

红壳文蛤双列杂交及杂种优势分析*

吴杨平 陈爱华 张雨 姚国兴 张志伟 蔡永祥

(江苏省海洋水产研究所 南通 226007)

摘要 以广西(G)、江苏(S)和日本(J)3个文蛤群体中原种红壳文蛤进行双列杂交,获得了试验家系(Gg、Ss、Gs、Gj、Sg、Sj),比较其生长性能,并评估杂种优势。从生长来看,浮游期杂交组的日生长率大于自繁组;以江苏文蛤为母本的组合的壳长均显著大于以广西文蛤为母本的组合($P < 0.05$),壳长受卵源影响极显著($P < 0.01$)。稚贝和幼贝期,杂交组的日生长率均大于自繁组,杂交组合 Gs 的日生长率从 13 日龄至 149 日龄均最大;交配方式对壳长极显著影响($P < 0.01$)。从存活率来看,杂交组的存活优势更明显,Gs 的存活率几乎均最高。从杂种优势来看,杂交组从 13 日龄以后具明显的杂种优势,尤其是 Gs 在 1—149 日龄均呈正值。广西群体和江苏群体间建立了完全 2×2 双列杂交,中亲杂种优势一直大于 0,且始终介于单亲杂种优势 H_{Gs} 和 H_{Sg} 之间。杂种优势潜力指数(h_p)表明,1—5 日龄的数值介于 -1 和 1 之间,未产生杂种衰退;13 日龄后的数值均大于 1,表明真正获得了杂种优势。杂种获得(h_g)及 13 日龄后的超亲优势率均为正值,进一步说明壳长性状得到了明显改良。从壳色来看,子代的红壳个体占比为 72.80%—76.49%,均得到明显提高。总之,杂交组合 Gs 的杂种优势最明显,为开展 3 个群体的杂交育种提供了参考依据。

关键词 文蛤;红壳;双列杂交;杂种优势

中图分类号 S917.4 doi: 10.11693/hyhz20140300089

杂交是创造变异的重要途径,是动植物遗传改良的重要手段,其主要作用是利用杂种优势为育种制备中间材料(张国范等,2004)。一个世纪以来,杂种优势一直是学术界关注的焦点之一,主要原因在于其对生物产生的巨大作用、辅助的生物学机制及应用前景(张国范等,2009)。采用杂交育种技术,进而利用杂种优势,在动植物育种中已取得广泛成功。海洋经济贝类种类繁多,是我国水产养殖产量最多的类群(约占 70%)(李加琦,2011)。在自然状态下,贝类的活动范围较小,因而比较容易形成具有不同遗传特色的群体。因此,贝类种内、种间杂交的研究较多。而随着研究的不断深入和扩大,发现大多数种间杂交由于亲缘关系相距较远,经常会出现杂交不亲和、幼体不成活、杂种 F_1 不育、育性差和“疯狂分离”等现

象(张国范等,2009)。尽管国内外对一些贝类研究过种间杂交,但目前仅杂交蚌(李家乐等,2007)等极少数种类成功应用;而种内杂交却不存在配子间的亲和、发育障碍和育性等问题。因此,自 20 世纪 70 年代以来,贝类种内杂交的研究逐渐增多,并且取得了较大进展(Newkirk *et al*, 1977; Manzi *et al*, 1991; Cruz *et al*, 1997; 张国范等,2002; 常亚青等,2002; 游伟等,2010)。

文蛤(*Meretrix meretrix*)素有“天下第一鲜”之美誉,广泛分布于我国各海区,辽宁辽河口、山东莱州湾、江苏南部沿海及广西北部湾等资源最为丰富,形成了我国文蛤的主产区。文蛤养殖历史悠久,其养殖方式逐渐由过去单一的自生自长、自然采捕的原始状态发展成如今的育苗增殖、滩涂蓄水暂养、围网精养、

* 江苏省海洋与渔业局三新重大项目, D2014-16 号; 江苏省海洋与渔业局水产三新工程项目, BZ-2012 号, BZ-2013 号; 南通市应用研究计划项目, BK2012021 号; 南通市农业科技创新与产业化项目, HL2014007 号。吴杨平, 助理研究员, E-mail: uyping@163.com

通讯作者: 陈爱华, 研究员, E-mail: chenah540540@aliyun.com

收稿日期: 2014-03-27, 收修改稿日期: 2014-06-23

池塘混养等多种养殖方法,但是不管养殖方式有多大的改变,缺少高产抗逆品种一直掣肘着文蛤产业的发展。为此,积极开展文蛤系统育种工作,为产业发展注入新的活力是非常必要的。鉴于此,本研究开展了不同文蛤地理群体间红壳个体的双列杂交,旨在为文蛤杂交育种及杂种优势在生产中的利用提供基础资料。

