

付璐璐,王 峥,王 磊,等. 近 10 年水产动物抗逆育种研究进展[J]. 江苏农业科学,2020,48(16):52-58.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2020.16.009

近 10 年水产动物抗逆育种研究进展

付璐璐,王 峥,王 磊,李学军

(河南师范大学水产学院,河南新乡 453007)

摘要:随着水产养殖业的快速发展,产业对抗逆新品种的需求也在不断增加,然而目前通过审定的水产新品种大多是以生长性状为选育指标,抗逆新品种较少。本文通过对近 10 年国内外水产动物抗逆育种的研究对象、研究方法和研究结果等进行总结分析,以期今后的水产动物抗逆育种研究提供一定参考。

关键词:水产动物;抗逆;育种;养殖;研究进展

中图分类号: S917.4 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2020)16-0052-06

自 1989 年以来,我国水产养殖产量长期占据世界第 1 位,目前已对 50 多种水生动物进行了规模化养殖^[1],但随着养殖技术的发展和市场需求的增多,养殖密度不断增加,从而造成水质环境恶化,水产动物病害随之发生,开始出现抗逆能力下降、产品质量降低等现象。这些问题的出现与养殖环境、养殖密度、养殖模式及自然气候等都有关系,缺乏抗逆能力强的品种也是造成这些问题的重要原因之一^[2-3]。因此,加快培育抗逆能力强的水产动物新品种是解决以上问题的重要途径。目前,国内外关于水产动物的育种研究主要集中在生长性状方面,在抗逆育种研究方面,鱼类抗病育种研究较多,而其他种类和其他抗逆性状的研究相对较少。本文主要通过对近 10 年国内外的水产动物抗逆育种研究进行总结,以期为培育水产动物抗逆新品种提供参考和依据。

1 鱼类抗逆育种研究进展

1.1 抗病育种

国内外对于鱼类抗病育种的研究较多,沈夏霜等对吉富罗非鱼(GIFT, *Oreochromis niloticus*)进行了 5 代家系选育,在 2016 年得到 F₅ 代,并构建了 42 个

家系对其进行了无乳链球菌 (*Streptococcus agalactiae*) 侵染及抗病性筛选。结果显示, F₅ 代存活率为 95%, F₀ 代存活率为 64.2%, 表明 F₅ 代抗病性能相对于 F₀ 代得到了显著提升,抗病性状相关的优势基因经 5 代的选育得到了有效富集^[4]。陈松林所在团队通过巢式杂交、三元杂交、雌核发育以及家系选育等方法研究了牙鲈 (*Paralichthys olivaceus*) 对迟缓爱德华氏菌 (*Edwardsiella tarda*) 及鳃弧菌 (*Vibrio anguillarum*) 的抗侵染能力,共选育出了 2 个抗病力强的家系,将其杂交培育出了抗病能力强、生长速率快的“鲈优二号”新品种^[5-8]。Shao 等构建了牙鲈高分辨遗传图谱的全基因组 SNP,确定了 13 362 个 SNP,是目前报道的最密集的遗传图谱,鉴定出了与弧菌抗病性显著相关的 QTL (quantitative trait locus) 以及免疫相关基因,广泛应用于弧菌病抗性 QTL 定位及基因组分析^[9]。2016 年,白珊珊等通过筛选锦鲤中抗锦鲤疱疹病毒 3 型 (cyprinid herpesvirus 3, CyHV3) 基因相关分子标记进行辅助育种,选育出抗 CyHV-3 的 F₃ 代,对 F₃ 代进行抗病性能评估,结果表明,其抗病能力显著高于 F₁ 代 ($P < 0.05$),相对于 F₂ 代更加稳定^[10]。2018 年, Sawayama 等报道了用分子标记辅助选择和家系选育相结合的方法培育抗真鲷虹彩病毒病 (red sea bream iridoviral disease, RSIVD) 的真鲷 (*Pagrosomus major*) 品系,选择具有 RSIVD 抗性的个体建立基础群体 G₀,通过选育建立 G₁ 群体,利用与 RSIVD 抗性性状连锁的数量性状位点 (Pma4014) 进行分子标记辅助选择,筛选出具有 Pma4014 抗性位基因的 G₂ 个体,经养殖试验得出,2016 年和 2017 年生产的 G₂ 种群的存活率分别

收稿日期:2019-09-29

基金项目:国家自然科学基金(编号:31602149);河南省水产动物营养与健康养殖创新型科技团队项目(编号:CXTD2016043);河南省科技攻关项目(编号:192102110083)。

