

综 述

关于牡蛎的遗传学和育种问题*

THE GENETICS AND BREEDING OF OYSTERS

吴 融

(浙江省海洋水产研究所温州分所)

Wu Rong

(Wenzhou Branch, Zhejiang Marine Fisheries Research Institute)

牡蛎是世界上养殖最广的经济贝类,可是迄今所养殖的牡蛎仍都是野生型的群体,因此培育生长快抗病力强的新品种,已成为牡蛎养殖业的一个重要课题。近十年来对牡蛎遗传学的研究有所进展(Longwell 和 Stiles, 1973; Longwell, 1976; Newkirk, 1980),它为牡蛎育种提供了理论基础。本文就牡蛎数量性状的遗传、杂交、核型、诱发多倍体、雌核发育和近交、酶的遗传多态性、选择及其前景,作一综合介绍。

(一) 数量性状的遗传

牡蛎的数量性状包括个体大小、生长速度、含肉率和死亡率等参数。已知分布于日本的长牡蛎有北海道、宫城、广岛和熊本四个地理种群,它们在性状上有一定差异(表1)。

表1 日本长牡蛎四个种群在性状上的比较(Imai 和 Sakai, 1961)

性 状	种 群			
	北 海 道	宫 城	广 岛	熊 本
生长	最快	快	慢	最慢
大小	最大	大	小	最小
壳深	浅	中间	深	深
含肉率	最低	低	最高	高
壳的平滑度	平	稍波状	波状显著	波状显著
壳色	灰白色	中间	黑紫色	黑紫色或褐色
死亡率	在南方最高	在南方较高	在北方较高	在各地都低
产卵期	早	比北海道晚	比宫城晚	最早(冬季也有成熟卵)

Imai 和 Sakai (1961)进行了上述长牡蛎四个种群间的杂交,知其子一代在壳长、壳色和肝糖含量上(图1)都表现为中间型。已知数量性状的遗传是由多基因控制的,作用是累加的,更易受环境的影响,一般用方差表示个体间的变异程度。

* 初稿承方宗熙教授、刘祖洞教授审阅和指正,深表感谢。

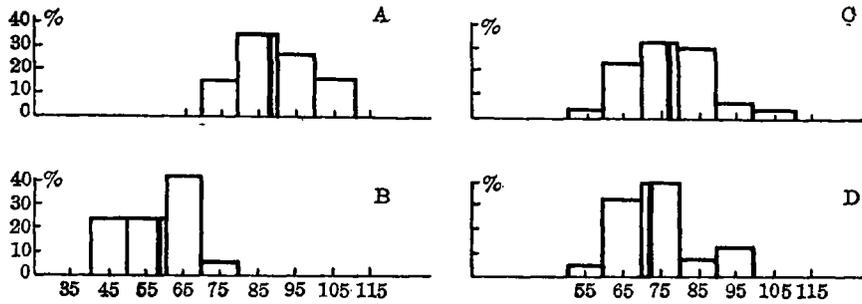


图1 北海道和广岛长牡蛎纯系第三代及杂种第一代壳长(mm)的分布 (Imai 和 Sakai, 1961)

A. 北海道 G₃; B. 广岛 G₃; C. F₁ 北 × 广; D. F₁ 广 × 北

Lannan (1972)用方差分析法测定长牡蛎各性状的遗传力和预期的选择效应(表2)

在美洲牡蛎上, Longwell (1976)测得幼体生长速度的遗传力是 0.24。Losee (1978)以半同胞家系分析测得 7 天、14 天和 21 天幼体生长速度的遗传力分别是 0.44、0.40 和 0.55。Newkirk (1977)以半同胞分析测得第 6 天和 16 天幼体生长速度的遗传力是 0.33 和 0.50, 而以全同胞分析测得的遗传力分别是 0.43 和 0.60。Losee (1978)测得稚贝附着后 6 周生长速度的遗传力是 0.50。已知遗传力大的性状, 选择较易, 一般说来, 遗传力大于 20% 的性状, 选择是比较有效的。因此预先知道遗传力的大小是有助于搞好育种的。

表2 长牡蛎各性状的遗传力和选择效应(Lannan, 1972)

