

水产遗传育种与水产种业发展战略研究

桂建芳¹, 包振民², 张晓娟¹

(1. 中国科学院水生生物研究所, 淡水生态与生物技术国家重点实验室, 武汉 430072; 2. 中国海洋大学, 海洋生物遗传学与育种教育部重点实验室, 山东青岛 266003)

摘要: 20 多年来, 随着水生生物学和生物技术的发展, 我国在水产遗传育种与种业方面取得了诸多进展, 但也面临着机遇和挑战。本文围绕种质资源保存与利用、遗传机制解析与功能基因挖掘、优良性状新品种选育、水产种业建设等, 开展国内外遗传育种现状对比分析研究, 分析了当前存在的一些问题, 提出未来特别是“十三五”期间水产遗传育种科技发展目标和重点任务。

关键词: 水产养殖; 水产遗传育种; 水产种业

中图分类号: S96 文献标识码: A

Development Strategy for Aquaculture Genetic Breeding and Seed Industry

Gui Jianfang¹, Bao Zhenmin², Zhang Xiaojuan¹

(1. State Key Laboratory of Freshwater Ecology and Biotechnology, Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072, China; 2. Key Laboratory of Marine Genetics and Breeding, Ministry of Education, Ocean University of China, Qingdao 266003, Shandong, China)

Abstract: Along with the development of aquatic biology and biotechnology in recent two decades, China has made remarkable achievements with its aquaculture genetic breeding and seed industries, while facing with opportunities and challenges in the process. Around a range of topics related to these industries, including genetic resource preservation and utilization, genetic mechanism analysis and gene function discovery, novel variety breeding with good traits, and seed industry in aquaculture, This paper comparatively analyzes the status and problems of these industries from both national and international perspectives, and attempts to provide some suggestions and major policy goals for the two industries in the future, especially in the China's 13th Five Year Plan.

Key words: aquaculture; aquatic genetics and breeding; aquaculture seed industry

一、前言

进入 21 世纪后, 水产养殖作为一种可持续提

供动物蛋白的食品生产方式之一^[1], 对世界食品生产和食品安全的作用已得到国际社会的广泛认同^[2]。联合国粮食及农业组织 (FAO) 最近的调查数据

收稿日期: 2016-04-20; 修回日期: 2016-05-03

作者简介: 桂建芳, 中国科学院水生生物研究所, 研究员, 中国科学院院士, 研究方向为水产遗传育种与鱼类发育遗传学;

E-mail: jfgui@ihb.ac.cn

基金项目: 中国工程院重点咨询项目“水产养殖业十三五规划战略研究”(2014-XZ-19-3)

本刊网址: www.enginsci.cn

显示,自 1950 年以来,世界水产品产量虽然一直稳步增长,但捕捞产量自 1990 年以来已出现徘徊不前和产量下降趋势,其增量主要来自水产养殖(见图 1),因此联合国粮食与农业组织总干事 José Graziano da Silva 认为:“水产养殖仍然是增长最快的食品生产方式之一。如果认真负责地发展和实施,水产养殖能为全球食品安全和经济增长产生持续利益”^[3]。

就我国而言,水产养殖业已成为农业和食品产业中增长率最快的产业,产量已达全世界养殖产量的 2/3 左右,是名副其实的水产养殖大国。自 20 世纪 80 年代以来,我国水产养殖得到了快速增长,其主要因素之一便是水生生物学、水产学和生物技术发展及进步的结果^[1,4,5]。水产遗传育种作为水生生物学、水产学和生物技术的一部分,在揭示水产生物遗传变异的本质和规律的基础上,面向生产,挖掘利用野生种质资源,进行水产生物的遗传改良,创造高产、抗病或抗逆等经济性状优良的水产新品种,在提高水产品的产量和质量等方面起到重要的作用。水产遗传育种科技创新是水产种业发展的关键要素,是水产种业及养殖业健康发展的先决条件。

二、国内水产遗传育种与种业现状

(一) 水产遗传育种基础研究

我国是世界上最早开展水产选择育种技术研究的国家之一,20 世纪 70 年代初就建立了专门从事鱼类遗传育种的研究室。经过 40 多年的发展,水产遗传育种科技综合实力已在国际上总体处于先进水平,尽管有些领域落后于发达国家,但在水产遗