1 材料与方法

1.1 亲贝来源与 3×3 双列杂交试验设计

亲贝分别采自江苏如东(S)、广西北海(G)和日本本州(J)。在位于吕四港的江苏省海洋经济贝类研发中心的试验基地暂养促熟后用于家系构建。2013年8月6—8日,采用完全双列杂交方式构建选育家系(见表1),共成功构建6组(Gg、Gs、Gj、Sg、Ss、Sj),每组3个平行家系,每个家系均由不同的1雌1雄文蛤配对繁殖产生。

表1 文蛤 3×3 双列杂交试验设计
Tab.1 Design of diallel cross for *Meretrix meretrix*

亲贝来源	广西(g/♂)	江苏(s/♂)	日本(j/♂)
广西(G/♀)	Gg	Gs	Gj
江苏(S/♀)	Sg	Ss	Sj
日本(J/♀)	Jg	Js	Jj

1.2 杂交家系的构建及培育

采用阴干和流水刺激方法分别处理江苏如东、广西北海及日本本州文蛤群体中的红壳个体,亲贝阴干12h后经流水刺激1h,为防止意外受精,将单个文蛤放入1L的烧杯中产卵和排精。分别收集卵子和精液后按照双列杂交设计构建表1各组家系。

1.3 幼虫及稚贝培育

将上述建立的各家系组转移至300L的圆柱形塑料白缸中培育。经计数后受精卵密度调节为30ind/10ml。约24h后,D形幼虫孵出,将各家系幼虫转移至另一300L圆柱形塑料缸中培育,初始密度控制在20ind/10ml,保证各个家系的密度基本一致。早期每天半量换水1次,培育水温27.0—29.6°C;以湛江叉鞭金藻(*Dicrateria zhanjiangensis*)、亚心形扁藻(*Platymonas subcordiformis*)和绿色巴夫藻(*Pavlova viridis*)为主要饵料,连续充气培养。附着后移苗至1000L的圆柱形塑料白缸中培育,以自然海水为饵料来源,适当补充人工单胞藻,每天换水1次,每次2/3。每3—5d冲洗培育过程中塑料白缸1次。上述培育过程中,所用器具

用砂滤海水浸泡后冲洗干净,保持各家系间的隔离,避免幼虫交叉污染。

1.4 生长数据测量及杂种优势计算

卵径、幼虫和壳长 $\leq 2000\mu\text{m}$ 的稚贝均采用显微镜目微尺测量(目微尺精度 $\pm 5\mu\text{m}$),壳长 $> 2000\mu\text{m}$ 的稚贝采用电子游标卡尺测量(精度 $\pm 0.02\text{mm}$),每组均随机取样30个测量。日生长率的计算公式为: $r(\%) = [(L_t/L_0)^{1/t} - 1] \times 100$, L_t 为结束时壳长(μm), L_0 为开始时壳长(μm), t 为试验天数(d)。

幼虫存活率为单位体积幼虫数与D形幼虫数的百分比;稚贝和幼贝阶段的存活率为移池时收获的数量与布入此池的数量的比值。

参照Zheng等(2011)使用的方法,计算杂种优势潜力指数 h_p (heterosis potence index, h_p)和杂种获得 h_g (hybrid gain, h_g): $h_p = Q/L$, 其中 $Q = 2F_1 - (P_1 + P_2)$, $L = P_1 - P_2$; $h_g = [(F_1 - MP)/MP] \times 100$, 式中, F_1 是杂种子代的平均值, MP 是中亲值: $MP = (P_1 + P_2)/2$ 。当 $h_p > 1.0$ 时,杂交产生显著的杂种优势;当 $h_p < -1.0$ 时,杂交产生杂交衰退;当 $-1.0 < h_p < 1.0$ 时,杂交效果不明显,杂交没有产生显著的杂交效果,也没有产生杂交衰退。

参照Cruz等(1997)和Lamkey(1998)等的计算公式,计算中亲杂种优势(mid-parent heterosis, H_{MP})和单亲杂种优势(single-parent heterosis, H_X): $H_{MP} = [(FC - P)/P] \times 100$, $H_X = [(FC - P_X)/P_X] \times 100$, 式中 FC 是杂交组合(正交或反交)平均壳长, P 为双亲自繁组的平均壳长, P_X 是某一亲本自繁组的平均壳长。

