

不同群体长牡蛎壳型相关性状的比较分析*

张学开¹, 范超¹, 霍忠明², 马培振¹, 李阳春¹, 李金龙¹, 岳绍波¹, 唐黎明¹, 王昭萍^{1**}

(1.海水养殖教育部重点实验室(中国海洋大学), 山东 青岛 266003;

2.大连海洋大学 辽宁省贝类良种繁育工程技术研究中心, 辽宁 大连 116023)

摘要: 以石城岛(SC)、黑岛(HD)、营口(YK)、天津(TJ)、莱州(LZ)、法国(FRA)6个长牡蛎(*Crassostrea gigas*)群体和三倍体长牡蛎群体(TP)为实验材料,计算长牡蛎的壳型指数,利用多元统计分析方法对这7个牡蛎群体的壳型差异进行分析。研究表明:莱州群体壳型最“圆”,接近球状($ISA=0.41\pm0.15$, $ISB=0.57\pm0.10$),天津群体壳型最为“狭长”($ISA=0.31\pm0.07$, $ISB=0.48\pm0.01$)。主成分分析保留了前两个主成分,前两个主成分的相对方差贡献率分别为46.02%和26.68%,累计贡献率为72.70%。聚类分析表明,石城岛群体和营口群体间壳型趋异程度最小,黑岛群体和莱州群体壳型比较接近,天津群体与其它群体壳型差异大。判别分析结果表明,7个群体综合判别准确率为44.52%,营口群体具有最高的判别准确率(66.67%),黑岛和石城岛两个群体的判别准确率最低,仅为28.33%,判别分析结果与主成分分析结果较一致。本研究结果为我国长牡蛎壳型选育提供了理论依据。

关键词: 长牡蛎;壳形;壳型指数;数量性状;多元统计分析

中图法分类号: S968.31

文献标志码: A

文章编号: 1672-5174(2021)07 II-001-09

DOI: 10.16441/j.cnki.hdxh.20200305

引用格式: 张学开, 范超, 霍忠明, 等. 不同群体长牡蛎壳型相关性状的比较分析[J]. 中国海洋大学学报(自然科学版), 2021, 51(增 I): 1-9.

Zhang Xuekai, Fan Chao, Huo Zhongming, et al. A comparative analysis of shell traits among different populations of *Crassostrea gigas*[J]. Periodical of Ocean University of China, 2021, 51(Sup.I): 1-9.

牡蛎(*Crassostrea*)是世界上第一大养殖贝类,深受全世界消费者的青睐^[1]。国内外牡蛎因品种、产地、口感等的差异形成了诸多优质品牌。如由中国海洋大学培育的“海大”系列长牡蛎(*Crassostrea gigas*)以其高辨识度的壳色特征受到广大消费者的喜爱;在法国“贝隆”生蚝以独有的金属气息闻名世界,“吉娜朵”则被誉为“蚝中之后”^[2-3],它们代表了法国悠久的牡蛎养殖史;新西兰的“布拉夫”生蚝则以生长在靠近南极纯净冰冷的深海海底而知名。为保证产品质量,优质牡蛎的年采收量一般是有限的,数量较少,因而品牌附加值相对较高,某些品牌在国内的市场价高达30~50元/只。2019年中国牡蛎产量522.56万t^[4],但一味追求高产,也导致了牡蛎质量的参差不齐。相较而言,国产牡蛎的价格只有进口牡蛎价格的十分之一甚至更低。因此,提高牡蛎品质和品牌效应是我国牡蛎养殖产业发展的重要目标之一。国内学者为此做了很多工作,如壳色^[5]、营养成分^[6]、抗逆性^[7]以及壳型^[8-9]等相关研究。其中,壳形作为牡蛎最重要的外观特征,一直是国内外牡蛎育种研究者的研究重点^[8-10]。

牡蛎壳型性状受环境影响较大,个体差异显著,这与生存环境、遗传以及生理特性等诸多因素有关^[8]。壳型作为一种重要的数量性状,与贝类生长繁殖、存活、经济价值等密切相关。壳型选育有助于提升牡蛎品质,给消费者带来更好的消费体验,从而使牡蛎获得更高的定价^[11-12]。因而,开展牡蛎壳型研究对提升牡蛎品质,提高牡蛎品牌附加值有重要意义。

中国北方牡蛎养殖品种以长牡蛎为主,主产区分布在辽宁、山东以及河北等沿海地区。由于生态环境以及地理隔离等因素的影响,各地长牡蛎差异较大。笔者在采样过程中实地考察发现,辽宁省大连市庄河石城岛的长牡蛎养殖群体生长优势突出,而产自相邻海域黑岛的野生长牡蛎虽个体较小,但味道鲜美;辽宁省营口市市长牡蛎养殖群体生长较快,而在天津和山东莱州海域采集的野生长牡蛎具有较高的肥满度;三倍体长牡蛎由于自身生长迅速、育性差等特点,已经成为大连等地海鲜市场的高端牡蛎产品,而被称为“蚝中之后”的“吉娜朵”生蚝^[13],壳型规整统一,具有较高的选育参考价值。因此,本文将对采集自辽宁、山东和天津

* 基金项目: 国家自然科学基金项目(911221680)资助

Supported by the National Natural Science Foundation of China(911221680)

收稿日期:2020-10-22;修订日期:2020-12-13

作者简介:张学开(1990-),男,博士生,主要从事贝类遗传育种研究。E-mail: xuekaizh@126.com

** 通讯作者: E-mail: zpwang@ouc.edu.cn

的3个野生牡蛎群体,3个长牡蛎养殖群与“吉娜朵”进行壳型方面的分析,对比不同群体之间的差异。

本文通过多变量形态测量学方法、多元统计分析方法,对7个不同地理群体长牡蛎的壳型特征进行分析比较,尝试解释地理环境与壳型之间的关系,旨在为长牡蛎的种质资源保护和遗传育种工作提供一定的理论基础。

1 材料与方法

1.1 实验材料

2017年11—12月,分别于辽宁省庄河市石城岛、辽宁省营口市白沙湾、辽宁省庄河市黑岛、天津市天津港海域、山东省莱州市莱州湾及法国波尔多市马雷恩-欧雷宏海湾6地采集了7种长牡蛎样品(见附表1)。每种牡蛎各采集约150只,分别命名为庄河石城岛三倍体群体(TP)、庄河石城岛二倍体群体(SC)、营口白沙湾群体(YK)、庄河黑岛群体(HD)、天津群体(TJ)、山东莱州湾群体(LZ)和法国“吉娜朵”群体(FRA)。