传育种基础研究方面总体处于世界领先水平。

自 1992 年起,国家行业管理部门就开始建设以良种场为主体的全国水产原良种体系来保存和保护重要的水产种质资源;近年来在国家基础条件平台项目的支持下,开展了全国范围的水产种质资源收集、整理、整合与共享工作,初步建成了水产种质资源保护和共享利用平台;自 2007 年起发布与水产相关的法律法规,积极推进建立水产种质资源保护区,初步构建了覆盖各区域的水产种质资源保护区网络;建立了大量与种质资源评价和辅助育种相关的限制性片段长度多态性(RFLP)、随机扩增多态性脱氧核糖核酸技术(RAPD)、扩增片段长度多态性(AFLP)、微卫星脱氧核糖核酸(SSR)、序列标志位点(STS)标记、单核苷酸多态性(SNP)标记等多态性脱氧核糖核酸标记技术^[4]。

20 多年来,生物技术的创新和发展为水产遗传育种和病害控制以及水产种业的形成提供了持续动力。通过深入研究水产养殖品种的生物学特性和遗传背景,进而开发新品种,如新品种鲤鱼、各类鲫鱼等,多数已在产业中发挥了重大作用,推动水产种业可持续发展^[5];全雄黄颡鱼也是在揭示其性别决定机制、开发出 X 和 Y 染色体连锁标记的基础上培育的^[6-9]。在养殖性状的遗传改良方面,构建了一批重要养殖种类的互补脱氧核糖核酸(cDNA)文库,细菌人工染色体(BAC)文库或高密度遗传连锁图谱;发掘鉴定了一批具有重要育种价值的功能基因、数量性状座位(QTL)位点和分子标记;初步解析了调控水产动物生殖、性别、生长、抗病、抗逆等重要性状的主要功能基因及其调控网络,在水产动物分子生物学基础研究领域已经取得了重要

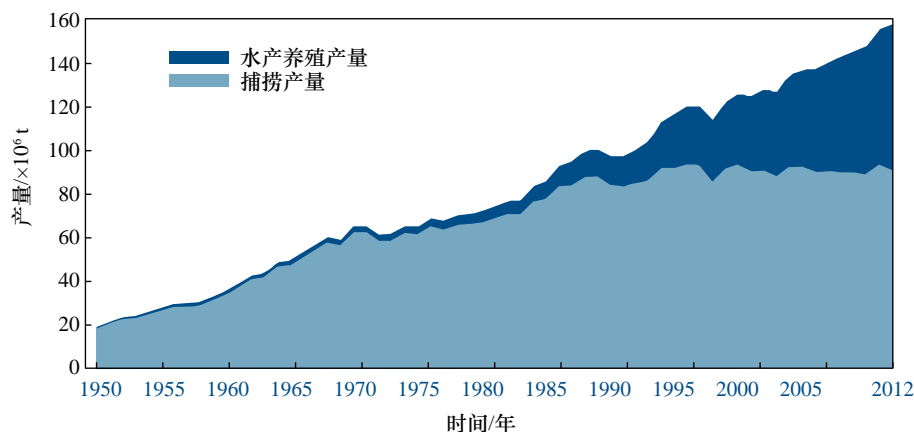


图 1 1950 年以来世界捕捞渔业和水产养殖产量的变化^[3]

突破或进展,其中对鲤鱼、鲫鱼、草鱼、半滑舌鲷、虾、贝类等功能基因的研究处于国际领先水平^[4,5,10]。

在基因组测序和生物技术创新浪潮推动下,中国水产遗传育种的基础研究已迎来新的机遇。自2012年起,相继破译了太平洋牡蛎^[11]、半滑舌鲷^[10]、鲤鱼^[12]、草鱼^[13]、大黄鱼^[14,15]、红鲫^[16]等的全基因组序列,同时启动了团头鲂、橙点石斑鱼、牙鲆、虾夷扇贝、栉孔扇贝、银鲫、鲢鱼、鳙鱼、凡纳滨对虾、中国对虾等的全基因组测序计划^[5]。这些重要水产动物全基因组信息及其详细的分子解析,已在水产动物性状遗传改良和病害防控研究方面发挥了重要的参考作用^[4-6]。如牡蛎基因组序列图谱揭示了海洋生物逆境适应的进化机制^[11];半滑舌鲷全基因组精细图谱揭示了半滑舌鲷ZW性染色体进化机制和其适应底栖生活的分子机制^[10];鲤鱼全基因组序列揭示出其独特的全基因组复制事件并通过进化分析解析了其遗传多样性机制^[12];草鱼基因组和转录组分析诠释了其草食性适应的分子机制^[13];大黄鱼全基因组测序解析了其先天免疫系统的进化特征和独特的免疫模式^[14,15]。这些基因组计划的实施标志着我国水产生物的基础研究进入了基因组学时代,将对水产遗传育种产生巨大而深远的影响。

