

种业振兴背景下发展现代海洋种业的对策研究

张守都¹, 马健¹, 邹杰², 王琪¹, 代仁海¹, 邹琰¹, 赵文溪¹,
张伟¹, 于超勇¹, 宋爱环¹

(1. 山东省海洋科学研究院(青岛国家海洋科学研究中心) 青岛 266072;

2. 广西海洋研究所有限责任公司 北海 536000)

摘要:为促进我国海洋种业和海水养殖业的健康可持续发展,文章概述国外海洋种业的发展态势和我国海洋种业的发展现状,分析我国海洋种业发展存在的问题,并提出对策建议。研究结果表明:发达国家的传统育种技术积淀深厚,基础研究加速产业技术变革以及跨国企业加快布局全球海洋育种版图;我国海洋种业在基础研究、育种技术体系和产业发展基础等方面取得进展,但存在基础研究支撑能力不足、新品种研发效率不高、产业良种覆盖率偏低和海洋种质资源保护滞后等问题;为此,我国发展海洋种业应加大基础研究力度、强化育种核心技术研发、构建以企业为主体的一体化体系以及提高海洋种质资源保护水平。

关键词:种业振兴;海水养殖;海洋种业;育种技术;海洋种质资源

中图分类号:F326.4;S96;P745

文献标志码:A

文章编号:1005-9857(2022)10-0019-07

Strategic Research of Developing Modern Marine Seed Industry Under the Background of Seed Industry Revitalization

ZHANG Shoudu¹, MA Jian¹, ZOU Jie², WANG Qi¹, DAI Renhai¹, ZOU Yan¹,
ZHAO Wenxi¹, ZHANG Wei¹, YU Chaoyong¹, SONG Aihuan¹

(1. Marine Science Research Institute of Shandong Province

(National Oceanographic Center, Qingdao), Qingdao 266072, China;

2. Guangxi Institute of Oceanology Co., Ltd., Beihai 536000, China)

Abstract: For promoting the healthy and sustainable development of China's marine breeding and mariculture industry, this paper summarized the development trend of foreign marine seed industry and the development status of China's marine seed industry, analyzed the problems existing in the development of China's marine seed industry, and put forward countermeasures and suggestions. The results showed that the developed countries had a deep accumulation of traditional

收稿日期:2022-01-24;修订日期:2022-09-01

基金项目:山东省重点研发计划(软科学项目)“山东省现代海洋种业发展路径分析及对策研究”(2022RZB07050);山东省重点研发计划(农业良种工程项目)“水产种质资源挖掘与精准鉴定”(2021LZGC027);山东省重点研发计划(软科学)一般项目“海洋科技发展方向预测与山东省关键领域选择战略研究”(2021RKY02024)。

作者简介:张守都,副研究员,博士,研究方向为贝类遗传育种与海洋科技战略

通信作者:宋爱环,研究员,硕士,研究方向为海洋生物种质资源挖掘与利用

breeding technology, basic research had accelerated industrial technological transformation, and multinational enterprises had accelerated the layout of global marine breeding. China's marine seed industry had made progress in basic research, breeding technology system and industrial development foundation, but there were some problems such as insufficient supporting capacity of basic research, low efficiency of new variety research and development, low coverage of industrial improved varieties and lagging protection of marine germplasm resources. Therefore, the development of marine seed industry in China should strengthen the basic research, strengthen the research and development of breeding core technology, build an integrated system with enterprises as the main body, and improve the protection level of marine germplasm resources.

Keywords: Revitalization of seed industry, Mariculture, Marine seed industry, Breeding techniques, Marine germplasm resources

