

文章编号: 1000-0615(2008)02-0287-09

·综述·

养殖牡蛎的选择育种研究与实践

肖 述, 喻子牛

(中国科学院南海海洋研究所, 中国科学院海洋生物资源可持续利用重点实验室,
广东省应用海洋生物学重点实验室, 广东 广州 510301)

关键词: 牡蛎; 群体选育; 家系选育; 育种

中图分类号: Q 953; S 917 文献标识码: A

在人类利用自然和改造自然的同时, 与人类生活密切相关的动植物也经历着自然进化、人工驯化和人工选育的过程, 后者使得这些动植物在生长速度、产量和抗病、抗逆性等方面获得明显的改良。选择育种涉及多门学科, 主要包括细胞遗传学、群体遗传学、数量遗传学、分子遗传学, 生物统计学、育种学等; 选育范围更是涉及农、林、牧、渔等各个行业。相比其它领域, 选择育种在水产方面的起步较晚^[1], 但是发展很快, 尤其近几十年来的成绩显著: 在鱼类方面, 国外先是成功地培育了多个鲑鳟鱼类新品种^[2-3], 后来又成功进行了罗非鱼的选育, 大大提高了这些鱼类的生产水平^[4-5]; 国内从上世纪六七十年代荷包红鲤到兴国红鲤、玻璃红鲤、湘云鲫等新品系的出现也仅仅经历 10-20 年时间^[6], 近期又有超雄罗非鱼、全雌牙鲈鱼等新品系培育成功^[7-9]; 对虾方面, 美国的 USMSFP 计划培育出了高健康无特异性病原虾品系^[10-11]; 我国在“中国对虾抗 WSSV 的筛选育种及配套生产工艺研究”也获得了良好的成果; 贝类方面, 国外已成功建立了美洲牡蛎 (*Crassostrea virginica*) 的抗尼氏单孢子虫病 (MSX)、派金虫病 (Dermo) 新品系^[12]; 国内近期成功推出了海湾扇贝 (*Argopectens irradians*) “中科红”、栉孔扇贝

[*Chlamys (Azumapecten) farreri*] “蓬莱红”以及皱纹盘胞 (*Haliotis discus hannai*) “中国红”^[13]等新品系。

牡蛎在全世界很多国家都是最重要的海洋经济种类之一。牡蛎养殖的总产量和单位面积产量也都在所有养殖品种中位居首位^[14]。但在牡蛎的养殖过程中, 仍经常出现抗病抗逆性差、个体小型化、单位产量降低等不良现象。在上世纪五六十年代, 美洲牡蛎曾遭受尼氏单孢子虫病 (MSX) 重创, 高感染率和高死亡率几乎使美国东海岸牡蛎养殖业几近崩溃。鉴于此, 美国 Rutgers 大学 Haskin 等^[15]通过几十年的不懈努力, 成功地人工选育出牡蛎抗 MSX 新品系, 使该牡蛎对 MSX 的感染率和死亡率大大降低。类似的实例还有很多^[16-17]; 另外, 基于提高生长速度的选育也非常成功, 马里兰州的 Wilde 于 1968 年开始通过人工选育快速生长系, 成功培育出快速生长系 “Wilde strain”, 该牡蛎后代在其生长最优条件时 6 个月左右就可达到商品规格, 大大提高了其生长速度。在国内, 目前的牡蛎养殖苗种来源还主要通过自然采苗和人工育苗, 生产基本比较稳定, 但有些地区 (尤其是中国南部沿海地区) 养殖牡蛎已开始出现个体变小、生长缓慢、冬季高死亡率等现象, 这

收稿日期: 2007-04-09

资助项目: 国家“八六三”高技术研究发展计划 (2006AA10A409); 国家自然科学基金 (30570242)

作者简介: 肖 述 (1976-), 男, 湖南邵阳人, 博士研究生, 从事贝类遗传育种研究。Tel: 020-89102509, E-mail: xiaoshu@scsio.ac.cn

通讯作者: 喻子牛, Tel: 020-89102507, E-mail: carlzyu@scsio.ac.cn

可能同国内广泛开展的人工育苗工作导致的遗传变异逐渐降低、近交衰退、瓶颈效应有关^[18-19]。因此,培育出生长快、抗逆性高的牡蛎优质新品系是解决这些问题的最有效途径之一。本文主要回顾多年来牡蛎育种实践进展和现状,以期为国内牡蛎及其他贝类的选择育种提供有益的参考。

1 牡蛎在选择育种中的优势

和其它无脊椎动物一样,牡蛎群体中许多性状存在广泛的遗传变异,并且其中的相当部分是可遗传的。这些可遗传的变异构成了选择育种的生物学基础,开发和利用群体中有利变异正是选育工作的目的。牡蛎的主要选育性状一般包括:生长速度、抗病性、抗逆性、存活率和外部形状等。牡蛎作为育种对象,具有许多其它经济水产种类所没有的优势:①牡蛎的怀卵量大,一个壳长 13 cm 左右的太平洋牡蛎,其最大怀卵量能达到甚至超过 5 000 万^[20],可提供足够数量的选育个体;②牡蛎某些重要的经济性性状体重、体长等的现实遗传力较大,一般都能达到 0.2~0.5 的范围^[21-22],而多数鱼类,其体重、体长、生活力和抗性等方面遗传力通常都低于 0.3^[6];③牡蛎的繁殖周期相对较短,性成熟较快,能较快地进行多代选育和评估选育效果。因此牡蛎从其可操作性和选育效率来说,都是良好的育种材料,适合目前的选择育种方式。

