

文章编号:1000 - 0615(2006)01 - 0130 - 08

综述 ·

关于贝类遗传改良几个问题的讨论

张国范, 刘 晓

(中国科学院海洋研究所, 山东 青岛 266071)

关键词: 养殖贝类; 遗传改良; 杂交; 系统选育; 分子育种; 性状退化

中图分类号: Q953; Q959; S917

文献标识码: A

Theory and method of genetic improvement in mariculture mollusks : a review

ZHANG Guo-fan, LIU Xiao

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

Abstract: A strategy to improve aquaculture mollusks in genetics, which involve the theory, method, material and application system, is very important for the sustainable development of the marine molluscan breeding and industry. Selection and hybridization as the traditional way have proved effective in the genetic improvement of mariculture mollusks. The growth had increased significantly by selective breeding in oysters as well as the resistance to MSX and QX disease. A frame chart of genetic improvement of mollusks had been derived from the breeding application of abalone and scallop. The systematic breeding with selection and hybridization has a substantial progress based on the family establishment in *Haliotis discus hannai*, *H. diversicolor*, *Argopecten irradians*, *Chlamys farreri* and *Pinctada mantensii*. The first self-fertilized family of bay scallop had been established in the 1999 and then a series of family lines with different traits have been succeed and formed the basic element of genetic breeding. The hybridization of Pacific abalone between different populations with a large genetic distance has showed a remarkable traits. The hybrid of Pacific abalone has applied to improve the traits of growth and resistance in the aquaculture and 98 % seed used in the farming is hybrid. The hybridization among populations has used in other mariculture mollusks such as zhikong scallop, bay scallop, pearl oyster and small abalone. Hybridization among different populations and systematic and massive selection are the dominant approaches in the genetic improvement of mollusks. So far in China the material system for molluscan genetics and breeding is more considerable as well as the basic theory of heritability, heterosis, inbreeding depression, genetic-environment interaction for the genetic improvement. The different lines have been produced by self-fertilization, inbreeding and crossing and some self-fertilized lines of bay scallop have been bred to F₄ successively. The color traits heritable are useful as the marker of selective breeding. It is necessary to deal with the molecular marker-assisted selection and design breeding. The molluscan mortality happened in aquaculture was mainly resulted from the physiological depression under the interaction of genetics and environment. So the phenomena of minimization and abnormal mortality in the mariculture mollusks should be described as "trait depression".

Key words: mariculture mollusk; genetic improvement; hybridization; systematic selection; molecular breeding; trait depression

收稿日期: 2004-11-24

资助项目: 国家 863 计划(2003AA603023 和 2004AA626070); 国家自然科学基金(30371117)

作者简介: 张国范(1954 -), 男, 辽宁海城人, 研究员, 博士生导师, 从事贝类遗传育种研究。Tel: 0532 - 82898701, E-mail: ggzhang@ms.qdio.ac.cn

贝类大多为雌雄异体,少数种类是雌雄同体,在雌雄异体的种类也有部分个体表现为雌雄同体,而且雌雄异体型贝类还常有性转变现象。养殖贝类大多行体外受精并具有配子量大、子裔数量多等特点。野生型贝类表型方差大,遗传变异水平高。可见,贝类是一群比较独特的动物,其生殖方面的某些特性与作物的共同点甚至超过与高等动物的共同点。因此仅依靠脊椎动物或植物的育种方法,难以解决好贝类的种质改良问题。

作为常规的育种手段,杂交、选择等方法在贝类的遗传改良中已取得成效。国际上通过定向选择,食用牡蛎(*Ostrea edulis*)^[1]和悉尼岩牡蛎(*Saccostrea commercialis*)^[2]的生长速度得到显著提高、美洲牡蛎(*Crassostrea virginica*)对MSX具有较强的抗性^[3];日本马氏珠母贝(*Pinctada fucata martensii*)经过定向选育壳宽得到增加^[4]。我国在皱纹盘鲍(*Haliotis discus hannai*)^[5]、杂色鲍(*H. diversicolor*)^[6]、海湾扇贝(*Argopecten irradians*)^[7]、栉孔扇贝(*Chlamys farreri*)^[8]、马氏珠母贝(*Pinctada martensii*)^[9]等的遗传改良研究也取得进展,杂交技术已在皱纹盘鲍产业中得到广泛应用^[10]。近年来,作者选择皱纹盘鲍和海湾扇贝等不同生殖类型的贝类,利用传统的杂交和选择手段及分子标记辅助育种技术开展贝类的遗传改良研究。本文对目前我国贝类遗传改良中一些亟待解决的理论和方法问题进行讨论,同时也为我国贝类遗传育种体系的建设提供思路。

1 贝类遗传改良的理论基础

1.1 遗传力

遗传力是数量性状最重要特征值之一,主要包括广义遗传力、狭义遗传力和现实遗传力。广义遗传力是指数量性状基因型方差占总表型方差的比例;狭义遗传力是指数量性状的加性方差占总表型方差的比例;现实遗传力是指对数量性状进行选择时,通过亲代获得的选择效果与子代能得到的选择反应大小所占的比值。