(二) 水产新品种培育

20多年来,我国科研人员运用常规育种和现代育种技术已培育出一批水产新品种。截至2016年,国家水产原种和良种审定委员会审定通过的水产养殖新品种共达168个,涵盖了鱼、虾、贝、蟹、藻等主要养殖种类。

选择育种是我国研究最早、使用最广泛的技术之一,特别是近10年来遗传分子标记的辅助使用和多性状复合评价(BLUP)方法的引入,选择育种技术更趋完善,迅速在银鲫、鲤鱼、中国对虾、罗氏沼虾、大菱鲆、牙鲆、斑点叉尾鲷、罗非鱼、鲍鱼、扇贝、牡蛎、珍珠贝和文蛤等养殖种类中培育出新品种。在细胞工程、性别控制和多倍体育种方面,利用银鲫特殊的生殖方式,已连续培育出三代异育银鲫新品种,促进了鲫鱼产业持续快速发展^[17]。人工雌核生殖和雄核生殖技术在草鱼、鲢鱼、罗非鱼、泥鳅、真鲷、牙鲆、大马哈鱼、非洲鲶鱼、虹鳟、黄颡鱼和团头鲂等鱼类中都得到应用;采用性别连锁遗传标记辅助的鱼类性别控制技术,成功培育

出黄颡鱼“全雄1号”、全雌牙鲆“北鲆1号”和“北鲆2号”、罗非鱼“鹭雄1号”^[18]和半滑舌鲷高雌苗种^[19]。水产动物倍性育种研究始于20世纪70年代中期,已成功诱导出草鱼、鳙鱼、鲤鱼、鲫鱼、鲢鱼、罗非鱼、胡子鲶、黄颡鱼、虹鳟、大黄鱼、真鲷、牙鲆等20多种鱼类的三倍体和四倍体试验鱼。特别是利用远缘杂交制备出首例两性可育的异源四倍体鲫鲤群体,再利用其与二倍体间进行杂交连续培育出两代湘云鲫和湘云鲤^[20]。我国还培育出世界首例转基因鱼,目前转基因技术已非常成熟,此外,在模式鱼类基因组精细编辑技术方面也取得了重要突破^[21],2014年率先完成了“斑马鱼1号染色体全基因敲除计划”,基本敲除了斑马鱼1号染色体上的1333个基因,为建立水产育种学模型等研究奠定了科学基石。全基因组测序为水产生物的机制研究提供了大量数据,我国遗传育种学家已经开始在水产动物分子设计育种技术、全基因组育种技术等方面进行了探索和研究^[5],如在海水贝类完成了长牡蛎、虾夷扇贝和栉孔扇贝的全基因组框架图的基础上,成套研发了低成本、高通量遗传标记分型技术,建立了贝类全基因组选择育种分析评估系统^[22-24],由此形成了基于全基因组分型的选择育种技术。

(三) 水产种业体系建设

“发展养殖,种业先行”^[25],种业在水产生物产业链中占有引领性的战略地位。我国政府高度重视水产种业的发展,制定了一系列的法律法规,2012年国务院先后出台《关于加快推进农业科技创新持续增强农产品供给保障能力的若干意见》和《关于加快发展现代农业进一步增强农村发展活力的若干意见》,明确提出“着力抓好种业科技创新”“加强种质资源收集、保护、鉴定,创新育种理论方法和技术,创制改良育种材料,加快培育一批突破性新品种”“推进种养殖业良种工程,加快农作物制种基地和新品种引进示范场建设”等要求,为我国现代水产种业提供了政策保障,指明了发展方向,也从另一角度昭示着我国水产种业将迎来新的历史发展机遇。