作者简介:付璐璐(1998—),女,河南长垣人,硕士研究生,研究方向为水产动物抗逆育种研究。E-mail:1903598328@qq.com。

通信作者:王 磊,博士,讲师,研究方向为鱼类遗传育种。E-mail:hnnuwl@163.com。

为78.8%和83.5%, G_2 群体可作为进一步培育抗RSIVD的真鲷品系基础群体^[11]。Wang等对鲇鱼(*Silurus asotus*)抗运动性气单胞菌败血症(motile *Aeromonas septicemia*, MAS)开展了一项全基因组关联研究(GWAS)以筛选数量性状基因座(QTL),通过嗜水气单胞菌(*Aeromonas hydrophila*)感染试验,选择了382个极端表型用于鲇鱼690K SNP阵列的基因分型,得出连锁群(LG)2、26和29上的3个QTL被鉴定为与MAS抗性显著相关,在这些区域内,共有24个基因具有已知的免疫功能,其中10个参与NF- κ B信号通路,表明NF- κ B信号通路在MAS抗性中起到重要作用,由于参与MAS抗性的QTL数量有限,因此可以将分子标记辅助选择作为鲇鱼抗MAS育种的一种手段^[12]。

1.2 耐高温和耐低温育种

耐高温和耐低温性状的遗传并不稳定,因此选育难度相对较大^[13]。刘宝锁等在对耐高温能力强的大菱鲂(*Scophthalmus maximus*)进行选育时,得到的 F_2 代比 F_1 代的耐高温能力提高了1~2℃,此外还得出大菱鲂的体质量与耐高温性遗传相关系数为-1.00^[13-15],可作为今后选育耐高温品系的参考。2013年,Antila等报道了41个大西洋鲑(*Salmo salar*)家系的高温耐受性和低氧耐受性的相关性,家系之间的高温耐受性和低氧耐受性均显著不同,临界最高温度与低氧耐受性之间存在显著正相关,即高温耐受性强品系的低氧耐受能力也强,证明高温耐受性和低氧耐受性可能存在一些共同的信号通路^[16]。2017年,Ineno等报道了通过选择育种培育的1种耐高温的虹鳟(*Oncorhynchus mykiss*)新品种,对 F_1 代的 F_{1T} (耐高温的品系♀×Nikko品系♂)和 F_{1N} (Nikko品系♀×热选择的品系♂)进行高温胁迫,结果显示, F_1 代、 F_{1T} 和 F_{1N} 的 F_2 后代都显示出耐高温性状,说明培育出的新品种的耐高温性状可以稳定遗传给后代^[17]。何金钊等采用人工室内降温的方法进行低温胁迫试验,对比3个品系(关岛品系、佛罗里达品系、珍珠白品系)红罗非鱼(*Oreochromis niloticus* × *Oreochromis mssambicus*)的耐低温能力,结果显示,3个品系的半数致死温度分别是7.46、6.77、6.68℃,珍珠白红罗非鱼的耐低温能力最强,并提出了在不对鱼体造成损伤的情况下通过临界温度连续选育的方法培育新品种^[18]。

1.3 耐低氧育种

耐低氧性状是受众多微效基因控制的数量性

状^[19]。Li等采用QTL-seq和ddRAD-seq技术研究尼罗罗非鱼(*Oreochromis niloticus*)耐低氧相关基因,结果显示,位于全基因组QTL区间的GPR132和ABCG4基因的外显子中的单核苷酸多态性(SNP)与低氧耐受性状显著相关,表明它们可以作为研究罗非鱼低氧耐受性的候选基因,为以后进行分子标记辅助育种打下基础^[20]。陈柏湘通过选择育种建立耐低氧和低氧敏感的基础群体,对团头鲂(*Megalobrama amblycephala*)进行耐低氧相关分子标记的筛选,发现了2个与耐低氧相关的SNP分子标记,经试验证明其与团头鲂耐低氧性状相关性不显著($P > 0.05$),还需进一步研究^[19]。李福贵等在培育团头鲂耐低氧新品种时,从鄱阳湖挑选野生和引进的优良品种作为亲本进行杂交,经过群体选育得到 F_1 代,低氧胁迫再筛选耐低氧能力强的个体建立 F_2 代,挑选体形好、生长速率高的 F_2 代作为亲本建立了 F_3 代,试验表明,筛选出的 F_3 代不仅耐低氧能力强同时还保持了快速生长的特性^[21]。