0 引言

种业是最重要的战略核心产业之一,是保障国家粮食安全和主要农产品有效供给的重要根基。海洋种业作为海水养殖产业链的源头,是发展健康、低碳和可持续的现代海水养殖产业的关键,也是极具发展潜力的战略性和基础性海洋新兴产业。从 20 世纪 60 年代开始,我国海洋育种工作者先后突破海带、对虾、扇贝、大菱鲆和海参等品种的人工育苗技术,掀起“藻、虾、贝、鱼、参”5 次海水养殖浪潮,使我国渔业实现“养殖高于捕捞”和“海水超过淡水”的两大历史性突破,带动我国成为世界第一的海水养殖国家^[1]。在 5 次海水养殖浪潮的推动下,我国海洋种业实现从空白到壮大的转变,从基础研究到良种培育都取得显著进展,基本形成国际先进甚至局部领跑的优势。2021 年《中共中央 国务院关于全面推进乡村振兴加快农业农村现代化的意见》提出“打好种业翻身仗”,为海洋种业的进一步发展提供新的机遇。本研究概述国内外海洋种业发展状况,分析制约我国海洋种业发展的关键问题,并提出发展现代海洋种业的对策建议,为我国海洋种业和海水养殖业的健康可持续发展提供参考。

1 国外海洋种业的发展态势

1.1 传统育种技术积淀深厚

发达国家已有 100 余年的动物育种历史,已形成表型选育和谱系选育等系统的良种选育理论和技术,尤其在最佳线性无偏差预测(BLUP)育种理论被提出后,在动物育种实践中可区分固定效应和随机效应对

性状表型的影响,极大地提高对动物遗传潜力的估算能力^[2]。自 20 世纪 70 年代以来,以 BLUP 和约束最大似然法(REML)为基础的数量性状遗传评估技术在海洋水产动物育种中广泛应用,实现对生长速度、抗病能力、饲料转化率和性成熟年龄等重要经济性状的综合选育,有力地促进海洋种业的发展^[3]。

挪威采用以混合线性模型为基础的 BLUP 育种技术,在精确评估遗传参数和个体育种值的基础上,对鲑鳟鱼类进行系统的良种选育,培育一批性状优良的新品种(系),使育种周期缩短、饵料系数降低以及抗病能力提升,带动鲑鳟鱼类产业的快速发展^[4]。法国通过感染实验和家系选育,筛选抗传染性皮下和造血组织坏死病毒(IHHNV)的蓝对虾品系^[5]。美国采用以多性状复合评估方法为基础的多性状复合育种技术,针对凡纳滨对虾的生长性能和桃拉综合征病毒(TSV)抗性开展选育,有效提高其产量和抗病能力^[6],同时结合无特定病原体(SPF)亲虾和苗种生产技术研究^[7],长期主导全球凡纳滨对虾的亲虾供应。澳大利亚采用分子标记辅助家系选育的方法,对斑节对虾进行连续多世代改良,使其繁殖率和生长速度比野生群体提高 200%^[8]。美国采用家系选育技术选育高抗厄氏单胞虫(MSX)病以及同时抗帕金虫(Dermo)病的美洲牡蛎新品系,极大地提高牡蛎对常见病的抗病能力^[9],牡蛎的生长速度也有明显提高^[10-11];此外,美国采用细胞工程技术成功培育四倍体牡蛎,并通过与正常二倍体牡蛎杂交获得三倍体牡蛎苗种,促进

全球牡蛎养殖产业的快速发展^[12]。

1.2 基础研究加速产业技术变革

发达国家在海洋水产动物分子育种领域已开展分子标记开发、数量性状基因座(QTL)关联分析、功能基因挖掘以及全基因组测序和解析等大量基础研究^[13-17],已研发分子标记辅助育种、因果基因辅助育种、全基因组选择育种和基因编辑育种等前沿技术,部分研究成果在育种实践中得到应用,有效推动海洋种业的技术变革。

美国从 300 个微卫星标记中筛选 10 个有效标记,并结合传统育种方法,经过 6 年研究获得比原有品种生长速度快 20% 的斑点叉尾 NWAC-103 品系^[18];日本对牙鲆的抗淋巴囊肿病性状进行 QTL 关联分析,得到可解释的遗传变异率高达 50% 的显性微卫星标记位点(Poli.9-8TUF),通过该基因位点检测出基因型纯合的抗淋巴囊肿病个体,再与生长速度快的牙鲆品系杂交,得到几乎完全抵抗淋巴囊肿病的牙鲆新品系,被视为分子标记辅助育种的经典案例^[19]。