遗传力在育种中的主要作用在于评判性状表型值作为育种值的可靠性。表型值可能是基因型值的近似值,对表型值的选择可看作是一种近似于依据基因型值的选择。但必须注意的是在基因型值中,只有加性效应成分才能真实遗传,所以只有对基因型值中加性成分的选择才是有效的。因此,更确切的说法应该是,表型值对加性效应值的近似程度越高,则选择效率越高。表型值对加性效应值的近似程度取决于狭义遗传力 h^2 , h^2 越大则近似程度越高,当 h^2 等于1时表型值等于加性效应值。遗传力在制订育种策略时也有重要指导作用,如果目标性状遗传力高可采用选择路线,反之则采用杂交路线。但在实际育种时选择和杂交交替使用。

从目前的研究结果可以看出,贝类生长的遗传力大多为0.10~0.69^[1-2,11-14]。不同遗传背景材料和发育阶段的生长遗传力变化较大,而且成体生长遗传力一般大于幼

体,这就更有利于选择育种^[1,11]。对日本马氏珠母贝的研究表明,壳宽和贝壳凸度性状的现实遗传力分别为0.47和0.35^[4]。抗性遗传力的研究较少,缺乏系统数据。从已有的一些结果可以看出,贝类抗病力的遗传力是比较低的,但经过合适的选择,其抗病力也会得到显著提高^[3,15]。

遗传力大小取决于所有方差组分,因此遗传力不仅是数量性状的特征,而且也是群体和个体所处的环境特征。当阐述某一性状的遗传力时,应理解为它属于特定环境下的一个特殊群体。

1.2 杂种优势

杂种优势已成为近一个世纪以来生物学领域最具挑战性的问题之一,原因在于杂种优势对生物生产的巨大作用及杂种优势复杂的遗传学机制。从上个世纪初人们发现杂种优势这一重要生物学现象后,其遗传学基础研究就没有停止过。Shull^[16]首先发现玉米杂交F₁与纯合的双亲性状的算术平均值相比具有优势,并定义为杂种优势(Heterosis)。Davenport^[17]认为这种现象的遗传学基础是一种基因互补性的显性效应。近一个世纪以来,人们以不同材料和方法研究杂种优势的遗传学基础,得到的结论不尽相同,除显性效应外^[17],还有超显性^[18]和上位效应^[19]等。产生不同结论的原因与使用不同的实验材料和检测方法等有关。

贝类杂种优势的机理研究还较少,有结果表明长牡蛎(*C. gigas*)杂种优势的遗传学机理是显性、超显性和上位效应^[20-22];而野生型群体间的杂交发现,皱纹盘鲍的杂种优势是由显性效应和上位效应^[23]产生的。

对杂种优势性质的不同解释表明仅靠表型数量性状研究,如世代的性状平均值、双列杂交及协方差分析等,难以清楚解释杂种优势遗传机理^[24],而且其结论也可能相互矛盾^[25]。分子生物学技术的发展为解决这个问题提供了新的手段。但仅在杂合性分析等全基因组水平的研究也难于准确理解产生杂种优势的原因。分子生物学技术与表型数量性状相结合的QTL(quantitative trait loci)定位技术可能成为杂种优势遗传机理研究的一把钥匙。QTL与分子标记的连锁关系、QTL精细定位与多态性、QTL间及与环境互作等研究可能为杂种优势机理的揭示提供帮助。

1.3 近交衰退

近交是指具有一定亲缘关系的个体交配,其极端形式是同一个体的自交。近交的显著实际结果是繁殖力和生理机能相关性状的表型平均值的降低,即适合度下降,这种现象即为近交衰退(inbreeding depression)。近交衰退的遗传学解释主要有两点:即有害隐性基因的暴露和多基因平衡被破坏。

建立纯系或近交系,对获得杂种优势或研究杂种优势的遗传机理有重要作用。在实际应用方面,通过近交可淘汰隐性有害基因,但这对性状改良的作用不大^[26],其应用

主要在于通过近交系间的杂交获得杂种优势。因此,当出于应用目的建立近交系时,须考虑亲本的基因型差异,以提高近交系间杂交的配合力(combining ability)。经过5~10代的选育,带有纯合有害基因的个体逐渐被淘汰,子代性状逐渐稳定,最终可将群体分离为不同基因型的品系。由于贝类多子裔的生物学特性,通过近交或自交培育新品种的进度将快于其它高等动物。

在贝类苗种繁育过程中,通常采用数量较少的繁殖亲本。如果采用连续人工繁育群体则近亲配子结合的概率增加,从而导致由近交引起的适合度降低。已有许多研究报道了近交对贝类幼体、稚贝和成贝生长与存活的显著影响^[7, 27-32]。然而也有报道认为近交对贝类的生长和存活没有明显的影响^[33]。在目前所研究的野生型贝类大多都存在杂合子缺失现象^[34],这说明贝类在进化上已经产生了一定程度的近交适应。

近交所导致的经济数量性状退化程度与亲本的遗传结构、近交代数和养殖环境等有关。特别重要的是,在研究贝类早期生长发育阶段的生长和成活效应时,须充分考虑母本效应对结果的影响。为避免近交效应,在实际应用时需保持足够的有效繁殖亲本数,如果是随机交配,群体的最小有效繁殖亲本群体雌雄各不应少于50个^[35-37]。每代的近交系数增加值低于0.02对其适合度不会有明显的影响。此外,在实际生产中还应保持一定数量的家系,用于生产杂交苗种。

1.4 基因型与环境互作

品种(品系)的稳定性和适应性是遗传改良的重要目标之一。当基因型与环境存在互作效应($G \times E$)时,表现型(P)并非基因型(G)与环境效应(E)的简单相加,而是等于基因型、环境效应和互作效应三者之和($P = G + E + G \times E$)。因此,由于基因型与环境互作效应的存在,导致基因型在不同环境条件下的表型不一致。