参照曹景林等(2000)公式计算超亲优势 $H_{ph} = [(F_1 - P_m)/P_m] \times 100$, F_1 为杂交子代某一性状的平均值, P_m 为双亲中某一性状优良的亲本的平均值。

参照Zhang等(2007),采用普通线性模型分析母本效应(母本G和母本S)及交配方式(自繁、正交和反交)对壳长的影响:模型如下: $Y_{ijk} = \mu + P_i + M_j + (P \times M)_{ij} + e_{ijk}$, 模型中, Y_{ijk} 是来自第*i*个卵源*j*种交配方式下的第*k*个个体壳长, μ 是常数项, P_i 是卵源效应(母本效应) ($i=1, 2$), M_j 是交配方式影响($j=1, 2, 3$), $(P \times M)_{ij}$ 是卵源与交配方式的交互影响, e_{ijk} 是随机误差。

1.5 数据处理

生长数据均以平均值 \pm 标准差(Mean \pm SD)表示,采用SPSS17.0统计软件及EXCEL 2003对数据进行分析处理并作图,进行单因素方差分析(One-Way ANOVA)并采用LSD多重比较各家系间壳长的差异,差异显著性设置为 $P < 0.05$,差异极显著性设置为 $P < 0.01$ 。

2 结果与分析

2.1 浮游期、稚贝和幼贝阶段的生长比较

构建成功的 6 个组合分别以江苏文蛤、广西文蛤为母本, 而两者的卵径存在显著差异 ($P < 0.05$), 前者为 $90 \pm 3.62 \mu\text{m}$, 后者为 $77.05 \pm 7.05 \mu\text{m}$ 。因此, 卵源的大小差异造成受精卵的大小差异。以广西文蛤为母本的 Gg、Gs 和 Gj 在 1 日龄时 D 形幼虫大小在 $123.00\text{—}124.25 \mu\text{m}$, 而以江苏文蛤为母本的 Sg、Ss 和 Sj 在 1 日龄时 D 形幼虫大小在 $141.25\text{—}143.75 \mu\text{m}$ 。1—5 日龄的浮游期内, 以江苏文蛤为母本的 3 个组合的壳长均显著大于以广西文蛤为母本的 3 个组合 ($P < 0.05$)。表 2 反映了浮游期内各组的生长差异, 说明浮游期存在母本效应。从 7 月 29 日到 8 月 2 日的整个浮游期而言, 6 个组合的日生长率存在大小差异, 依次为 $G_j > G_s > S_g > S_j > G_g > S_s$ (见表 3)。由此可见, 杂交组合的日生长率大于自繁组合。

表 2 浮游期的壳长比较

组合	1d	2d	4d	5d
Gg	124.25 ± 2.38^a	134.25 ± 2.18^a	163.81 ± 3.44^a	170.50 ± 4.97^a
Gs	125.50 ± 3.12^{ab}	142.50 ± 2.50^b	168.10 ± 4.23^b	176.00 ± 3.00^a
Gj	123.00 ± 2.45^{ac}	145.50 ± 3.12^c	171.19 ± 6.15^b	176.75 ± 2.98^a
Sg	143.75 ± 2.68^{bcd}	166.25 ± 4.71^d	190.00 ± 2.72^c	199.75 ± 3.95^b
Ss	142.75 ± 3.70^{bc}	169.00 ± 3.39^d	180.71 ± 3.60^d	193.50 ± 2.95^b
Sj	141.25 ± 2.17^{bcc}	162.00 ± 6.20^e	183.33 ± 4.58^d	194.75 ± 5.58^b

注: 同列字母相同或包含关系表示不显著 ($P > 0.05$), 字母不同或交集关系表示显著 ($P < 0.05$)

13—43 日龄的稚贝随着日龄的增加, 生长差异逐渐显现 (图 1)。13 日龄时, 在前期日生长率的累积作用下, 各组合壳长大小依次为: $G_j > S_g > S_j > G_s > G_g > S_s$, 杂交组合的壳长均大于自繁组合。可见, 来自先天卵源间的差异逐渐被后天生长所打破。43 日龄时, 各组合壳长大小依次为: $G_s > G_j > S_g > S_j > G_g > S_s$, Gg 和 Ss 差异不显著 ($P > 0.05$), 与 Gs、Gj、Sg 和 Sj 均显著 ($P < 0.05$)。从 13—43 日龄这一阶段的日生长率来看 (表