近年来,随着基因组测序技术的进步和测序成本的降低,美国、挪威和加拿大等国家完成对大西洋鲑、美洲牡蛎、太平洋牡蛎、太平洋白虾和黑虎虾等海洋水产动物的全基因组测序,并通过重测序等技术挖掘海量的单核苷酸多态性(SNP),在大西洋鲑、美洲牡蛎和太平洋牡蛎等物种中构建高密度和高分辨率的遗传连锁图谱,并开发多种分子标记育种芯片,为全基因组选育奠定基础^[16-17,20-24]。其中,对大西洋鲑的研究最有代表性。英国和加拿大等国家成功定位传染性胰腺坏死(IPN)病毒的抗性 QTL^[25-26],并发现该性状的基因为上皮钙黏蛋白^[27-28]。挪威通过分析大西洋鲑的抗海虱 QTL,开展全基因组选育抗海虱大西洋鲑品系的研究^[29];在大西洋鲑中定位到与 IPN 抗性有关的 QTL,能够解释 29% 和 83% 的表型和遗传变异,并发现 3 个与 QTL 紧密连锁的微卫星标记,成功将这些标记应用于 IPN 抗性品系的选育^[30],在大西洋鲑养殖中新品系的 IPN 发病率降低 75%^[28]。此外,基因编辑技术开始在海洋水产动物育种中应用,挪威采用 CRISPR/Cas9 技术定点编辑大西洋鲑色素沉积的

相关基因,发现基因编辑个体在幼鱼阶段与野生鱼相比减少色素沉积^[31]。

1.3 跨国企业加快布局全球海洋育种版图

海洋育种领域具有研发周期长、投资大和 risk 高等特点,高强度的投入和高效的科技创新是海洋种业健康可持续发展的关键。当前发达国家基于规模化、集团化和全球化的大型育种公司,通过市场竞争、收购和兼并重组等多种方式争夺全球资源,同时借助传统和前沿技术优势不断扩大育种规模 and 市场份额,资本和技术优势的“马太效应”日益凸显。

挪威遗传育种公司 Aqua Gen 专注大西洋鲑等鱼类育种 40 余年,围绕全球大西洋鲑产业的发展,在挪威、英国和智利等国家建立大型遗传育种中心,从传统选育方法发展到分子标记辅助等现代选育技术,每年向全球提供 8 亿~10 亿颗受精卵^[32],并针对陆基养殖和远海养殖等养殖方式不断完善育种计划,推动育种品系的多元化。英国 Benchmark 公司完成大西洋鲑的全基因组图谱绘制,并通过高密度基因分型以及主要基因或 QTL 标记辅助的基因组选育方法不断优化育种计划,可全年向全球提供生长速度快和抗病能力强的大西洋鲑受精卵^[7];该公司还通过收购等方式进军对虾育种领域,在南美洲和东南亚的多个国家启动多个对虾育种计划,逐步掌握哥斯达黎加、厄瓜多尔、萨尔瓦多、巴拿马和秘鲁等国家的野生对虾种质资源^[33]。美国的对虾改良系统有限公司(SIS)、科拿湾海洋资源公司(Kona Bay)和莫安娜亲虾公司(PRIMO)等大型跨国种业公司长期致力于凡纳滨对虾和斑节对虾等品种的养殖驯化、遗传改良和无特定病原(SPF)选育,上述对虾品种的成活率和生长速度^[7,34]在全球市场占有绝对优势。

2 我国海洋种业的发展现状

2.1 基础研究不断取得新突破

近年来,我国充分利用生物信息学和分子生物学技术迭代的机遇,不断加大投入力度,基本实现“弯道超车”,奠定我国在海洋生物基础研究领域的国际先进地位。从 2010 年开始相继绘制牡蛎、半滑舌鳎、大黄鱼、对虾、牡蛎、扇贝和海带等 10 余种海

海洋水产经济物种的基因组精细图谱和遗传结构变异图谱^[35-37],围绕遗传发育、免疫调控和环境适应演化等海洋生物关键生命过程,综合运用基因组、转录组、蛋白组和代谢组等多组学技术,发掘一大批与生长发育、性别控制、繁殖和抗病抗逆等重要性状相关的主效基因并阐明其调控网络,突破许多海洋生命科学新认知^[35,38-41],为海洋种业的发展奠定坚实的理论基础。