任何种类在选择育种前应该具备几个条件:①具备一个或多个可供选育和提高的性状;②这些性状必须显示出一定的变异性;③表型变异部分来源于基因型的变异^[23]。具备这些条件的种类,我们才能根据其表型特点选用合适的选择方法。目前,牡蛎选育过程中所用到的方法大体有 3 种:①群体选育(mass selection);②家系选择(family selection);③分子标记辅助选育(marker-assisted selection, MAS)。

2 群体选育

群体选育技术实质是一种个体选择技术,就是根据群体内个体的表型值高低选择留种亲本。这种方法在性状遗传力较高时效果较好,但是对于限性性状(sex-limited trait)和活体上不能度量的性状就不太适用。关于牡蛎选育目标的调查显示,牡蛎养殖最受关注和需要改良的性状依次是

生长率、抗病抗逆性、性成熟周期等^[24]。许多的育种实践证明了牡蛎这些经济性性状大都具备较高遗传力,可以通过群体选育达到良好的效果。

在太平洋牡蛎(*Crassostrea gigas*)中,群体选育法进行育种实践的报道不多。Hershberger 等^[25]报道了在华盛顿大学进行的系统选择和育种工作,通过选育,太平洋牡蛎后代的夏季死亡率有明显的降低;另外,还对影响牡蛎食用风味的糖原物质进行了遗传学上的分析,为以后培育出高产、质优、商业价值高的新品种奠定了基础。但随后十多年时间内,该种类中却很少有混合选育的相关报道。Ward 等^[23]从 1993-1994 年夏季开始对太平洋牡蛎的生长性状进行了选育,他们首先建立了两个独立的组以避免近交或杂合性降低,到 1996-1997 年,该两组牡蛎达到性成熟,通过歧化选择(divergent selection, 又称双向选择,包括上选 upward selection 和下选 downward selection),在每组中按照个体大小,以 20% 的选择压分别建立起上选系(快速生长)和下选系(慢速生长);当子代个体生长到 147 和 275 d 后,取样后的数据分析发现,上选系生长速度明显高于下选系(以每袋平均重量计,产量差别达 100%);同时与对照组相比,又发现上选、下选的选择反应也存在明显差异,即下选时的选择反应明显大于上选。这次选育实践很好的证明了,太平洋牡蛎的生长速度性状具备很好的遗传力,且适合群体选育,同时也很好的支持了歧化选择中下选的选择反应通常大于上选的结论。但遗憾的是,这一实践中,两个对照系与选育系亲本来源不同,对某些分析结果可能存在一定的影响。

在欧洲牡蛎(*Ostrea edulis*)中,Newkirk^[26]报道了欧洲牡蛎的浮游幼体阶段的时间长度与稚贝或成贝的大小缺少相关性。该研究表明,在育苗过程中,采用淘汰生长慢的浮游幼体方法以便得到能快速生长的成体牡蛎并不总是科学有效的方法,这种选育结果可能会因种类而异,同时也提醒人们在牡蛎的快速生长选育中,以何种性状为选育指标应该更加谨慎。随后的选育,大多以体重为选育指标。Newkirk 等对欧洲牡蛎进行连续选育,他们从 470 个个体中选择体重最大的 10% 作为亲本,在下一代中得到平均 23% 的遗传获得,在其几个实验中标准选择反应最大的达到 0.72;而且还发现,2 龄的欧洲牡蛎就已经适合用作选

育亲本。几年后,对该牡蛎子代再度跟踪研究发现,无论是在生长指标(体重)还是成活率方面,该后代仍然显示出了比对照组明显的生长优势,但在生长性能的改进度上第一代和第二代之间存在差别,因此,认为有近交衰退存在^[27-29];另外,在抗病力选育方面,Hervio 等^[30]通过病原感染实验,发现欧洲牡蛎中抗“*Bonamia ostreae*”的选育系后代对该疾病的抵抗能力有明显增强。

在美洲牡蛎(*C. virginica*)的选育中,最有代表性的是 Haskin 等^[31]于上世纪 60 年代开始的对抗 MSX 的人工选育,经过 4 代后,选育群体比自然群体对该病的抗性提高了 8~9 倍,成功的培育出了几个抗 MSX 品系。派金虫病(Dermo)在美国大西洋中部沿岸爆发后,Ragone Calvo 等^[17]通过对在两种病并发的区域内选育“双抗品系”,第 3、4 代均已证明了比对照组死亡率减少 34%~61%,而且生长速度也有提高,并且能抑制这两种疾病在双抗品系养殖区域内流行。另外美洲牡蛎的抗 JOD(juvenile oyster disease,一种能造成牡蛎幼体死亡率高达 90% 以上的疾病)的选育实践也获得了成功。由于这种疾病的流行度与破坏力与个体生长到某特定的大小范围有关,因此生长快速的牡蛎群体的死亡率可以大大降低,所以该选育实践也可认为是生长速度的选育^[32]。