目前国内外许多研究报道了温度、盐度和饵料等因素对贝类幼体、稚贝或成贝的生长、存活等方面的影响,但有关贝类基因型与环境互作仅在美洲牡蛎^[38]、贻贝(*Mytilus edulis*)^[39]、硬壳蛤(*Mercenaria mercenaria*)^[40]、海湾扇贝^[41]、皱纹盘鲍^[42]有报道。目前有关基因型与环境互作的研究主要包括两个方面:1)在不同环境、不同的基因型表型稳定性;2)群体或品系内近交和杂交子代在不同环境条件下各生长期的生长和存活比较,近交退化或杂种优势与环境条件的关系。然而,这些研究还仅分析了基因型与环境的相互作用是否显著,尚未能对基因型与环境互作方差和环境方差作进一步分解。

2 贝类遗传改良的材料体系

贝类遗传育种研究成果水平及遗传改良进度,很大程度上依赖于基础材料的系统性,而系统的实验材料是需要长期连续积累的。具有不同表型性状和遗传背景的实验

材料是选择和杂交育种的基础,也是实现谱系化的前提。谱系化对于确定亲缘关系,防止近交有重要意义。

2.1 育种材料

贝类育种的基础材料主要指各种不同遗传背景的近交系或纯系。雌雄异体型贝类可通过近交建立近交系,并通过连续多代的近交获得初级纯系或纯系。雌雄同体型贝类在纯系的构建方面具有优势,可通过自交获得自交系及纯系。通过自交,基因位点的纯化速度远快于近交,每自交1代,基因组纯合位点比例增加50%,在连续自交6代后,纯合位点比率可达到98.4%,接近于纯系。

海湾扇贝为雌雄同体,在人工控制条件下,可异体受精,也可自体受精。同一个体的雌雄配子分离技术、个体间异体授精技术均已成功,2个个体就可构成一组双列杂交实验。目前作者实验室已建立了一批不同遗传背景及不同壳型、壳色表型特征的海湾扇贝自交家系^[7]和杂交家系^[43],并获得连续多代的自交系。通过杂交-自交-选择方法培育的海湾扇贝“中科红”选育系的橘红壳色性状已稳定,肉柱百粒重比常规品种增加29%。

典型的雌雄异体型贝类如虾夷扇贝(*Patinopecten yessoensis*)和栉孔扇贝等也有部分雌雄同体个体。对其雌雄同体个体进行自交实验,子代可存活。雌雄同体个体的存在及自交的可行性为加快贝类纯系的培育提供了一条捷径。通过雌(雄)核发育^[44,45]或性转化等方法也可制备贝类纯系,但技术难度较大。

2.2 遗传材料

虽然分子生物学和统计学的发展解决了野生型材料利用的一些问题,但在机理研究方面,如果没有理想的材料将使研究的难度大为增加,甚至无法获得预期结果。 F_2 群体虽可用于构建遗传连锁框架图谱,但难以获得高密度图谱。为了适应分子生物学技术的发展需要,需构建贝类回交群(backcross, BC1)和重组近交系(recombinant inbred, RI)^[46]等,以加快贝类育种进度和开展遗传学研究。同时,将遗传材料和育种材料相结合,可缩短新技术与实际应用的距离。

3 贝类的遗传改良技术

3.1 遗传改良技术框架

群体和系统(家系)选择、近(自)交和杂交等是贝类遗传改良的最基本方法,家系是系统选育的基础(图1)。以野生群体为基础,通过大样本随机交配,获得育种初级选群。根据遗传背景的不同可以建立多个初级选群。按照性状分离情况确定初级选群的选择参数,经过连续几代的定向选择,可获得性状优良的选育系。在初级选群的基础上可挑选目标性状优良的个体进行单配(配对交配)近交或自交,建立近交家系或自交家系。为使更多基因得到聚合,可在初级选群间杂交后,再建立近交系或自交系,为新品种的培育奠定基础。淘汰了有害基因型的自交系或近