性 状	遗传力 ± 标准误差	预期选择效应	亲代平均表现型值	预期效应比率(%)
壳长(L, 毫米)	0.81 ± 0.07	11.1	33.7	33
壳宽(W, 毫米)	1.17 ± 0.05	8.7	10.7	81
壳高(H, 毫米)	0.81 ± 0.27	18.9	52.1	36
L + W + H	0.93 ± 0.28	36.3	96.5	38
L/H	0.31 ± 0.18	0.76	0.674	11
重量(TW, 克)	0.33 ± 0.19	7.9	29.7	27
软体部重量(MW, 克)	0.37 ± 0.20	2.0	6.3	32
MW/TW	0.46 ± 0.22	0.22	0.210	10
幼体存活率(%)	0.31 ± 0.06	0.31	3.51	9
附着率(%)	0.09 ± 0.08	0.02	4.45	0.5

(二) 杂 交

妹尾秀实和堀重藏(1929)进行花缘牡蛎、棘刺牡蛎和长牡蛎间的人工杂交试验, 根据受精率和杂种幼体发育情况, 认为花缘牡蛎与棘刺牡蛎的亲缘关系较远。

Gaitsoff 和 Smith (1932) 进行美洲牡蛎和长牡蛎间的杂交, 发现杂种幼体能正常发育至直线绞合期。Davis(1950)也进行美洲牡蛎和奥林匹亚牡蛎的杂交试验, 未发现受精现象, 这与 Bouchon-Brandely (1882)在食用牡蛎和欧洲牡蛎杂交上所获的结果一样。

汪德耀、刘汉英(1959)在长牡蛎与僧帽牡蛎、密鳞牡蛎间的杂交试验中发现:(1)受精率可达 95% 以上;(2)杂种胚胎分裂球间界限不如对照组的明显;(3)在一定条件下, 胚胎可发育至面盘幼虫后期和变态附着期;(4)杂种胚胎发育速度比对照组快。

Imai 和 Sakai (1961)在长牡蛎与美洲牡蛎、棘刺牡蛎、近江牡蛎的杂交上都发现杂种幼体死亡在附着前。

Menzel (1963)在澳洲牡蛎与欧洲牡蛎、长牡蛎、美洲牡蛎、红树牡蛎和菲律宾牡蛎的杂交试验中,发现杂种幼体能发育至壳顶幼虫期,但能够完成变态附着的仅是少数。

Menzel (1971)对美洲牡蛎和长牡蛎间进行杂交试验,发现杂种能完成变态并能生长,但没有说明杂交成功的百分率。

Menzel (1973)进行 *Crassostrea* 属的 12 个种间杂交试验,发现欧洲牡蛎、长牡蛎、美洲牡蛎、红树牡蛎间的杂种幼体能完成变态并附着,但当菲律宾牡蛎与上述 4 种种间杂交时,其杂种染色体数目是不正常的,杂种胚胎都在第 5 天前死亡,因此 Menzel 认为菲律宾牡蛎与上述 4 个种的亲缘关系较远。

Menzel (1974)进行长牡蛎和欧洲牡蛎间的人工杂交试验,并对其杂种进行细胞学观察,获知子一代的减数分裂和子二代的有丝分裂都是正常的,因此认为欧洲牡蛎和长牡蛎应属于同一个种,并认为二者都有许多优良性状,通过杂交和选择可培育出一个更优良的新品种。

Menzel (1973)在美洲牡蛎和红树牡蛎的人工杂交试验上,也发现杂种幼体能完成变态附着,子一代是可育的,因此认为可以把红树牡蛎作为美洲牡蛎的一个亚种。

Stiles (1978)进行美洲牡蛎和长牡蛎间的杂交试验,知受精和减数分裂都是正常的,但幼体的存活率不如亲代对照组(表 3)。

表 3 美洲牡蛎和长牡蛎杂交试验(Stiles, 1978)

杂 交	杂 交 组 数	发育到直线纹台期的平均百分比	发育到面盘幼虫的杂交组数
长牡蛎♀ × 美洲牡蛎♀	8	23.93	0
美洲牡蛎♀ × 长牡蛎♂	22	17.30	6
美洲牡蛎♂ × 美洲牡蛎♂	82	24.90	21