2.2 育种技术体系不断成熟

随着海洋生物育种理论的不断突破,海洋生物育种技术从传统育种、杂交育种和细胞工程育种逐步向传统育种与现代分子辅助育种技术和基因组选育技术相结合的方向过渡发展。染色体组工程、分子性控、GBLUP 育种、分子标记辅助选育、基因组关联分析、全基因组选育和基因编辑育种等技术开始在海洋生物育种计划中部分示范和应用^[42-45], epiQTL、EWAS、ES 和 epiGE 等表观辅助育种技术已发展成为水产育种技术的重要开发方向^[46-48],建立多性状复合选育与强优势杂交育种等新理念育种技术体系^[49],并在上述育种技术的基础上集成研发优良品种亲体繁育、高效制种和苗种培育技术,为快速培育海水养殖新品种和提高良种覆盖率提供有效的技术支撑。

2.3 产业发展基础不断巩固

我国海水养殖“五次浪潮”对苗种的需求极大地推动海洋种业的发展,并为我国海洋种业的发展奠定坚实基础。20 世纪 90 年代我国成立全国水产原种和良种审定委员会,依据“保护区—原种场—良种场—苗种场”和“遗传育种中心、引种中心—良种场—苗种场”等思路开展全国水产原、良种体系建设^[50-51],先后培育 106 个具有高产、抗逆和优质性状的海洋水产动物新品种,建立 54 个海洋种质资源保护区,20 余家国家级海洋水产原、良种场以及全球规模最大和技术含量最高的良种繁育和生态养殖产业化基地,培育一大批具有自主知识产权的水产良种企业,对我国海水养殖业的健康可持续发展起到显著的支撑作用。2019 年我国海洋苗种产量达 44 363 亿粒(尾/株/头)^[52],同时建立全球规模最大的海洋苗种生产体系。

当前我国海洋种业的发展已进入新阶段。海南利用先天优势条件加快发展“南繁硅谷”,努力打造海洋种业创新“高地”;山东烟台以水产种质资源场建设、优异种质资源引进、良种选育和苗种繁育为主线,大力建设“蓝色种业硅谷”,打造全球水产种质资源引进中转基地。

3 我国海洋种业发展存在的问题

虽然我国海洋种业已取得巨大进步,但与国际先进水平相比呈现大而不强、全而不精和竞争优势不足等突出问题,科技创新和产业体系均存在较大差距。

3.1 基础研究支撑能力不足

由于特殊的品种属性和养殖环境,海洋水产动物的基础研究手段和进展明显落后于陆地动物。国际上以全基因组测序和功能基因定位为代表的基础研究仅能为培育水产新品种提供辅助和参考,技术成熟度尚不足以引领和支撑产业发展。当前我国兴起以全基因组测序和功能基因定位为代表的基础研究热潮,但出现研究面(物种)贪多求全、研究投入产出比低、研究问题与产业需求脱节、研究成果以理论为主以及研究领域聚焦和挖掘深度不足等问题,忽视以扎实的传统遗传选育为基础、紧扣产业发展需求以及适当结合前沿技术逐渐创新良种培育技术的过程,导致基础研究对产业发展的支撑能力不足^[53]。

3.2 新品种研发效率不高

与农作物相比,我国海洋水产新品种的研发效率偏低。虽然目前已经研发 100 余个新品种,但大部分以长时间的传统选育技术选育而成,且分散在众多养殖领域中,平均每个养殖品种的新品种供给每 10 年不超过 1 个。背后的问题主要有 2 项:①海洋水产新品种的技术研发水平多年来并未显著提高,关键核心技术突破较少,选育技术仍以传统选育或杂交育种为主,单个品种的选育效率偏低;②以科研机构为主的新品种研发主体极大地依赖现有课题支撑,而课题支撑的不稳定性导致研发技术体系不健全和工作内容不连续,育种工作者难以潜心构建系统的批量品种研发体系,精心打磨的“拳头”产品也较少。在当前海洋环境加剧变化以及出现深远海养殖等新业态的形势下,我国海洋水产新品种的研发