交系间的杂交可能产生杂种优势并可直接应用。可通过多个不同遗传组成的群体经过完全随机交配后构建育种基础群。分子标记辅助选育在选择过程中有重要作用,除

基因型的鉴别外,对于缺乏表型标记的育种材料也需要分子标记。在遗传改良的同时,可通过生态系保存的方法对土著种质资源进行保存和保护。

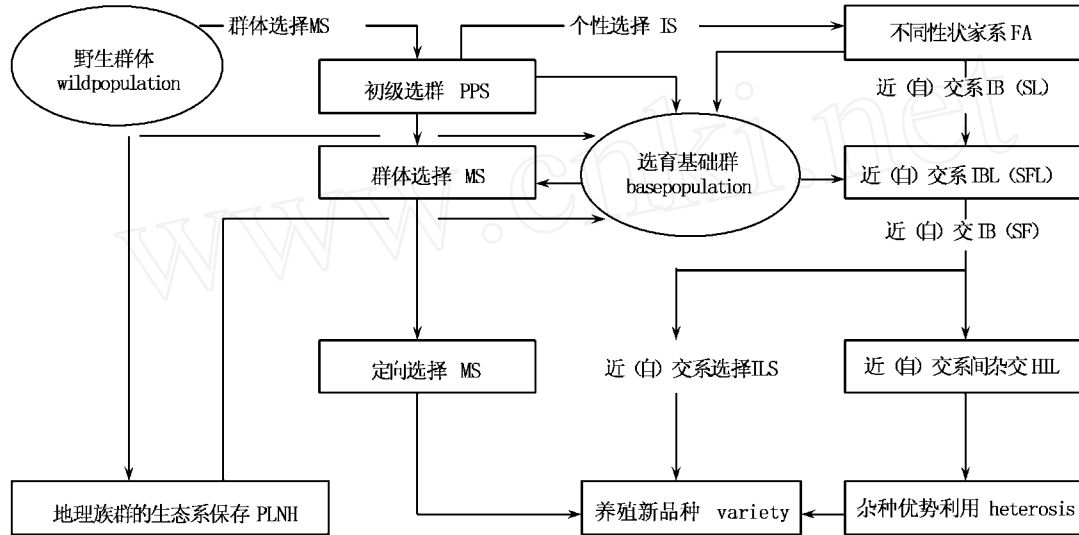


图1 贝类遗传改良技术流程示意图

Fig. 1 A sketch map of genetic improvement in mollusk

MS: mass selection, IS: individual selection; PPS: Primary population for selection; FA: family with different trait; IB: inbreeding; SF: self-fertilization; SFL: self-fertilization line; IBL: inbred line; SLS: self-fertilization line selection; ILS: inbred line selection; HIL: hybridization among the inbred (self-fertilized) lines; PLNH: preservation of local race in natural habitat.

3.2 选择与表型性状

贝类的表型性状大体可以分为3类,即质量性状,如壳色、壳型等;数量性状,如生长、壳形态等;阈性状,如存活率等^[26]。数量性状和阈性状大多是由多个微效基因和少数主效基因控制的,而这些微效和主效基因的效应又是可以累加的,通过累代选育可使生长和成活等目标性状得到明显改良。

大多数经济贝类都具有繁殖力强,表型方差大等生物学特性,通过选择方法改良其性状的潜力很大,而且还适于进行高强度选择。大多数贝类对于选择具正向反应^[1,4,11]。优良性状亲本的选择是通过挑选能满足期望表型性状的个体来实现的。因此,在开始育种前,需估算亲本的遗传参数及与表型的相关性。通过选择,实现性状改良的速率取决于选择的准确性、性状的遗传和表型方差及协方差、各性状经济性、选择强度及世代间隔等。

贝类的壳色等表型标记可以用于育种^[47-48]。贝类壳色比较丰富,而且其遗传机制较为复杂。依据我们的研究结果,贝类壳色为质量性状,就单一壳色来说可能由一对基因控制。通过建立近(自)交系可使壳色得到纯化,对于雌雄同体型贝类来说,只需1代自交就可获得壳颜色基因纯合的选系。而对于雌雄异体型贝类来说情况

比较复杂,如果是隐性性状,也只需选择性繁育1代就可达到位点纯合;但如果是显性性状,则需要若干代的选育,在这种情况下,引入分子标记辅助技术可大大提高选育效率。壳颜色的纯化可以和生长速度等数量性状的改良同步进行,即可进行质量性状和数量性状的协同选择,也可分别选育后通过杂交技术将质量性状和数量性状进行整合。研究贝类的表型性状并开发表型性状标记系统有利于提高选育效率。

3.3 杂交与杂种优势应用

目前我国的贝类一般在养殖4~6年就可能发生严重的异常死亡^[49],造成这种情况的主要原因与使用未经改良的野生型种质有关。养殖所用野生型亲贝在有性繁殖过程中因不同基因型的分离和重组导致敏感基因型的产生,使子代一些个体对胁迫环境或某些病原体敏感性增加,并成为养殖群体周期性大规模死亡的内在诱因之一。通过具有不同基因型、远距离地理群体间的杂交有可能减少胁迫环境或病原敏感基因型的纯合子频率,提高群体抗性水平;同时由于杂交使与抗性和生长等性状相关基因重组的机会增加,或使不利基因处于隐性状态,而使经济数量性状,特别是抗性性状得到改良。

杂种优势是普遍存在的一种重要生物学现象,美国

从 1930 年采用杂交技术生产玉米 (*Zea mays*), 60 年间玉米的单产增加了 4 倍^[24, 50]; 我国的水稻 (*Oryza sativa*) 杂交技术在世界粮食增产中也做出了巨大的贡献^[51]。

远缘杂交常因亲缘关系较远而出现杂交不亲和、幼体不成活、杂种 F_1 不育或育性差和“疯狂”“分离等”远缘杂交综合征”。这是贝类种间杂交的研究报道很多^[52-59]但实际应用却很少的重要原因。远缘杂交是针对常规育种难以解决的问题或旨在人工创造新类型而制定的育种策略, 其潜在的遗传变异性很大, 但技术难度高, 一般多为常规育种的中间材料。

群体遗传学研究表明, 大多数所研究过的贝类其不同地理群体间都存在明显的基因频率和基因型差异, 差异大小与空间距离和隔离状态有关; 贝类普遍存在的群体内近交现象, 是导致 93% 以上自然群体发生 Hardy-Weinberg 负向偏离^[34]的主要原因。近交繁殖能够产生新的变异并有可能被随机地保留固定下来, 即产生遗传漂变, 而遗传漂变为新的物种形成提供了遗传学基础, 是贝类物种数量多的一个可能原因。据此我国科学家^[34]提出了贝类不同遗传背景的群体间杂交可能获得杂种优势的思想, 并在皱纹盘鲍^[5, 60]和栉孔扇贝^[8]等种类中得到验证。空间相距远或遗传距离远的群体间的种内杂交称为“远距离杂交”。这种杂交不存在配子亲和性和发育等方面的障碍, 可直接应用推广, 也可为选择育种提供基础材料。远距离杂交的关键是获得强优杂交组合。贝类远距离杂交比较容易获得杂种优势与其自然群体存在普遍的近交和高遗传负荷^[22]有关。