3), Gs 的日生长率最大, 其次分别为 Sj、Gj 和 Sg, 最小分别为 Ss 和 Gg。

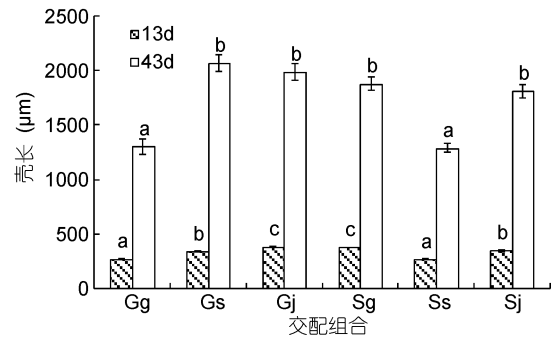


图 1 稚贝的壳长比较

Fig.1 Comparison in shell length during the early juvenile period

图中处理上方不同小写字母表示不同组合处理间差异显著 ($P < 0.05$), 下同

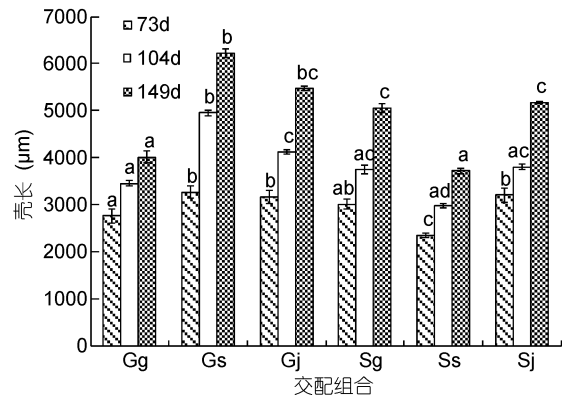


图 2 幼贝的壳长比较

Fig.2 Comparison in shell length during the juvenile period

图 2 为 73—149 日龄的幼贝壳长比较。73 日龄、104 日龄和 149 日龄的壳长大小依次为 $G_s > S_j > G_j > S_g > G_g > S_s$, $G_s > G_j > S_j > S_g > G_g > S_s$, $G_s > G_j > S_j > S_g > G_g > S_s$, 可见, 在这 3 个时期 Gs 的壳长均最大, Gg 和 Ss 依然最小。由表 3 的 73—149 日龄日生长率可见, 6 个组合日生长率的大小依次为: $G_s > G_j > S_g > S_j > S_s > G_g$ 。1—149 日龄的日生长率大小依次为: $G_s > G_j > S_j > S_g > G_g > S_s$ 。因此, 杂交组合的生长快于自繁组。

表 3 各阶段的日生长率比较

生长性状	时期	Gg	Gs	Gj	Sg	Ss	Sj
日生长率 (mm/d)	浮游期 (July 29—Aug 2)	6.53	7.00	7.52	6.80	6.27	6.63
	稚贝 (Aug 10—Sept 10)	37.08	43.99	39.10	38.06	37.31	39.33
	幼贝 (Oct 10—Dec 25)	7.80	13.81	11.52	10.96	9.64	10.09
	July 29—Dec 25	100.36	118.29	113.54	103.84	91.91	105.45

由此可见,在浮游期、稚贝和幼贝阶段,杂交组合(Gj、Gs、Sg、Sj)在日生长率方面均表现出比自繁组(Gg、Ss)快的生长优势。浮游期受卵源因素的影响,尚未显现出杂交组和自繁组壳长区别,但在 13 日龄以后的稚贝和幼贝阶段,杂交组比自繁组生长快的优势迅速显现,并通过壳长明显可以区别两者的生长差异。由表 4 可见,浮游期杂交组总体上未表现出生长优势,因其大小主要受卵源与交配方式的影响,此时两者的交互作用对壳长无显著影响($P>0.05$);其

次是卵源的影响,这时的大小差异主要来自卵源因素($P<0.01$),而交配方式未起到影响作用($P>0.05$)。随着日龄的增加,交配方式对大小有显著影响($P<0.01$),表现出杂交组比自繁的生长优势,即杂种优势。在整个 1—149 日龄阶段,未见有卵源与交配方式对壳长的交互作用,除 4 日龄、104 日龄和 149 日龄分别对壳长有显著影响($P<0.05$)外,均单独对壳长有显著影响($P<0.05$)。因此,壳长早期主要受到卵源因素的影响,之后主要受到交配方式影响。

表 4 卵源与交配方式对生长的影响
Tab.4 Impacts of egg origination and mating strategy on shell growth

