

海湾扇贝不同种群在磷酸葡萄糖变位酶 基因位点的遗传结构与性状*

薛钦昭 Sheila Stiles[†] 张福绥 相建海

(中国科学院海洋研究所 青岛 266071)

[†](美国国家海洋大气局海洋渔业中心 Milford 实验室, Milford, CT 06460)

提要 1995年1月—1996年12月,采用水平淀粉凝胶电泳技术,对美国海湾扇贝5个野生种群和1个养殖种群在磷酸葡萄糖变位酶基因位点(*Pgm*)的遗传结构及相关性状进行了分析,共发现7个等位基因。MV(Marthas Vineyard Island)、NY(Long Island)、CT(Stonington)种群间等位基因频率分布无显著差异,内湾封闭性环境和人工近亲繁殖分别使WF(Wellfleet)、CN(养殖种群)等位基因频率分布产生显著分化,杂合性降低。CN种群呈现遗传退化,仅4个等位基因。NC(Beaufort)等位基因频率分布显著区别其它种群,其肋条数和形态特征指数 H/L 、 H/W_d (H :壳高, L :壳长, W_d :壳宽)显著高于其它种群, *Pgm* 等位基因频率存在南北向梯度分布。*Pgm* 基因位点存在偏离 Hardy-Weinberg 遗传平衡现象, pgm^{83} 具显著的纯合子过剩现象,纯合子大于其它基因型。种群 CT、NC、WF 的 pgm^{100} , MV、CT、NC 的 pgm^{93} 及 WF 的 pgm^{78} 存在显著纯合子过剩现象。NC、CN 与其它种群具显著种群间遗传差异, NC 种群杂合子的壳长、高、宽及体重普遍大于纯合子,且杂合子 $Pgm^{100/78}$ 壳长明显高于纯合子 $Pgm^{100/100}$ 。而其它种群杂合子个体的壳长、宽、高及体重普遍低于纯合子。

关键词 海湾扇贝 同工酶 种群遗传

学科分类号 Q342

海湾扇贝主要分布在美国东海岸,具4个地理亚种,为优良养殖品种。中国于80年代从美国引进海湾扇贝,但因引进的基因资源有限,以及人工近亲繁殖,海湾扇贝遗传资源严重衰竭,抗逆性能力下降,制约了海湾扇贝养殖业的发展,因此迫切需要利用遗传学手段筛选生长快、抗逆性强的优良品种。从80年代开始,人们利用同工酶手段探索重要养殖贝类酶基因遗传变量与个体生长的相关性,并取得进展(Zouros *et al.*, 1980, 1983; Fujio, 1982; Garton *et al.*, 1984; Beaumont, 1982)。磷酸葡萄糖变位酶(PGM)催化葡萄糖-1-磷酸生成葡萄糖-6-磷酸的生化反应, *Pgm* 是一遗传变异非常活跃的基因位点,在贝类中表现出很高的遗传变异。本文报道海湾扇贝不同的自然种群及养殖种群在 *Pgm* 基因位点的

* 国家自然科学基金资助项目,39470106号;国家攀登计划B资助项目,PDB-6-5-3号。薛钦昭,男,出生于1963年7月,博士,研究员, E-mail: qzxue@ms.qdio.ac.cn

收稿日期:1997-10-30,收修改稿日期:1998-07-13

生化遗传结构及相关性状的研究结果,以期为中国海湾扇贝遗传资源的合理引进利用,以及优良品种的筛选提供遗传依据。

1 材料与方法

1.1 样品采集及处理

实验用 6 个种群 [MV (Marthas Vineyard Island)、NY (Long Island)、CT (Stonington)、WF (Wellfleet)、NC (Beaufort)、CN (养殖种群)] 的海湾扇贝 (*Argopecten irradians*) 于 1995 年 1 月—1996 年 12 月采于美国东海岸。扇贝活体运到实验室后,立即进行测量和记录。除 WF 种群因壳上沉积大量的石灰质而无法测量外,其余种群均测量其肋条数、壳长、壳宽、壳高,并记录带壳鲜重。测量完成后,立即解剖,取消化腺和闭壳肌 (1cm³) 为电泳样品。严格清洗解剖器具,并将胃切除,以防止个体间交叉污染及胃含物对电泳酶谱的影响。