从1992年开始建设以原良种场为主体的全国水产原良种体系,2001年开始建设水产遗传育种中心,2013年起启动了国家水产种业示范场建设,截

至 2014 年,全国共建有遗传育种中心 25 个,水产原种场 90 个,水产良种场 423 个,水产种苗繁育场 1.5 万家^[26]。预计到 2020 年将建设 50 家水产遗传育种中心,其功能集中在建立育种技术体系,构建核心群体和培育新品种,与国家级良种场(良种扩繁场)和苗种场等相辅相成,国家水产良种与种业体系建设已有效地推动了我国水产良种化进程。

三、国际水产遗传育种及种业发展趋势及启示

(一) 水产育种的遗传基础研究现状及发展趋势

随着水产养殖业的广泛开展,越来越多的适合不同生态环境的水产种质资源得到开发和利用,包括水生生物种质资源在内的种质资源和生物多样性问题日益受到国际社会的重视,世界各国尤其是发达国家均设立了各种专业或综合性的生物种质资源保藏、评价和发掘机构,制订了不同形式的重大计划。

当前及未来世界水产养殖业发展的主要推动力依然是针对生长、饲料转化率、抗病、性别控制等重要经济性状的遗传改良。美国、英国、日本、澳大利亚等纷纷明确了适应本国特点的水产经济重点发展方向,已在水产遗传育种研究相关领域取得了技术突破,并形成了产业优势。美国早在 2003 年就培育出了高抗尼氏明钦虫(Msx)病和中抗海水肤囊菌(Dermo)病的牡蛎品系,目前,培育的三倍体牡蛎已占美国牡蛎苗种来源的 70% 左右,培育的南美白对虾良种因其高产抗逆的特性,已占领并垄断国际养虾产业。挪威从 1972 年以来一直坚持鲑鳟选育,研究了鲑鳟生长速度、性成熟年龄、抗病毒病和抗细菌病能力、肉色和肌肉中脂肪含量等的机制,并在此基础上进行良种选育,现已培育出了一批鲑鳟鱼类的优良品种,大大缩短了育种周期和降低了饵料系数。世界鱼类中心与挪威、菲律宾有关研究机构协作实施了罗非鱼遗传改良计划(GIFT 计划),在完成 6 代选育后取得了生长速度比基础群提高 85% 的品种,在多个国家养殖进行遗传和经济性状评估后广泛推广。通过牙鲆抗淋巴囊肿病分子标记辅助育种研究,日本东京海洋大学 Nobuaki Okamoto 教授率领的团队培育出了抗淋巴囊肿病牙鲆,该品种在日本市场上的占有率已达到了 35%^[27-29]。

世界主要养殖国家的育种模式主要以选择育种和杂交优势利用为主,研究对象集中在鲑鳟鱼、罗非鱼、对虾、牡蛎和鲍鱼等养殖种类上,评估技术主要采用以多性状复合评价方法为基础的多性状复合育种技术^[30]。美国从 20 世纪 90 年代开始,针对凡纳滨对虾的生长性能和桃拉综合征病毒(TSV)抗性开展选择育种,经连续 4 代选择后,凡纳滨对虾抗桃拉综合征病毒的存活率高达 92%~100%。越南和泰国分别从 2007 年和 2010 年起,利用多性状复合评价方法开展多代罗氏沼虾选择育种研究。澳大利亚联邦科学与工业研究组织(CSIRO)利用选择育种技术结合分子标记辅助系谱识别,连续多世代改良斑节对虾,繁殖率和生长速度比野生群体提高了 200%。

细胞工程育种、性控育种和多倍体育种也一直是水产育种领域关注的重点之一。日本、印度尼西亚、菲律宾、美国等国家利用组织无性繁殖、染色体组操作、干细胞移植和借腹怀胎等细胞工程技术在长心卡帕藻、虹鳟鱼等育种方面取得了进展;美国成功培育了四倍体牡蛎,并与正常二倍体杂交获得了三倍体牡蛎苗种。在转基因育种方面,虹鳟、鳕、罗非鱼、斑点叉尾鲷、草鱼等经济鱼类的转基因研究主要集中在生长、抗寒及抗病等性状上。目前美国最先批准了转基因鱼产品上市,各国也都或多或少地进行战略技术储备研究。随着测序相关技术的发展和测序平台的不断完善,全基因组序列的解析使研究人员可以从基因组水平来认识和理解生物的各种生命过程,为设计和优化生物性状提供了可能。分子设计育种和全基因组选择育种在世界各国都呈现方兴未艾的状态。目前,全基因组选择育种主要集中在抗病性状育种方面,如挪威正在开展鲑鳟鱼和鳕鱼的抗弧菌病和病毒性神经坏死(VNN)病毒病的全基因组选育,美国在进行斑点叉尾鲷抗弧菌病的全基因组选育。