1997 年前我国主要采用野生种鲍进行皱纹盘鲍的苗种繁育, 产量增加速率很慢, 而且在养殖了几年后发生了严重的异常死亡, 导致我国北方皱纹盘鲍的养殖业几近崩溃。从 1997 年开始采用远距离种内杂交技术, 使养殖鲍生长速度和成活率显著提高^[6]。2003 年的产量比 1998 年增加了 7~8 倍(图 2)。

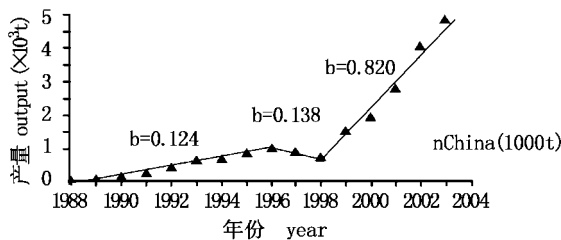


图 2 中国皱纹盘鲍(包括杂交鲍)的总产量

Fig. 2 The total aquaculture output of Pacific abalone (hybrid involved) in China

两个取自不同种群、具有不同遗传背景个体之间的杂交与两个品系间的杂交在理论上有所相近之处, 特别是经过交配选择后, 常能获得具有应用价值的杂种优势。

但交配策略也影响杂种优势的获得, 如果是不同地理群体间的多个体的随机混交, 则杂种优势率与纯系间杂交相比将降低一半^[24], 这对于大多表现为中亲杂种优势类型的贝类来说, 将会影响杂种优势的利用价值。在生产上稳定、高效率利用杂种优势还是需要制备近交系或纯系, 再通过不同遗传背景的选系间的杂交以获得强杂种优势组合。

此外, 在杂种优势利用的同时, 通过具有杂种优势的群(个)体间的连续多代顶群选择和杂交, 使生长、抗逆等数量性状的基因得到聚合, 使其所有杂交后代都表现出某一预期性状^[61], 并最终培育成一个具有明显性状优势的新品种。

3.4 分子标记辅助育种

分子育种是指在现代分子生物学理论指导下, 将现代生物技术与经典遗传育种相结合, 以基因型筛选为主、结合表型筛选培育良种的方法。

由于分子标记的基因型是可识别的, 使基因型的直接选择成为可能。如果目标基因与某个分子标记紧密连锁, 那么通过对分子标记基因型的检测, 就可获知目标基因型。因此, 我们能够借助分子标记与经济数量性状的关系对目标性状的基因型进行选择, 提出新的育种目标、设计方案和技术路线, 指导育种、加快育种进程, 以实现精确育种, 这就是分子标记辅助选择育种 (molecular marker-assisted selection, MAS)。高密度的遗传图谱是实现 MAS 的一个比较长期的目标, 除了往图谱上增加更多的标记之外, 还有几种方法可以显著的增加图谱的密度: 发展物理图谱, 并用一套共同的标记将其与遗传图谱整合; 通过将 Type I 标记定位到图谱上, 并与图谱信息含量高的水产品种如斑马鱼进行比较作图。这些努力将最终使我们能够精确定位控制形态或者产量性状的基因并最终克隆它们, 从而能够直接根据基因型而不是中性的分子标记进行选择, 即所谓的基因辅助育种 (gene-assisted selection, GAS)^[62]。在分子辅助选育基础上, 通过人工操作对重要经济数量性状各基因的所有等位基因^[63]进行有效控制, 则可实现设计育种 (breeding by design), 并由此培育出超级新品种。

分子标记辅助育种、基因辅助育种和设计育种技术的发展, 标志着高效的分子育种时代的到来。水稻等作物分子育种已经取得一些重要进展^[64], 在贝类等这方面的研究还很少, 仅获得一些有效的标记, 应用于育种还需做更多的工作。

4 关于贝类“种质退化”的讨论

按照 19 世纪德国生物学家魏斯曼 (A. Weismann) 定义的“种质”(germplasm) 是指以染色体为载体的、可通过生殖细胞在亲子间稳定相传的遗传物质。通常人们也将遗传物质在传代过程及个体发生、生长、生殖中的行为规

律,即遗传规律一并称为种质。因此,所谓的“种质退化”就是遗传退化(genetic depression)。有观点认为在皱纹盘鲍、栉孔扇贝、海湾扇贝、马氏珠母贝等我国养殖贝类的大规模死亡主要原因是“种质退化”。