效率已明显滞后于产业发展的新需求。

3.3 产业良种覆盖率偏低

据统计,当前我国水产养殖的良种覆盖率仅为 25%~30%^[51],明显落后于畜禽和农作物产业,也落后于国外的鲑鳟鱼和牡蛎等明星养殖产业。除良种供给少的直接原因外,导致我国海水养殖良种覆盖率低的重要原因还包括新品种的测试推广环节薄弱、成果推广转化难和新品种维护难等。一方面,我国水产新品种的开发主体仍以科研机构为主,在良种通过国家审定后缺乏后续推广、维护和改良经费,导致相当一部分新品种不能有效向产业转化,部分可转化成果也存在知识产权保护难等问题;另一方面,作为新品种使用和推广的“主力军”,我国海水育种企业在科技创新和商业化运营等方面与国外大型良种企业存在显著差距,主要表现在规模普遍较小、以常规苗种生产为主、整体自主创新能力较弱、在承接新品种转化过程中的抗风险能力较弱以及缺乏“产学研,育繁推”一体化带动能力。

3.4 海洋种质资源保护滞后

目前我国与引进种相关的水产养殖品种约有 90 种,占主要水产养殖品种总数的 18%^[54],三文鱼、对虾、扇贝和牡蛎等重要品种均明显依赖国外引进种,虽然在一些品种中已培育相当数量的新品种,但亲本质量不稳定,仍须不断进口原种作为补充。无序的引种交流和不规范的生产操作对我国本土水产种质资源造成污染,导致许多品种的种质遗传背景和遗传结构混淆不清,严重威胁我国海洋种质资源安全。此外,由于缺乏对种质资源的长期投入和研究,我国对海洋种质资源本底了解不清以及对地方特色品种发掘和保护不足,随着海洋环境变化和海岸带开发压力加大,本土优良遗传种质资源严重流失,为海洋种业的健康可持续发展埋下隐患。因此,亟须提升我国海洋种质资源的保护和开发利用水平,逐步形成以保护促开发、以开发促保护的良性循环机制。

4 对策建议

目前我国高度重视发展现代种业,为海洋种业的发展提供重大历史机遇,我国海洋种业具备跨越式发展的基础和能力。

4.1 加大基础研究力度

从加大科技计划支持力度、加快基础研究平台建设、壮大基础研究队伍和加强对外科技合作交流等方面进一步夯实海洋种业的基础研究,推动“从 0 到 1”的源头创新。根据海洋种业的发展需求,从顶层设计上突出基础研究的目标导向,优化总体布局,支持高校和科研机构根据产业技术需求布局基础研究,鼓励科研人员大胆攻克基因芯片、细胞工程育种和基因组育种等关键技术难题。完善符合海洋种业基础研究特点和规律的管理和评价机制,厘清自由探索和需求导向基础研究的绩效评价差异,实施分类管理和差异化评价,促进基础研究为产业发展提供有效支撑。

4.2 强化育种核心技术研发

聚焦海洋种业的升级发展需求,加强传统育种、细胞工程育种、分子辅助育种、全基因组选育、绿色苗种生产和环境保护等技术以及经济学和管理学的有机融合,建立符合现代海洋种业发展规律的技术研发体系。优化海洋品种育种计划,筛选和创制符合育种目标的优异和特异水产育种亲本材料,扎实做好新品种培育的品系构建,深度解析重要经济性状的遗传调控机制,整合育种单位的育种系谱和各种性状数据库,构建大规模、高通量、专业化和流水线式的商业化育种平台体系,提高高产、抗逆和特色等具有重大市场前景的新品种创制效率,推动海洋种业各环节和各步骤的技术改良、改造和升级。

4.3 构建以企业为主体的一体化体系

支持龙头企业独立建立或联合高校和科研机构等建立保种和育种实验室以及遗传研究中心等研发平台,联合高校和科研机构共同开展新品种选育计划。对于育种周期长、技术难度大和经济效益回报慢的品种,建议以高校和科研机构为主开展研发,企业参与推广应用;而对于经济效益较高以及保种和育种成本较低的名特优新品种,建议以企业为主进行选育和推广。推动企业联合相关高校和科研机构建立良种产业技术创新战略联盟,引导优良新品种的产业推广和应用,鼓励龙头企业整合国家和地方各级良种场和苗种繁育场资源,逐步形成