1.2 水平淀粉凝胶电泳

将消化腺和闭壳肌样品 (1cm³) 切成碎块,加入离心管中,加等体积冷冻匀浆液 0.1mol/L Tris-HCl, 20% 甘油 (W/W), pH = 8.0, 低温高速匀浆 10s, 高速低温离心 (10 000r/min, 4℃) 10min, 上清液保存在 1.5ml Eppendorf 试管中, -80℃ 低温保存。采用 12% 淀粉 (Sigma) 胶水平电泳法, 自制 130mm × 180mm × 6mm 淀粉胶玻璃模框及染色盘。将淀粉和淀粉胶缓冲液加入 500ml 锥形瓶中, 在 Bunsen 灯上加热, 并不断摇动至淀粉变透明并有气泡产生时, 迅速抽真空并将液体倒入玻璃模框中, 待淀粉胶稍凝固, 在其表面覆薄膜, 防止水分丢失。淀粉胶置于冰箱 (4℃) 30min 后, 用于同工酶电泳。沿距淀粉胶板阴极 3cm 处, 平行切开胶板, 用厚滤纸条 (2mm × 7mm) 蘸吸融化的冷冻样品, 插入胶板切口, 滤纸条间隔 2mm。在 80V 恒压下预电泳 30min, 取出样品滤纸条, 重新合并淀粉胶, 再在 160V 恒压下电泳 12h, 电泳指示剂为溴酚蓝, 采用 Tris-Maleate-EDTA (Tris 12.1g, Maleic acid 11.6g, EDTA - Na₂ 3.36g, MgCl · 6H₂O 2.03g, 加 NaOH 调至 pH = 7.4, 定容至 1 000ml) 作为电泳缓冲液。淀粉胶缓冲液由电泳缓冲液稀释至 1/10 而成。电泳期间, 淀粉胶表面铺盖薄膜。电泳槽与冷冻水循环浴槽 (RTE-4, NESLAB) 联接, 使淀粉胶保持低温 (4℃)。染液配方参照 Shaklee 等 (1986), 以 1% 琼脂覆盖染色, 在 37℃ 恒温箱内进行底物显色反应。乙酸终止显色反应, 拍照记录电泳酶谱。

1.3 种群遗传分析

根据同工酶电泳酶谱判断并分析不同基因型观测值, 对种群的等位基因频率 (f)、纯合子频率 (F)、杂合度观测值 (H_o) 以及杂合度期望值 (H_e) 进行统计分析。利用 Wright 的固定指数 (Wright's Fixation Index, F_{IS} , F_{ST} , F_{IT}) 对不同种群的种群内和种群间遗传变异和分化进行分析。其中 $(1 - F_{ST}) \times (1 - F_{IS}) = (1 - F_{IT})$, F_{IS} 为种群内任意两个结合配子间的相关性, F_{ST} 为种群间的遗传分化, F_{IT} 为总群体 (所有种群) 内任意两个结合配子间的相关性。同时对 Hardy-Weinberg 平衡遗传偏离指数 $D[D = (H_o - H_e)/H_e]$ 进行统计分析。种群间遗传差异采用遗传相似指数 I 和遗传距离 D_{nei} 表示 (Nei, 1978)。

2 结果

2.1 海湾扇贝种群在 *Pgm* 基因位点的遗传结构

在 6 个海湾扇贝种群的 *Pgm* 基因位点上, 共发现 7 个等位基因, 见图 1。其等位基因频率、杂合子及 Hardy-Weinberg 平衡遗传偏离指数见表 1。由表 1 可知, MV、NY 和 CT 种

群在 *Pgm* 基因位点的等位基因频率分布相似, 无显著差异 ($X^2=5.152-7.02$; $df=5, P > 0.95$); pgm^{100} 为这 3 个种群的优势等位基因, 基因频率分别为 0.487 (MV)、0.473 (NY) 和 0.425 (CT)。NC、CN 和 WF 种群 *Pgm* 基因位点等位基因频率分布与前 3 个种群存在显著的差异 ($X^2 = 14.014-761.68$; $df = 4-5, P < 0.01$, 其中 WF 和 CT 种群的 $X^2 = 7.96, df = 4, P < 0.1$)。NC 种群的 pgm^{100} 和 pgm^{93} 等位基因频率分别为 0.317 和 0.276, 显著区别于其它 5 个种群。CN 种群只发现 4 个等位基因, 且 pgm^{100} 和 pgm^{83} 有较高的基因频率; WF 种群 pgm^{100} 为优势等位基因, 且 pgm^{83} 基因频率较高, 这两个种群都显著地区别于其它 4 个种群。按由北向南的顺序, pgm^{100} 基因频率在 MV、NY、CT 和 NC 种群依次递减, 而 pgm^{88} 却依次增加。

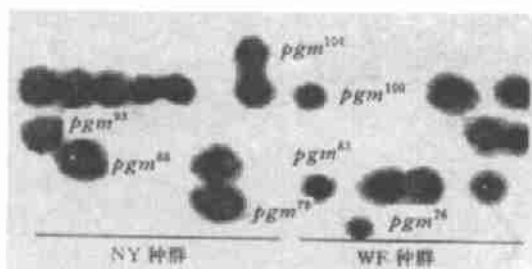


图1 海湾扇贝磷酸葡萄糖变位酶 *Pgm* 基因位点的同工酶水平淀粉凝胶电泳酶谱

Fig 1 Starch gel electrophoresis zymogram of allozymes at locus of phosphoglucosmutase (*Pgm*) in bay scallop, *Argopecten irradians*

表1 海湾扇贝不同种群的 *Pgm* 基因位点等位基因频率、杂合度及 Hardy-Weinberg 平衡遗传偏离指数
Tab.1 Allelic frequency, heterozygosity and Hardy-Weinberg equilibrium deviation index in different populations of bay scallop, *Argopecten irradians*