阶段	时间	方差来源	df	壳长均方	F 值	
浮游期	1d	卵源	1	0.077	828.519**	
		交配方式	2	0.000	2.691	
		卵源×交配方式	1	0.000	1.215	
	2d	卵源	1	0.131	698.466**	
		交配方式	2	0.000	2.422	
		卵源×交配方式	1	0.014	74.451	
	4d	卵源	1	0.034	63.929**	
		交配方式	2	0.004	7.169**	
		卵源×交配方式	1	0.001	1.148	
	5d	卵源	1	0.054	78.363**	
		交配方式	2	0.002	2.378	
		卵源×交配方式	1	0.001	1.001	
	稚贝	13d	卵源	1	0.005	2.153
			交配方式	2	0.223	89.609**
			卵源×交配方式	1	0.001	0.410
43d		卵源	1	0.007	0.877	
		交配方式	2	0.385	46.805**	
		卵源×交配方式	1	0.016	1.950	
幼贝	73d	卵源	1	0.033	2.209	
		交配方式	2	0.238	15.847**	
		卵源×交配方式	1	0.036	2.375	
	104d	卵源	1	0.143	10.252**	
		交配方式	2	0.184	13.196**	
		卵源×交配方式	1	0.002	0.138	
	149d	卵源	1	0.078	4.425*	
		交配方式	2	0.421	23.941**	
		卵源×交配方式	1	0.002	0.117	

注:“*”表示显著($P<0.05$),“**”表示极显著($P<0.01$)

2.2 各日龄存活率的比较

各交配组合各个培育日龄的成活率见表 5。D 形幼虫首日存活率设定为 100%,1—5 日龄内幼虫的存活率均在 80%以上。5 日龄时存活率大小顺序为 $G_s>S_g>G_j>S_j>G_g>S_s$,相互间差异不显著($P>0.05$)。幼虫变态附着后,经倒换池重新布苗,并将此时的稚贝存

活率定义为 100%;13 日龄时,各交配组合均保持 100%的存活率。43—73 日龄期间,除自繁组 S_s 的存活率最低为 79.83%外,其余存活率均在 80%以上,表现出较高的存活率。104—149 日龄期间,各组幼贝的存活率大小依次为 $G_s>S_g>G_j>S_j>G_g>S_s$ 。从 1—149 日龄整个培育期间来看,除 4 日龄时 G_s 的存

表 5 各阶段成活率比较
Tab.5 Comparison in survival rates in different stages

培育日龄	Gg	Gs	Gj	Sg	Ss	Sj
1d	100	100	100	100	100	100
2d	97.55±0.48 ^a	97.99±0.34 ^a	97.97±0.75 ^a	97.19±0.93 ^{ab}	96.21±0.37 ^b	97.58±0.39 ^a
4d	92.70±1.81 ^a	92.10±2.00 ^a	92.92±2.93 ^a	92.71±2.98 ^a	91.59±2.86 ^a	92.18±3.07 ^a
5d	84.54±3.90 ^a	85.05±3.59 ^a	84.80±3.41 ^a	85.00±4.64 ^a	83.32±0.87 ^a	84.51±3.83 ^a
13d	100	100	100	100	100	100
43d	90.00±6.20 ^a	93.93±5.78 ^a	93.76±5.78 ^a	92.76±6.16 ^a	89.21±5.33 ^a	91.36±2.11 ^a
73d	81.20±7.80 ^a	88.78±7.92 ^a	81.72±5.42 ^a	84.21±8.87 ^a	79.83±1.06 ^a	81.37±2.56 ^a
104d	76.13±5.45 ^a	84.34±4.97 ^a	80.80±5.25 ^a	82.27±5.44 ^a	73.03±9.01 ^b	80.46±6.05 ^a
149d	67.23±6.72 ^a	83.81±7.60 ^b	77.98±7.05 ^{ab}	80.37±6.56 ^b	64.45±5.40 ^{bc}	77.30±5.69 ^{ab}

活率低于其他交配组合, 但差异不显著($P>0.05$), 其余日龄 Gs 的存活率均最高; 且 43 日龄后, 杂交组的存活优势更明显。

2.3 杂种优势比较分析

图 3 中, 各杂交组壳长的杂种优势整体上随日龄的增大而增大。除 Sg、Sj 和 Gj 分别在 2 日龄、1—2 日龄和 1 日龄为负值, 其余日龄均为正值; Gs 在 1—149 日龄均呈正值, 且杂种优势越来越明显。由于只有 Gs 和 Sg 有双亲自繁组 Gg 和 Ss, 因此只测算广西群体 G 和江苏群体 S 的中亲杂交优势 H_{MP} , 其值一直大于 0, 且始终介于单亲杂种优势 H_{Gs} 和 H_{Sg} 之间。如表 6 所示, 稚贝和幼贝阶段, 中亲杂种优势 H_{MP} 和单亲杂种优势 H_{Gs} 、 H_{Sj} 均显著大于浮游期($P<0.05$); 单亲杂种优势 H_{Sg} 和 H_{Gj} 在浮游期、稚贝和幼贝这 3 个阶段均有显著差异($P<0.05$), 其中稚贝阶段>幼贝阶段>浮游期。就整个发育阶段而言, 稚贝阶段的杂种优势均大于幼贝阶段, 浮游期最小。