对澳洲牡蛎(*Saccostrea commercialis*)的选育主要集中在生长性能上。Nell 等^[33-34]建立了四个育种品系,经历 17 个月的生长观察(以体重为选育指标),发现第 2 代的最大遗传获得是 8.5%。在他们进行的第 3 代选择中,经过 18 个月的培养,他们发现 4 个选育品系的平均体重比对照组高 18%^[35]。相比第 2 代 4% 的遗传获得而言,第 3 代获得的成绩更大。另外,在抗病力方面,Nell 等^[36]也有相关研究工作,例如,对 QX(由 *Marteilia sydneyi* 寄生虫引起)抗性仅经过两代的选育,就得到选育系的死亡率比对照组低 22% 的成绩,当然,这一结果还有望在进一步的选育中得到更大提高。

另外几种牡蛎中,智利牡蛎(*Ostrea chilensis*)相对于其它大型牡蛎,因为其生长速度慢、商品规格小、商业价值低,起初并没有引起太多关注^[37]。后来发现,该种牡蛎在生长速度上种内差异很大^[38],这种差异一旦在选择育种上被开发利用,就可以建立其快速生长的智利牡蛎品系^[39]。智

利牡蛎活体重的遗传力已被估算,其体重性状的遗传力高达 0.43 ± 0.18 至 0.69 ± 0.11 ,而且发现,其壳长和体重两种生长性状分别作为选育指标时,它们具有显著的相关性,这为该牡蛎的选育提供了更大的灵活性。智利牡蛎不仅体重、壳长等有关生长性状的遗传力高,而且还具有对环境条件变化不敏感等优良特性^[40],其遗传获得主要由选择压力决定,因此,智利牡蛎是最易于进行高效选育的种类。僧帽牡蛎(*Saccostrea cucullata*)也进行过群体选育,其现实遗传力达到 0.277 ± 0.006 (以市场规格的成体全重为指标),且其快速生长的选育组在成活率上也高于未选育组^[41]。

群体选育对于遗传力高的性状选育效果好,且其选育过程中,作为亲本的数目可以较大,平均每个个体对后代群体的遗传贡献相对较低,能更好的维持群体的遗传变异度,但缺点是不能准确知道亲本的有效数目,并难以评估量化每个个体的遗传贡献。另外,在群体选育中,上选效果一般低于下选效果,选择反应往往表现出不对称性^[42]。关于群体选育的有效群体数目,不同种类可能有不同要求。但 Appleyard 等^[43]建议,选育亲本数一般不能低于 24,选育亲本的性比以接近 1:1 最为理想,选育世代不得少于 4 代,有条件的话最好扩大亲本选择范围,或者建立几个单对交配混合培养的模式,这将对遗传多样性的保持十分有益。

3 家系选育

家系选择就是根据动物家系表型均值的高低,决定留种或淘汰的选择方法。家系选择不仅适用于高遗传力的表型性状选择,对较低遗传力的表型性状也十分有效。因为,遗传力低的性状,其表型值受环境因素影响较大,如果只根据个体表型值选留繁育群,则选留准确性差;而根据家系表型值选择,则能比较正确的反映家系的基因型,选择效果较好。

牡蛎育种中家系选择的主要形式有:全同胞家系选择和半同胞家系选择两种。不管是全同胞还是半同胞选育都具备相同的优点:第一,能更迅速地利用不同家系间的遗传变异;第二,可以方便地引进分子标记来提高选育效率;第三,能够更准确地估测家系内部的表型差别,可以根据某些性状的家系间或家系内的相关性高低,制定出更加

合理的选育决策;第四,在家系内,可以通过在牡蛎早期阶段的生长或抗病指标(而不必要总是等到成体)和分子标记,来快速选育优良品系。

家系选育在太平洋牡蛎中运用较早。Lanna^[44]采用全同胞家系法在太平洋牡蛎中建立了11个同胞家系,经历18个月的养殖、观察,数

据分析发现第2代幼体成活率的现实遗传力达到0.31,而稚贝有关生长特性的遗传力大小在0.31至1.17之间。但在该实验中,母性效应和非加性遗传的影响无法排除。这一结果表明了家系选育在太平洋牡蛎中的选育效果令人满意(表1)。

