

doi: 10.3969/j.issn.2095-0780.2013.02.002

## 九孔鲍选择群体 $F_1$ 的选择反应与现实遗传力估计

蒋湘<sup>1</sup>, 刘建勇<sup>1</sup>, 赖志服<sup>2</sup>

(1. 广东海洋大学水产学院, 广东 湛江 524025; 2. 汕尾市红海湾新海生养殖有限公司, 广东 汕尾 516600)

**摘要:** 以中国九孔鲍 (*Haliotis diversicolor aquatili*) 养殖群体与日本野生群体杂交子二代为选育基础群体, 采用群体选育方法进行九孔鲍的选择育种研究, 以估计该养殖群体的选择反应与现实遗传力。截断选择壳长最大的10%个体作为选择组亲本(SS), 从基础群体中随机抽取相同数量的个体作为对照组亲本(SC), 选择强度为1.755, 结果表明, 选择组与对照组在卵径、受精率方面无显著的差别 ( $P > 0.05$ ), 但选择组在幼体附着率、幼体变态率、幼体成活率及稚贝早期生长方面与对照组相比表现出不同程度的生长优势 ( $P < 0.05$ ), 选择组50日龄的稚鲍成活率达到35.07%, 显著大于对照组23.62% ( $P < 0.05$ ), 40~270日龄的选择组壳长选择反应和现实遗传力变化范围分别为13.64%~81.88%和0.21~0.53, 平均为31.63%和0.36, 选择组平均壳长显著大于对照组 ( $P < 0.01$ )。研究初步显示, 养殖群体的选择反应极显著, 群体选育是养殖九孔鲍遗传改良的有效途径。

**关键词:** 九孔鲍; 群体选育; 选择反应; 现实遗传力

中图分类号: S 968.31

文献标志码: A

文章编号: 2095-0780-(2013)02-0009-05

## Selective responses and realized heritability estimation for a cultured *Haliotis diversicolor aquatili* population

JIANG Xiang<sup>1</sup>, LIU Jianyong<sup>1</sup>, LAI Zhifu<sup>2</sup>

(1. Fisheries College, Guangdong Ocean University, Zhanjiang 524025, China;

2. Shanwei Xinhaisheng Aquaculture Co., Ltd, Shanwei 516600, China)

**Abstract:** Taking the  $F_2$  generation of *Haliotis diversicolor aquatili* descended from the hybridization between Chinese cultured population and Japanese wild population as the base population, we carried out a selective breeding experiment by mass selection to investigate the selective responses and to estimate the realized heritability. We selected 10% individuals of the largest shell length as parents for the selected groups (SS), then randomly selected the other 10% individuals from the base population as parents for the control groups (SC), and the mass selection experiment has a selective intensity of 1.755. Results reveal that no significant difference was found in egg size and fertilization rate ( $P > 0.05$ ), while the selected groups show growth advantages in various degrees compared to the control groups in the larval settlement rate, larval metamorphosis rate, larval survival rate and postlarval growth ( $P < 0.05$ ). The survival rate of 50-dph juvenile abalone in selected groups reached 35.07%, significantly greater than that in control group which was 23.62% ( $P < 0.05$ ). The ranges of the selective responses and realized heritability of 40~270-dph individuals in selected groups were 13.64%~81.88% (31.63% on average) and 0.21~0.53 (0.36 on average), respectively. The average shell length in selected groups was significantly greater than that in control groups ( $P < 0.01$ ). Therefore, the experiment indicates that the mass selection is effective for the genetic improvement for cultured *H. diversicolor aquatili* populations.