在 1—149 日龄, 只有早期 1—5 日龄的杂种优势潜力指数为负值, 为 -0.80—-0.12, 介于 -1 和 1 之间,

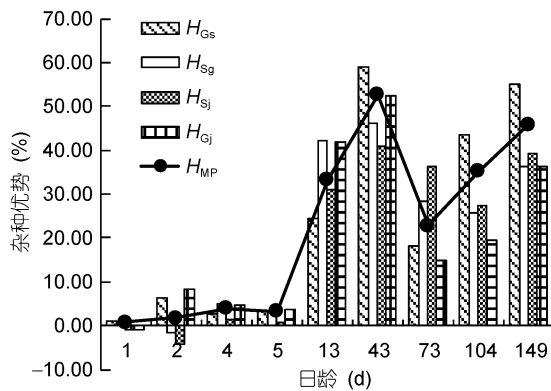


图 3 在不同日龄时的杂种优势
Fig.3 Heterosis shown on different days

表 6 不同发育阶段的杂种优势
Tab.6 Heterosis shown in different stages

杂种优势	浮游期	稚贝	幼贝
中亲杂种优势/%			
H_{MP}	2.46±1.21 ^a	42.88±9.72 ^b	34.62±9.46 ^b
单亲杂种优势/%			
H_{Gs}	3.25±1.86 ^a	41.73±17.36 ^b	38.87±15.37 ^b
H_{Sg}	1.86±2.56 ^a	44.09±1.96 ^b	29.97±4.47 ^c
H_{Sj}	-0.77±2.14 ^a	35.80±4.96 ^b	34.32±4.95 ^b
H_{Gj}	3.89±3.34 ^a	47.15±5.39 ^b	23.45±9.14 ^c

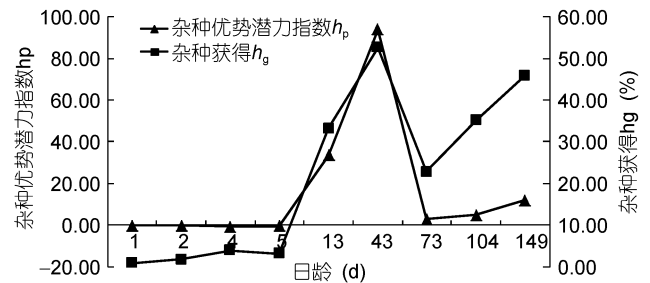


图 4 在不同日龄时的杂种优势潜力指数及杂种获得
Fig.4 Potence index and hybrid gain on different days

说明没有杂种优势产生, 且未出现负的杂种优势, 未产生杂种衰退; 其余均为正值, 且均大于 1, 说明有正的杂种优势产生, 获得了杂种优势。图 4 还可见, 壳长性状的杂种获得均为正值, 特别是稚贝以后壳长的杂种获得都大于 22.80%, 说明壳长性状得到了显著改良。表 7 统计了 Gs 和 Sg 的超亲优势率, 13 日龄之后 Gs 和 Sg 均有超亲优势率。

2.4 子代的壳色表现

在自然界中, 广西、江苏和日本这 3 个群体中红壳个体均只有 1%—3%。3 个群体的红壳个体经杂交和自繁, 子代中红壳个体的比例均有显著提高, 数值介于 72.80%—76.49%(表 8)。说明红壳可以得到一进步纯化。

表 7 不同发育阶段的超亲优势率
Tab.7 Super-parent heterosis shown in different stages

超亲 优势率	组合	1d	2d	4d	5d	13d	43d	73d	104d	149d
Gs	Gs	-12.08	-15.68	-6.98	-9.04	24.37	59.08	18.20	43.36	55.04
Ph/%	Sg	0.70	-1.63	5.14	3.23	39.35	44.42	9.11	8.37	26.09

表 8 杂交、自繁子代的壳色表现
Tab.8 Shell color between hybrid and self-fertilized generations

亲贝来源	广西(g/♂)	江苏(s/♂)	日本(j/♂)
广西(G/♀)	74.83%	76.40%	75.60%
江苏(S/♀)	76.49%	72.80%	74.16%
日本(J/♀)	—	—	—