表1 部分养殖牡蛎选育研究和实践总结

Tab.1 Summary of selective breeding research and practices in oyster cultivation

种类 species	方法 method	主要结果 main results	文献 reference
太平洋牡蛎	11个全同胞家系, 经历一个世代	测定了14种与生长相关的性状遗传力。其中全重、肉重遗传力分别为 0.31 ± 0.19 ; 0.37 ± 0.06	[44]
太平洋牡蛎	群体选育	夏季死亡率减低;糖原含量和夏季死亡率存在一定关系(选择组含量高)	[25]
太平洋牡蛎	13个同胞家系比较(一个世代)	夏季死亡率显著改善	[45]
太平洋牡蛎	群体选育(群体内歧异选择)	147、275日龄测量,上、下选选组差异显著,最大遗传获得30%以上	[18]
太平洋牡蛎	6个家系 1996/1997	发现家系内有主基因的分离;各主要基因簇两翼有很好的遗传标记	[18]
太平洋牡蛎	40个家系 1997/1998	研究了遗传改良和环境与基因型的相互作用;"壳形"性状更适合家系选择	[18]
太平洋牡蛎	全同胞家系	获得平均产量大于对照组9.5%	[46]
太平洋牡蛎	24个家系	家系、环境、家系环境相互作用对表型变异(均重)贡献率分别是5%、80%、2%;对成活率分别是36%、16%、7%;对产量分别是14%、62%、5%	[47]
太平洋牡蛎	12个家系	成体牡蛎的软体重在有些环境中并不合适作为一个产量的选育指标	[48]
欧洲牡蛎	群体选育	23%的遗传获得	[27]
欧洲牡蛎	两代群体选育	第1代中活体重的选育有明显的提高;第2代中由于遗传变异缺乏,无明显选择反应。	[26, 28, 29]
欧洲牡蛎	群体选育	活体重和壳长现实遗传力(18个月时) 0.19 ± 0.07	[49]
美洲牡蛎	半同胞家系	14日龄,生长率遗传力估计值0.24	[50]
美洲牡蛎	全同胞	幼体生长率遗传力估计0.25	[51]
美洲牡蛎	半同胞	幼体生长率遗传力估计0.5	[52]
美洲牡蛎	全同胞	稚贝(固着后6周)生长率(个体大小)遗传力估计0.3~0.7	[53]
美洲牡蛎	群体选育四个世代	对MSX抵抗力提高了7~8倍	[31]
美洲牡蛎	群体选育第三、四代	对MSX和DERMO比对照组死亡率减低34%~61%	[17]
澳洲牡蛎	四个育种系	第2代的最大遗传获得达8.5%(体重)	[33-34]
澳洲牡蛎	群体选育	第3代的遗传获得达18%(体重)	[35]
智利牡蛎	群体选育	体重遗传力0.430.69(上选);0.25~0.35(下选)	[54]
僧帽牡蛎	群体选育	体重遗传力0.277	[41]

上世纪80年代初,有人尝试用家系选育的方法对太平洋牡蛎抗病抗逆性进行选育和研究^[45],通过13个同胞系的比较,发现经过一个世代后,太平洋牡蛎对夏季死亡率有了明显的抗性。遗憾的是,之后并没有连续的选育世代留存下来。另外,Ward等^[23]在家系选育方面的贡献也很大,把

常规选育很好地引向分子标记辅助选育的新阶段。其1996-1997年间建立了6个不同家系,对多个不同生长指标进行了主因子分析,发现家系内有主基因的分离。这些家系已被用于证实分子标记的遗传方式和作为未来工作的参考材料,同时也可用于对那些能控制具有重要商业价值的性

状基因进行定位。尤其是,他们还发现了在这些各主要基因簇两翼存在有很好的遗传标记,这可能加快太平洋牡蛎的育种进程;目前,每个家系都已生产出足够数量的后代以备连锁分析和遗传图谱构建以及 QTLs 定位。此后,1997 - 1998 年间又有四十个不同家系相继建立,这些家系的亲本大多数是来自各个不同农场的“远亲”;也有半同胞的杂交系,其亲本来源于 1996 - 1997 年间家系群体;还包括一个“病态”家系的建立(即亲本是来源于畸形的牡蛎)。遗传背景清楚的家系育种比混合育种更具有目的性,育种效率也更高。

对生长速度的选育实际上最终要体现产量的变化才具有真正的意义,因为产量相对于某个单一的生长指标其影响因素更多更复杂,尤其是成活率和环境因素。这方面相关报道已有很多,在太平洋牡蛎中,通过全同胞家系的选育来提高产量的研究已取得理想的效果:通过一代的选育,平均产量的遗传获得就大于 9.5%。通过在不同地点建立家系有力地证实了环境对产量的影响,至于是否能选育出一种太平洋牡蛎品系,可以不择地域将其优良性状表现出来,还需要更多实验来验证^[46]。Evans 等^[47]在太平洋牡蛎中用 24 个家系,考察了影响生长和产量的 3 个重要影响因素:家系(遗传)、环境、家系和环境的交互作用;他们发现收获时个体大小、成活率和产量都显著的受家系、环境、及其交互作用影响;但其结果也反应出高产的家系在不同环境也有高产倾向。

随着牡蛎选育工作的进行和开展,人们普遍认为,要选育出优良新品系还须注意:(1)建立合理家系;(2)最好是在不同的环境中筛选出适合当地生长环境的生长品系^[47];(3)选用科学合理的选择指标,如体长、全重、软体重等等,因为不同性状有不同遗传力,不同性状间有不同的遗传相关(有负的也有正的)。Evans 等^[48]的 12 个同胞家系实验已经表明,单独以软体重为选择指标,可能会导致下一代的低产,也就是说,软体重对于太平洋牡蛎并不是十分可靠的选择指标。

相对于太平洋牡蛎,其它种类的家系选育工作做得比较少。欧洲牡蛎因为其繁殖方式属于幼生型,这给杂交带来一定困难,同时,在该种类中建立全同胞家系相比其它种类耗时更长^[28]。但是家系选育相比群体选育在对现实遗传力估计方面要更真实。因此,Toro 等^[49]通过全同胞家系内

歧化选择,对欧洲牡蛎生长速度的遗传力作了评估,发现其遗传力在 $0.112 \pm 0.04 \sim 0.243 \pm 0.12$ 之间,而且,运用相关分析还发现其不同性状间(壳高与体重)呈正相关关系。