(二) 国际水产种业发展状况带给我国的启示

国际发达国家均十分重视水产养殖种业的发展,不断加大研究投入,取得了一系列重大突破。国外水产养殖种业总规模低于中国,但产业集中度较高,良种覆盖率较高,苗种质量稳定,单位售价远高于我国。国外水产种业战略性新兴产业的培育都是基于大的育种计划。和国内主要以科研院所进

行品种选育为主导不同,国外种业企业在苗种培育中扮演着重要角色。世界鱼类中心与挪威、菲律宾有关研究机构协作实施的罗非鱼遗传改良计划,树立了一个多方合作进行水产生物遗传改良的典范:在育种过程中,准确查找问题,精密设计项目实施方案,进行多代选育,养殖户参与品种评价,广泛宣传等是该计划成功的经验。挪威鲑鳟鱼育种基地和项目已在全球部署,初步出现一个即将垄断国际鲑鳟鱼良种供应的大型跨国种业。美国迈阿密南美白对虾育种基地(SIS)的种虾进入中国市场已10多年,其一度占市场份额达80%左右,几乎垄断中国种虾供应市场。

国外良种培育投入较大,效果显著,多起源于大的育种计划,有针对性地对具有市场潜力的优势养殖种类进行长期的针对其经济性性状进行遗传选育,通过政府推动或者与国际专业育种机构合作,大量积累选育和推广基础数据,不仅促进了良种产业的可持续发展,而且还由此引领了国际水产养殖的方向^[30]。

四、水产遗传育种与水产种业遇到的问题及发展建议

尽管优良品种是我国水产种业可持续发展的核心要素这一点已形成共识,但就目前来说,我国水产种业的发展仍面临一些严峻挑战,在当前技术革命浪潮下,需拿出一些强有力的保障措施来应对。

(一) 提高水产育种科学技术水平与自主创新能力,形成水产育种标准化技术体系

我国育种基础研究存在的主要问题有:国家财政投入总量少,投入较低,满足不了良种培育的需要;研究对象广泛,技术参差不齐;优异种质资源鉴定与保存的深度和广度不够,部分养殖种类育种周期长,种质退化等;具有重要育种价值的基因和分子标记很少;重要性状的遗传解析不够;全基因组选择等新技术尚未完全应用;基因组编辑和分子设计育种等育种新技术亟待开展;具有高产抗病抗逆等多个优良性状的重大新品种十分缺少。

针对以上问题,建议政府部门加大水产种业的投入,继续支持育种家收集、筛选具有重大商业潜力的品种及野生近缘种等育种材料,建设核心种质

资源库(基因库),挖掘其重要经济性性状和基因,筛选、创制符合育种目标的优异、特异水产育种亲本材料,以期突破性新品种的培育奠定物质基础;在信息整合和数据共享方面,整合各个育种单位的育种系谱及各种性状数据库,搭建权威的公共信息服务平台,加快信息化过程,全方位地提供咨询和技术服务,将有助于水产遗传育种进程和水产种业的发展;在技术储备与自主创新方面,实现现有水产种业关键技术的升级和整合,突破重要育种基础理论与前沿关键技术,开展重要养殖种类种质资源评价与鉴定,阐明并挖掘重要经济性性状的基因组学基础和遗传调控机制,研发先进的基因型筛选鉴定系统与信息化表型测试系统,构建大规模、高通量、专业化、流水线的商业化育种平台体系,进而创制出一批高产、优质、抗病、抗逆、生态安全的有重大市场价值、覆盖率高的新品种,实现水产养殖良种化,大幅度提升我国水产种业科技创新能力。