种群	n	基因型		Pgm 基因位点等位基因频率							H_o	H_e	D	
		观测数	期望数	观测数	pgm^{100}	pgm^{100}	pgm^{93}	pgm^{88}	pgm^{83}	pgm^{78}				pgm^{76}
MV	40	5	15	10	0.000	0.488	0.050	0.038	0.188	0.238	0.000	0.550	0.667	-0.175
NY	75	6	21	12	0.007	0.473	0.067	0.067	0.127	0.260	0.000	0.613	0.683	-0.102
CT	60	6	21	12	0.017	0.425	0.067	0.075	0.200	0.217	0.000	0.516	0.722	-0.285
WF	50	5	15	11	0.000	0.400	0.070	0.070	0.290	0.150	0.020	0.450	0.723	-0.378
NC	93	6	21	11	0.000	0.317	0.274	0.091	0.027	0.280	0.011	0.581	0.737	-0.212
CN	101	4	10	6	0.000	0.480	0.000	0.020	0.460	0.040	0.000	0.465	0.555	-0.162

注: n 表示个体数; H_o 表示杂合度观测值; H_e 表示杂合度期望值; D 表示 Hardy-Weinberg 平衡遗传偏离指数

各种群基因型分布见表 2。由表 2 可知, 6 个种群中, 种群间基因型分布差异明显。MV 和 NY 两种群, $Pgm^{100/100}$ 和 $Pgm^{100/78}$ 为其优势基因型, 而 CT 种群的 $Pgm^{100/78}$ 基因型频率较 MV 和 NY 种群的低。WF 种群的优势基因型为 $Pgm^{100/100}$ 和 $Pgm^{83/83}$ 。NC 种群基因型分布较均匀, 基因型 $Pgm^{100/100}$ 、 $Pgm^{100/78}$ 、 $Pgm^{93/93}$ 、 $Pgm^{93/78}$ 和 $Pgm^{88/78}$ 具较高的频率。NC 种群基因型分布有两个特点: 基因型 $Pgm^{100/76}$ 仅在 NC 种群中出现; 基因型 $Pgm^{93/93}$ 和 $Pgm^{93/78}$ 在 NC 种群中具较高的频率 (分别为 0.15 和 0.13), 而在其它 5 个种群中出现频率很低, 不超过 0.05。CN 种群基因型分布非常特殊, $Pgm^{100/83}$ 基因型频率最高, 为 0.36, 且只有 6 种基因型出现。

表2 海湾扇贝在磷酸葡萄糖变位酶*Pgm*基因位点上的不同基因型频率Tab.2 Frequency of different genotypes at *Pgm* locus in bay scallop, *Argopecten irradians*

基因型	种群					
	MV	NY	CT	WF	NC	CN
<i>Pgm</i> ^{104/100}	0.000	0.013	0.017	0.000	0.000	0.000
<i>Pgm</i> ^{104/83}	0.000	0.000	0.017	0.000	0.000	0.000
<i>Pgm</i> ^{100/100}	0.250	0.280	0.267	0.260	0.183	0.267
<i>Pgm</i> ^{100/93}	0.025	0.053	0.017	0.060	0.097	0.000
<i>Pgm</i> ^{100/88}	0.025	0.013	0.000	0.060	0.000	0.000
<i>Pgm</i> ^{100/83}	0.100	0.067	0.150	0.100	0.011	0.356
<i>Pgm</i> ^{100/78}	0.325	0.240	0.133	0.060	0.140	0.069
<i>Pgm</i> ^{100/76}	0.000	0.000	0.000	0.000	0.022	0.000
<i>Pgm</i> ^{93/93}	0.025	0.000	0.050	0.020	0.151	0.000
<i>Pgm</i> ^{93/88}	0.000	0.000	0.000	0.000	0.022	0.000
<i>Pgm</i> ^{93/83}	0.025	0.027	0.017	0.040	0.000	0.000
<i>Pgm</i> ^{93/78}	0.000	0.053	0.000	0.000	0.129	0.000
<i>Pgm</i> ^{88/88}	0.000	0.000	0.000	0.020	0.000	0.000

2.2 海湾扇贝种群遗传变异

海湾扇贝种群在 *Pgm* 基因位点上具很高的遗传多样性。除了养殖种群 CN 和内湾 WF 种群,其它 4 个种群杂合度观测值 H_0 均大于 0.5 (表 1)。NY 种群的 H_0 最高,为 0.613; CN 和 WF 种群的 H_0 最低,分别为 0.465 和 0.450。

采用 Hardy-Weinberg 种群遗传平衡分析,发现 6 个种群均出现偏离平衡现象 (表 1)。Hardy-Weinberg 遗传偏离指数 D 在 WF 种群中最高,为 -0.378; 在 NY 种群中最低,为 -0.102。利用 Wright 固定指数 F_{IS} ,在 *Pgm* 基因位点上,对海湾扇贝不同种群的 Hardy-Weinberg 平衡进行检验,结果见表 3。由表 3 可知,6 个种群等位基因 pgm^{83} 的 F_{IS} 显著地偏离 Hardy-Weinberg 平衡 (F_{IS} 均显著地大于零),表明在等位基因 pgm^{83} 上存在显著的纯合子过剩现象。另外,种群 CT、WF 和 NC 在等位基因 pgm^{100} 上, MV、CT 和 NC 在等位基因 pgm^{93} 上以及 WF 在等位基因 pgm^{78} 上,也都显著地存在纯合子过剩现象。