“研育繁推用”一体化的大型海洋种业集团,建立良种选育和扩繁以及示范养殖和推广等功能完整和衔接紧密的海水养殖良种商业化产业链条。

4.4 提高海洋种质资源保护水平

从生态、活体、细胞和分子等不同维度分别开展种质保存、鉴定、评价、筛选和维护等生态学和遗传学基础研究以及种质资源保护和评价技术研究,全面提高我国海洋种质资源保护水平。①高度重视种质资源调查工作,提高调查效率和完善技术手段,厘清我国主要海洋水产品种的资源分布和保护利用现状,为种质资源保护和创制提供本底资料;②重点突破主要海洋种质相关的表型性状精准鉴定、种质遗传信息快速精准鉴定以及特色性状分子解析等核心技术,建立种质精准鉴定的工程技术体系;③重点突破特色水产品种质资源活体、细胞和基因的信息化保存和维护等技术,建立地方特色水产种质资源高效保存库,突破自然种质资源动态跟踪评价和生态尺度等技术“瓶颈”,建立动静态相结合的多维种质资源保护技术体系。

参考文献

- [1] 国家海洋局海洋发展战略研究所课题组.中国海洋发展报告(2013)[M].北京:海洋出版社,2013.
- [2] 孙寿永.动物模型 Blup 法及其应用的综述[J].畜牧兽医杂志,2008,27(3):56—60.
- [3] 栾生,孔杰,王清印.水产动物育种值估计方法及其应用的研究进展[J].海洋水产研究,2008,29(3):101—107.
- [4] 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(3):117—129.
- [5] GOYARD E, PATROIS J, PEIGNON J M, et al. IFREMER's shrimp genetics program[J]. The Advocate, 1999, 2(6):26—28.
- [6] BRAD J A, STEVE M A, JEFFREY M L, et al. Selective breeding of Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*) for growth and resistance to Taura Syndrome Virus[J]. Aquaculture, 2002, 204(3):447—460.
- [7] 林志华.美国对虾养殖及育种技术研究开发现状及趋势[A].国家“863”计划资源环境技术领域办公室.第一届海洋生物高技术论坛论文集[C].2003:19—23.
- [8] HETZEL D, CROCOS P J, DAVIS G P, et al. Response to selection and heritability for growth in the Kuruma prawn, *Penaeus japonicus* [J]. Aquaculture, 2000, 181 (3/4): 215—223.
- [9] HASKIN H H, FORD S E. Development of resistance to Minchinia nelson (MSX) mortality in laboratory-reared and native oysters stocks in Delaware Bay[J]. Marine Fisheries Review, 1978, 41(1/2):54—63.
- [10] BURRESON E M, ANDREWS J D. Unusual intensification of Chesapeake Bay oysters diseases during recent drought conditions[A]. Proc Ocean's 88 Conference[C]. Piscataway: IEEE, 1988:799—802.
- [11] RAGONECALVO L M, CALVO G W, BURRESON E M. Dual disease resistance in a selectively bred eastern oyster, *Crassostea virginica*, strain tested in Chesapeake Bay[J]. Aquaculture, 2003, 220(1):69—87.
- [12] GUO X, DEBROSSE G A, ALLEN S K. All triploid Pacific oysters (*Crassostrea gigas thunberg*) produced by mating tetraploids and diploids[J]. Aquaculture, 1996, 142 (3/4): 149—161.
- [13] 孙效文, 鲁翠云, 贾智英, 等. 水产动物分子育种研究进展[J]. 中国水产科学, 2009, 16(6):981—990.
- [14] 孙效文, 梁利群, 沈俊宝. 基因组时代中国水产动物遗传育种的战略思考[A]. 中国水产学会. 全国水产学科前沿与发展战略研讨会论文集汇编[C]. 青岛: 中国水产学会, 2005:5—14.
- [15] 桂建芳, 包振民, 张晓娟. 水产遗传育种与水产种业发展战略研究[J]. 中国工程科学, 2016, 18(3):8—14.
- [16] ZENGER K R, KHATKAR M S, JERRY D R, et al. The next wave in selective breeding: implementing genomic selection in aquaculture[J]. Proc. Assoc. Advmt. Anim. Breed. Genet., 2017, 22:105—112.
- [17] ABDELRAHMAN H, ELHADY M, ALCIVAR-WARREN A, et al. Aquaculture genomics, genetics and breeding in the United States: current status, challenges, and priorities for future research [J]. BMC Genomics, 2017, 18(1):191—213.
- [18] HAYES B, BARANSKI M, GODDARD M E, et al. Optimisation of marker assisted selection for abalone breeding program[J]. Aquaculture, 2007, 265(2007):61—69.
- [19] FUJI K, HASEGAWA O, HONDA K, et al. Marker-based breeding of a lymphocytic disease-resistant Japanese Flounder (*Paralichthys olivaceus*) [J]. Aquaculture, 2007, 272(1-4):291—295.
- [20] LIEN S, KOOP B F, SANDVE S R, et al. The Atlantic salmon genome provides insights into rediploidization [J]. Nature, 2016, 533(7602):200—205.
- [21] GIDSKEHAUG L, KENT M, HAYES B J, et al. Genotype calling and mapping of multisite variants using an Atlantic salmon iSelect SNP array[J]. Bioinformatics (Oxford, England), 2011, 27(3):303—312.
- [22] GOMEZ-CHIARRI M, WARREN W C, GUO X, et al. Developing tools for the study of molluscan immunity: the sequen-