(二) 完善水产种业科技创新链条,打造企业创新平台,构建新型的国家种业创新体系,逐步提升我国水产种业核心竞争力

目前我国基本实现了水产养殖业良种体系从无到有的发展阶段,也在种业平台搭建方面做了诸多工作,然而与我国当前及未来水产养殖业发展的实际需求还存在着较大差距。问题主要存在于:种业体系平台还不健全,商业育种模式需进一步完善,产业技术标准需要制定;产业链不完善,集成度不高,企业研发能力薄弱,缺乏“育一繁一推”一体化的龙头企业等。

针对以上问题,在水产全产业链科技创新链条完善方面,需要探讨种质收集与保存、育种技术创新、良种选育与扩繁、示范养殖与推广等一整套功能完整、衔接紧密的高效运作机制;在种业发展模式方面,鉴于我国水产养殖生物种类多,应依据其发展程度和特点探讨不同的种业发展模式。在企业自主创新方面,从国际种业发展实践看,企业能够面对市场,应成为国家种业发展的主要载体和技术创新主体。需要在政府的大力扶持和引导下,加快以企业为创新主体的商业化育种体系建设发展进程,提升企业科技水平和生产能力,培育一批以大型企业为主体、“育一繁一推”一体化的现代水产种业集团。

五、“十三五”水产遗传育种与种业发展目标与任务

当前,水产养殖对世界水产供应的作用已在发达国家中达成共识,水产养殖仍是全球食品安全和经济增长的时代主题^[31~34]。挪威鱼类遗传育种学家 Trygve Gjedrem 教授认为鱼类和贝类的遗传育种还有很大的改良空间^[36,37]。一些欧洲学者甚至认为“中国正在转向水产养殖工业化的新时代”^[38]。水产遗传育种与种业有很深远的科学和经济意义。

“十三五”期间,我国水产遗传育种与种业的目的在于:建立和完善以全基因组解析为基础的水产遗传育种创新型技术体系,培育出 50~60 个高产、优质、抗病、抗逆、生态安全的有重大市场价值,覆盖率高的鱼虾贝藻系列新品种,培养一批水产遗传育种和水产种业人才,打造具有自主创新能力的“育—繁—推”一体化大型种业企业。

主要任务集中在以下三个方面:现代水产育种技术创新提升工程,以提升水产养殖领域科技创新能力为目标,解析重要水产养殖动物鱼、虾、蟹、贝和藻类等全基因组信息,集成运用传统育种技术与现代育种技术,攻克水产养殖生物遗传性别鉴定、基因组关联分析、基因组编辑和高通量基因芯片制作等关键技术,整合各方资源,搭建育种信息平台 and 数据库,探索水产养殖领域育种新技术如基因组编辑,全基因组选择育种等育种途径及其在良种培育中的应用,推动现代育种技术实现跨越式发展;

突破性重大新品种培育:以水产养殖鱼、虾、蟹、贝和藻类等为对象,在解析重要水产养殖生物全基因组解析和功能基因组研究的基础上,注重种质资源保存与创新,重点突破基因挖掘、经济性状遗传解析、全基因组选择、分子设计和基因组编辑等核心技术,依据水产养殖产业需求,培育满足不同养殖环境要求的高产、抗病、抗逆、优质海水鱼、虾、贝、藻等突破性重大新品种;水产种业产业化技术开发与平台建设:联合农业部、中国科学院、教育部等相关部门研究所和高校研究力量,实现产学研联合攻关和跨部门、跨区域合作。开展产学研联合,建立“遗传育种中心+国家级及省级原良种场+苗种繁育场”的多级水产公益性原良种生产体系;建立水产养殖种业科学数据共享平台,加快原良种品种审定技术和标准的建立,财政支持和税收减免