CT、WF 和 NC 种群在 *Pgm* 基因位点上, F_{IS} 显著地偏离 Hardy-Weinberg 平衡,存在纯合子过剩现象。而 MV、NY 和 CN 种群在 *Pgm* 基因位点,虽然 $F_{IS} > 0$,但 χ^2 检验结果,并不显著 ($P > 0.95$)。

不同种群在 *Pgm* 基因位点种群间遗传相似指数 I 和遗传距离 D_{nei} 分析结果见表 4。由表 4 可知,种群 MV 与 CT、NY 间具很高遗传相似系数, I 分别为 0.993 和 0.991。其次为 NY 与 CT 种群, $I = 0.985$ 。另外,种群 WF 与 MV、NY 和 CT 间也具较高的遗传相似系数,分别为 0.959、0.927 和 0.975。在 *Pgm* 基因位点上,种群 NC 与其它种群间遗传距离 D_{nei} 最高,分别为 0.655 (NC × CN)、0.288 (NC × WF)、0.197 (NC × MV)、0.179 (NC × CT) 和 0.142 (NC × NY),经 χ^2 检验 ($\chi^2 = 40.11 - 181.25, df = 5, P < 0.001$),表明 NC 种群与其它 5 个种群间遗传距离差异显著。养殖种群 CN 与其它 5 个种群间的遗传距离差异也显著 ($\chi^2 = 39.26 - 181.25, df = 5, P < 0.001$)。WF 种群与 NY 种群间遗传距离差异显著 ($\chi^2 = 39.26 - 181.25, df = 5, P < 0.001$)。

表3 海湾扇贝不同种群在Pgm基因位点上的Hard-Weinberg平衡检验

Tab.3 Hardy-Weinberg equilibrium test at Pgm locus in different populations of bay scallop,

Argopecten irradians

种群	遗传分析	Pgm基因位点的等位基因							合计
		<i>pgm</i> ¹⁰⁴	<i>pgm</i> ¹⁰⁰	<i>pgm</i> ⁹³	<i>pgm</i> ⁸⁸	<i>pgm</i> ⁸³	<i>pgm</i> ⁷⁸	<i>pgm</i> ⁷⁶	
MV (n=40)	<i>f</i>	0.000	0.488	0.050	0.038	0.188	0.238	0.000	
	<i>F_e</i>	0.000	0.238	0.003	0.001	0.035	0.056	0.000	
	<i>F_o</i>	—	0.250	0.025	0.000	0.125	0.050	—	
	<i>F_{IS}</i>	—	0.049	0.474*	-0.039	0.590**	-0.035	—	0.175
	$\chi^2(df=1)$	—	0.098	8.975	0.061	13.912	0.050	—	1.229
NY (n=75)	<i>f</i>	0.007	0.473	0.067	0.067	0.127	0.260	0.000	
	<i>F_e</i>	0.000	0.224	0.004	0.004	0.016	0.068	—	
	<i>F_o</i>	0.000	0.280	0.000	0.000	0.067	0.040	—	
	<i>F_{IS}</i>	-0.007	0.225	-0.071	-0.071	0.457**	-0.143	—	0.103
	$\chi^2(df=1)$	0.003	3.783	0.383	0.383	15.693	1.543	—	0.788
CT (n=60)	<i>f</i>	0.017	0.425	0.067	0.075	0.200	0.217	0.000	
	<i>F_e</i>	0.000	0.181	0.004	0.006	0.040	0.047	—	
	<i>F_o</i>	0.000	0.267	0.050	0.000	0.100	0.067	—	
	<i>F_{IS}</i>	-0.017	0.352*	0.732***	-0.081	0.375*	0.116	—	0.284*
	$\chi^2(df=1)$	0.017	7.438	32.164	0.394	8.438	0.809	—	4.855
WF (n=50)	<i>f</i>	0.000	0.400	0.070	0.070	0.290	0.150	0.200	
	<i>F_e</i>	0.000	0.160	0.005	0.005	0.084	0.023	0.000	
	<i>F_o</i>	—	0.260	0.020	0.020	0.240	0.100	0.000	
	<i>F_{IS}</i>	—	0.417*	0.232	0.232	0.757***	0.608***	-0.020	0.502**
	$\chi^2(df=1)$	—	8.681	2.690	2.690	28.665	18.474	0.021	12.610
NC (n=93)	<i>f</i>	0.000	0.317	0.274	0.091	0.027	0.280	0.011	
	<i>F_e</i>	—	0.101	0.075	0.008	0.001	0.078	0.000	
	<i>F_o</i>	—	0.183	0.151	0.000	0.022	0.065	0.000	
	<i>F_{IS}</i>	—	0.379**	0.379**	-0.101	0.794***	-0.068	-0.011	0.212*
	$\chi^2(df=1)$	—	13.389	13.332	0.941	58.618	0.428	0.011	4.178
CN (n=101)	<i>f</i>	0.000	0.480	0.000	0.020	0.460	0.040	0.000	
	<i>F_e</i>	0.000	0.231	0.000	0.000	0.212	0.002	0.000	
	<i>F_o</i>	—	0.267	—	0.000	0.267	0.000	—	
	<i>F_{IS}</i>	—	0.147	—	-0.020	0.223*	-0.041	—	0.162
	$\chi^2(df=1)$	—	2.188	—	0.041	5.015	0.172	—	2.659
总体	<i>F_{IS}</i>	0.245***	(X ² =25.167)						
	<i>F_{ST}</i>	0.051	(X ² =1.095 76)						
	<i>F_{IT}</i>	0.284***	(X ² =33.720 2)						