- cing of the genome of the eastern oyster, *Crassostrea virginica* [J]. *Fish & Shellfish Immunology*, 2015, 46(1): 2–4.
- [23] HEDGECOCK D, SHIN G, GRACEY A Y, et al. Second-generation linkage maps for the Pacific Oyster *crassostrea gigas* reveal errors in assembly of genome scaffolds [J]. *G3: Genes/Genomes/Genetics*, 2015, 5(10): 2007–2019.
- [24] GONEN S, LOWE N R, CEZARD T, et al. Linkage maps of the Atlantic salmon (*Salmo salar*) genome derived from RAD sequencing [J]. *BMC Genomics*, 2014, 15(1): 166.
- [25] HOUSTON R D, HALEY C S, HAMILTON A, et al. Major quantitative trait loci affect resistance to infectious pancreatic necrosis in Atlantic salmon (*Salmo salar*) [J]. *Genetics*, 2008, 178(2): 1109–1124.
- [26] MOEN T, BARANSKI M, SONESSON A K, et al. Confirmation and fine mapping of a major QTL for resistance to infectious pancreatic necrosis in Atlantic salmon (*Salmo salar*): population-level associations between markers and trait [J]. *BMC Genomics*, 2009, 10: 368.
- [27] HOUSTON R D, HALEY C S, HAMILTON A, et al. The susceptibility of Atlantic salmon fry to freshwater infectious pancreatic necrosis is largely explained by a major QTL [J]. *Heredity*, 2010, 105(3): 318–344.
- [28] MOEN T, TORGENSEN J, SANTI N, et al. Epithelial cadherin determines resistance to infectious pancreatic necrosis virus in Atlantic salmon [J]. *Genetics*, 2015, 200(4): 1313–1338.
- [29] ØDEGÅRD J, MOEN T, SANTI N, et al. Genomic prediction in an admixed population of Atlantic salmon (*Salmo salar*) [J]. *Frontiers in Genetics*, 2014, 5: 402.
- [30] MOEN T, BARANSKI M, SONESSON A K, et al. Confirmation and fine mapping of a major QTL for resistance to infectious pancreatic necrosis in Atlantic salmon (*Salmo salar*): population-level associations between markers and trait [J]. *BMC Genomics*, 2009, 10(1): 368.
- [31] EDVARDSEN R B, LEININGER S, KLEPPE L, et al. Targeted mutagenesis in Atlantic salmon (*Salmo salar*) using the CRISPR/Cas9 system induces complete knockout individuals in the F0 generation [J]. *PLoS One*, 2014, 9(9): e108622.