**Key words:** *Haliotis diversicolor aquatili*; mass selection; selective responses; realized heritability

收稿日期: 2012-08-13; 修回日期: 2012-10-19

资助项目: 广东省海洋与渔业局海洋渔业推广专项(A200899E04, A201001H05, A201101B05)

作者简介: 蒋湘(1985-), 男, 硕士研究生, 从事水产动物遗传育种研究。E-mail: jiangxiang1985@126.com

通信作者: 刘建勇, E-mail: liujy70@126.com

九孔鲍 (*Haliotis diversicolor aquatili*) 是中国南方沿海重要的海水养殖品种, 2009 年的养殖产量达到 42 373 t, 占全世界鲍总产量的 70% 以上<sup>[1]</sup>。但近年来因持续近亲交配, 加上许多鲍生产企业不注重亲鲍选择和育苗工艺改进, 导致长期以来品种得不到更新, 亲鲍的个体逐渐趋于小型化, 选育优势逐步被逆向选择所取代, 致使鲍种质退化, 抗逆性差, 病害频发, 产量低<sup>[2-4]</sup>。因此对九孔鲍进行选择育种将是其养殖业可持续发展的根本保证。

通过群体选育方法对贝类进行遗传改良并估计选择反应与现实遗传力, 在国内外已有相关报道。何毛贤等<sup>[5]</sup>的马氏珠母贝 (*Pinctada martensii*) 选系子一代生长特性研究, 提出马氏珠母贝早期壳长性状具有较高的现实遗传力, 通过群体选择可以达到遗传改良的目的; WADA<sup>[6]</sup> 对日本马氏珠母贝 (*P. fucata martensi*) 主要生长性状进行选育, 显著提高了壳高生长速度与壳厚指数; 刘志刚等<sup>[7]</sup> 研究墨西哥湾扇贝 (*Argopecten irradians concentricus*) 亲代选择对自交子一代生长的影响, 得出大规格亲本后代表现出显著的生长优势的结论。在鲍类选择育种研究方面, KUBE 等<sup>[8]</sup> 对温带澳大利亚的绿唇鲍 (*H. laevigata*) 进行了选择育种研究并估计选择群体不同生长阶段的遗传参数, 38 月龄的总体质量增长达 5%; ROBINSON<sup>[9-10]</sup> 通过计算机模拟模型对黑唇鲍 (*H. rubra*) 与绿唇鲍进行家系选择育种研究, 结果表明选育效果显著, 子一代遗传获得为 12%~13%; 柯才焕等<sup>[11]</sup> 用杂色鲍 (*H. diversicolor aquatili*) 与皱纹盘鲍 (*H. discus discus*)、盘鲍 (*H. discus hannai*) 进行选育育苗试验; 游伟伟等<sup>[12-14]</sup>、王小兵和黄勃<sup>[15]</sup> 分别用不同地理种群杂色鲍进行杂交育苗, 均取得较好的育苗效果。笔者在借鉴前人研究成果基础上, 以汕尾九孔鲍养殖群体为研究对象, 以壳长为主要选择指标, 采用群体选育方法进行九孔鲍的选择育种研究, 以估计该养殖群体的选择反应与实现遗传力, 以期为九孔鲍生长优势利用和新品种选育提供理论和实践基础。

## 1 材料与方法

### 1.1 亲本来源

九孔鲍选育基础群体来自汕尾本地养殖群体, 遗传背景为中国九孔鲍养殖群体与日本野生群体杂交子二代(引自福建省东山县), 所选亲鲍活力高、性腺饱满, 雄鲍平均壳长为 (5.31 ± 0.26) cm, 雌

鲍平均壳长为 (5.57 ± 0.58) cm, 试验基础群体平均壳长为 (5.46 ± 0.47) cm。

### 1.2 试验设计

从九孔鲍养殖群体中随机挑选 2 000 个体作为选育基础群体, 分别用游标卡尺测量壳长, 频数分布见图 1。以壳长最大的 10% 个体作为选择组亲本, 再随机从基础群体抽取 10% 个体作为对照组亲本, 每个组合设 3 个平行组, 6 个组合分别放入 6 个小池 (100 cm × 100 cm × 80 cm) 置于同一个水泥池中 (7 m × 3 m × 1.35 m) 养殖, 减少环境干扰, 幼体发育阶段给氧, 稚鲍培育期用人工饵料喂养, 后期投喂嫩海带、江篱菜等。每天换水 100%。