3 讨论

3.1 母本效应

母本效应对动物早期发育阶段的生长是一个非常重要的影响因素。个体在其生长发育的早期阶段, 比较容易受到母本效应的影响, 而后母本效应减弱或消失, 杂种优势得以充分表达。牡蛎的种间杂交、海湾扇贝(*Argopecten irradians*)的群体杂交、菲律宾蛤仔(*Ruditapes philippinarum*)的杂交等研究中均有类似发现(Newkirk *et al.*, 1977; 闫喜武等, 2008; 张国范等, 2009)。大量研究认为, 在种间或同种的不同群体间杂交时, 杂交个体在不同环境下的遗传变异程度很难确定, 由于不同种间、群体间个体的营养积累程度、卵径大小、携带的卵内营养物质多少均不同, 故在胚胎发育早期表现显著的母本效应。本试验中, 1—5 日龄浮游期内各组合的生长主要受到母本效应影响。造成这种情况的原因在于母本来自不同群体, 且母本间存在着显著的卵径大小差异。卵径大小的差异反映出卵所储存的能量存在差异, 而这些能量恰恰是幼虫早期发育阶段的主要营养来源(Cruz *et al.*, 1997), 这可能是本试验中产生母本效应的原因。

3.2 杂种优势

本研究表明, 文蛤各杂交组的杂种优势在各个生长阶段所有差异。其他研究也表明不同生长阶段杂种优势存在差异, 如闫喜武等(2008)在菲律宾蛤仔不同壳色品系间杂交中发现, 在不同阶段杂种优势的平均水平有所不同; Cruz 等(1997)发现两个扇贝群体杂交幼虫在 0—11 日龄生长的杂种优势为 0, 17 日龄时却能达到 6.8%。此外, 本研究表明正交组 Gs 杂种优势与反交组 Sg 存在着明显差异。在不同贝类群体、品系间进行杂交研究普遍都认识到正反交组合的杂种优势有差异, 如海湾扇贝、长牡蛎(*Crassostrea*

gigas)、美洲牡蛎(*Crassostrea virginica*)等中这种差异是一种比较常见的现象(Mallet *et al.*, 1984; Hedgcock *et al.*, 1995; Cruz *et al.*, 1997)。

为了有效评估杂种优势, 在本研究的完全 2×2 双列杂交中引入了杂种潜力指数这一概念(Zheng *et al.*, 2010)。这种判断方法先后在评定亚种间、种间杂交时具有高度适用性, 取得了较为理想的评估效果(张国范等, 2009)。杂种潜力指数可作为判断杂交是否真正产生杂种优势的依据, 因为只有当杂种子代均值超过最大亲本值时, 杂种潜力指数才大于 1.0(张国范等, 2009)。红壳文蛤不同地理群体间的杂交, 杂种获得均为正值, 特别是稚贝以后, 壳长的杂种获得显著高于 22.80%。73 日龄时, 杂交优势率较低, 造成此结果的原因在于自繁组的生长增加较快, 大于同期杂交组的生长增幅; 但 73 日龄之后的各日龄, 杂交组的生长快于自繁组, 杂种优势明显。73 日龄时的杂交优势率波动的具体原因还有待进一步研究分析, 但杂交组的杂种优势确实存在, 这种正的杂种优势潜力指数及杂种获得应归因于这两个不同地理群体间存在着一定的遗传差异, 林志华等(2008)利用 AFLP 等分析结果表明广西文蛤和江苏文蛤确实存在较大的遗传差异。总之, 本研究的结果充分表明红壳文蛤不同地理群体杂交能获得正的杂种优势, 杂交组在生长速度方面优于对照组, 说明不同地理群体间的杂交可能是文蛤遗传改良的一条有效途径。

参 考 文 献

- 闫喜武, 张跃环, 霍忠明等, 2008. 不同壳色菲律宾蛤仔品系间的双列杂交. 水产学报, 32(6): 864—875
- 李加琦, 2011. 皱纹盘鲍配套杂交体系的建立、评价及应用. 青岛: 中国科学院海洋研究所博士学位论文
- 李家乐, 白志毅, 2007. 淡水养殖新品种——康乐蚌. 中国水产, (10): 44—45
- 张国范, 刘 晓, 阙华勇等, 2004. 贝类杂交及杂种优势理论和技术研究进展. 海洋科学, 28(7): 54—60
- 张国范, 王继红, 赵洪恩等, 2002. 皱纹盘鲍中国群体和日本群体的自交与杂交 F₁ 的 RAPD 标记. 海洋与湖沼, 33(5): 484—491
- 张国范, 郑怀平, 2009. 海湾扇贝养殖遗传学. 北京: 科学出版