目前我国养殖的贝类几乎全部是野生型,如果说某种贝类发生了遗传衰退,其在 DNA 水平上将表现出遗传多样性降低,并在生长、抗性等性状方面表现为低值化。造成遗传衰退的最主要原因之一是近交,这一结论已经被大量的实验所证实^[7, 64]。但贝类如同其他有性繁殖的动物一样,如果子裔数量足够多、行随机交配,则以杂合度为度量指标的遗传多样性在一定世代后将得到恢复^[65]。因此,对近交可能导致遗传衰退的主要因子是发生“瓶颈效应”(bottleneck effect)时的有效繁殖群体大小(N_e)^[66, 67]、子代个体数、交配方式和近交持续代数等。从理论上讲, N_e 雌雄亲本大于 50 的随机交配群体,对子代的遗传多样性和适合度都不会造成显著影响。如栉孔扇贝等养殖贝类即使是在发生了严重的死亡事件后,在海区自然繁殖时 N_e 也不会小于 100,且每个雌性亲本一次性产卵少则数十万,多则上千万,且完全随机交配。因此,由近交导致的遗传衰退可能性较小。更何况贝类杂合子缺失^[34]是一种普遍现象,这说明贝类对近交并非是非常敏感的。因此,即使存在一定程度的近交,也不会对贝类适合度和种群结构造成显著的负面影响。

生产实践证明,我国目前所养殖的贝类,即便是曾发生过大规模死亡,在遗传学上也未发现足以使其发生异常死亡的退化现象。而且,看起来发生了“种质退化”的贝类,在获得较好的生活环境后,其生理机能也可得到恢复,甚至可以重新进行繁殖。目前各地频繁发生的养殖贝类大规模死亡事件很少能找到与遗传衰退有因果关系的证据,但与养殖密度过大,养殖环境恶化,敌、病害生物增加、养殖模式粗放等养殖环境和技术原因关系密切的证据是直接而明确的^[49, 68-70],也有与管理不当相关的证据^[71]。笔者认为,目前发生的养殖贝类异常死亡大多是环境胁迫导致遗传基础脆弱的养殖对象生理机能退化以至崩溃的结果,即一种环境-遗传作用综合症。因此,在大多数情况下采用“性状退化”的概念可能更为准确。

我们应该通过综合途径解决目前存在的异常死亡问题,其中杂种优势的应用和良种化无疑是实现贝类养殖产业可持续发展目标的迅捷高效途径;而养殖技术的优化及针对目标选育种质的适宜培育技术将是实现高产、稳产的必要辅助措施,其中借鉴农业技术,改革贝类的“养殖制度”,采用合理的放养密度及不同物种之间的间养、轮养措施则有利于缓解专一性病原生物对养殖贝类的侵害,减轻病害的发生频率和强度。在我国海水养殖产业高强度、长周期发展进程中,遗传改良型种质必将占主导地位,但也必须加强养殖技术和环境的配套技术,做到“良种、良技、良境”,以实现产业的可持续发展。

阚华勇、邓岳文、郑怀平等同志对本文提供了有益建议,特此致谢。

参考文献:

- [1] Newkirk G F, Haley L E. Selection for growth rate in the European oyster, *Ostrea edulis*: response of second generation groups[J]. Aquac, 1983, 33:149 - 155.
- [2] Nell J A, Sheridan A K, Smith I R. Progress in a Sydney rock oyster, *Saccostrea commercialis* (Iredale and Roughley) [J]. Aquac, 1996, 144:295 - 302.
- [3] Ford S E, Figueras A J, Haskin H H. Influence of selective breeding, geographic origin, and disease on gametogenesis and sex ratios of oyster, *Crassostrea virginica*, exposed to the parasite *Haplosporidium nelsoni* (MSX) [J]. Aquac, 1990, 88:285 - 301.
- [4] Wada K T. Breeding study of the pearl oyster, *Pinctada fucata martensii* [J]. Bull Natl Res Inst Aquaculture, 1984, No 6: 79 - 157.
- [5] 张国范,王继红,阚华勇,等.皱纹盘鲍中国群体和日本群体的自交与杂交 F1 的 RAPD 分析[J].海洋与湖沼,2002,33(5):484 - 491.
- [6] 柯才煊,田越.杂色鲍与皱纹盘鲍、盘鲍杂交初步研究[J].海洋科学,2000,24(12):39 - 41.
- [7] 张国范,刘述锡,刘晓,等.海湾扇贝自交家系的建立与自交效应[J].中国水产科学,2003,10(6):441 - 445.
- [8] 刘小林,常亚青,相建海,等.栉孔扇贝中国种群与日本种群杂交一代的中期生长发育[J].水产学报,2003,27(3):193 - 199.
- [9] 王爱民,石耀华,周志刚.马氏珠母贝不同地理种群内自繁和种群间杂交子一代形态性状参数及相关性[J].海洋水产研究,2004,25(3):39 - 45.
- [10] 张国范,刘晓,阚华勇,等.贝类杂交及杂种优势理论与技术研究进展[J].海洋科学,2004,7:54 - 60.
- [10] Zheng H, Zhang G, Liu X, et al. Different responses to selection in two stocks of the bay scallop, *Argopecten irradians irradians* Lamarck (1819) [J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2004, 313, 213 - 223.
- [11] Hedgecock D, Cooper K, Hershberger W. Genetic and environmental components of variance in harvest body size among pedigree Pacific oyster *Crassostrea gigas* from controlled crosses [J]. Journal of Shellfish Research, 1991, 10(2): 516.
- [12] Hadley N H, Dillon RT, Manzi J J. Realized heritability of growth rate in the hard clam *Mercenaria mercenaria* [J]. Aquac, 1991, 93: 109 - 119.
- [13] Crenshaw J W, Heffernan P B, Walker R L. Effects of growth out density on heritability of growth rate in the northern quahog, *Mercenaria mercenaria* (Linnaeus, 1758) [J]. Journal of Shellfish Research, 1996, 15: 341 - 344.
- [14] Wada K T. Genetic selection for shell traits in the Japanese pearl