在美洲牡蛎中,家系选育的工作已取得了很好的成绩。Longwell 等^[50]采用半同胞家系法,对发育到 14 d 时的幼体生长率的遗传力估计为 0.24 左右;另外,Haley 等^[51]和 Newkirk 等^[52]也分别用全同胞和半同胞分析法,得出了幼体生长率遗传力为 0.25 和 0.5,这两人结果上存在一定差异,可能原因主要有两方面:第一是半同胞和全同胞方法上的差异;第二是幼体阶段的生长受环境尤其是饵料和水质影响较大。另外,Losse^[53]也对幼体生长速度的遗传力进行了估算,以个体大小为指标的遗传力幼体阶段达到 0.4 ~ 0.55,稚贝阶段(固着后六周内)生长率遗传力在 0.3 ~ 0.7。该种类选育方面的工作还需要进一步完善,主要表现在:第一,该方面工作大多局限在对幼体的研究,缺少对成体或多代连续的研究数据;第二,这些研究大多集中在七十年代左右,之后的研究工作很少见到报道。

家系选育往往与家系间的杂交结合起来,这样构建的全同胞家系使对遗传力的估算以及对随机漂变和近交的管理才比较方便,也才能更充分体现出家系选育的优势。目前建立起来的大多数牡蛎家系限于单代选育的多,连续的家系少,而且在选择系中因贡献亲本的数目较少,容易导致遗传变异程度降低。

4 分子标记辅助选择育种

分子标记辅助选择育种(MAS)作为一种非传统的、新型的育种方式。因为传统育种方法对数量性状的选择存在一定难度,而分子标记技术能为呈数量遗传、易受环境条件影响的重要经济性状的 QTL 定位提供有效的手段;同时,可以直接通过标记基因辅助选择含有目标基因型的个体^[55];再加上近年来电子计算机技术的快速发展,为数量庞大的数据库维护和数据统计、分析、运算等工作提供了极大的方便,涉及到 QTL 图谱绘制等的专业软件也都日臻完善;QTL 的定位使得控制数量性状的基因被转变成一个独立的“主基因”,使遗传操作更加方便,这无疑大大有利于对产量、抗逆性、繁殖周期等性状的定向改良。

与传统选择育种技术相比, MAS 有许多优点, 具体体现在 5 个方面: ①可以清除同一座位上不同等位基因间或不同座位间互相作用的干扰, 消除环境等不确定因素的影响; ②可以对不容易测定或活体不方便测定的表型性状进行鉴定如繁殖能力、出肉率、抗逆性能等; ③在幼体阶段就可以对选育结果进行鉴定, 不需要一定等到成体, 节省了选育时间; ④共显性标记可以方便的区分纯合体和杂合体, 不需要观察子代表型就可以判定; ⑤可以对多种优良性状同时选育, 一步到位地得到优良品系。目前, 分子标记在品种(主要是农作物)改良的实践中, 已经取得了一定成就, 比如, 国际水稻所利用与 xa-4, xa-5, xa-13, xa-21 4 个抗白叶枯病基因连锁的 STS 标记辅助选择, 成功地将这 4 个基因以不同方式聚合在一起, 育成了高抗、多抗白叶枯病水稻新品种。在水产方面, MAS 技术也正在步入应用阶段; 最近, Hayes 等^[56]采用计算机模拟技术, 对澳洲黑唇鲍 (*Haliotis rubra*) 进行了 MBLUP (MAS with best linear unbiased prediction, 利用最佳线性无偏估计的标记辅助选育) 优化模拟, 其运用分子标记和计算机模拟优化很大程度上提高了选育效率; 同时他们也发现该技术组合更适合于鲍鱼抗病系的选育。

美国农业部在 1997 年正式确立了包括牡蛎在内的 5 种水产养殖动物的基因组计划 (USDA, 1997), 首要任务就是建立适当密度的微卫星标记的遗传连锁图, 最终建立 DNA 分子标记为选择手段的新一代育种技术。目前, MAS 技术尚没有真正用于牡蛎的选育实践, 但是关于牡蛎分子标记的研究已经展开, 已有多个连锁图谱构建成功, 如: 美洲牡蛎的 AFLP 连锁图^[57]; 太平洋牡蛎的微卫星、AFLP 连锁图^[58-59]。目前多个研究小组正在构建牡蛎的细菌人工染色体 (BAC) 和表达序列标签 (EST) 数据库。

当前 MAS 的大规模运用尚存在一定困难, 首先因为目前分子标记辅助选择实践大多数是对标记基因型的选择, 并不是真正对 QTL 基因型选择; 如何经济、高效的鉴别 QTL 基因型尚需进一步解决; 有些标记在不同遗传背景下不稳定。尽管如此, 但是随着分子生物技术的进一步发展, 饱和和遗传图谱的进一步构建, 低成本的 QTL 基因型鉴别系统的建立等, 相信 MAS 在未来育种工作中必定会为人们带来更多的东西。