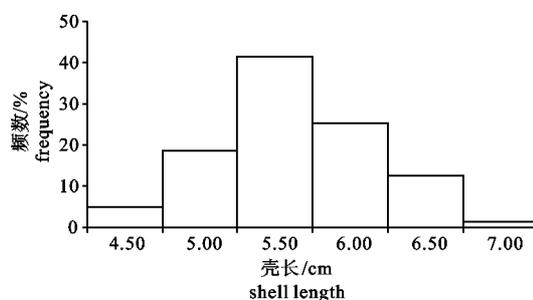


图1 九孔鲍基础群体壳长频数分布 ( $n=2\ 000$ )

Fig. 1 Frequency distribution of shell length in base population of *H. diversicolor aquatili*

### 1.3 催产与授精

2011 年 6 月选择组与对照组亲本分别诱导产卵, 综合运用底温阴干、紫外线照射海水与变温刺激方法, 过程为低温 23.5 °C 阴干 2.0~2.5 h, 放入新鲜海水中适应 1.0 h, 再置于经紫外线照射过的海水进行刺激; 温度变化, 常温 26.5 °C 经过 1.5 h 降温至 23.8 °C, 再经过 1.0 h 升温至 25.5 °C, 最后经 0.5 h 升至常温。若亲鲍还未排卵(精), 则按上述步骤重复 1 次, 接着将鲍卵收集到一塑料容器中, 吸取新鲜的卵子, 在光学显微镜下用目微尺测量其卵径。每组各测 30 个, 计算平均值和标准差 ( $\bar{X} + SD$ )。加入新鲜精液缓慢搅均静置授精, 然后充气均匀, 每组分别用移液枪吸取适量受精卵置于显微镜下测定卵子与受精卵的平均密度, 统计卵子数量与平均受精率。30~40 min 洗卵 1 次, 经 3~5 次洗卵后置入育苗池中, 根据受精卵密度, 每个小池布置相同数量的受精卵。胚胎发育、担轮幼虫、面盘幼虫、围口壳幼体的养殖按传统的鲍养殖方式进行。养殖 40 d 左右幼体剥离至

四角砖下, 密度为  $6\ 000\ \text{个}\cdot\text{m}^{-2}$ , 当壳长达到 2.5 cm 时分别装笼做好标记, 每笼装 25 个。

#### 1.4 受精率、变态率及附着率测定

受精 10 min 后在显微镜下观察并统计 6 个组合的受精率, 受精标准为受精卵出现二分裂。附着率的统计按照 ROBERTS<sup>[16]</sup> 的鲍附着指标的定义, 浮游面盘幼体开始停靠在基质的表面, 变态是指幼体浮游器官面盘的崩解脱落以及次生壳的长出。在受精后第 4 天统计幼体附着率, 分别从选择组与对照组中随机选取 10 张塑料薄膜统计幼体附着个数, 取平均数。第 7 天统计幼体变态率, 参照 KANG 等<sup>[17]</sup> 的试验方法, 幼体附着率 (%) = (附着个体数/试验总个体数) × 100%; 幼体变态率 (%) = (变态个体数/附着个体数) × 100%。

#### 1.5 成活率测定

每月统计成活情况, 剥离幼体成活率 (%) = (幼体剥离的个体数/附着总个体数) × 100%, 成活率 (%) = (成活个体数/剥离的总个体数) × 100%。

#### 1.6 壳长指标的测量

壳长测量方法为随机从选择组与对照组中挑选九孔鲍, 平置于四角砖上, 以标尺为对照, 使用 Canon 数码相机拍照, 将数码照片传入电脑中, 在电脑上通过 Photoshop 软件将图像的单位长度转化为实际长度, 多次测量取平均值作为参照长度, 计算得到实际壳长与壳宽。该试验实际测量为每个月测量 1 次壳长与壳宽, 每组抽样测量 30 个, 统计平均值和标准差。