1.2 壳型形状测量

测量前,将牡蛎壳上的附着物清理干净。分别从不同群体牡蛎中随机取样60个个体进行相关数据性状测量。用游标卡尺测量牡蛎的壳高(SH)、壳长(SL)、壳宽(SW)(精确度0.01 mm),用电子天平测量个体的总重(TW)和软体部质量(TOW)(精确度0.01 g),用排水法测量个体总体积、壳体积和壳腔体积(精确度0.01 mL),利用测量的表型值分别计算壳型指数 $A^{[14]}$ 、 $B^{[14]}$ 、 $C^{[15]}$ 、 $D^{[16]}$ 、 $E^{[17]}$ 以及出肉率 $^{[18]}$:

壳型指数 A(Index of shell A, ISA):

$$ISA = \frac{SW}{SH}; \quad (1)$$

壳型指数 B(Index of shell B, ISB):

$$ISB = \frac{SL}{SH}; \quad (2)$$

壳型指数 C(Index of shell C, ISC):

$$ISC = \frac{SH+SW}{SL}; \quad (3)$$

壳型指数 D(Index of shell D, ISD):

$$ISD = \frac{SW}{SH+SL} \times 100\%; \quad (4)$$

壳型指数 E(Index of shell E, ISE):

$$ISE = \frac{SL}{SH+SL+SW}; \quad (5)$$

出肉率(Meat yield, MY):

$$MY = \frac{TOW}{TW} \times 100\%. \quad (6)$$

1.3 数据处理与分析

为消除个体大小对壳型性状的影响,本文以壳重

为参考对壳长、壳高、壳宽等形态数据进行了协方差分析(ANCOVA)校正^[19-20],并对修正前后的数据进行了比较和再分析;使用R软件对数据进行 Shapiro-Wilk 正态性检验,经检验实验数据复合正态性分布;使用 Bartlett 方法进行方差齐性检验,在数据不满足上述方差齐性要求时,将原始数据转化为取以10为底的对数值或转化为反正弦函数 Asin 值校正后进行分析;采用单因素方差分析及 TukeyHSD 多重比较、多元分析方法对牡蛎群体的壳型进行比较分析。

(a)协方差数据校正、单因素方差分析及 TukeyHSD 多重比较用 R 软件包 agricolae 完成。

(b)主成分分析:使用 R 软件包 psych 对牡蛎群体进行主成分分析,获得每个主成分的特征值(即每个变量标准差的平方),方差贡献率,以及累计贡献率。

(c)聚类分析:使用 R 软件包 amap 对牡蛎群体进行聚类分析,采取离差平方和法计算群体距离,最后绘制出聚类树状图。

(d)判别分析:使用 R 软件包 MASS 中 Fisher 法对牡蛎群体进行判别分析。得出判别准确率与综合判别准确率。

2 结果

2.1 不同群体生长性状和壳型指数的比较

对不同群体生长性状的分析结果表明,TP 群体的总体积、壳腔体积以及壳体积方面均高于其它群体,而 FRA 群体的壳高、壳宽、壳长、总重和软体重参数相较其他组更突出(见表1)。

壳型指数结果表明,TP 群体的壳型指数 B 和壳型指数 E 高于其他群体,但其壳型指数 C 和出肉率均显著低于其它群体($p < 0.05$);HD 群体在壳型指数 A、壳型指数 D 以及出肉率方面较突出;YK 群体在壳型指数 B 和壳型指数 E 较高,但其出肉率显著低于其它群体($p < 0.05$);TJ 群体的壳型指数 C 和出肉率高于其它群体且差异显著($p < 0.05$);FRA 群体的壳型指数 B 和壳型指数 E 较高但与其它群体差异不显著($p > 0.05$);LZ 群体的壳型指数 A 和壳型指数 D 高于其他群体且差异显著($p < 0.05$),其它指数也具有一定优势;SC 群体的壳型指数 E 较大,但与 TP 群体、YK 群体和 FRA 群体差异不显著($p > 0.05$)(见表2)。

数据经协方差校正后,不同群体牡蛎生长指标和壳型指数较未校正时发生一定变化(见表3)。从校正后的生长指标分析,FRA 群体在壳高、壳长、总重及软体重方面高于其它群体($p < 0.05$),而 HD 群体和 SC 群体在壳宽方面表现出一定优势($p < 0.05$),此外,YK 群体的壳腔体积高于其它群体($p < 0.05$),TJ 群体在总体积和壳体积方面高于其它群体($p < 0.05$)。

表 1 不同群体牡蛎生长指标
Table 1 Growth among different populations of oyster

群体 Population	壳高 Shell height/mm	壳宽 Shell width/mm	壳长 Shell length/mm	总重 Total weight/g	软体重 Soft tissue weight/g	总体积 Total volume/mL	壳腔体积 Internal shell volume/mL	壳体积 Shell volume/mL
TP	98.77±9.41 ^b	33.53±4.91 ^a	58.35±8.74 ^a	126.58±24.27 ^a	13.76±3.28 ^b	88.83±18.91 ^a	42.58±15.25 ^a	46.26±11.73 ^a
SC	93.45±12.73 ^c	27.90±4.84 ^b	50.07±6.35 ^b	76.17±23.99 ^c	12.36±4.03 ^{bc}	54.38±17.63 ^c	26.76±10.97 ^b	27.62±10.06 ^c
YK	97.38±9.91 ^b	31.91±5.86 ^a	53.12±7.69 ^b	100.83±25.42 ^b	11.03±3.02 ^{cd}	73.02±25.65 ^b	36.29±19.49 ^a	36.73±12.19 ^b
HD	69.36±14.28 ^e	24.79±4.41 ^c	36.54±5.71 ^c	33.72±14.42 ^d	5.99±2.46 ^e	23.20±13.54 ^e	10.07±8.25 ^c	13.13±6.55 ^d
TJ	82.52±11.89 ^d	24.98±5.33 ^c	38.99±7.65 ^c	49.97±19.01 ^d	9.67±3.37 ^d	38.24±13.01 ^d	15.12±5.57 ^c	23.12±7.74 ^c
LZ	67.45±9.45 ^e	26.45±7.63 ^{bc}	37.62±5.72 ^c	44.49±17.80 ^d	6.53±2.08 ^e	27.08±11.61 ^e	11.81±7.23 ^c	15.28±7.92 ^d
FRA	106.26±9.05 ^a	33.94±3.08 ^a	59.32±6.31 ^a	135.00±12.77 ^a	22.48±2.88 ^a	79.41±8.88 ^b	37.16±9.66 ^a	42.25±7.98 ^a

注:同一列的标准差上方标有不同的英文字母表示差异显著($p<0.05$),标有相同的字母表示差异不显著($p>0.05$),下同。

Note: The means with different letters within the same column are significantly different at the 0.05 probability level($p<0.05$), and the same letters within the same column are not significant difference($p>0.05$).The following tables are in the same.