5 牡蛎育种中需要考虑和注意的问题

作为育种方面的科研人员, 不应该仅仅关注牡蛎个体“生理上的健康”状况, 还应该关心牡蛎种群内的“遗传健康”状况, 也就是关注和维护种群内正常的遗传变异。因为一个特定的种群都具有一个特定的基因型变化范围, 基因型的复杂性决定了它对多变环境条件的适应性和可塑性, 但是, 针对特定性状的定向选择显然很容易导致基因型趋向于单一, 尤其是容易导致近亲繁殖。人工养殖和选择育种带来近交衰退和遗传多样性变化也应引起足够注意^[59-61], 因为育种过程中选择少数就是排除多数。因此, 对于目前的育种工作, 应该注意以下问题: ①尽量扩大亲本数量, 这可以有效抑制近亲繁殖带来的衰退; ②尽量使每个产卵亲本对下代的遗传贡献大体相等, 现已得到认可的方法就是使亲本单个分开产卵、受精; ③育苗过程中, 最好不要分级甚至淘汰幼体; ④从一开始就尽可能的保留几个小的孵化群体留做未来产卵亲本, 而不是后来从大群体拆分出小群体, 且这些产卵亲本产卵时, 最好是不同小群体之间杂交孵化幼体; ⑤在育种整个过程中, 都要详细记录并妥善保存(包括亲本遗传背景、生长环境、是否曾被选择等); ⑥我国农作物和家畜有着成熟的选育方法和优良的选育历史, 几百年来, 为我们带来了巨大的财富, 因此牡蛎育种乃至整个水产动、植物育种都应该多借鉴其成功育种实践经验。

水产生物的选择育种在整个大农业中相比农作物和畜牧家禽等, 起步较晚, 而在水产领域贝类选择育种又落后于鱼类, 当然这与行业的发展密切相关。目前牡蛎养殖由于人工繁育技术的发展, 高密度、大规模的养殖模式一度给人们带来了巨大经济效益。然而由于环境条件逐渐变化, 种质资源渐渐退化, 生长慢、成活率低、抗逆性差等问题凸显了出来。牡蛎在养殖和选育的过程中, 种群结构不可避免的随之发生了变化, 有些优良性状存在衰退的问题。因此, 建立优良新品系被寄予的希望, 选择育种成为重要手段之一。然而, 由于育种工作需要多部门(管理、科研、生产部门)的合作, 而且耗费大, 见效较慢, 国内的相关研究还处于零星状态, 近年来才有规模的研究和长期的研究计划出现, 期望这些研究工作能取得令人高兴的成绩。

参考文献:

- [1] 包振民,万俊芬,王继业,等. 海洋经济贝类育种研究进展[J]. 青岛海洋大学学报, 2002, 32(4): 567 - 573.
- [2] Donaldson L R. Selective breeding in salmonid fishes. Marine Aquaculture [M]. Oregon State Univ Press, Corvallis, Oregon,1970:65 - 74.
- [3] 铃木亮. 鱼类育种の現状と将来. 水产生物の遗传と育种[M]. 恒星社厚生阁.1979:114 - 130.
- [4] Brzeski V J, Doyle R W. A test of an on-farm selection procedure for tilapia growth in Indonesia [J]. Aquaculture, 1995, 137: 219 - 230.
- [5] Boliver R B, Newkirk G F. Response to within family selection for bodyweight in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) using a single-trait animal model [J]. Aquaculture, 2002, 204: 371 - 381.
- [6] 楼允东. 鱼类育种学 [M]. 北京: 中国农业出版社, 1999:29 - 39.
- [7] Scott A G, Penman D J, Beardmore J A, et al. The "YY"-super male in *Oreochromis niloticus* (L.) and its potential in aquaculture [J]. Aquaculture, 1989, 78: 235 - 251.
- [8] Mair G C, Abucay J S, Beardmore J A, et al. Growth performance trials of genetically male tilapia (GMT) derived from YY-male in *Oreochromis niloticus* L: on station comparisons with mixed sex and sex reversed male populations [J]. Aquaculture, 1995, 137: 313 - 322.
- [9] 赵金良,李思发. 尼罗罗非鱼育种学研究进展[J]. 水产科学, 2005,24(12):34 - 36.
- [10] Rothlisberg P C. Aspects of penaeid biology and ecology of relevance to aquaculture: a review [J]. Aquaculture, 1998, 164:49 - 65.
- [11] Goyard E, Patrois J, Peignon J M, et al. Selection for better growth of *Penaeus stylirostris* in Tahiti and New Caledonic[J]. Aquaculture, 2002, 204: 461 - 468.
- [12] Allen S K, Gaffney P M, Ewart J W. Genetic improvement of the eastern oyster for growth and disease resistance in the Northeast[C]. NRAC Fact Sheet No. 210 - 1993.
- [13] 刘 晓,张国范,赵洪恩. 皱纹盘鲍“中国红”品系的选育[J]. 动物学杂志, 2003, 38 (4): 27.
- [14] 王如才,郑小东. 我国海产贝类养殖进展及发展前景 [J]. 中国海洋大学学报, 2004,34(5):775 - 780.
- [15] Haskin H H, Andrews J D. Uncertainties and speculations about the life cycle of the eastern oyster pathogen *Haplosporidium nelsoni* (MSX) [M]// Fisher W S, ed. Disease processes in marine bivalve molluscs. American Fisheries Society, Special Publication No.18. 1988: 5 - 2.
- [16] Burreson E M, Andrews J D. Unusual intensification of Chesapeake Bay oysters diseases during recent drought conditions[C]//Proc Ocean's '88 Conference (Institute of Electrical and Electronic Engineers (IEEE), Piscataway (NJ) 1988: 799 - 802.
- [17] Ragone Calvo L M, Calvo G W, Burreson E M. Dual disease resistance in a selectively bred eastern oyster, *Crassostrea virginica*, strain tested in Chesapeake Bay [J]. Aquaculture, 2003, 220: 69 - 87.
- [18] Gosling E M. Genetic variability in hatchery-produced Pacific oysters (*Crassostrea gigas* Thunberg). Aquaculture, 1982, 26: 273 - 287.
- [19] Hedgecock D, Sly F L. Genetic drift and effective population sizes of hatchery-propagated stocks of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* [J]. Aquaculture, 1990, 88: 21 - 38.
- [20] 王如才,王昭萍,张建中.海水贝类养殖学[M].青岛:青岛海洋大学出版社,1998.
- [21] Boudry P, Barré M, Gérard A. Genetic improvement and selection in shellfish: A review based on oyster research and production[M]//Bartley D M, Basurco B, ed. Genetics and breeding of Mediterranean aquaculture species. Zaragoza: CIHEAM - IAMZ, 1998: 61 - 75.
- [22] 刘小林,相建海. 重要经济贝类选择育种及遗传力研究进展[J]. 海洋科学, 2003, 27 (6):15 - 20.
- [23] Ward R D, English L J, McGoldrick D J, et al. Genetic improvement of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, in Australia[J]. Aquat Res, 2000, 31: 35 - 44.
- [24] Davis C V, Barber B J. Growth and survival of selected lines of eastern oysters, *Crassostrea virginica* (Gmelin 1791) affected by juvenile oyster disease [J]. Aquaculture, 1999, 178: 253 - 271.
- [25] Hershberger W K, Perdue J A, Beattie J H. Genetic selection and systematic breeding in Pacific oyster culture [J]. Aquaculture, 1984, 39: 237 - 245.
- [26] Newkirk G F, Haley L E. Phenotypic analysis of the European oyster *Ostrea edulis* L.: relationship between larval period and postsetting growth rate [J]. Exp Mar Biol Ecol, 1982, 59: 177 - 184.
- [27] Newkirk G F. Genetics of shell color in *Mytilus edulis* L. and the association of growth rate with shell color [J]. Exp Mar Biol Ecol, 1980, 47: 89 - 94.
- [28] Newkirk G F, Haley L E. Progress in selection for growth rate in the European oyster *Ostrea edulis* [J].