政策制定。构建现代水产种业体系建设框架,突出扶持和培育“育—繁—推”一体化的龙头企业,实现新品种的大面积示范推广。

参考文献

- [1] 桂建芳. 鱼类生物学和生物技术是水产养殖可持续发展的源泉[J]. 中国科学: 生命科学, 2014, 44: 1195-1197.
Gui J F. Fish biology and biotechnology is the source for sustainable aquaculture [J]. Sci Chin (Life Sci). 2015; 58: 1195-1197.
- [2] Brown L R. Plan B 2.0: Rescuing a Planet Under Stress and a Civilization in Trouble [M]. Washington, DC: Earth Policy Institute, International Publishers; 2006.
- [3] Food and Agriculture Organization of the United Nations. The state of world fisheries and aquaculture 2014 [M]. Rome: FAO; 2014.
- [4] 桂建芳, 朱作言. 水产动物重要经济性状的分子基础及其遗传改良[J]. 科学通报, 2012, 57: 1719-29.
Gui J F, Zhu Z Y. Molecular basis and genetic improvement of economically important traits in aquaculture animals [J]. Chin Sci Bull. 2012; 57: 1719-1729.
- [5] 桂建芳. 水生生物学科学前沿及热点问题[J]. 科学通报, 2015, 60: 2051-2057.
Gui J F. Scientific frontiers and hot issues in hydrobiology [J]. Chin Sci Bull. 2015; 60: 2051-2057.
- [6] Wang D, Mao H L, Chen H X, et al. Isolation of Y- and X-linked SCAR markers in yellow catfish and application in the production of all-male populations [J]. Anim Genet. 2009; 40: 978-981.
- [7] Liu H Q, Guan B, Xu J, et al. Genetic manipulation of sex ratio for the large-scale breeding of YY super-male and XY all-male yellow catfish (*Pelteobagrus fulvidraco* (Richardson)) [J]. Mar Biotechnol. 2013; 15: 321-328.
- [8] Dan C, Mei J, Wang D, et al. Genetic differentiation and efficient sex-specific marker development of a pair of Y- and X-linked markers in yellow catfish [J]. Int J Biol Sci. 2013; 9: 1043-1049.
- [9] Pan Z J, Li X Y, Zhou F J, et al. Identification of sex-specific markers reveals male heterogametic sex determination in *Pseudobagrus ussuriensis* [J]. Mar Biotechnol. 2015; 17(4): 441-451.
- [10] Chen S, Zhang G, Shao C, et al. Whole-genome sequence of a flatfish provides insights into ZW sex chromosome evolution and adaptation to a benthic lifestyle [J]. Nat Genet. 2014; 46(3): 253-260.
- [11] Zhang G, Fang X, Guo X, et al. The oyster genome reveals stress adaptation and complexity of shell formation [J]. Nature. 2012; 490: 49-54.
- [12] Xu P, Zhang X, Wang X, et al. Genome sequence and genetic diversity of common carp, *Cyprinus carpio* [J]. Nat Genet. 2014; 46:1212-1219.
- [13] Wang Y, Lu Y, Zhang Y, et al. The draft genome of the grass carp (*Ctenopharyngodon idellus*) provides insights into its evolution and vegetarian adaptation [J]. Nat Genet. 2015; 47(6): 625-631.
- [14] Wu C W, Zhang D, Kan M Y, et al. The draft genome of the large