表 2 不同群体牡蛎壳型指数及出肉率
Table 2 Shell shape indexes and meat yield among different populations of Oyster

群体 Population	壳型指数 A ISA	壳型指数 B ISB	壳型指数 C ISC	壳型指数 D ISD/%	壳型指数 E ISE	出肉率 MY/%
TP	0.34±0.05 ^{bc}	0.59±0.09 ^a	2.31±0.36 ^d	21.45±3.27 ^b	0.31±0.03 ^a	10.93±1.97 ^c
SC	0.30±0.06 ^c	0.54±0.09 ^b	2.46±0.40 ^{bcd}	19.57±3.42 ^c	0.29±0.03 ^a	16.43±2.99 ^b
YK	0.33±0.07 ^{bc}	0.55±0.07 ^{ab}	2.47±0.32 ^{bcd}	21.40±4.52 ^b	0.29±0.03 ^a	11.07±1.97 ^c
HD	0.37±0.09 ^{ab}	0.54±0.11 ^b	2.60±0.40 ^b	23.93±5.36 ^{ab}	0.28±0.03 ^{bc}	18.21±4.65 ^{ab}
TJ	0.31±0.07 ^c	0.48±0.10 ^c	2.82±0.41 ^a	20.67±3.78 ^c	0.27±0.03 ^c	19.75±3.26 ^a
LZ	0.41±0.15 ^a	0.57±0.10 ^{ab}	2.53±0.32 ^{bc}	25.49±7.91 ^a	0.29±0.03 ^b	15.78±4.50 ^b
FRA	0.32±0.04 ^c	0.56±0.08 ^{ab}	2.39±0.32 ^{cd}	20.59±2.37 ^c	0.30±0.03 ^a	16.70±1.97 ^b

表 3 协方差校正后不同群体牡蛎形态指标
Table 3 Morphology traits among different populations by using size adjusted data

群体 Population	壳高 Shell height/mm	壳宽 Shell width/mm	壳长 Shell length/mm	总重 Total weight/g	软体重 Soft tissue weight/g	总体积 Total volume/mL	壳腔体积 Internal shell volume/mL	壳体积 Shell volume/mL
TP	87.4±1.77 ^{bc}	25.6±0.73 ^d	50.2±1.01 ^a	78.1±0.41 ^{cd}	8.85±0.41 ^{cd}	56.7±1.69 ^{abc}	27.7±1.77 ^{abc}	29.0±1.07 ^b
SC	94.9±1.31 ^a	28.9±0.54 ^b	51.1±0.79 ^a	82.3±0.30 ^b	12.98±0.30 ^b	58.4±1.25 ^{ab}	28.6±1.31 ^{ab}	29.8±0.79 ^b
YK	92.0±1.42 ^{ab}	28.2±0.59 ^{bc}	49.3±0.86 ^a	78.0±0.33 ^d	8.72±0.33 ^d	57.9±1.36 ^{ab}	29.3±1.42 ^a	28.6±0.86 ^{bc}
HD	80.2±1.73 ^{cd}	32.4±0.72 ^a	44.3±1.05 ^b	80.0±0.40 ^c	10.68±0.40 ^c	53.9±1.66 ^{bcd}	24.3±1.73 ^{bc}	29.6±1.05 ^b
TJ	90.1±1.53 ^{ab}	30.3±0.63 ^a	44.4±0.93 ^b	82.2±0.35 ^b	12.94±0.35 ^b	59.6±1.46 ^a	25.0±1.53 ^{abc}	34.6±0.92 ^a
LZ	75.6±1.56 ^d	32.2±0.65 ^a	43.4±0.95 ^b	79.3±0.36 ^{cd}	10.06±0.36 ^{cd}	50.2±1.49 ^{cd}	22.5±1.56 ^{cd}	27.7±0.94 ^{bc}
FRA	95.0±1.76 ^a	26.0±0.73 ^{cd}	51.3±1.07 ^a	86.9±0.40 ^a	17.60±0.40 ^a	47.5±1.69 ^d	22.4±1.76 ^d	25.1±1.07 ^c

壳型指数校正后显示,TP 群体的壳型指数 B 和壳型指数 E 水平仍然较高,而壳型指数 C 和出肉率处于相对较低的水平($p<0.05$);HD 和 LZ 群体在壳型指数 A、壳型指数 B、壳型指数 D 以及壳型指数 E 方面均

表现出较高的水平;TJ 群体的壳型指数 C 和出肉率水平较高($p<0.05$);经校正后的 FRA 群体的壳型指数 A 和壳型指数 E 水平显著低于其它($p<0.05$)(见表 4)。

表 4 协方差校正后不同群体牡蛎壳型指数及出肉率

Table 4 Shell shape indexes and meat yield among different populations by using size adjusted data