- oyster, *Pinctada fucata martensii* [J]. Aquac, 1986, 57:171 - 176.
- [15] Haskin H H, Ford S E. Mortality patterns and disease resistance in Delawaer Bay oyster [J]. Proceedings of National Shellfish Association, 1978, 68: 80.
- [16] Shull G H. The composition of field maize [J]. Report of the American Breeders Association, 1908, 4 :296 - 301.
- [17] Davenport C B. Dominance as the major genetic basis of heterosis in rice [J]. Science, 1908, 28:454 - 455.
- [18] Hull F H. Recurrent selection for specific combining ability in corn [J]. Journal of American Society of Agronomy, 1945, 37: 134 - 145.
- [19] 余四斌, 李健雄, 徐才国, 等. 上位性效应是水稻杂种优势的重要遗传基础 [J]. 中国科学 (C 辑), 1998, 28 (4) :333 - 342.
- [20] Hedgecock D, McGoldrick D J, Bayne B L. Hybrid vigor in Pacific oysters: an experimental approach using crosses among inbred lines [J]. Aquac, 1995, 137:285 - 298.
- [21] Hedgecock D, McGoldrick D J, Manahan J, et al. Quantitative and molecular genetic analysis of heterosis in bivalve molluscs [J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 1996, 203: 49 - 59.
- [22] Launey S, Hedgecock D. High genetic load in the Pacific oyster *Crassostrea gigas* [J]. Genetics, 2001, 159: 255 - 265.
- [23] 邓岳文. 皱纹盘鲍数量遗传与育种研究 [D]. 中国科学院海洋研究所博士论文, 2005.
- [24] Lamkey K R, Edwards J W. The quantitative genetics of heterosis [A]. Coors J G, Pandey S (ed.): Proceedings of the International Symposium on the Genetics and Exploitation of Heterosis in Crops [C]. Mexico City, Mexico. 1999. 31 - 48.
- [25] Stuber C W, Lincoln S E, Wolff D W, et al. Identification of genetic factors contributing to heterosis in a hybrid from two elite maize inbred lines using molecular markers [J]. Genetics, 1992, 132 (3) :823 - 39.
- [26] Falconer D S, Mackay T F C. Introduction to quantitative genetics [M]. Longman Group Limited. UK, 1996, 236 - 244.
- [27] Longwell A C, Stiles S. Gamete cross incompatibility and inbreeding in the commercial oyster, *Crassostrea virginica* Gmelin [J]. Cytologia, 1973, 38: 521 - 533.
- [28] Mallet A L, Haley L E. Effects of inbreeding on larval and spat performance in the American oyster [J]. Aquac, 1983, 33: 229 - 235.
- [29] Beaumont A R, Budd M D. Effects of self-fertilization and other factors on the early development of the scallop *Pecten maximus* [J]. Marine Biology, 1983, 76: 285 - 289.
- [30] Beaumont A R, Beveridge C M, Budd M D. Selection and heterozygosity within single families of mussel *Mytilus edulis* L [J]. Marine Biology Letter, 1984, 4: 151 - 161
- [31] Beattie J H, Perdue J, Hershberger W, et al. Effects of inbreeding on growth in the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) [J]. Journal of Shellfish Research, 1987, 6: 25 - 28.
- [32] Ibarra A M, Cruz P, Romero B A. Effects of inbreeding on growth and survival of self-fertilized catarina scallop larvae, *Argopecten circularis* [J]. Aquac, 1995, 134: 37 - 47.
- [33] Lannan J E. Broodstock management of *Crassostrea gigas*. IV. Inbreeding and larval survival [J]. Aquac, 1980, 21: 353 - 356.
- [34] 张国范. 中国近海栉孔扇贝遗传结构及遗传变异与生长的关系 [D]. 青岛: 中国科学院海洋所博士学位论文, 1992.
- [35] Kincaid H L. Inbreeding in fish populations used for aquaculture [J]. Aquac, 1983, 33: 215 - 227.
- [36] Smith P J, Conroy A M. Loss of genetic variation in hatchery - produced abalone, *Haliotis iris* [J]. New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research, 1992, 26: 81 - 85.
- [37] 万俊芬, 包振民, 汪小龙, 等. 亲本数目对养殖群体标记位点及其遗传结构的影响 [J]. 水产学报, 2004, 28 (2) : 127 - 132.
- [38] Newkirk G F. Interaction of genotype and salinity in larvae of the oyster *Crassostrea virginica* [J]. Marine Biology, 1978, 48: 227234.
- [39] Innes D J, Hadley L E. Genetic aspects of larval growth under reduced salinity in *Mytilus edulis* [J]. Bio Bull, 1977, 153: 312 - 321.
- [40] Rawson P D, Hilbish T J. Genotype-environment interaction for juvenile growth in the hard clam *Merxenaria merxenaria* [J]. Evolution, 1991, 45 (8) : 1924 - 1935.
- [41] 郑怀平. 海湾扇贝两个养殖群体数量性状及壳色遗传研究 [D]. 中国科学院海洋研究所, 2005.
- [42] 邓岳文, 刘 晓, 张国范. 皱纹盘鲍基因型与环境互作初步研究 [J]. 海洋科学, 2005, 29 (12) :30 - 33.
- [43] 郑怀平, 张国范, 刘 晓, 等. 海湾扇贝杂交家系与自交家系生长和存活比较 [J]. 水产学报, 2004, 28 (3) : 267 - 262.
- [44] 许国强, 林岳光, 李 刚, 等. 人工诱导合浦珠母贝雌核发育二倍体发生及 Hertwig 效应的初步研究 [J]. 热带海洋, 1990, 9 (2) :1 - 9.
- [45] 张国范. 皱纹盘鲍人工诱导雌核发育精子遗传失活的初步研究 [J]. 海洋科学, 2001, 25 (10) :37 - 39.
- [46] 方宣钧, 吴为人, 唐纪良. 作物 DNA 标记辅助育种 [M]. 北京: 科学技术出版社. 2002.
- [47] 郑怀平, 张国范, 刘 晓, 等. 不同贝壳颜色海湾扇贝 (*Argopecten irradians*) 家系的建立及生长发育研究 [J]. 海洋与湖沼, 2003, 34 (6) : 632 - 639.
- [48] Zheng H, Zhang G, Liu X. Comparison of growth and survival of larvae among different shell color stocks of bay scallop *Argopecten irradians irradians* (Lamarck 1819) [J]. Chinese Journal of Oceanology and Limnology, 2005, 23 (2) :183 - 188.
- [49] 张国范, 李 霞, 薛真福. 我国贝类大规模死亡的现状 [J]. 中国水产, 1999, 9: 34 - 39.
- [50] Crow J F. Ninety yeas ago: the beginning of hybrid maize [J]. Genetics, 1998, 148, 923 - 928.
- [51] 卢兴桂, 顾铭洪, 李成荃, 等. 两系杂交水稻理论与技术