- 社, 76—102
- 林志华, 董迎辉, 李 宁等, 2008. 基于形态参数和 AFLP 标记的文蛤(*Meretrix meretrix*)不同地理群体遗传变异分析. 海洋与湖沼, 39(3): 245—251
- 常亚青, 刘小林, 相建海等, 2002. 栉孔扇贝中国种群与日本种群杂交子一代的早期生长发育. 水产学报, 26(5): 385—390
- 曹景林, 汪 周, 2000. 烤烟杂种一代不同生育时期株高和叶数的优势. 安徽农业技术师范学院学报, 14(3): 23—26
- 游伟伟, 骆 轩, 王德祥等, 2010. “东优 1 号”杂色鲍及其亲本群体的形态特征和养殖性能比较. 水产学报, 34(12): 1837—1843
- Cruz P, Ibarra A M, 1997. Larval growth and survival of two catarina scallop(*Argopecten circularis*) populations and their reciprocal crosses. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 212(1): 95—110
- Hedgcock D, McGoldrick D J, Bayne B L, 1995. Hybrid vigor in pacific oysters: an experimental approach using crosses among inbred lines. Aquaculture, 137(1—4): 285—298
- Lamkey K R, Edwards J W, 1998. Heterosis: theory and estimation. Proceedings 34th Illinois Corn Breeders' School, Urbana, IL, 2-3 Mar 1998, 62—77
- Mallet A L, Haley L E, 1984. General and specific combining abilities of larval and juvenile growth and viability estimated from natural oyster populations. Marine Biology, 81(1): 53—59
- Manzi J J, Hadley N H, Dillon R T, 1991. Hard clam, *Mercenaria mercenaria*, broodstocks: growth of selected hatchery stocks and their reciprocal crosses. Aquaculture, 94(1): 17—26
- Newkirk G F, Waugh D L, Haley L E, 1977. Genetic of larval tolerance to reduced salinities in two populations of oysters, *Crassostrea virginica*. Journal of the Fisheries Research Board of Canada, 34: 383—387
- Zhang H, Liu X, Zhang G *et al*, 2007. Growth and survival of reciprocal crosses between two bay scallops, *Argopecten irradians concentricus* Say and *A. irradians irradians* Lamarck. Aquaculture, 272(S1): 88—93
- Zheng H P, Xu F, Zhang G F, 2011. Crosses between two subspecies of bay scallop *Argopecten irradians* and heterosis for yield traits at harvest. Aquaculture Research, 42(4): 602—612

HETEROISIS ANALYSIS AND DIALLEL CROSS OF RED *MERETRIX MERETRIX*

WU Yang-Ping, CHEN Ai-Hua, ZHANG Yu, YAO Guo-Xing, ZHANG Zhi-Wei, CAI Yong-Xiang
(Jiangsu Marine Fisheries Research Institute, Nantong 226007, China)

Abstract Experiments of 3×3 diallel crosses among different *Meretrix meretrix* populations of Guangxi and Jiangsu of China, and Japan were conducted. The growth and heterosis of offspring were investigated. The results show that hybrid groups presented obvious heterosis, showing significant improvements in shell length. The hybrid groups showed higher daily growth rates than the self-fertilized. The groups with Jiangsu as the female parent were significantly greater than those with Guangxi in the planktonic stage during which maternale effects of larval size were observed and shell length was significantly affected by egg origination ($P < 0.01$). In juvenile stage, the hybrid groups showed higher daily growth rates than the self-fertilized. The daily growth rates of hybrid group(Gs) were the highest in 13–149-days-old individuals and the shell length of hybrid group(Gs) was always the highest in the 43–149-day-old. In this stage, the shell length was significantly affected by mating mode ($P < 0.01$). The survival rate of hybrid groups featured obvious heterosis, and that of the hybrid group(Gs) was almost the highest. The heterosis of hybrid groups occurred obviously after 13 days. In addition, diallel cross of Guangxi and Jiangsu was conducted. The mid-parent heterosis was greater than 0, which was always among the single-parent heterosis of hybrid groups (Gs and Sg). The heterosis potence index showed that the value of 1–5-day-old was between -1 and 1, indicating that hybridization did not decline. Real heterosis appeared as the index became greater than 1, and the value of hybrid gain and transgressive heterosis became positive in the 13-day-old, indicating significant improvement in shell length. The shell color was improved considerably when the proportion of red-shelled individuals in the progeny was 72.80%–76.49%. Therefore, the hybrid group(Gs) gained obvious heterosis, which provided a reference for the hybridization breeding.

Key words *Meretrix meretrix*; red shell; diallel cross; heterosis