群体 Population	壳型指数 A ISA	壳型指数 B ISB	壳型指数 C ISC	壳型指数 D ISD/%	壳型指数 E ISE	出肉率 MY/%
TP	0.290±0.014 ^{bc}	0.570±0.016 ^a	2.340±0.064 ^b	18.426±0.819 ^{de}	0.304±0.005 ^a	13.818±0.536 ^{cd}
SC	0.310±0.010 ^{bc}	0.547±0.012 ^a	2.453±0.047 ^b	19.903±0.660 ^{de}	0.293±0.004 ^a	16.164±0.415 ^b
YK	0.307±0.011 ^{bc}	0.536±0.013 ^{ab}	2.480±0.051 ^b	19.949±0.617 ^{de}	0.290±0.004 ^a	12.471±0.422 ^d
HD	0.420±0.014 ^a	0.564±0.016 ^a	2.584±0.062 ^b	26.813±0.891 ^a	0.283±0.005 ^a	15.509±0.537 ^{bc}
TJ	0.341±0.012 ^b	0.493±0.014 ^b	2.807±0.055 ^a	22.742±0.746 ^c	0.266±0.005 ^b	17.944±0.486 ^a
LZ	0.443±0.012 ^a	0.584±0.015 ^a	2.515±0.056 ^b	27.637±0.799 ^a	0.286±0.005 ^a	13.635±0.491 ^{cd}
FRA	0.270±0.014 ^c	0.539±0.016 ^{ab}	2.422±0.064 ^b	17.661±0.824 ^e	0.296±0.005 ^a	19.606±0.537 ^a

2.2 主成分分析

主成分分析表明,前两个主成分保留数据集的大部分信息(见图 1)。如表 5 所示,主成分 1 和 2 方差累计贡献率达到了 84.49%,即前两个主成分可以说明群体之间存在 84.49% 的差异,其中前两个主成分的方差贡献率分别为 53.43% 和 31.06%。因此,在牡蛎的 6 个壳型指标的主成分分析中,选择保留前两个主成分指标。在第一主成分中,壳型指数 B(ISB)的影响最大,贡献率达到 54.94%,壳型指数 A(ISA)、壳型指数 D(ISD)以及壳型指数 E(ISE)均表现为正向影响;在第二主成分中,ISB 及 ISE 表现为正向影响,贡献率分别为 5.01% 和 30.82%(见表 5)。

表 5 牡蛎群体形态指标前两个主成分的载荷与特征值

Table 5 Loadings and eigenvalues of the first 2 principal components of morphology of oyster

壳型指标 Shape index	主成分 Principal components	
	第一主成分 PC1	第二主成分 PC2
壳型指数 A ISA	0.320 4	-0.597 5
壳型指数 B ISB	0.549 4	0.050 1
壳型指数 C ISC	-0.502 5	-0.295 8
壳型指数 D ISD	0.209 9	-0.676 7
壳型指数 E ISE	0.501 4	0.308 2
出肉率 MY	-0.217 9	-0.012 7
特征值 Eigen value	1.790 4	1.365 2
方差贡献率 Proportion of variance/%	53.43	31.06
累积方差贡献率 Cumulative proportion/%	53.43	84.49

2.3 聚类分析

本文采用层次聚类(“系统聚类”),计算欧式距离作为表示相似程度的指标,将距离矩阵绘制为聚类图(见图 2)。聚类分析结果显示,YK 群体和 SC 群体壳型最为接近,其次是 2 个野生群体 HD 群体与 LZ 群体。整体来看,层次聚类将 7 个牡蛎群体划分为三大类,其中 TJ 群体被分为单独的一类,说明与其它组分类距离较远;包括 TP 群体在内的 4 个养殖群体被聚类到同一组,而 TP 群体与另外 3 个养殖群体的分类距离较远;此外,野生群体中 HD 群体和 LZ 群体被聚类到同

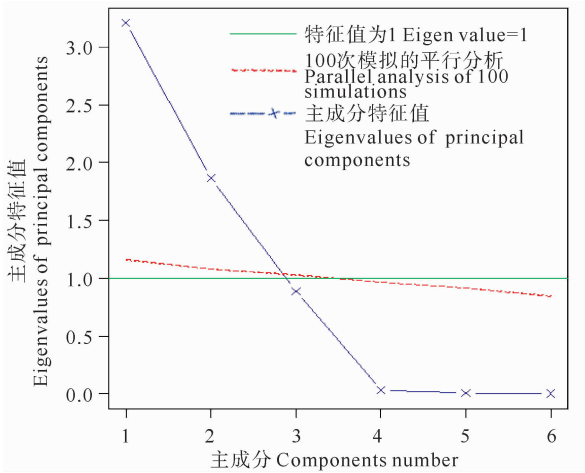


图 1 平行分析碎石图
Fig.1 Screen plot of cliff parallel analysis

一组,与同为野生群体的天津组分类距离较远(见表 6)。

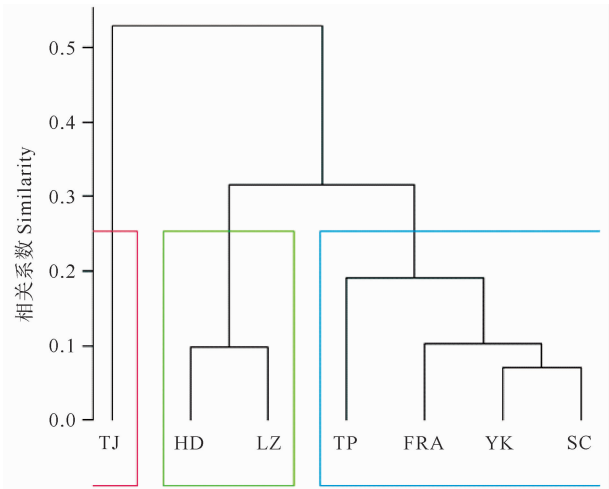


图 2 不同群体牡蛎以壳型性状相关系数判别的聚类图
Fig.2 Cluster dendrogram of different oyster populations by correlation coefficient of shell shape

表 6 层次聚类下不同群体长牡蛎间欧氏距离

Table 6 Euclidean among different populations

群体 Population	TP	SC	YK	HD	TJ	LZ	FRA
TP	0	0.188 3	0.179 8	0.331 7	0.574 1	0.260 3	0.114 3
SC	0.188 3 0		0.070 9	0.176 9	0.396 7	0.158 2	0.083 0
YK	0.179 8 0.070 9	0		0.168 9	0.398 0	0.129 1	0.107 7
HD	0.331 7 0.176 9	0.168 9	0		0.257 9	0.098 6	0.238 5
TJ	0.574 1 0.396 7	0.398 0	0.257 9	0		0.352 5	0.474 8
LZ	0.260 3 0.158 2	0.129 1	0.098 6	0.352 5	0		0.188 3
FRA	0.114 3 0.083 0	0.107 7	0.238 5	0.474 8	0.188 3	0	