Asif (1980)进行僧帽牡蛎、近江牡蛎和团聚牡蛎间的杂交,结果产生了担轮幼虫,认为受精不仅与配子成熟度有关,也与某些内在因子有关。

最近周茂德等(1982)进行日本长牡蛎与近江牡蛎、褶牡蛎间的杂交试验,得到以下几点初步结果:(1)长牡蛎与近江牡蛎或褶牡蛎的杂交都是可行的,但在长牡蛎 × 褶牡蛎的受精率比长牡蛎 × 近江牡蛎的受精率高;长牡蛎♀ × 近交牡蛎♂的受精率比它们的反交高;(2)杂种幼体可部分完成变态发育,共采得稚贝近 4 万颗;(3)长牡蛎 × 褶牡蛎的子一代的壳形和大小为偏母遗传;长牡蛎 × 近江牡蛎的子一代的壳形大多呈中间型。

至于牡蛎不同群体或品系间的杂交,有 Imai 和 Sakai (1961)在日本长牡蛎 4 个不同地理种群间的杂交,值得注意的是杂种具有较低的死亡率(表 4)。

Stiles (1978)进行美洲牡蛎两个不同种群间的杂交,在杂种幼体的存活率和生长速度与亲本无显

表 4 长牡蛎各地方种群纯系及其杂种在各养殖场的死亡率(%) (Imai 和 Sakai, 1961)

养 殖 场	纯系第三代			杂 种 第 一 代			
	A	B	C	A × C	B × C	C × B	C × A
有珠湾 (48.5—49.2)	—	19.6	16.9	8.5	6.1	23.6	—
有川湾 (48.4—48.12)	13.9	20.0	86.7	17.8	16.3	50.3	6.6
万石浦 (48.5—48.12)	12.5	22.4	40.7	10.0	15.8	24.1	21.8
的矢湾 (48.4—48.12)	85.2	88.2	50.0	51.8	46.6	—	46.7

注: A——北海道种群; B——宫城种群; C——广岛种群。

著差异。

Newkirk(1978)在美洲牡蛎某些种群间杂交试验中,发现有杂种优势,但表现的程度依环境而有不同。

Mallet 和 Haley(1978)在美洲牡蛎不同种群间的杂交试验中发现稚贝或成体也有同样的情况。看来,牡蛎种群间杂交,有时不表现杂种优势,这可能同牡蛎本身是一个自由交配的杂型种群或同地理的遗传分化较少有关。

(三) 核 型

世界上约有100多种牡蛎,都属于一个牡蛎科(Ostreidae),一般分为 *Ostrea*, *Crassostrea* 和 *Pycnodonte* 三个属。据 Ahmed 和 Spark (1967), Ahmed (1973), Leyama 和 Akihiko (1974), Longwell 和 Stiles (1967), Menzel (1968), Rodriguez 等(1978,1979) 的研究。已知染色体数的牡蛎有21种,都是 $2n=20$ (表5),只含有中央着丝粒染色体(S)和亚中央着丝粒染色体(SM),一般在染色体上不见有次缢痕和随体,也不见有性染色体,这是属于一种原始的类型。

表5 已知染色体数目的牡蛎物种

物 种	2n	研 究 者
<i>C. gigas</i> (长牡蛎)	20	Ahmed and Spark, 1967
<i>C. angulata</i> (欧洲牡蛎)	20	Menzel, 1968
<i>C. rivularis</i> (近江牡蛎)	20	Ahmed, 1973
<i>C. gryphoides</i> (鸡鼻牡蛎)	20	Ahmed, 1973
<i>C. virginica</i> (美洲牡蛎)	20	Longwell 等, 1967
<i>C. rhizophorae</i> (红树牡蛎)	20	Rodriguez 等, 1979
<i>C. cortezensis</i>	20	Rodriguez 等, 1979
<i>C. cucullata</i> (僧帽牡蛎)	20	Ahmed, 1973
<i>C. commercialis</i> (澳洲牡蛎)	20	Menzel, 1968
<i>C. iredalei</i> (菲律宾牡蛎)	20	Menzel, 1968
<i>O. echinata</i> (棘刺牡蛎)	20	leyama 等, 1974
<i>O. mordax</i> (咬齿牡蛎)	20	leyama 等, 1974
<i>O. denselamellosa</i> (密鳞牡蛎)	20	leyama 等, 1974
<i>O. circumscissata</i> (花缘牡蛎)	20	leyama 等, 1974
<i>O. glomerata</i> (团聚牡蛎)	20	Ahmed, 1973
<i>O. folium</i> (叶片牡蛎)	20	Ahmed, 1973
<i>C. amasa</i>	20	Menzel, 1968
<i>C. belecheri</i>	20	leyama, 1974
<i>C. equestris</i> (马牡蛎)	20	Menzel, 1968
<i>O. lurida</i> (奥林匹亚牡蛎)	20	Ahmed and Spark, 1969
<i>O. edulis</i> (食用牡蛎)	20	Longwell 等, 1967