- [32] WESSEL Ø, HAUGLAND Ø, RODE M, et al. Inactivated Piscine orthoreovirus vaccine protects against heart and skeletal muscle inflammation in Atlantic salmon [J]. *Journal of Fish Diseases*, 2018, 41(9): 1411–1419.
- [33] 李钊. 英国 Benchmark 进军 SPR 亲虾选育 [J]. *海洋与渔业(水产前沿)*, 2017(11): 1.
- [34] 李建宏. 科拿湾: 选育大调整, 虾苗 60 天可达 40 头! [J]. *当代水产*, 2014(10): 35.
- [35] 陈松林, 邵长伟, 徐鹏. 水产生物技术发展战略研究 [J]. *中国工程科学*, 2016, 18(3): 49–56.
- [36] ZHANG X, YUAN J, SUN Y, et al. Penaeid shrimp genome provides insights into benthic adaptation and frequent molting [J]. *Nature Communication*, 2019, 10: 356.
- [37] HUANG Z K, HUANG W L, LIU X L, et al. Genomic insights into the adaptation and evolution of the nautilus, an ancient but evolving “living fossil” [J]. *Molecular Ecology Resources*, 2021, 22(1): 15–27.
- [38] 郑先虎, 匡友谊, 吕伟华, 等. 水产生物基因组研究进展与趋势 [J]. *水产学报*, 2019, 43(1): 15–35.
- [39] 刘月星, 马洪雨, 马春艳, 等. 水产动物重要经济性状相关功能基因的研究进展 [J]. *生物技术通报*, 2014(2): 30–40.
- [40] 周先文, 彭英海, 王晓清, 等. 水产动物的性别决定机制研究进展 [J]. *湖南饲料*, 2021(2): 30–33.
- [41] 鲁翠云, 匡友谊, 郑先虎, 等. 水产动物分子标记辅助育种研究进展 [J]. *水产学报*, 2019, 43(1): 36–53.
- [42] 王清印. 我国水产种业现状及发展愿景 [J]. *当代水产*, 2013, 11: 50–52.
- [43] 相建海. 中国水产种业发展过程回顾, 现状与展望 [J]. *中国农业科技导报*, 2013, 15(6): 1–7.
- [44] 常亚青, 田葵, 张伟杰. 我国海洋水产生物遗传育种技术进展 [J]. *中国农业科技导报*, 2013, 15(6): 8–15.
- [45] 王巍, 胡红霞. 基因编辑技术在鱼类中的研究及在水产养殖中的应用展望 [J]. *中国水产*, 2019(9): 87–88.
- [46] 吴彪, 杨爱国, 董迎辉, 等. 虹鳟扇贝选育群体与野生群体基因组 DNA 甲基化的 MSAP 分析 [J]. *海洋与湖沼*, 2015, 46(4): 976–982.
- [47] 郭婷婷. 刺参不同组织基因组 DNA 甲基化状态 MSAP 分析及 HPLC 方法的建立 [D]. 上海: 上海海洋大学, 2013.
- [48] 姜群. 长牡蛎 DNA 甲基化研究 [D]. 青岛: 中国海洋大学, 2015.
- [49] 金武, 栾生, 孔杰, 等. 基因型与环境互作条件下凡纳滨对虾 (*Penaeus vannamei*) 多性状复合育种方案的遗传和经济评估 [J]. *水产学报*, 2013, 37(12): 1770–1781.
- [50] 贾敬敦, 蒋丹平, 杨红生, 等. 现代海洋农业科技创新战略研究 [M]. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2014.
- [51] 杨红生. 现代水产种业硅谷建设的几点思考 [J]. *海洋科学*, 2018, 42(10): 1–7.
- [52] 农业部渔业渔政管理局. 2020 中国渔业统计年鉴 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2021.
- [53] 张守都, 李友训, 姜勇, 等. 海洋强国背景下我国发展现代海水养殖业路径分析 [J]. *海洋开发与管理*, 2021, 38(11): 18–26.
- [54] 张振东, 王建波, 韩枫, 等. 民族水产种业转型升级政策路径探讨 [J]. *中国农学通报*, 2018, 34(2): 130–135.