Sciences*, 2004, 28(7): 54-60.
- [22] Stanley J G, Skjr A, Hidu H. Polyploidy induced in the American oyster, *Crassostrea virginica*, with cytochalasin B.[J]. *Aquaculture*, 1981, 23(1): 1-10.
- [23] 孙振兴, 王如才. 海洋经济贝类多倍体研究的现状[J]. *齐鲁渔业*, 1998(2): 10-15.
- Sun Zhenxing, Wang Rucai. Present condition of study on polyploid breeding of sea shellfishes[J]. *Shandong Fisheries*, 1998(2): 10-15.
- [24] 田传远, 王如才, 梁英, 等. 6-DMAP 诱导太平洋牡蛎三倍体--抑制受精卵第二极体释放[J]. *中国水产科学*, 1999, 6(2): 1-4.
- Tian Chuanyuan, Wang Rucai, Liang Ying, et al. Triploidy of *Crassostrea gigas* induced with 6-DMAP: by blocking the second polar body of the zygotes[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 1999, 6(2): 1-4.
- [25] 吴子忠, 熊建新. 海洋贝类三倍体育种的原理和方法[J]. *河北渔业*, 2001, (3): 2-3.
- Wu Zizhong, Xiong Jianxin. Principles and methods of triploid breeding of marine mollusks[J]. *Hebei Fisheries*, 2001, (3): 2-3.
- [26] 郑怀平, 张国范, 刘晓, 等. 海湾扇贝杂家系与自交家系生长和存活比较[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.
- [27] 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.
- [28] Zheng H P, Zhang G F, Liu X, 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.
- [29] 秦艳平, 张跃环, 周颖力, 等. CB 与 6-DMAP 诱导香港牡蛎三倍体的效果比较[J]. *水产学报*, 2017, 41(2): 250-257.
- Qin Yanping, Zhang Yuehuan, Zhou Yingli, et al. Comparative studies on triploidy induction using CB and 6-DMAP in *Crassostrea hongkongensis*[J]. *J Fish Chin*, 2017, 41(2): 250-257.
- [30] Wright S. Evolution and the genetics of Population. Vol.3: Experimental Results and Evolutionary Deductions[M]. Chicago: The University of Chicago Press, 1977.
- [31] Yu S B, Li J X, Xu C G, et al. Importance of epistasis as the genetic basis of heterosis in an elite rice hybrid[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1997, 94(17): 9226-9231.
- [32] 陈绍江. 染色体倍数与杂种优势之关系初探[J]. *遗传*, 1999, 21(4): 45-47.
- Chen Shaojiang. Chromosome ploidy and heterosis[J]. *Genetics*, 1999, 21(4): 45-47.
- [33] Skjr A, Downing S L. Performance of triploid Pacific oysters, *Crassostrea gigas*, (Thunberg). I. Survival, growth, glycogen content, and sexual maturation in yearlings[J]. *Journal of Experimental Marine Biology & Ecology*, 1986, 102(2-3): 197-208.
- [34] 曾志南, 林琪, 吴建绍, 等. 太平洋牡蛎二倍体和三倍体的生长比较[J]. *上海海洋大学学报*, 1999(2): 119-123.
- Zeng Zhinan, Lin Qi, Wu Jianshao, et al. Comparison of growth between diploids and triploids oyster *Crassostrea gigas*[J]. *J Shanghai Ocean Uni*, 1999(2): 119-123.

# Interaction effects of heterosis and triploid induction on the larval growth and survival of *Argopecten irradians*

ZHANG Shou-du<sup>1</sup>, ZOU Jie<sup>2</sup>, CONG Wen-hu<sup>3</sup>, LI Juan<sup>4</sup>, JIANG Yong<sup>1</sup>,  
XU Ke-feng<sup>1</sup>, LI Li<sup>5</sup>

(1. National Oceanographic Center, Qingdao, Qingdao 266072, China; 2. Guangxi Institute of Oceanology, Beihai 536000, China; 3. Weihai Ocean Vocational College, Weihai 264300, China; 4. North China Sea Environment monitoring Center, MNR, Qingdao 266033, China; 5. Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China)

**Received:** Sep. 14, 2018

**Key words:** *Argopecten irradians*; heterosis; triploid induction

**Abstract:** This study investigated the interaction effects of heterosis and triploid induction on the larval growth and survival of *Argopecten irradians* by rearing four distinctly genotypic larvae, including one diploid purebred group, one diploid hybrid group, one triploid induction purebred group, and one triploid induction hybrid group, which were generated from a 2×2 cross designed by different mating types and ploidy levels. Hatching rates for these groups were examined 24 h after fertilization. The larval growth and survival for every group were examined on the 1st, 5th, 10th day and the 5th and 10th day, respectively. The causal components of phenotypic variance were calculated by the general linear model (GLM) procedure using the SPSS19.0 software. The results showed that the hatching rate of the groups treated with 6-DMAP was significantly lower than that of the untreated groups ( $P < 0.05$ ). On the 1st day, the growth of the triploid induction hybrid group was significantly lower than that of the other groups ( $P < 0.05$ ). On the 5th day, the survival rate of the triploid induction purebred group was significantly lower than that of the other groups ( $P < 0.05$ ). The growth of the triploid induction hybrid group was significantly higher than that of the other groups ( $P < 0.05$ ), whereas that of the triploid induction purebred group was significantly lower than the other groups ( $P < 0.05$ ). On the 10th day, the survival rate of the triploid induction hybrid group was lower than that of the diploid groups but not significant ( $P > 0.05$ ), whereas the individuals in the triploid purebred group did not survive, and the growth of the diploid purebred group was significantly lower than that of the remaining groups ( $P < 0.05$ ). Analysis of variance revealed a significant interaction between larval growth heterosis and triploid induction effect ( $P < 0.05$ ).

(本文编辑: 丛培秀)