(四) 诱发多倍体

Stanley 等(1981)用不同浓度的细胞松弛素B处理受精后不久的美洲牡蛎卵,不论在胚胎或稚贝,都见到三倍体和四倍体,但在生长8个月的牡蛎只有三倍体。从生长8个月后的个体大小来看,处理组 and 对照组无差异。经处理24小时后的幼体存活率表现为,处理浓度越高,存活率越低;受精后马上处理的比受精后15分钟或40分钟处理的存活率高。

已知牡蛎肉的质量因季节不同而异,这主要与肉内糖原含量有关。Stanley 等认为通过诱发的四倍体与自然二倍体的杂交,可以产生全部不育的三倍体,这样就可避免形成配子时对糖原的消耗,防止肉

的质量下降。

Stanley 等(1984)又用细胞松弛素 B 对美洲牡蛎进行诱发多倍体试验, 一组是在受精后 0—5 分钟处理, 结果阻滞了第一次减数分裂, 影响第一极体形成; 一组是在受精后 15—30 分钟处理, 阻滞了第二次减数分裂。实验结果表明, 两组产生的都是三倍体, 但前者生长速度较快, 后者生长速度与二倍体相同。Stanley 认为前者生长较快与增加等位基因的杂合性有关, 并不是由于染色体倍性的增加。

(五) 雌核发育和近交

Stiles (1978) 对美洲牡蛎用 X 射线处理的精子同正常卵受精, 结果引起雌核发育。试验结果表明: (1) 辐射过的精子只能够起激活卵子分裂的作用, 而其染色体则不结合进去, 因此卵裂细胞内的染色体数仍是单倍体 ($n=10$); (2) 雌核发育在对照组中只有 1%, 但在处理组中, 当剂量超过 15,000 伦琴时, 雌核发育可增至 4—15%; (3) 对照组中能发育至直线绞合期的有 24%; 但处理组中, 当剂量超过 20,000 伦琴时, 大部死亡于直线绞合期前。

已知近交可作为纯化品系的一种方法, 而自体受精则是近交的极端形式。Lannan (1971) 先从长牡蛎为雄性个体时取其精子, 进行冷冻保存, 以后再与这一个体变为雌性时所排的卵受精, 发现受精率和幼体存活率都比对照组低, 由于试验仅有两个个体, 所以还不足以说明近交对牡蛎到底有多少作用。Longwell 和 Stiles (1973) 曾在美洲牡蛎上进行全同胞的交配试验发现全同胞交配平均有 63% 卵不受精, 受精卵能正常发育的只有 3%。另外, 在异系交配上, 未受精卵只占 13%, 70% 受精卵能正常发育。又浮游幼体期的存活率, 全同胞交配是异系交配的 1/16, 到后期幼体期差异更为显著。

(六) 酶的遗传多态性

近年来, 利用电泳技术对牡蛎蛋白质和酶进行分析, 求得等位基因在种群内的分布频率及其接合状态, 这对了解种群的分化和近交度的估计都有一定意义。

Fujio (1979) 采集了分布于日本 18 个地区的长牡蛎样品, 对异柠檬酸脱氢酶 (IDH), 葡萄糖磷酸变位酶 (PGM), 磷酸葡萄糖异构酶 (GPI), 天冬氨酸转氨酶 (AST) 和亮氨酸氨肽酶 (LAP) 进行淀粉凝胶电泳

分析, 发现有酶的多态性, 并从测得的等位基因频率代入公式: $D_{jk} = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (q_{ij} - q_{ik})^2}{2}}$, 求得两种群间的遗传距离 (D_{jk}), 阐明长牡蛎群体的遗传分化。

Buroker 等 (1975) 对一长牡蛎种群, 用电泳分析了控制 11 种酶的 15 个位点, 得知 8 个是多态的, 7 个是单态的, 在每一位点上的等位基因平均数是 2.7, 平均杂合体率是 0.21, 这比海洋无脊椎动物平均杂合体占 10% 的比率高。