#### 1.7 遗传参数计算

选择反应 (CGG) 是由群体选育试验计算获得。CGG =  $(X_{ss} - X_{sc})/X_{sc} \times 100\%$ , 式中  $X_{ss}$  和  $X_{sc}$  分别是 SS 和 SC 试验组的性状平均观测值, 现实遗传率的计算公式  $H^2 = (X_{ss} - X_{sc})/iS_{sc}$ , 式中  $i$  为选择强度, 数据总体符合或基本符合标准正态分布,  $S_{sc}$  是对照组标准差<sup>[18-19]</sup>。

#### 1.8 数据处理与分析

用 SPSS 17.0 软件处理数据, 通过单因素方差分析方法进行差异显著性分析, Duncan's 法进行多重比较, 显著性水平为差异显著 ( $P < 0.05$ ) 和差异极显著 ( $P < 0.01$ )。

## 2 结果

### 2.1 基础群体壳长频数分布

基础群体壳长数据通过 Kolmogorov-Smirnov 检验符合正态分布, 其频数分布见图 1, 群体的平均壳长为  $(5.46 \pm 0.47)$  cm, 依据 10% 的截断选择比例 (选择压力), 选择组亲本截断比例对应壳长为 6.07 cm, 选择组亲本平均壳长为  $(6.30 \pm 0.22)$  cm, 对照组亲本平均壳长为  $(5.40 \pm 0.36)$  cm。

### 2.2 选择组的卵径大小

九孔鲍群体选育选择组卵径平均为  $(162.30 \pm 3.87)\ \mu\text{m}$ , 对照组卵径为  $(159.03 \pm 4.33)\ \mu\text{m}$ , 统计结果显示两者在卵径方面没有显著差异 ( $P > 0.05$ ), 但是选择组卵径比对照组大 2.06% (表 1)。

### 2.3 选择组的受精率

2 组的受精率均很高, 平均在 95% 以上, 但是选择组要高于对照组, 统计结果显示两者无显著差异 ( $P > 0.05$ ) (表 1)。

### 2.4 选择组的幼体附着率与变态率

九孔鲍群体选育幼体附着率与变态率比较见图 2。受精后选择组幼体附着率  $(82.33 \pm 4.51)\%$  显著高于对照组  $(70.68 \pm 2.52)\%$  ( $P < 0.05$ ), 2 个试验组的幼体变态率差异显著 ( $P < 0.05$ ), 其中选择组变态率为  $(76.00 \pm 4.36)\%$ , 对照组为  $(68.33 \pm 2.03)\%$ , 选择组显著大于对照组。

### 2.5 选择组的幼体成活率

剥离后 90 日龄选择组幼体成活率  $[(29.16 \pm 3.71)\%]$  极显著大于对照组  $[(13.44 \pm 2.31)\%]$  ( $P < 0.01$ ) (表 2)。40 ~ 270 日龄的选择组平均幼体成活率为  $(29.54 \pm 5.94)\%$ , 对照组为  $(16.14 \pm$

表 1 九孔鲍选择组与对照组的受精率和卵径

Tab. 1 Fertilization rates and egg sizes in different selected and control groups of *H. diversicolor aquatili*

| 组别 group                   | 选择组 selected group | 对照组 control group |
|----------------------------|--------------------|-------------------|
| 受精率/% fertilization rate   | 97.07 ± 1.72       | 95.62 ± 1.69      |
| 卵径/ $\mu\text{m}$ egg size | 162.30 ± 3.87      | 159.03 ± 4.33     |

注: \*. 差异显著 ( $P < 0.05$ ); \*\*. 差异极显著 ( $P < 0.01$ ); 后表同此

Note: \*. significant difference ( $P < 0.05$ ); \*\*. very significant difference ( $P < 0.01$ ); The same case in the following table.