- Mar Ecol Prog Ser, 1982, 10:77 - 79.
- [29] Newkirk G F, Haley L E. Selection for growth rate in the European oyster *Ostrea edulis*: response of second generation groups [J]. Aquaculture, 1983, 33:149 - 155.
- [30] Hervio D, Bachere E, Boulo V, et al. Establishment of an experimental infection protocol for the flat oyster, *Ostrea edulis*, with intrahaemocytic protozoan parasite, *Bonamia ostreae*: application in the selection of parasite resistant oysters[J]. Aquaculture, 1995, 132:183 - 94.
- [31] Haskin H H, Ford S E. Development of resistance to *Minchinia nelsoni* (MSX) mortality in laboratory-reared and native oysters stocks in Delaware Bay[J]. Marine Fisheries Review, 1978, 41(1 - 2): 54 - 63.
- [32] Davis C V, Barber B J. Growth and survival of selected lines of eastern oysters, *Crassostrea virginica* (Gmelin 1791) affected by juvenile oyster disease [J]. Aquaculture, 1999, 178:253 - 271.
- [33] Nell J, Sheridan A K, Smith I R. Progress in a Sydney rock oyster *Saccostrea commercialis* (Iredale and Roughley) breeding program[J]. Aquaculture, 1996, 144:295 - 302.
- [34] Nell J A, Hand R E. Evaluation of the progeny of second-generation Sydney rock oyster *Saccostrea glomerata* (Gould, 1850) breeding lines for resistance to QX disease[J]. Aquaculture, 1996, 228:27 - 35.
- [35] Nell J, Smith I R, Sheridan A K. Third generation evaluation of Sydney rock oyster *Saccostrea commercialis* (Iredale and Roughley) breeding lines[J]. Aquaculture, 1999, 170:195 - 203.
- [36] Nell J A, Hand R E. Evaluation of the progeny of second-generation Sydney rock oyster *Saccostrea glomerata* (Gould, 1850) breeding lines for resistance to QX disease *Marteilia sydneyi* [J]. Aquaculture, 2003, 22(8): 27 - 35.
- [37] Winter J E, Toro J E, Navarro G S. Recent developments, status and prospects of molluscan aquaculture on the pacific coast of South America[J]. Aquaculture, 1984, 39:95 - 134.
- [38] Toro J E, Varela C S. Growth and mortality of oysters, *Ostrea chilensis* grown on trays and on the conventional 'cultch' system in the Quempillen river estuary [J]. Aquacult Fish Manage, 1988, 19: 101 - 104.
- [39] Toro J E, Newkirk G F. Response to artificial selection and realized heritability estimate for shell height in the Chilean oyster *Ostrea chilensis* [J]. Aquat Living Resourc, 1991, 4: 101 - 108.
- [40] Toro J E, Aguila P, Vergara A M. Spatial variation in response to selection for live weight and shell length from data on individually tagged Chilean native oysters (*Ostrea chilensis* Philippi, 1845) [J]. Aquaculture, 1996, 146 (1 - 2): 27 - 36.
- [41] Jarayabhand P, Thavorniyutikarn M. Realized heritability estimation on growth rate of oyster, *Saccostrea cucullata* Born, 1778[J]. Aquaculture, 1995, 138(1 - 4): 111 - 118.
- [42] Falconer D S, Mackay T F C, Introduction to quantitative genetics (4th edition) [M]. Longman, London, UK. 1996:105 - 118.
- [43] Appleyard S A, Ward R D. Genetic diversity and effective population size in mass selection lines of Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) [J]. Aquaculture, 2006, 254: 148 - 159.
- [44] Lannan J E. Estimating heritability and predicting response to selection for the pacific oysters *Crassostrea gigas* [J]. Proc Nat Shellfish Ass, 1972, 62: 62 - 66.
- [45] Beattie J H, Chew K K, Hershberger WK. Differential survival of selected strains of Pacific oysters (*Crassostrea gigas*) during summer mortality [J]. Proc Nat Shellfish Ass, 1980, 70: 184 - 189.
- [46] Langdon C, Evans F, Jacobson D, et al. Yields of cultured Pacific oysters *Crassostrea gigas* Thunberg improved after one generation of selection [J]. Aquaculture, 2003, 220: 227 - 244.
- [47] Evans S, Langdon C. Effects of genotype × environment interactions on the selection of broadly adapted Pacific oysters (*Crassostrea gigas*) [J]. Aquaculture, 2006, 261: 522 - 534.
- [48] Evans S, Langdon C. Direct and indirect responses to selection on individual body weight in the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) [J]. Aquaculture, 2006, 261: 546 - 555.
- [49] Toro J E, Newkirk G F. Divergent selection for growth rate in the European oyster (*Ostrea edulis* L.): response to selection and estimates of genetic parameters [J]. Mar Ecol Prog Ser, 1990, 62:219 - 228.
- [50] Longwell A C, Stiles S S. Oyster genetics and the probable future role of genetics in aquaculture [J]. Malacol Rev, 1973, 6:151 - 177.
- [51] Haley L E, Newkirk G F, Waugh D W, et al. A report on the quantitative genetics of growth and survivorship of the American oyster, *Crassostrea virginica* under laboratory conditions [C]// 10th Eur Symp Mar Biol, 17 - 23 Sept. Ostend, Belgium, Niversa