据 Sehaal 和 Anderson (1974) 对美洲牡蛎同功酶的分析, 在测定的 31 个位点中, 有 42% 是属于多态的, 个体的平均杂合体率是 12%。Singh 和 Zouros (1978) 用电泳分析爱德华王子岛的一个美洲牡蛎种群, 发现控制 Est-3 (酯酶-3), PGI, LAP 和 PGM 4 个位点的杂合性与一龄个体的大小成正相关

表 6 美洲牡蛎酶的遗传多态性和纯合体过剩 (Singh 和 Zouros, 1978)

酶	等位基因数	有无纯合体过剩	D^*
AAT-1	4	-	—
Rst-3	5	+	-0.33
LAP-2	5	+	-0.18
PGM-1	6	+	-0.39
GPI	4	+	-0.12

* $D = \Sigma[(H_o - H_e)/H_e]$, 式中 H_o : 观察到的杂合体数; H_e : 预期的杂合体数。

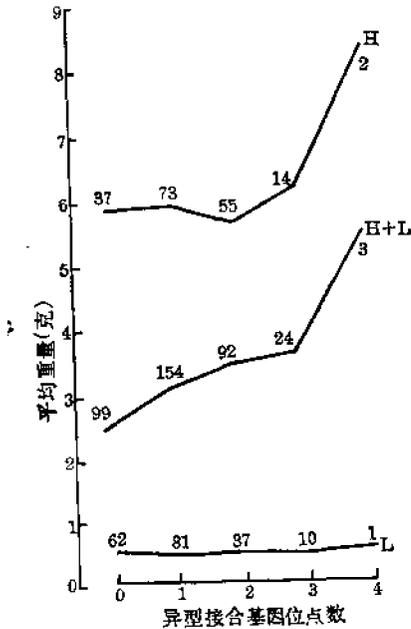


图2 美洲牡蛎的基因型和全重量 (Singh 和 Zouros, 1978)

在 Est-1, PGI, LAP 和 PGH 4个位点上具有 1 个, 2 个, 3 个, 4 个异型接合体的平均重量。L: 全重量 1 克以下的群, H: 全重量 4 克以上的群, 数字: 个体数。

(图 2), 并发现这 4 个位点等位基因的纯合体过剩, 即观察到纯合体比例比预期的多(表 6)。

Fujio (1982) 在日本采集的 20 个长牡蛎野生种群中, 也发现 IDH-1, AAT-2, GPI-16 和 LAP-16 5 个酶的位点的纯合体过剩, 认为纯合体过剩与近交有关。最近 Fujio 等(1983)在“海岸软体动物的遗传变异”一文中, 讨论了对纯合体过剩的 5 种可能解释: (1)酶谱表型上的观察错误; (2)无效等位基因; (3)近交; (4)选择对杂合体不利; (5) 2 个或 2 个以上亚群。

Gosling (1981) 用电泳分析了孵化场所产长牡蛎的 19 个酶位点, 测得杂合体率是 0.176。认为孵化场牡蛎的杂合性较低, 可能与亲贝个体数少易发生近交有关。

有趣的是 Fujio 等(1979)在野生和养殖的长牡蛎种群中, 用电泳分析求得过氧化氢酶(CAT) 位点 2 个等位基因 A 和 B 的频率, 并发现观察到的杂合体比率比预期的高, 而且纯合体存活率较低, 因此认为多态现象的维持与对杂合体选择有利有关。Sugita 等(1982)在日本三个地区采集的长牡蛎上, 测得 AAT-1 位点 3 个等位基因 A, B, C 的频率, 并发现纯合体 A/A 或 B/B 的存活率比杂合体 A/B 的存活率低, 而观察到杂合体比率比预期的高, 这也说明多态现象的维持可由杂合体的适合度较高来解释。

(七) 选 择

已知牡蛎是一自由交配的杂型群体, 个体间有很大的遗传变异性, 通过选择是可以培育出一个优良的新品种来。最近据 Mahon (1983) 的调查, 知从稚贝附着到最后成为商品规格时的存活率、生长速度和抗病力都是牡蛎育种的重要性状。从 Haley 等(1977)在美洲牡蛎上对生长速度的试验结果来看, 凡幼体生长最快的, 即最先附着的稚贝, 其生长也最快, 并发现在 3—4 龄个体上选择比在 2 龄个体上选择更为有效。