注：*f*为等位基因频率；*F_e*为纯合子频率的期望值；*F_o*为纯合子频率的观测值；*n*为样本的个体数。*表示 $P < 0.05$ ；**表示 $P < 0.01$ ；***表示 $P < 0.001$

= 16.11, $df = 5$, $P < 0.01$), 但与 MV、CT 种群间的遗传距离差异不显著 ($P > 0.95$)。MV、NY 和 CT 种群间遗传距离最低 ($D_{nei} < 0.015$), 差异不显著 ($P > 0.95$)。

表 4 海湾扇贝在 *Pgm* 基因位点上不同种群间遗传距离 D_{nei} (对角线以下)和遗传相似指数 I (对角线以上)

Tab.4 Genetic distance (D_{nei})(below the diagonal) and genetic identity (I) (above the diagonal) between different populations of bay scallop, *Argopecten irradians*, at *Pgm* locus

	种群	MV	NY	CT	WF	NC	CN	
D_{nei}	MV		0.991 0	0.993 0	0.959 0	0.821 0	0.859 0	
	NY	0.009 0		0.985 5	0.927 0	0.868 0	0.792 0	I
	CT	0.007 0	0.015 0		0.974 9	0.835 7	0.871 0	
	WF	0.042 0	0.076 *	0.025 0		0.750 0	0.950 0	
	NC	0.197 *	0.142 *	0.179 *	0.288 *		0.519 0	
	CN	0.152 *	0.233 *	0.138 *	0.052 *	0.655 *		

注: *表示 X^2 检验, $P < 0.001$

2.3 海湾扇贝的遗传性状

海湾扇贝(除 WF 种群外)在 *Pgm* 基因位点的基因型-性状相关性分析结果见表 5。由表

表 5 海湾扇贝在 *Pgm* 基因位点上的基因型-形态性状相关性分析

Tab.5 Morphological trait analysis related with different genotypes at *Pgm* locus in different populations of bay scallop, *Argopecten irradians*

	基因型	N_{nb}	$L(mm)$	$W_d(mm)$	$H(mm)$	$W(g)$	H/L	W_d/L	W_d/H
MV	总体	18.59	54.66	59.47	24.07	31.37	0.44	1.09	2.49
	纯合子	18.59	55.69	60.18	24.91	33.47	0.45	1.09	2.44
	杂合子	18.59	53.86	58.91	23.42	29.74	0.43	1.09	2.53
	$Pgm^{100/100}$	18.50	55.79	59.54	24.05	31.14	0.43	1.07	2.49
	$Pgm^{83/83}$	19.00	56.48	61.80	27.20	40.02	0.49	1.11	2.29
	$Pgm^{100/78}$	18.42	54.81	59.96	24.08	31.98	0.44	1.09	2.49
NY	总体	18.71	72.90	77.96	32.93	72.19	0.45	1.07	2.37
	纯合子	18.77	73.32	78.51	33.14	73.42	0.45	1.07	2.38
	杂合子	18.66	72.60	77.57	32.79	71.32	0.45	1.07	2.37
	$Pgm^{100/100}$	18.95	72.87	78.08	33.18	72.72	0.46	1.07	2.36
	$Pgm^{83/83}$	18.80	74.52	79.90	33.36	74.17	0.45	1.07	2.40
	$Pgm^{100/78}$	18.56	72.06	76.71	32.41	68.80	0.45	1.06	2.37
CT	总体	18.90	66.71	72.31	32.77	69.26	0.49	1.08	2.21
	纯合子	18.93	66.91	72.59	32.99	69.99	0.49	1.09	2.21
	杂合子	18.87	66.50	72.02	32.54	68.52	0.49	1.08	2.22
	$Pgm^{100/100}$	18.56	65.64	71.34	32.86	67.89	0.50	1.09	2.18
	$Pgm^{83/83}$	19.17	67.45	72.83	33.17	68.66	0.50	1.08	2.21
	$Pgm^{100/78}$	18.63	66.99	72.68	33.04	69.10	0.49	1.09	2.20
NC	总体	20.15	65.55	67.94	38.13	65.71	0.59	1.04	1.80
	纯合子	19.93	64.84	66.89	37.64	65.73	0.59	1.03	1.79
	杂合子	20.33	66.09	68.75	38.51	65.70	0.58	1.04	1.81
	$Pgm^{100/100}$	19.65	61.67	64.16	37.91	62.90	0.63	1.04	1.71
	$Pgm^{83/83}$	19.00	69.60	71.70	38.45	75.07	0.55	1.03	1.86
	$Pgm^{100/78}$	20.00	67.35	70.25	40.05	66.79	0.60	1.04	1.82
CN	总体	18.75	45.23	48.57	16.85	15.00	0.37	1.07	2.90
	纯合子	18.81	45.55	48.94	17.05	15.48	0.37	1.07	2.89
	杂合子	18.68	44.86	48.15	16.61	14.45	0.37	1.07	2.90
	$Pgm^{100/100}$	18.81	45.69	49.21	16.92	16.04	0.37	1.08	2.91
	$Pgm^{83/83}$	18.81	45.40	48.66	17.18	14.93	0.38	1.07	2.87
	$Pgm^{100/78}$	18.43	45.30	49.07	16.76	15.02	0.37	1.09	2.93