- yellow croaker reveals well-developed innate immunity [J]. Nat Comm. 2014; 5: 5227–5234.
- [15] Ao J Q, Mu Y N, Xiang L X, et al. Genome sequencing of the perciform fish *Larimichthys crocea* provides insights into molecular and genetic mechanisms of stress adaptation [J]. PLOS Genet. 2015; 11(4): e1005118.
- [16] Liu S J, Luo J, Chai J, et al. Genomic incompatibilities in the diploid and tetraploid offspring of the goldfish X common carp cross [J]. Proc Nat Acad Sci USA. 2016; 113(5): 1327–1332.
- [17] 桂建芳, 周莉. 多倍体银鲫克隆多样性和双重生殖方式的遗传基础和育种应用 [J]. 中国科学: 生命科学, 2010, 42(2): 97–103.
Gui J F, Zhou L. Genetic basis and breeding application of clonal diversity and dual reproduction modes in polyploid *Carassius auratus gibelio* (review) [J]. Sci Chin (Life Sci). 2010; 53(4): 409–415.
- [18] 梅洁, 桂建芳. 鱼类性别异形和性别决定的遗传基础及其生物技术操控 [J]. 中国科学: 生命科学, 2014, 44(12): 1198–212.
Mei J, Gui J F. Genetic basis and biotechnological manipulation of sexual dimorphism and sex determination in fish [J]. Sci Chin (Life Sci). 2015; 58(2): 124–136.
- [19] 陈松林. 鱼类性别控制与细胞工程育种[M]. 北京: 科学出版社, 2013.
Chen S L. Fish sex control and breeding by cell engineering [M]. Beijing: Science Press; 2013.
- [20] 刘少军. 远缘杂交导致不同倍性鱼的形成 [J]. 中国科学: 生命科学, 2010, 40(2): 104–114.
Liu S J. Distant hybridization leads to different ploidy fishes [J]. Sci Chin (Life Sci). 2010; 53(4): 416–425.
- [21] 叶鼎, 朱作言, 孙永华. 鱼类基因组操作与定向育种 [J]. 中国科学: 生命科学, 2014, 44: 1253–61.
Ye D, Zhu Z Y, Sun Y H. Fish genome manipulation and directional breeding [J]. Sci Chin (Life Sci). 2015; 58 (2): 170–177.
- [22] Jiao W, Fu X, Dou J, et al. High-resolution linkage and quantitative trait locus mapping aided by genome survey sequencing: Building upan integrative genomic framework for a bivalve mollusk [J]. DNA Res. 2014; 21: 85–101.
- [23] Dou J, Li X, Fu Q, et al. Evaluation of the 2b-RAD method for genomic selection in scallop breeding [J]. Sci Rep. 2016; 6: 19244.
- [24] Li H, Wang J, Bao Z. A novel genomic selection method combining GBLUP and LASSO [J]. Genetica. 2015; 143: 299–304.
- [25] 雷霖霖. 水产种业未来之路[J]. 海洋与渔业, 2013, 1: 55–57.
Lei Q L. The future of seed industry in aquaculture [J]. Fish Adv Mag. 2013; 1: 55–57.
- [26] 唐启升. 中国水产种业创新驱动发展战略研究报告[M]. 北京: 科学出版社, 2014.
Tang Q S. Report on innovation-driven strategies in Chinese aquaculture seeds [M]. Beijing: Science Press; 2014.
- [27] Blackburn H D. The national animal germplasm program: Challenges and opportunities for poultry genetic resources [J]. Poult Sci. 2006; 85(2): 210–215.
- [28] Fuji K, Hasegawa O, Honda Kumasaka K, et al. Marker-assisted breeding of a lymphocystis disease-resistant Japanese flounder (*Paralichthys oli-vaceus*) [J]. Aquaculture. 2007; 272: 291–295.
- [29] Ozaki A, Araki K, Okamoto H. Progress of DNA marker-assisted breeding in maricultured finfish [J]. Bull Fish Res Agency (Jpn.). 2012; 35: 31–37.
- [30] 海洋农业产业科技创新战略研究组良种选育与苗种繁育专题组. 创新驱动海洋种业的建议及对策[J]. 中国农村科技, 2013, 222: 70–73.
Marine Agricultural Industry Strategy & Technology Innovation Group. Recommendations and countermeasures on innovation-driven seed industry [J]. Chin Rural Sci & Tech. 2013; 222: 70–73.
- [31] Naylor R L, Goldburg R J, Primavera J H, et al. Effect of aquaculture on world fish supplies [J]. Nature. 2000; 405: 1017–1024.
- [32] Pauly D, Christensen V, Guénette S, et al. Towards sustainability in world fisheries [J]. Nature. 2002; 418: 689–695.
- [33] James H T, Geoff L A. Fishes as food: Aquaculture’s contribution [J]. EMBO Rep. 2001; 21: 958–963.
- [34] Béné C, Barange M, Subasinghe R, et al. Feeding 9 billion by 2050—putting fish back on the menu [J]. Food Sec. 2015; 7(2): 261–274.
- [35] Gjedrem T. Genetic improvement for the development of efficient global aquaculture: a personal opinion review [J]. Aquaculture. 2012; 344–349: 12–22.
- [36] Gjedrem T, Robinson N, Rye M. The importance of selective breeding in aquaculture to meet future demands for animal protein: a review [J]. Aquaculture. 2012; 350–353: 117–129.
- [37] Gjedrem T. Disease resistant fish and shellfish are within reach: a review [J]. J Mar Sci Eng. 2015; 3: 146–153.
- [38] Villasante S, Rodriguez-Gonzalez D, Antelo M, et al. All fish for China? [J]. AMBIO. 2013; 42: 923–936.