Newkirk (未发表)在食用牡蛎上也进行了生长速度的选择试验, 结果表明选择是同样有效的(表 7)。

已知世界上大多数牡蛎主要产区都发生过牡蛎大量死亡。加拿大东部牡蛎养殖业的恢复是通过自然选择使牡蛎对 Malpeque 病产生抗性的结果。同样, 特拉华的牡蛎通过自然选择对一种单孢子虫

表 7 食用牡蛎生长速度选择的初步结果 (Newkirk, 1980)

品 系	选择时亲代平均重量(克)	亲代重量范围(克)	一年后子代重量(克)
A	36.4	32.0—42.2	30.2
B	30.0	28.9—30.9	28.2
C	26.3	25.9—27.0	29.9
D	16.4	8.9—24.1	31.0
E	12.5	6.7—24.4	25.7
F	15.5	1.5—42.2	24.4

(MSX)产生抗性。Haskin 和 Ford (1978) 对美洲牡蛎进行了抗单孢子虫病的四代人工选择试验, 结果表明抗性比原来的野生种群大 8—9 倍。Beattie 等 (1978) 通过对长牡蛎抗夏季死亡率的亲本选择, 建立了 7 个全同胞系, 表明其中几个家系明显增加了抗性。一般认为抗病的遗传力是小的, 现在通过试验证明选择同样是有有效的。

(八) 讨 论

从已有资料看来, 牡蛎群体内或群体间都有大量的遗传变异, 因此可以认为对牡蛎进行选择育种是有效可期的。

牡蛎种间杂交的受精率, 幼体发育和杂种能育性同杂交亲本的亲缘远近有关。

牡蛎种间杂种, 一般死亡于幼体附着前, 但各人试验结果又有不同, 这可能与杂交亲本的基因型及幼体发育的环境条件不同有关。

某些牡蛎种间能杂交, 并且杂种是可育的。作者认为如果在牡蛎种内不同地理种群间进行杂交, 一方面能利用子一代的杂种优势如表现为抗病力强, 又能通过杂交育种法在子二代中开始进行选择, 也能培育出一个优良的品种来。

牡蛎的染色体数都为 $20(2n)$, 通过核型分析探讨牡蛎的种群分化和系统发生, 把牡蛎的分类提高到细胞学水平是有意义的。

已知近交的遗传效应是增加等位基因的纯合性, 使群体内的有害隐性基因得到表现。近交在牡蛎上也表现出衰退现象。

随着电泳技术的应用, 近年来对牡蛎种群遗传学也进行了研究, 这对了解种群的基因多态性, 包括等位基因在种群内的分布频率, 杂合性, 多态位点的比率和每一位点上的等位基因数目都是有意义的。

总之, 对牡蛎的遗传学研究目前已从杂交的个体水平、核型分析的细胞水平, 发展到对种群遗传变异分析的生化水平。看来把牡蛎的育种从混合选择提高为近交系的建立和诱发多倍体的利用是有潜力的。

参 考 文 献

- [1] 汪德耀、刘汉英, 1959. 牡蛎人工杂交的初步研究. 动物学报, 11(3): 283—295.
- [2] 周茂德、高允田、吴融, 1982. 太平洋牡蛎与近江牡蛎、褶牡蛎人工杂交的初步研究. 水产学报, 6(3): 235—241.
- [3] 妹尾秀实、堀重藏, 1929. マガキ、ケガキ、イワガキの相互受精に関する研究. 動物学雑誌(日), 41: 406—407.
- [4] 藤尾芳久, 1978. マガキ集團の遺伝分化. 水産育種, 3: 13—16.
- [5] 藤尾芳久、杉田真一, 1982. 養殖マガキのカタラーゼ遺伝子と生残率および生長との関連. 水産育種, 7: 34—38.
- [6] Amed, M. and Spark, A. K., 1967. A preliminary study of chromosomes of two species of oysters (*Ostrea lurida* and *Crassostrea gigas*). *J. Fish. Res. Board Can.*, 23: 2155—2159.
- [7] Ahmed, M., 1978. Cytogenetics of oysters. *Cytologia*, 38(2): 337—346.
- [8] Asif, M., 1978. Some observation on interspecific cross in three species of oysters from the coast of Karachi. *Pak. J. Zool.*, 10(2): 217—221.
- [9] Beattie, J. H., Hershberger, W. K., Chew K. K. Mahnken, C., Prentic, E. F. and Jone, C., 1978. Breeding for resistance to summertime mortality in the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*). Washington Sea Grant Rep. WSG 78-8, 13pp.
- [10] Buroker, N. E., Hershberger, W. K. and Chew, K. K., 1975. Genetic variation in the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*. *J. Fish. Res. Board Can.*, 32: 2471—2477.
- [11] Davis, H. C., 1950. On interspecific hybridization in *Ostrea*. *Science*, 111: 522.