5 可知, 不同种群形态性状存在不同程度的差异。NC 种群的肋条数 N_{nb} 显著地高于其余 4 个种群(方差分析 ANOVA, $P < 0.001$), 而其余 4 个种群之间, 以及杂合子与纯合子个体间的 N_{nb} 无显著差异(ANOVA, $P > 0.95$)。对海湾扇贝的 3 个形态特征指数 H/L 、 W_d/L 和 W_d/H 分析发现, 不同种群间存在显著差异(H 为体高, L 为体长, W_d 为体宽)。 H/L 在 NC、CT、NY、MV 和 CN 种群中存在显著差异(ANOVA, $P < 0.05$), 并依次递减分别为 0.59、0.49、0.45、0.44 和 0.37。 W_d/H 在 CN、MV、NY、CT 和 NC 中, 差异显著(ANOVA, $P < 0.01$), 并依次递减, 分别为 2.90、2.49、2.37、2.21 和 1.80。 W_d/L 在 MV、CT、CN、NY 和 NC 中, 分别依次递减为 1.09、1.08、1.074、1.069 和 1.04。 W_d/L 除在 CN 与 NY、CT 间的差异不显著外(ANOVA, $P > 0.95$), 在其它种群间存在显著差异(ANOVA, $P < 0.05$)。

在 NC 种群, 杂合子 $Pgm^{100/78}$ 的 L 、 W_d 、 H 和 W_l 普遍高于纯合子 $Pgm^{100/100}$, 但除 L 具显著差异外(ANOVA, $P < 0.01$), 其余的差异并不显著。NC 种群在 Pgm 基因位点所有杂合子的平均 L 、 W_d 、 H 和 W_l 均高于纯合子, 但差异并不显著(ANOVA, $P > 0.95$)。

与 NC 种群情况相反, 其余 4 个种群在 Pgm 基因位点杂合子的平均 L 、 W_d 、 H 和 W_l 普遍地低于纯合子, 差异不显著(ANOVA, $P > 0.95$)。MV、NY 和 CN 种群中, 杂合子 $Pgm^{100/78}$ 的 L 、 W_d 、 H 和 W_l 普遍低于纯合子 $Pgm^{100/100}$, 而 CT 种群杂合子 $Pgm^{100/78}$ 的 L 、 W_d 、 H 和 W_l 却普遍高于纯合子 $Pgm^{100/100}$ (ANOVA, $P > 0.95$)。

除养殖种群 CN 外, 其余 4 个自然种群中, 基因型 $Pgm^{83/83}$ 个体平均 L 、 W_d 、 H 和 W_l 普遍大于其它基因型(ANOVA, $P > 0.95$)

3 讨论

3.1 海湾扇贝在 Pgm 基因位点上的遗传结构

利用同工酶某一基因位点等位基因频率分布, 分析不同种群遗传结构差异, 是十分有效的方法(Stahl, 1987)。本文对 6 个海湾扇贝种群在 Pgm 基因位点的等位基因频率分布差异研究结果表明, NC 种群显著区别于其它种群, 且其肋条数及形态特征指数 H/L 和 H/W_d 均显著地高于其它种群。结合形态性状和地理分布分析, NC 种群为暖水性海湾扇贝亚种 *A. i. concentricus*, 而其它种群为海湾扇贝北方亚种 *A. i. irradians*。CN 种群作为人工养殖群体, 亲体的来源和交配受到了人为的限制, 使其群体在 Pgm 基因位点的杂合性低于野生种群, 只发现 4 个等位基因, 且等位基因频率分布产生显著的分化。WF 种群自然分布于马萨诸塞州 Cape Cod 内湾, 其双壳沉积大量的石灰质, 并附着石灰虫, 限制了该种群个体的活动性, 加上 Cape Cod 湾海水交换性差, WF 种群与湾外种群相对隔离, 这样 WF 种群对内湾封闭性环境产生的适应性及自然选择作用, 导致其 Pgm 基因位点等位基因频率显著变化, 并显著地区别于其它种群。这表明自然选择可影响同工酶等位基因频率, 与前人利用其它种类动物研究得到的结论一致(Gill, 1991; McDonald, 1983)。

自然种群 MV、NY、CT 和 NC 由北向南依次分布, 其生存环境、等位基因频率和形态特征也相应地变化。 pgm^{100} 等位基因频率在不同自然种群中, 由北向南依次降低, 而 pgm^{88} 却依次升高。这表明海湾扇贝等位基因 pgm^{100} 和 pgm^{88} 对海洋环境可能具不同的适应能力。已有研究表明, 贻贝 *Lap* 基因位点等位基因频率与盐度呈相关性(Koehn, 1978)。从本文结果来看, 海湾扇贝不同种群的形态特征指数, 由北向南, H/L 依次增加, 而 W_d/H 依次降低。从这个意义上讲, 生化遗传变异和形态特征的遗传变异具有同等重要的适应