- Press, Wetteren, Belgium, 1975, 1: 221 – 228.
- [52] Newkirk G F, Haley L E, Waugh D L, *et al.* Genetics of larvae and spat growth rates in the oyster, *Crassostrea virginica* [J]. Mar Biol, 1977, 41: 49 – 52.
- [53] Losse E. Influence of heredity on larval and spat growth in *Crassostrea virginica* [C]//Arault J W, ed. Proceedings of the Ninth Annual Meeting, World Mariculture Society, 1979:101 – 108.
- [54] Toro J E, Sanhueza M A, Winter J E, *et al.* Selection response and heritability estimates for growth in the Chilean oyster *Ostrea chilensis* [J]. J Shellfish Res, 1995, 14: 87 – 92.
- [55] 汤在祥, 陈志军, 王学枫, 等. 标记辅助选择育种中 QTL 基因型的多点联合推断 [J]. 分子植物育种, 2006, 4(2): 293 – 298.
- [56] Hayes B, Baranski M, Goddard M E. Optimization of marker assisted selection for abalone breeding programs [J]. Aquaculture, 2007, 265: 61 – 69.
- [57] Yu Z, Guo X. Genetic linkage map of the eastern oyster *Crassostrea virginica* Gmelin [J]. Biol Bull, 2003, 204 (3): 327 – 338.
- [58] Li L, Guo X. AFLP-based genetic linkage maps of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* Thunberg [J]. Mar Biotechnol, 2004, 6: 26 – 36.
- [59] Smith P J, Ozaki H, Fujio Y. No evidence for reduced genetic variation in the accidentally introduced oyster *Crassostrea gigas* in New Zealand [J]. Mar Res, 1986, 20: 569 – 574.
- [60] English L J, Nell J A, Maguire G B, *et al.* Allozyme variation in three generations of selection for whole weight in Sydney rock oysters (*Saccostrea glomerata*) [J]. Aquaculture, 2000, 193: 213 – 225.
- [61] Beattie J H, Perdue J, Hershberger W, *et al.* Effects of inbreeding on growth in the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) [J]. J Shellfish Res, 1987, 6: 25 – 28.

Review of selective breeding research and practice in oyster cultivation

XIAO Shu, YU Zi-niu

(South China Sea Institute of Oceanology, Laboratory of Applied Marine Biology,
Laboratory of Marine Bio-resource Sustainable Utilization,
Chinese Academy of Science, Guangzhou 510301, China)

Abstract: Oyster is one of the commercially important shellfish species in the world, and oyster cultivation has been one of the most prevalent shellfish aquaculture industries. Selective breeding researches and programs for several commercial oyster species are briefly reviewed and the progress made from these programs is summarized in this paper. Particularly, the achievement of genetic improvement for growth, yield and disease resistance in some economically important oysters (the Pacific oyster, American oyster, European oyster and Sydney rock oyster *et al.*) is outlined accordingly here. So far, some fast growth lines and disease resistant strains have already been created. Two strategies, mass selection or family selection, were employed in these selective researches and programs. Both of them have been proved effective and fruitful. The estimations of heritability for live weight and whole size were in the range of 0.25 – 0.69 and of 0.2 – 0.5, respectively. All these efforts and results clearly showed that the regular breeding theories and techniques were applicable to oysters. Hopefully, the developments of regular breeding technology and that of molecular biology technology are expected to create a new era for oyster breeding science and practices in the future.

Key words: oyster; mass selection; family selection; breeding research