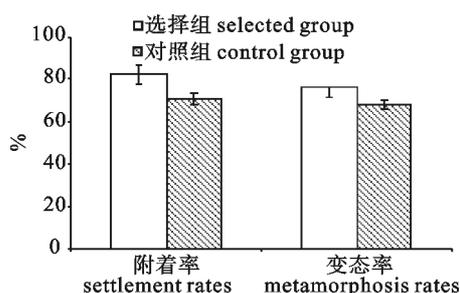


图2 九孔鲍选择组幼体附着率与变态率

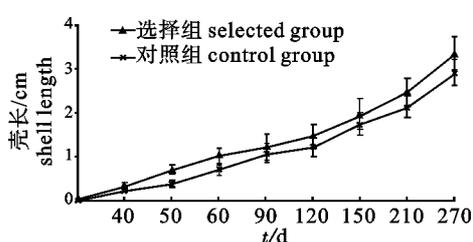
Fig. 2 Larval settlement rate and metamorphosis rate in selected groups of *H. diversicolor aquatili*

图3 九孔鲍选育组的壳长生长

Fig. 3 Growth of shell length in selected and control groups of *H. diversicolor aquatili*

8.02)%，结果显示，选择组与对照组的成活率差异极显著( $P < 0.01$ )，选择组的环境适应性高于对照组。

### 2.6 选择组壳长生长

九孔鲍群体选育选择与对照组壳长生长的比较见图3。结果表明，选择组在50 d后壳长显著高于对照组( $P < 0.05$ )，所有日龄选择组平均壳长极显著大于对照组( $P < 0.01$ )。

### 2.7 群体选育遗传参数计算

以测量不同日龄的选择组与对照组壳长来估算选择反应与现实遗传率的数值(表3)。50日龄的选择组有最高选择反应[(81.88 ± 12.96)%]，60日龄有最高现实遗传力(0.53 ± 0.08)，整个阶段选择组的壳长选择反应和现实遗传力变化范围分别为13.64% ~ 81.88%和0.21 ~ 0.53，平均为31.63%和0.36，该试验的选择反应与现实遗传力结果表明，九孔鲍养殖群体遗传变异幅度大，改良潜力高。

## 3 讨论

笔者通过对汕尾九孔鲍养殖群体进行选育，以提高子代主要经济性状和环境适应能力，试验结果表明选育是有效的，选择组壳长的遗传增益为13.64% ~ 81.88%，平均为31.63%；现实遗传力为

表2 九孔鲍选择组与对照组不同日龄期的成活率

Tab. 2 Survival rates of different-dph *H. diversicolor aquatili* in selected and control groups

| 日龄<br>dph | 幼体成活率/% larval survival rate |                      |
|-----------|------------------------------|----------------------|
|           | 选择组<br>selected group        | 对照组<br>control group |
| 40        | 40.24 ± 3.12*                | 31.11 ± 2.97         |
| 50        | 35.07 ± 1.38*                | 23.62 ± 1.62         |
| 60        | 31.25 ± 2.51*                | 20.26 ± 1.55         |
| 90        | 29.16 ± 3.71**               | 13.44 ± 2.31         |
| 120       | 28.33 ± 1.22**               | 11.58 ± 1.63         |
| 150       | 26.31 ± 2.02**               | 10.18 ± 2.43         |
| 210       | 23.42 ± 2.80**               | 9.58 ± 1.23          |
| 270       | 22.53 ± 1.22**               | 9.32 ± 1.14          |

表3 九孔鲍选育群体不同日龄的选择反应与现实遗传力

Tab. 3 Selective responses and realized heritability in selected groups of *H. diversicolor aquatili*

| 日龄<br>dph | 选择反应/%<br>selective response | 现实遗传力<br>realized heritability |
|-----------|------------------------------|--------------------------------|
| 40        | 48.86 ± 10.96                | 0.48 ± 0.13                    |
| 50        | 81.88 ± 12.96                | 0.34 ± 0.03                    |
| 60        | 49.31 ± 6.56                 | 0.53 ± 0.08                    |
| 90        | 13.64 ± 4.98                 | 0.24 ± 0.03                    |
| 120       | 15.41 ± 4.78                 | 0.21 ± 0.04                    |
| 150       | 13.29 ± 2.78                 | 0.34 ± 0.04                    |
| 210       | 15.50 ± 3.72                 | 0.42 ± 0.05                    |
| 270       | 15.12 ± 2.03                 | 0.42 ± 0.03                    |