性。自然选择可在生化遗传水平上导致种群分化。

对不同海湾扇贝种群 Hardy-Weinberg 平衡遗传偏离指数 D 和 Wright 固定指数的分析结果发现, 海湾扇贝各种群存在不同程度的纯合子过剩, 即杂合子缺失现象。等位基因 pgm^{83} 在各种群中存在显著的纯合子过剩现象, 而且自然种群中, pgm^{83} 纯合子的个体大小和体重普遍高于杂合子, 这表明在 Pgm 基因位点上, 等位基因 pgm^{83} 可能对环境具更高的适应性。杂合子缺失主要由三方面的因素引起: (1) 沉默基因 (null allele); (2) 不同等位基因频率种群间交配 (Wahlund Effect); (3) 自然选择。许多研究表明, 自然选择是引起杂合子缺失的主要因素 (Koehn *et al.*, 1973; Koehn *et al.*, 1976; Wilkins, 1978; Beaumont, 1982)。作者在海湾扇贝子代繁育培养 5 个月后, 发现子代在 Pgm 基因位点显著地偏离 Hardy-Weinberg 平衡, 纯合子和杂合子的死亡率有明显差异, 表明纯合子和杂合子对环境有不同的适应能力, 自然选择可能是海湾扇贝在 Pgm 基因位点上杂合子缺失的主要因素。

3.2 海湾扇贝在 Pgm 基因位点的性状

已有研究表明, 双壳类在单个或多个酶基因位点上, 个体大小与杂合性相关 (Zouros *et al.*, 1980, 1983; Koehn *et al.*, 1982; Rodhouse *et al.*, 1984; Fujio, 1982; Green *et al.*, 1983; Garton *et al.*, 1984)。海湾扇贝在 Pgm 基因位点, 除属于南方暖水性亚种 NC 种群杂合子 $Pgm^{100/78}$ 的个体体长显著地大于纯合子 $Pgm^{100/100}$ 外, 并没有发现显著的杂合性-生长相关性。这可能与海湾扇贝具有运动性有关。Volkaert 等 (1989) 提出, 底栖性双壳类, 如牡蛎、贻贝、蛤等, 杂合型个体将超出维持基本生理所需的那部分能量, 用于组织生产; 而运动性双壳类, 如扇贝, 为了种群生存和繁衍, 杂合型个体会将这部分能量用于活动和逃避敌害行为, 这可能是在海湾扇贝中没有发现杂合性-生长显著相关性的重要因素。另外, 也可能存在其它因素: (1) 与生长相关的基因位点与观察的同工酶位点无连锁关系; (2) 扇贝中, 外壳的形态可能并非是适宜的生长度量参数; (3) 可能与统计有关。生长率可能受到许多基因位点的控制或影响, 目前的同工酶生化遗传方法所观测到的变异, 只是总体的极小的部分。同工酶遗传分析方法是通过对同工酶的变化来推测遗传物质的变化, 但遗传物质 DNA 的变化, 其表达产物蛋白质并不能相应地变化。另外, 蛋白质氨基酸序列的变化, 并不一定在同工酶谱上表达出来。

参 考 文 献

- Beaumont A R, 1982. Variations in heterozygosity at the loci between year classes of *Chlamys opercularis* from a Scottish sea-loch. *Mar Biol Letters*, 2:5-14
- Fujio Y, 1982. A correlation of heterozygosity with growth rate in the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*. *Tohoku J Agr Res*, 33:66-75
- Garton D W, Koehn R K, Scott T M, 1984. Multiple locus heterozygosity and the physiological energetics of growth in the coot clam, *Mulinia lateralis*, from a natural population. *Genetics*, 108:445-455
- Gill P, 1991. Allozyme variation in sympatric population of British grasshoppers-evidence of natural selection. *Biol J Lin Soc*, 16:83-91
- Green R H, Singh S M, Hicks B *et al.*, 1983. An intertidal population of *Macoma balthica* (Molluscs, Pelecypoda): genotypic and phenotypic components of population structure. *Can J Fish Aquat Sci*, 40:1360-1371
- Koehn R K, Turano F J, Mitton J B, 1973. Population genetics of marine pelecypods. II: Genetic differences in microhabitats of *Modiolus demissus*. *Evolution*, 27:100-105