2.4 判别分析

判别分析(Discriminant analysis)是利用已知类别的样本集建立判别模型,对未知样本进行判别的一种多元变量统计方法^[21]。本文使用 R 语言中的 Fisher 判别(Linear discriminative analysis)对牡蛎群体进行分类,得到各群体的判别结果(见表 7)。由判别结果可

表 7 牡蛎群体判别结果

Table 7 Result of discriminant analysis for the seven populations

群体 Population	总数 Total	准确率 Accuracy/%	预测分类 Forecast and classify						
			TP	SC	YK	HD	TJ	LZ	FRA
TP	60	40.00	24	2	31	0	0	0	3
SC	60	28.33	4	17	6	7	7	0	19
YK	60	66.67	17	1	40	1	1	0	0
HD	60	28.33	1	6	2	17	13	11	10
TJ	60	63.33	1	1	1	9	38	2	6
LZ	60	38.33	3	8	11	6	5	23	4
FRA	60	46.67	1	15	3	6	3	4	28
均值 Mean value	60	44.52	7	7	13	7	10	6	10

知:7 个牡蛎群体综合判别准确率为 44.52%,其中, YK 群体的判别准确率最高为 66.67%,其次为 TJ 群体,其判别准确率为 63.33%,而 HD 群体、LZ 群体、SC 群体 3 个群体的判别准确率较低,分别为 28.33%和 38.33%和 28.33%。

3 讨论

壳型研究对贝类物种鉴定和种内形态变异的定量研究具有重要意义^[22-23]。壳型不仅是牡蛎重要的表观特征,也是牡蛎品质的基础和保证,同时具有良好壳形牡蛎产品更容易被市场和消费者选择^[12]。我国贝类育种研究起步较早,有关学者开展了大量基于贝类重要经济性状的育种工作,如壳色^[24]、生长^[25]、抗逆^[26]等,

但针对牡蛎壳型进行的选育还没有被广泛应用^[8]。作为典型的数量性状,牡蛎壳形不仅受遗传调控,在牡蛎壳的形成过程中环境调控也十分重要,因而不同地理群体牡蛎之间的壳型往往会有较大的差异。国内牡蛎养殖一般分为吊绳养殖和吊笼养殖(单体)两种;吊笼养殖过程中,单体牡蛎会随海水涌动而翻滚,因而养成后壳型相对规整圆润;而吊绳养殖模式下,牡蛎的生长环境类似于野生群体,因而养成后壳形变化较大。

本文涉及的 7 个牡蛎群体既有天然固着生长型也有单体吊笼养殖型,因此,各群体之间的壳型差异较大。邢德等^[27]的研究表明仅以壳高性状为选育目标时,可能不会对长牡蛎壳型改良产生作用。在本研究中天津群体的壳高大于莱州群体,但壳宽结果却相反,

这说明壳型选育并不能通过单一性状的选育来实现。此外,天津群体壳型指数 B 仅为 0.48 ± 0.10 , 相对于其它群体,天津群体壳型最“狭长”,分析认为这可能是天津群体采样区生物淤积过多条件下,牡蛎防止窒息的一种生长策略^[28]。John Brake 等^[14]从壳型性状比方面定义了牡蛎的“好”与“坏”,“好”牡蛎的壳宽/壳高 (ISA) = 0.316,壳长/壳高 (ISB) = 0.689,而“坏”牡蛎的 ISA、ISB 分别小于 0.597 和 0.219。依据上述标准,本研究来自法国的“吉娜朵”群体并未表现出绝对的优势,其 ISA = 0.32,而 ISB 的值仅为 0.56,显然,从壳型上讲,法国“吉娜朵”群体并不算是优质牡蛎。Mizuta 等^[8]的研究表明,牡蛎的壳宽和出肉率是两个相关的重要性状,本研究对牡蛎不同群体间表型参数的相关性分析显示,壳宽与出肉率的相关性较低 ($r = -0.17$, $p > 0.05$, 见附表 2),这可能与本研究中样品遗传背景差异较大有关。实验结果显示,牡蛎壳宽与壳腔体积之间基本呈正相关 ($r = 0.88$, $p < 0.01$, 见附表 3),由此我们认为,壳宽可以作为牡蛎出肉潜能的重要参考指标,在肥满度相同的情况下,壳宽较大的牡蛎其软体重更高,而肥满度往往会影响到牡蛎的上市时间。三倍体牡蛎生长速度快,性腺发育习性独特,可以常年保持较高的肥满度水平,深受广大养殖户和消费者的喜爱,填补了常规牡蛎市场因肥满度差而形成的空窗期。

本研究主成分分析表明,第一主成分中主要由壳型指数 B、壳型指数 C 和壳型指数 E (又称壳凸指数) 来解释,反映了壳长与壳高的生长关系、贝壳正面观的差异及个体形态的壳凸情况;而第二主成分中主要由壳型指数 A 和壳型指数 D (壳深指数) 来解释,反映了壳宽与壳高之间的生长关系与壳深指数的差异,其中,在第一主成分中壳型指数 B 和壳型指数 E 呈高度负相关性,第二主成分中壳型指数 A 和壳型指数 D 呈高度正相关性,这可能是由于生长环境不同而造成的。

壳型差异是受环境和遗传的共同影响,地理隔离会造成牡蛎壳型、生理和遗传等方面的差异,本研究中不同群体之间的差异属于种内变异,在其他贝类的主成分研究中也得到了类似的结论^[29-30]。聚类分析将本研究中的 7 个群体分为三类,同一群体中,由于环境或遗传变异等原因造成壳型差异,部分个体被分到其它类群中。本实验样品集中采集于 2017 年 11—12 月,属于辽宁地区长牡蛎上市的季节,此时,该地区营口白沙湾群体、庄河石城岛群体和庄河黑岛群体营养积累情况较好,性腺饱满,出肉率均处于较高水平。笼养单体法国“吉娜朵”群体、营口白沙湾群体和庄河石城岛群体被聚类至同一组,这可能是由于吊笼养殖对长牡蛎壳形形成有较大影响造成的,这一结论为建立相同养殖模式下通用的牡蛎壳形评价标准提供了科学依据。