- [M]. 北京:科学出版社, 2001.
- [52] 汪德耀, 刘汉英. 牡蛎人工杂交的初步研究[J]. 动物学报, 1959, 11(3): 283 - 295.
- [53] 周茂德, 高允田, 吴融. 太平洋牡蛎与近江牡蛎、褶牡蛎人工杂交的初步研究[J]. 水产学报, 1982, 6(3): 235 - 241.
- [54] 魏贻尧, 姜卫国, 李刚. 合浦珠母贝、长耳珠母贝和大珠母贝种间人工杂交的研究 I. 人工杂交和杂交后代的观察[J]. 热带海洋, 1983, 2(4): 309 - 315.
- [55] Gaffney P M, Allen S K Jr. Hybridization among *Crassostrea* species: a review[J]. Aquac, 1993, 116, 1 - 13.
- [56] 陈来钊, 王子臣. 海湾扇贝与虾夷扇贝杂交的受精、胚胎、早期发育研究. 大连水产学院学报[J]. 1994, 9(4): 1 - 9.
- [57] 吕豪, 魏若飞. 太平洋牡蛎与大连湾牡蛎杂交实验[J]. 水产科学, 1994, 13(6): 8 - 11.
- [58] 王仁波, 范家春. 红鲍人工育苗及其与皱纹盘鲍杂交实验的初步研究[J]. 大连水产学院学报, 1999, 14(3): 64 - 66.
- [59] 杨爱国, 王清印, 刘志鸿, 等. 虾夷扇贝(栉孔扇贝人工受精过程的荧光显微观察[J]. 海洋水产研究, 2003, 23(3): 1 - 4.
- [60] 赵洪恩, 张金世. RHD 鲍育苗新技术的研究[J]. 中国水产, 2002, 10: 42 - 44.
- [61] 吴仲贤. 新的绿色革命: 揭示杂种优势之密 - 遗传力[J]. 农业生物技术学报, 2002, 10(4): 417.
- [62] Liu Z J, Cordes J F. DNA marker technology and their applications in aquaculture genetics[J]. Aquac, 2004, 238: 1 - 37.
- [63] Zheng K, Huang N, Bernnett J, et al. PCR-based marker-assisted selection in rice breeding[M]. IRRI Discussion Paper Series, 1995, No. 12. IRRI, Manila, Philippines.
- [64] 姜卫国, 魏贻尧. 合浦珠母贝近亲交配子代生活力的观察[J]. 遗传, 1985, 7(2): 19 - 21.
- [65] Nei M, Maruyama T, Chakraborty R. The bottleneck effect and genetic variability in populations[J]. Evolution, 1975, 29: 1 - 10.
- [66] 张海滨, 刘晓, 张国范, 等. 不同有效繁殖群体数对海湾扇贝 F₁ 生长和存活的影响[J]. 海洋学报, 2005, 27(3): 177 - 180.
- [67] Zhang H, Liu X, Zhang G, et al. Effects of effective population size on the F₁ growth and survival of bay scallop *Argopecten irradians irradians* (Lamarck)[J]. Acta Oceanol Sin, 2005, 24(4): 114 - 120.
- [68] 张福绥, 杨红生. 山东沿海夏季栉孔扇贝大规模死亡原因的分析[J]. 海洋科学, 1999, 1: 44 - 47.
- [69] Zhang G, Que H, Liu X, et al. Abalone mariculture in China[J]. Journal of Shellfish Research, 2004, 23(4): 947 - 950.
- [70] 隋锡林, 孙景伟, 王富贵, 等. 大连沿海太平洋牡蛎大量死亡原因分析[J]. 大连水产学报, 2002, 17(4): 272 - 278.
- [71] 谢玉坎. 关于“种贝退化”问题的探讨[J]. 广西科学, 1998, 5(4): 250 - 254.