- Koehn R K, Milkman R, Mitton J B, 1976. Population genetics of marine pelecypods. IV Selection, migration and genetic differentiation in blue mussel, *Mytilus edulis*. *Evolution*, 30:2—32
- Koehn R K, 1978. Biochemical aspects of genetic variation at the Lap-locus in *Mytilus edulis*. In: Battaglia B, Beardmore J A ed. *Marine Organisms. Genetics, Ecology, Evolution*, New York: Plenum Press, 211—225
- Koehn R K, Shumway S E, 1982. A genetic / physiological explanation for differential growth rate among individuals of the American oyster, *Crassostrea virginica* (Gmelin). *Mar Bilo Letts*, 3:35—42
- McDonald J F, 1983. The molecular basis of adaptation: a critical review of relevant ideas and observations. In: Johnston R F, Frank P W, Michener C D ed. *Annual Review of Ecology and Systematics*. Vol. 14. California: California Annual Reviews Inc, 77—102
- Nei M, 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics*, 89:583—590
- Rodhouse P G, Gaffney P M, 1984. Effect of heterozygosity on metabolism during starvation in the American oyster *Crassostrea virginica*. *Mar Biol*, 80(2):179—188
- Shaklee J B, Keenan C P. 1986. A practical laboratory guide to the technique and methodology of electrophoresis and its application to fish fillet identification. *Aust CSIRO Mar Lab Rep*, 177:1—48
- Stahl G, 1987. Genetic population structure of Atlantic salmon. In: Ryman N, Utter F ed. *Population Genetics and Fisheries Management*. Seattle: University of Washington Press, 121—140
- Volkaert F, Zouros E, 1989. Allozyme and physiological variation in the scallop *Placopecten magellanicus* and a general model for the effects of heterozygosity on fitness in marine molluscs. *Mar Biol*, 103:51—61
- Wilkins N P, 1978. Length-correlated changes in heterozygosity at an enzyme locus in the scallop (*Pecten maximus* L.). *Anim Blood Grps Biochem Genet*, 9: 69—77
- Zouros E, Singh S M, Miles H, 1980. Growth rate in oysters: an overdominant phenotype and its possible explanations. *Evolution*, 34:856—867
- Zouros E, Singh S M, Foltz D W *et al*, 1983. Post-settlement viability in the American oyster, *Crassostrea virginica*: an overdominant phenotype. *Genet Res*, 41:259—270

POPULATION GENETIC STRUCTURE AT ALLOZYME PHOSPHO- GLUCOMUTASE *PGM* LOCUS AND ITS RELATED TRAITS IN DIFFERENT POPULATIONS OF BAY SCALLOP, *ARGOPECTEN IRRADIANS*

XUE Qin-zhao, Sheila Stiles[†], ZHANG Fu-sui, XIANG Jian-hai

(Institute of Oceanology, The Chinese Academy of Sciences, Qingdao, 266071)

[†](NOAA, National Marine Fisheries Service, Milford Laboratory, Milford, CT06460, USA)

Abstract From January 1995, to December 1996, population genetic structure at the locus of allozyme phosphoglucosmutase (PGM) and its related traits in 6 different populations of bay scallop, *Argopecten irradians* were investigated using horizontal starch gel electrophoresis method. These include populations from MV(Martha's Vineyard, MA), NY(Long Island, NY), CT(Stonington, CT), WF(Wellfleet, MA), NC(Beaufort, NC) and CN(artificially cultured population). Totally 7 alleles, pgm^{104} 、 pgm^{100} 、 pgm^{93} 、 pgm^{88} 、 pgm^{83} 、 pgm^{78} and pgm^{76} at *Pgm* locus are found in bay scallop, *A.*

irradians. No significant difference of allele frequency distribution at *Pgm* locus is observed among populations of MV, NY and CT. The sheltered sedimentary environment in WF population and artificially inbreeding manipulation in CN population lead to significant deviation in allele frequency structure at *Pgm* locus in WF and CN populations, respectively, and result in the decrease of heterozygosities in WF and CN compared with other populations. NC population demonstrates a significantly different allele frequency structure at *Pgm* locus from the other populations and its rib number and morphological indexes H/L and H/W_d (H : shell height, L : shell length, W_d : shell width) are significantly greater than the other populations investigated. This observation indicates that NC population is the southern warm subspecies *A. i. concentericus* and the other populations are the northern temperate subspecies *A. i. irradians*. From the North to South, allele pgm^{100} frequency decreases gradually in MV, NY, CT and NC populations, whereas allele pgm^{83} frequency increases gradually. Remarkable deviations from Hardy-Weinberg equilibrium and heterozygote deficiency are observed at *Pgm* locus. Analysis using Wright's Fixing Index indicates that significant homozygote excess at allele pgm^{83} appears in all 6 populations investigated and pgm^{83} homozygotes generally show a greater individual size compared with the other *Pgm* genotype individuals. Significant homozygote excess is also observed with pgm^{100} in CT, NC and WF populations, pgm^{93} in MV, CT and NC populations as well as pgm^{78} in WF population. An analysis of population genetic distance and identity demonstrates that significant interpopulation genetic difference exists between NC, CN and the other population, whereas no such difference is found among MV, NY and CT. In the NC population, the shell height, length, width and weight of heterozygotes are generally larger than those of homozygotes and the shell length of heterozygote $Pgm^{100/78}$ is significantly larger than homozygote $Pgm^{100/100}$. In the other 5 populations, no significant correlation between heterozygotes and growth is found and the shell length, height, width and weight of heterozygotes are generally smaller than those of homozygotes. This may be due to the fact that heterozygotes of bay scallop, *A. i. irradians* invest too much energy into predator escape activities instead of somatic growth.

Key words Bay scallop (*Argopecten irradians*) Allozyme Population genetics

Subject classification number Q342