然而,同为单体吊笼养殖模式且生长环境一致养成的庄河石城岛二倍体群体和三倍体群体,二者之间的分类距离较大,这可能是由于遗传物质对长牡蛎三倍体和二倍体壳形的调控造成的。野生群体中,庄河黑岛群体和山东莱州湾群体分类距离相近可能是由于样本个体相对偏小造成的,而天津野生群体,可能因为采样地靠近河口地区,饵料生物相对丰富,其个体略大于庄河黑岛群体和山东莱州湾群体,而被聚类至分类距离较远的组。利用表观指标对贝类壳型进行聚类分析是遗传育种研究的重要手段,但也存在一定误差,若能结合分子遗传学手段进行研究将大大提高分析的准确性^[31-32]。

FISHER 判别结果表明,7 个牡蛎群体的综合判别率较低,仅为 44.52%。除营口群体和天津群体外,其余群体判别准确率均低于 50%,黑岛群体和石城岛群体判别准确率最低,仅为 28.33%。笔者认为,判别准确率低可能是由于三方面原因造成的:(1)本实验研究对象均为长牡蛎,属于不同群体的种内判别;(2)牡蛎群体间可能存在较高的基因交流频率;(3)养殖方式造成牡蛎壳形的趋同,此外,个体需要同时从 7 个模型中进行判别,增加了判别难度,进而影响了判别准确率。在上述原因中,群体间基因交流频率过高、种内判别和养殖模式可能是最主要的原因。由于生产需要,每年有大量牡蛎苗种和商品贝在山东、辽宁两省流通,频繁的水产活动大幅度提升了牡蛎基因的交流频率。这种由于人类活动造成的物种地理群体间基因交流频繁的现象时有发生,如蛤仔^[33]、毛蚶^[29]的“南苗北养”行为等。

4 结语

本研究采集了不同群体牡蛎的壳型性状信息,利用多元统计方法对数据进行有效处理,分析结果表明 7 个群体牡蛎的壳型性状存在不同程度的差异和分化:莱州群体壳高与壳长几乎等长,使其外观呈扁球状,天津群体壳型则较为狭长;主成分分析认为,主成分 1 和 2 可保留数据集的大部分信息,方差累计贡献率达到了 84.49%;聚类分析结果表明天津群体壳型趋异程度最大,庄河石城岛群体、营口白沙湾群体和法国“吉娜朵”群体壳型趋异程度最小;此外,FISHER 判别认为 7 个牡蛎群体的综合判别率较低,原因可能与养殖方式及遗传背景有关。这些壳型方面的变异可能与水文、气候、温度及人类活动有关。

参考文献:

- [1] Food and Agriculture Organization of the United Nations. FAO Yearbook: Fishery and Aquaculture Statistics 2018/FAO Annuaire[M]. Rome, Italy: Food and Agriculture Organization of the

- United Nations, 2020: 32.
- [2] Grizel H, Héral M. Introduction into France of the Japanese oyster (*Crassostrea gigas*) [J]. ICES Journal of Marine Science, 1991, 47(3): 399-403.
- [3] Wang X, Xu W, Wei L, et al. Nanopore sequencing and de novo assembly of a black-shelled Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) genome [J]. Frontiers in Genetics, 2019, 10: 1211.
- [4] 农业农村部渔业渔政管理局, 全国水产技术推广总站, 中国水产学会. 2020 中国渔业统计年鉴 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2020: 21-23.
- Ministry of Agriculture and Rural Affairs of the People's Republic of China, National Fisheries Technology Extension Center, China Society of Fisheries. China Fishery Statistical Year Book 2020 [M]. Beijing: China Agriculture Press Co., Ltd., 2020: 21-23.
- [5] 赵宗武, 李琪, 张景晓, 等. 壳白长牡蛎家系幼体生长存活比较及生长性状遗传参数评估 [J]. 水生生物学报, 2019, 43(2): 315-321.
- Zhao Z, Li Q, Zhang J, et al. Genetic parameters and growth traits in white shell families of Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) [J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2019, 43(2): 315-321.
- [6] 朱怡静, 李琪, 张景晓. 5 种壳色长牡蛎不同组织中金属元素的分析与评价 [J]. 水产学报, 2018, 42(9): 1358-1366.
- Zhu Y, Li Q, Zhang J. Analysis and evaluation of mineral contents in different tissues of Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) with five shell colors [J]. Journal of Fisheries of China, 2018, 42(9): 1358-1366.
- [7] Wang T, Li Q, Zhang J, et al. Effects of salinity, stocking density, and algal density on growth and survival of Iwagaki oyster *Crassostrea nippona* larvae [J]. Aquaculture International, 2018, 26(4): 947-958.
- [8] Mizuta D D, Wikfors G H. Seeking the perfect oyster shell: A brief review of current knowledge [J]. Reviews in Aquaculture, 2019, 11(3): 586-602.
- [9] 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, 26(5): 869-882.
- Mo R, Xiao S, Qin Y, et al. Comparison of growth and survival traits among different deep-cupped shell shape families of *Crassostrea hongkongensis* [J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2019, 26(5): 869-882.
- [10] 张景晓, 李琪, 徐成勋. 长牡蛎“海大 1 号”生长性状的遗传参数评估 [J]. 中国水产科学, 2018, 25(5): 998-1003.
- Zhang J, Li Q, Xu C. Estimates of genetic parameters of growth-related traits in *Crassostrea gigas* ‘Haida No. 1’ [J]. Journal of Fisheries of China, 2018, 25(5): 998-1003.
- [11] Leavitt D, Griffin M, Adam-Cook T. Does a flip-bag system produce a better Eastern oyster? [J]. East Coast Shellfish Growers Association (ECSGA) Newsletter, 2017, 4: 2-3.
- [12] Petrolia D R, Walton W C, Yehouenou L. Is there a market for branded gulf of Mexico oysters? [J]. Journal of Agricultural & Applied Economics, 2017, 49(1): 45-65.
- [13] Buestel D, Ropert M, Prou J, et al. History, status, and future of oyster culture in France [J]. Journal of Shellfish Research, 2009, 28(4): 813-820.
- [14] Brake J, Evans F, Langdon C. Is beauty in the eye of the beholder? Development of a simple method to describe shell shape for the Pacific oyster industry [J]. Journal of Shellfish Research, 2003, 22(3): 767-771.
- [15] Hillman R E. The American oyster, *Crassostrea virginica* Gmelin [J]. Chesapeake Science, 1965, 6(3): 199-200.
- [16] Imai T, Sakai S. Study of breeding of Japanese oyster, *Crassostrea gigas* [J]. Tohoku J Agric Res, 1961, 12(2): 125-171.
- [17] Wada K T. Genetic selection for shell traits in the Japanese pearl oyster, *Pinctada fucata* martensii [J]. Aquaculture, 1986, 57(1): 171-176.
- [18] Kuzmenkin D, Yanygina L. Environmental factors affecting the conchological variability of the common river snail *Viviparus viviparus* (L., 1758) (Mollusca: Gastropoda) in the Novosibirsk reservoir, Russia [J]. J Russian Journal of Biological Invasions, 2020, 11(3): 238-245.
- [19] Batista, Frederico M, Ben-Hamadou, et al. Comparative study of shell shape and muscle scar pigmentation in the closely related cupped oysters *Crassostrea angulata*, *C. gigas* and their reciprocal hybrids [J]. Aquatic Living Resources, 2008, 21(1): 31-38.
- [20] McCoy M W, Bolker B M, Osenberg C W, et al. Size correction: Comparing morphological traits among populations and environments [J]. Oecologia, 2006, 148(4): 547-554.
- [21] 朱靖波, 叶娜, 罗海涛. 基于多元判别分析的文本分割模型 [J]. 软件学报, 2007, 18(3): 555-564.
- Zhu J, Ye N, Luo H. Text segmentation model based on multiple discriminant analysis [J]. Journal of Software, 2007, 18(3): 555-564.
- [22] Conde-Padín P, Grahame J W, Rolán-Alvarez E. Detecting shape differences in species of the *Littorina saxatilis* complex by morphometric analysis [J]. Journal of Molluscan Studies, 2007, 73(2): 147-154.
- [23] Rolán E, Guerra-Varela J, Colson I, et al. Morphological and genetic analysis of two sympatric morphs of the dogwhelk *Nucella lapillus* (Gastropoda: Muricidae) from Galicia (northwestern Spain) [J]. Journal of Molluscan Studies, 2004, 70(2): 179-185.
- [24] 闫喜武, 张跃环, 霍忠明, 等. 不同壳色菲律宾蛤仔品系间的双列杂交 [J]. 水产学报, 2008, 32(6): 864-875.
- Yan X, Zhang Y, Huo Z, et al. The study on diallel cross of different shell color strains of Manila clam *Ruditapes philippinarum* [J]. Journal of Fisheries of China, 2008, 32(6): 864-875.
- [25] 肖述, 喻子牛. 养殖牡蛎的选择育种研究与实践 [J]. 水产学报, 2008, 32(2): 287-295.
- Xiao S, Yu Z. Review of selective breeding research and practice in oyster cultivation [J]. Journal of Fisheries of China, 2008, 32(2): 287-295.
- [26] 付璐璐, 王峥, 王磊, 等. 近 10 年水产动物抗逆育种研究进展 [J]. 江苏农业科学, 2020, 48(16): 52-58.
- Fu L, Wang Z, Wang L, et al. Research progress of resistance breeding of aquatic animals in recent ten years [J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2020, 48(16): 52-58.
- [27] 邢德, 李琪, 张景晓. 壳白长牡蛎品系生长和壳色性状遗传参数估计 [J]. 中国水产科学, 2018, 25(1): 26-33.
- Xing D, Li Q, Zhang J. Estimates of genetic parameters for growth and shell color traits in the white-shell strain of Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) [J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2018, 25(1): 26-33.