- [12] Fujio, Y., 1979. Enzyme polymorphism and population structure of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*. *Tohoku J. Agric. Res.*, 30: 32—42.
- [13] Fujio, Y., Nakamura, Y. and Sugita, M., 1979. Selective advantage of heterozygotes at catalase locus in the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*. *Papan. J. Genet.*, 54: 359—366.
- [14] Fujio, Y. 1982. A correlation of heterozygosity with growth rate in the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*. *Tohoku J. Agric. Res.*, 33: 66—75.
- [15] Fujio, Y., Yamanaka, R. and P. J. Smith., 1983. Genetic variation in marine molluscs. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 49(12): 1809—1817.
- [16] Galtsoff, P. S. and Smith, R. O., 1932. Stimulation of spawning and cross fertilization between American and Japanese oyster. *Science*, 76: 371—372.
- [17] Gosling, E. M., 1982. Genetic variability in hatchery-produced Pacific oysters (*Crassostrea gigas* Thunberg). *Aquaculture*, 26: 273—284.
- [18] Haley, L. E. and Newkirk, G. F., 1977. Selecting oysters for faster growth. *Proc. World Mariculture Soc.*, 8: 557—565.
- [19] Hashin, H. H. and Ford, S. E., 1978. Development of resistance to *Minchinia nelsoni* (MSX) mortality in laboratory-reared and native oyster stocks in Delaware Bay. *Marine Fisheries Review*, 41(1—2): 54—63.
- [20] Leyama, H. and Akihiko, I., 1974. Chromosome numbers of ten species of four families of *Pterimorphia*. (*Bivalvia*). *Venus*, 33(3): 129—137.
- [21] Imai, T. and Sakai, S., 1961. Study of breeding of Japanese oyster, *Crassostrea gigas*. *Tohoku J. Agric. Res.*, 12: 125—171.
- [22] Lannan, J. E. 1971., Experimental self-fertilization of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, utilizing cryopreserved sperm. *Genetics*, 68: 599—601.
- [23] Lannan, J. E. 1972., Estimating heritability and predicting response to selection for the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*. *Proc. Natl. Shellfish Assoc.*, 62: 62—66.
- [24] Longwell, A. C. Stiles, S. S. and Smith, D. G., 1967. Chromosome complement of the American oyster *Crassostrea virginica* as seen in meiotic and cleaving eggs. *Can. J. Genet. Cytol.*, 9: 845—856.
- [25] Longwell, A. C. and Stiles, S. S. 1973. Oyster genetics and the probable future role of genetics in aquaculture. *Malacol. Rev.*, 6(2): 151—171.
- [26] Longwell, A. C. and Stiles, S. S., 1973 Gamete cross incompatibility and inbreeding in the commercial American oyster, *Crassostrea virginica* Gmelin. *Cytologia*, 38: 521—533.
- [27] Longwell, A. C., 1976. Review of genetic and related studies on commercial oysters and other pelecypod mollusks. *J. Fish. Res. Board Can.*, 33: 1100—1107.
- [28] Losee, E. 1978. Influence of heredity on larval and spat growth in *Crassostrea virginica*. In: J. W. Avant (Editor), *Proc. of The Ninth Annual Meeting, World Mariculture Society*, pp. 101—107.
- [29] Mahon, G. A., 1983. Selection goals in oyster breeding. *Aquaculture*, 33: 141—148.
- [30] Mallet, A. and Haley, L. E., 1979. Strain differences and the absence of heterosis in strain crosses of the American oyster. Presented at The Tenth Annual Meeting, World Mariculture Society.
- [31] Menzel, R. W., 1968. Hybridization in species of *Crassostrea*. *Proc. Natl. Shellfish Assoc.*, 58—June 1968 (Abstract).
- [32] Menzel, R. W., 1968. Chromosome number in nine families of marine pelecypod mollusks. *Nautilus*, 82(2): 45—53.
- [33] Menzel, R. W., 1971. Selective breeding in oysters. In: K. S. Price and O. L. Maarer (Editors), *Conference on Artificial Propagation of Commercially Valuable Shellfish (1969)*. University of Delaware, Newark, DE, pp. 81—82.
- [34] Menzel, R. W., 1973. Some species affinities in the oyster genus *Crassostrea*. *Bulletin of the American Malacological Union*, Inc. March 1973.