0.21 ~ 0.53，平均为0.36；试验选择反应与现实遗传力较高，这种现象也见于对其他贝类选择育种的研究结果。YOU等<sup>[13]</sup>以2个不同养殖群体杂色鲍后代个体为研究对象，对壳长进行歧化选择育种研究，结果表明选择组的壳长显著大于对照组，平均选择反应与现实遗传力分别为12.79%和(44.10 ± 6.40)%；邓岳文等<sup>[20]</sup>对马氏珠母贝基础群体进行持续选择建立选系F<sub>2</sub>，比较了选系F<sub>2</sub>与对照群体早期生长差别，结果显示选择反应和现实遗传力变化范围分别为0.63 ~ 0.89和0.36 ~ 0.51；DUPON-NIVET等<sup>[21]</sup>对一种蜗牛(*Helix aspersa*)经过连续3代的人工选择的现实遗传力为0.38；张海滨<sup>[22]</sup>采用2个海湾扇贝(*A. irradians*)群体进行混合交配建立基础群体，以壳长为指标对所建立的基础群体进行选择，结果显示现实遗传力为0.52 ±

0.24。笔者研究结果表明九孔鲍群体具有较高选择反应, 进一步选择效果显著。

幼体附着期和变态期是贝类人工育苗成败的关键。笔者研究了6个组合的附着率和变态率, 结果表明, 选择组与对照组之间的附着率和变态率存在显著差异, 选育提高了九孔鲍的附着率和变态率。

国内外学者在贝类选育方面做了大量的研究, 发现不同种群遗传增益通常不一致。欧洲牡蛎 (*Ostrea edulis*) 经过一代选择, 10%~20% 的涨幅是预期增长<sup>[23]</sup>; 合浦珠母贝 (*Pinctada fucata*) 经过一代群体选育后壳高的增益是 16.03%<sup>[24]</sup>; 北部湾扇贝 (*A. irradians irradians*) 经过2代的群体选择, 壳长的选择反应是 17.56%<sup>[18]</sup>。与其他贝类选择育种相比, 此研究中九孔鲍群体选育选择反应为 13.64%~81.88%, 变化范围宽, 生长前期的选择反应偏高, 这可能与鲍在生长前期受到母本效应影响或与该种群一直未经过选育、群内遗传变异较大有关。其生长后期趋于稳定, 此时的选择反应与现实遗传力更具参考价值。不同生长阶段其选择反应也显著不同, 这与游伟伟等<sup>[13]</sup>和 ZHENG 等<sup>[25]</sup>的研究结果类似, 前者认为杂色鲍不同日龄下的选择反应差异极大; 后者的研究表明整个发育阶段的选择反应平均值为 0.61, 幼虫期选择反应的平均值(0.76)显著大于稚贝期(0.57)和养成期(0.53)。