- [28] Mallet A L, Carver C E, Doiron S, et al. Growth performance of eastern oysters *Crassostrea virginica* in Atlantic Canada: Effect of the culture gear[J]. Aquaculture, 2013, 396-399(1): 1-7.
- [29] 陈蓉, 刘建勇, 唐连俊, 等. 中国5个海区不同群体毛蚶形态差异分析[J]. 海洋科学, 2009, 33(7): 64-69.
- Chen R, Liu J, Tang L, et al. Morphological variations analysis of five different populations of *Scapharca subcrenata* in China[J]. Marine Sciences, 2009, 33(7): 64-69.
- [30] 王庆志, 李琪, 刘士凯, 等. 长牡蛎不同地理群体选育系数量性状的比较[J]. 中国海洋大学学报(自然科学版), 2011, 41(Z2): 36-41.
- Wang Q, Li Q, Liu S, et al. Comparison of quantitative traits among the breeding lines of different geographic populations of *Crassostrea gigas* [J]. Periodical of Ocean University of China, 2011, 41(Z2): 36-41.
- [31] Begum S, Brey T, Held C. Lack of association between genetical and morphological variations for bivalve *Arctica islandica* from six different sites of the NE Atlantic ocean[J]. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2018, 212(15): 34-39.
- [32] Murta A G. Morphological variation of horse mackerel (*Trachurus trachurus*) in the Iberian and North African Atlantic: Implications for stock identification[J]. Ices Journal of Marine Ence, 2000, 57(4): 1240-1248, 1249.
- [33] 闫喜武, 张国范, 杨凤, 等. 菲律宾蛤仔莆田群体与大连群体生物学比较[J]. 生态学报, 2005(12): 203-208.
- Yan X, Zhang G, Yang F, et al. Biological comparisons between putian population and dalian population of manila clams *Ruditapes philippinarum* [J]. Acta Ecologica Sinica, 2005(12): 203-208.

A Comparative Analysis of Shell Traits Among Different Populations of *Crassostrea gigas*

Zhang Xuekai¹, Fan Chao¹, Huo Zhongming², Ma Peizhen¹, Li Yangchun¹,
Li Jinlong¹, Yue Shaobo¹, Tang Liming¹, Wang Zhaoping¹

(1. The Key Laboratory of Mariculture(Ocean University of China), Ministry of Education, Qingdao 266003, China;
2. Engineering Research Center of Shellfish Culture and Breeding in Liaoning Province, Dalian Ocean University, Dalian 116023, China)

Abstract: Seven *C. gigas* populations were named as TP (*C. gigas* triploid), SC (Shicheng Island), HD (Hei Island), YK (Ying Kou), TJ (Tian Jin), LZ (Lai Zhou) and FRA (France), respectively, based on the name of geographical positions. Multivariate statistical analysis was conducted to determine the differentiation of shell shape among 7 populations. LZ population was characterized by round shell ($ISA=0.41\pm0.15$, $ISB=0.57\pm0.10$) while TJ population had longer and skinnier shell shape than the other populations ($ISA=0.31\pm0.07$, $ISB=0.48\pm0.01$). As was revealed through component analysis, the first two principal components should be used as the evaluation indicators; whose relative variance contribution (RVC) was 46.02% and 26.68%, respectively, accounting for 72.70% of the total. As revealed by cluster analysis, SC and YK populations had a similar shell shape style while HD and LZ were close to each other, and TJ population was quite different from the other populations. The discriminant analysis showed that the comprehensive discrimination accuracy rate of the seven populations was 44.52%, of them YK population had the highest discrimination accuracy rate (66.67%) while HD and SC had the lowest, 28.33%. In conclusion, the results of discriminant analysis is more consistent with those of principal component analysis. This study should provide a theoretical basis for the shell shape selective breeding of *C. gigas*.