- [85] Menzel, R. W., 1974. Portuguese and Japanese oysters are the same species. *J. Fish. Res. Board Can.*, 31(4): 453-456.
- [86] Newkirk, G. F., Haley, L. E., Waugh, D. L. and Doyle, R. W., 1977. Genetics of larvae and spat growth rate in the oyster, *Crassostrea virginica*. *Mar. Biol.*, 41: 49-52.
- [87] Newkirk, G. F., 1978. Interaction of genotype and salinity in larvae of the oyster *Crassostrea virginica*. *Mar. Biol.*, 48: 227-234.
- [88] Newkirk, G. F., 1980. Review of the genetics and potential for selective breeding of commercially important bivalves. *Aquaculture*, 19: 209-228.
- [89] Newkirk, G. F. and Haley, L. E., 1982. Progress in selection for growth rate in the European oyster, *Ostrea edulis*. *Marine Biol.*, Progress series, 10: 77-79.
- [40] Rodriguez-Romero, F et al., 1978. Cytogenetics study of an oyster population of the species, *Crassostrea virginica* Gmelin, from the coast of Tabasco, Mexico. *Venus*, 37(2): 83-86.
- [41] Rodriguez-Romero, F. et al., 1978. The karyotype of *Crassostrea rhizophorae*. *Venus*, 38(2): 135-140.
- [42] Rodriguez-Romero, F. et al., 1979. Comparative analysis of the two oyster species of the genus *Crassostrea*: *C. virginica* and *C. corteziensis*. *An. Cent. Cien. Mar. Limmol. Univ. Nac. Auton. Mex.*, 6(1): 19-23.
- [43] Rodriguez-Romero, F. et al., 1979. Distribution of "G" bands in the karyotype of *Crassostrea virginica*. *Venus*, 39(3): 180-184.
- [44] Rodriguez-Romero, F. et al., 1979. The chromosome pericentric inversion as an adaptive mechanism in the karyotype of three species of *Crassostrea*. The American Malacological Union. Inc. Forty-fifty Annual Meeting, August 5-7, 1979.
- [45] Schaal, B. A. and Anderson W. W., 1974. An outline of techniques for starch gel electrophoresis of enzymes from the American oyster *Crassostrea virginica* Gmelin. Tech. Rep. Ser. Georgia Mar. Sci. Cent. Savannah. Ga. 74(3): 1-17
- [46] Singh, S. M. and Zouros, E., 1978. Genetic variation associated with growth rate in the American oyster (*Crassostrea virginica*). *Evolution*, 32(2): 342-353.
- [47] Stanley, J. B., Allen, S. K. Jr. and Hidu, H., 1981. Polyploidy induced in American oyster, *Crassostrea virginica*, with cytochalasin B. *Aquaculture*, 23: 1-10.
- [48] Stanley, J. B., Hidu, H. and Allen, S. K. Jr., 1984. Growth of American oysters increased by polyploidy induced by blocking meiosis I but not meiosis II. *Aquaculture*, 37: 147-155.
- [49] Stiles, S. S., 1978. Conventional and experimental approaches to hybridization and inbreeding research in the oyster. In: J. W. Avault (Editor). Proc. in the Ninth Annual Meeting, World Mariculture Society, pp. 577-586
- [50] Sugita, M. and Fujio, Y., 1982. Effect of genotypes at the Aat-1 locus on the survival and growth rates in the cultured oyster. *Tohoku. J. Agric. Res.*, 33: 42-49.
- [51] Wilkins, N. F., 1981. The rationale and relevance of genetics in aquaculture: an overview. *Aquaculture*, 22: 209-228.

更
正

本刊1984年第8卷第4期第341页的图2应为图3,图3应为图2。特此更正。
谨向作者和读者致歉。