#### 参考文献:

- [1] 柯才焕, 游伟伟. 杂色鲍的遗传育种研究进展[J]. 厦门大学学报: 自然科学版, 2011, 50(2): 425-430.
- [2] 宋振荣, 纪荣兴, 颜素芬, 等. 引起九孔鲍大量死亡的一种球状病毒[J]. 水产学报, 2000, 24(5): 463-466.
- [3] 徐力文, 王江勇, 陈毕生. 我国南方鲍鱼养殖业的困境与发展探讨[J]. 湛江海洋大学学报: 自然科学版, 2006, 26(4): 100-104.
- [4] 王江勇, 郭志勋, 冯娟, 等. 养殖杂色鲍暴发病超微病理学研究[J]. 海洋科学, 2007, 31(3): 28-32.
- [5] 何毛贤, 史兼华, 林岳光, 等. 马氏珠母贝选育子一代生长特性研究[J]. 热带海洋学报, 2006, 25(1): 19-22.
- [6] WADA K T. Genetic selection for shell traits in Japanese pear oyster, *Pinctada fucata martensi*[J]. Aquaculture, 1986, 57(1/2/3/4): 171-176.
- [7] 刘志刚, 王辉, 郑云龙. 墨西哥湾扇贝亲代选择对自交子一代的影响[J]. 水产学报, 2007, 31(4): 443-451.
- [8] KUPE P D, APPELYARD S A, ELLIOTT N G. Selective breeding greenlip abalone (*Haliotis laevis*): preliminary results and issues [J]. J Shellf Res, 2007, 26(3): 821-824.
- [9] ROBINSON N, LI X X, HAYES B. Testing options for the commercialization of abalone selective breeding using bioeconomic simulation modelling[J]. Aquac Res, 2010, 41(9): 268-288.
- [10] ROBINSON N, BARANSKI M, HAYES B. Design and evaluation of the use of MAS with selective breeding of abalone[J]. Aquaculture, 2007, 272(1): 304-305.
- [11] 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.
- [12] 游伟伟, 柯才焕, 蔡明夷, 等. 杂色鲍日本群体与台湾群体杂交的初步研究[J]. 厦门大学学报: 自然科学版, 2005, 44(5): 700-705.
- [13] YOU W W, KE C H, LUO X, et al. Divergent selection for shell length in two stocks of small abalone *Haliotis diversicolor*[J]. Aquac Res, 2010, 41(6): 921-929.
- [14] YOU W W, KE C H, LUO X, et al. Growth and survival of three small abalone *Haliotis diversicolor* populations and their reciprocal crosses[J]. Aquac Res, 2009, 40(13): 1474-1480.
- [15] 王小兵, 黄勃. 杂色鲍杂交及选育苗的效果研究[J]. 渔业现代化, 2008, 35(5): 25-28.
- [16] ROBERTS R. A review of settlement cues for larval abalone (*Haliotis* spp.) [J]. J Shellf Res, 2001, 20(2): 571-586.
- [17] KANG K H, KIM B H, KIM J M. Induction of larval settlement and metamorphosis of the abalone, *Haliotis discushannai* larvae using bromomethane and potassium chloride [J]. Aquaculture, 2004, 230(1/2/3/4): 249-259.
- [18] ZHENG H P, ZHANG G F, LIU X. et al. Sustained response to selection in an introduced population of the hermaphroditic bay scallop *Argopecten irradians irradians* Lamarck (1819) [J]. Aquaculture, 2006, 255(1/2/3/4): 579-585.
- [19] HADLEY N H, DILLON R T, MAMZI J J. Realized heritability of growth rate in the hard clam *Mercenaria mercenaria* [J]. Aquaculture, 1991, 93(2): 109-119.
- [20] 邓岳文, 张善发, 符韶, 等. 马氏珠母贝黄壳色选系  $F_1$  和养殖群体形态性状比较[J]. 广东海洋大学学报, 2007, 27(6): 77-80.
- [21] DUPON-NIVET M, MALLARD J, BONNET J C, et al. Direct and correlated responses to individual selection for large adult weight in the edible snail *Helix aspersa* Muller [J]. J Exp Zool, 2000, 287(1): 80-85.
- [22] 张海滨. 海湾扇贝近交生物学效应和遗传改良研究[D]. 青岛: 中国科学院海洋研究所, 2005.
- [23] NEWKIRK G F, HALEY L E, WAUGH D L, et al. Genetics of larvae and spat growth rate in the oyster *Crassostrea virginica* [J]. Mar Biol, 1977, 41(1): 49-52.
- [24] HE M X, GUAN Y Y, YUAN T, et al. Realized heritability and response to selection for shell height in the pearl oyster *Pinctada fucata* [J]. Aquac Res, 2008, 39(8): 801-805.
- [25] ZHENG H P, ZHANG G F, LIU X, et al. Different response to selection in two stock of bay scallop, *Argopecten irradians* Lamarck (1819) [J]. J Exp Mar Biol & Ecol, 2004, 313(2): 213-223.