Key words: *Crassostrea gigas*; shell shape; shell index; quantitative trait; multivariate statistical analysis

责任编辑 朱宝象

附表

附表 1 不同群体牡蛎样品采集信息

Supplementary table 1 Sampling information of different populations of oyster

群体 Population	采样地点 Site	采样时间 Date	地理坐标 Geographic coordinates	养成模式 Cultivation
TP	辽宁省大连市庄河市石城岛	2017 年 11 月	122.982565°E, 39.516466°N	养殖群体
SC	辽宁省大连市庄河市石城岛	2017 年 11 月	122.982565°E, 39.516466°N	养殖群体
YK	辽宁省营口市白沙湾	2017 年 11 月	122.010023°E, 40.132526°N	养殖群体
HD	辽宁省大连市庄河市黑岛	2017 年 11 月	123.275438°E, 39.704157°N	野生群体
TJ	天津市天津港海域	2017 年 12 月	117.808607°E, 39.069128°N	野生群体
LZ	山东省烟台市莱州市莱州湾	2017 年 12 月	119.854311°E, 37.211613°N	野生群体
FRA	法国波尔多市马雷恩-欧雷宏海湾	2017 年 12 月	0.833161°W, 45.325493°N	养殖群体

附表 2 牡蛎不同群体表型参数的皮尔森相关系数分析

Supplementary table 2 Pearson correlation coefficient for differences among the traits

表型参数 ^①	壳高 ^② /mm	壳宽 ^③ /mm	壳长 ^④ /mm	总重 ^⑤ /g	软体重 ^⑥ /g	总体积 ^⑦ /mL	壳腔体积 ^⑧ /mL	壳体体积 ^⑨ /mL	出肉率 ^⑩ /%
壳高 ^②	1	-0.71	0.81*	0.51	0.51	0.29	0.46	0.00	0.44
壳宽 ^③	-0.71	1	-0.88**	-0.25	-0.25	0.01	-0.34	0.36	-0.17
壳长 ^④	0.81*	-0.88**	1	0.31	0.30	0.03	0.49	-0.45	0.15
总重 ^⑤	0.51	-0.25	0.31	1	0.99***	-0.45	-0.49	-0.23	0.94*
软体重 ^⑥	0.51	-0.25	0.30	0.99***	1	-0.45	-0.49	-0.23	0.94**
总体积 ^⑦	0.29	0.01	0.03	-0.45	-0.45	1	0.8*	0.8*	-0.29
壳腔体积 ^⑧	0.46	-0.34	0.49	-0.49	-0.49	0.8*	1	0.27	-0.5
壳体体积 ^⑨	0.00	0.36	-0.45	-0.23	-0.23	0.8*	0.27	1	0.04
出肉率 ^⑩	0.44	-0.17	0.15	0.94*	0.94**	-0.29	-0.5	0.04	1

注: 符号“*”表示两个表型参数之间具有显著的相关性, 其中, * 表示 $p < 0.05$; ** 表示 $p < 0.01$; *** 表示 $p < 0.001$ 。Note: The “*” indicates a significant correlation between the two traits, and * represents $p < 0.05$; ** represents $p < 0.01$; *** represents $p < 0.001$.

①Index; ②Shell height; ③Shell width; ④Shell length; ⑤Total weight; ⑥Soft tissue weight; ⑦Total volume; ⑧Internal shell volume; ⑨Shell volume; ⑩MY.

附表 3 牡蛎不同表型参数皮尔森相关系数分析

Supplementary table 3 Pearson correlation coefficient for differences among the phenotype traits

表型参数 ^①	壳高 ^② /mm	壳宽 ^③ /mm	壳长 ^④ /mm	总重 ^⑤ /g	软体重 ^⑥ /g	壳重 ^⑦ /g	总体积 ^⑧ /mL	壳腔体积 ^⑨ /mL	壳体体积 ^⑩ /mL
壳高 ^②	1	0.42***	0.70***	0.77***	0.72***	0.76***	0.74***	0.73***	0.63***
壳宽 ^③	0.42***	1	0.58***	0.74***	0.59***	0.74***	0.69***	0.88***	0.58***
壳长 ^④	0.70***	0.58***	1	0.83***	0.70***	0.83***	0.79***	0.75***	0.68***
总重 ^⑤	0.77***	0.74***	0.83***	1	0.84***	0.99***	0.93***	0.90***	0.79***
软体重 ^⑥	0.72***	0.59***	0.70***	0.84***	1	0.79***	0.73***	0.73***	0.60***
壳重 ^⑦	0.76***	0.74***	0.83***	0.99***	0.79***	1	0.93***	0.90***	0.80***
总体积 ^⑧	0.74***	0.69***	0.79***	0.93***	0.73***	0.93***	1	0.90***	0.92***
壳腔体积 ^⑨	0.73***	0.88***	0.75***	0.90***	0.73***	0.90***	0.90***	1	0.64***
壳体体积 ^⑩	0.63***	0.58***	0.68***	0.79***	0.60***	0.80***	0.92***	0.64***	1

注: *** 表示表型参数之间的相关性极显著 ($p < 0.001$)。Note: *** represents that the two indices are significantly correlated ($p < 0.001$).

①Index; ②Shell height; ③Shell width; ④Shell length; ⑤Total weight; ⑥Soft tissue weight; ⑦Shell weight; ⑧Total volume; ⑨Internal shell volume; ⑩Shell volume.