1.4 耐盐性育种

Romano等通过杂交育种培育的lemon fin barb hybrid(*Hypsibarbus wetmorei* ♂ × *Barbodes gonionotus* ♀)经高盐胁迫证明了其高盐耐受性得到了提升^[22]。Jiang等利用基于ddRAD-seq的GWAS研究成功筛选出了尼罗罗非鱼GIFT品系和马来西亚红罗非鱼(*Oreochromis mossambicus* × *O. niloticus*)品系中与耐盐性相关的QTL,证明了位于尼罗罗非鱼系chrLG18的23.0 Mb是主要的QTL区域,控制了红罗非鱼和尼罗罗非鱼的耐盐性状,为精细定位耐盐性相关的QTL、分子标记辅助选择以及培育具有耐盐性状的罗非鱼提供了基础^[23]。李学军等采用盐度致死(MST)、半致死盐度(ST_{50})以及耐高盐驯化试验对9种罗非鱼进行了耐高盐能力比较分析,结果表明,萨罗罗非鱼(*Sarotherodon melanotheron*)在MST、 ST_{50} 、耐高盐能力以及驯化期间的耐高盐能力均高于其他罗非鱼品种,可作为今后培育耐高盐能力强的罗非鱼的试验材料^[24]。

2 虾类抗逆育种研究进展

2.1 抗病育种

目前,全球对虾类影响最为严重的是白斑综合征病毒(WSSV),因此亟需培育抗WSSV病的新品种。Mallik等采用斑节对虾(*Penaeus monodon*)的71 bp微卫星和457 bp RAPD-SCAR DNA标记研

究抗 WSSV 病流行率,定性 PCR 表明,WSSV 流行率在季风前是最低的(0%),而在季风季节后是最高的(21.2%),定量 PCR 显示,在季风季节后 WSSV 的平均拷贝数也最高,使用单一遗传模式不能鉴定性状,需结合环境影响^[25],该项研究为培育抗病斑节对虾提供了参考;黄永春等从 2002 年开始通过选择育种在引进的无特定病原的凡纳滨对虾(*Litopenaeus vannamei*)亲虾子代中挑选生长性状良好的个体作为亲本建立第 1 代家系,之后再从第 1 代中挑选抗病能力强、生长快的个体建立第 2 代家系,然后进行抗 WSSV 侵染试验,结果表明,第 2 代选育家系的对虾抗病能力显著高于第 1 代($P < 0.05$),但抗病能力强的家系对应的生长速度相对较慢,因此提出采用 30% 生长 + 70% 抗病的综合选择进行选择育种的方法^[26]。1997 年,李健等在黄海海域捕捉亲虾培育 F_1 ,经连续 6 代的群体选育培育出的中国对虾(*Penaeus chinensis*)新品种“黄海一号”抗病能力明显高于未选育群体^[27]。2009 年,孔杰等利用不平衡巢式交配设计,建立对虾育种基础群体,通过群体选育、家系选育以及多性状复合育种等技术选育 4 代获得新品种“黄海二号”,经对比试验表明,比山东、河北育苗场养殖的中国对虾存活率提高了 5.35%^[28]。Wu 等利用高分辨率熔解曲线分析(high resolution melting, HRM)技术从新品种黄海 2 号中筛选出了 WSSV 抗性分子标记,再用 WSSV 人工感染,收集 WSSV 易感和抗性群体,经对比研究获得了 39 个与 WSSV 抗性相关的 SNP 基因位点,为后续研究提供了参考^[29]。

2.2 耐高温和耐低温育种

虾类属变温动物,受水温的影响比较大,温度的大幅度变化会直接影响其生理和生化功能,导致抗病能力下降,死亡率增高,因此培育耐高温和耐低温性状的优良品种具有很大的现实意义。通过杂交可获得耐高温和耐低温性状良好的品系,如胡志国通过引进凡纳滨对虾美国夏威夷 SIS 群体(UH)、美国迈阿密 SIS 群体(UM)和泰国正大群体(TZ)进行杂交得到 9 个 F_1 代家系,进行对比研究发现,UH 和 UM 杂交组合耐高温能力最强,TZ 和 UH 杂交组合耐低温能力最强,为今后培育耐高温及耐低温对虾品系提供了材料^[30]。2017 年,李东宇等通过比较南美白对虾选育群体(SP)和杂交群体(HP)在低温条件下的生长性能,得出 HP 在各个性状上都极显著优于 SP($P < 0.01$),表明杂交群体

的耐低温能力高于选育群体^[31]。随着生物技术的不断发展,通过筛选与耐低温性状相关的分子标记进行选育的研究越来越多,例如 Meng 等以中国明对虾(*Fenneropenaeus chinensis*)幼虾的低温应激组(4℃)和正常温度组(18℃)为试验材料,通过差异基因表达分析筛选、GO 和 KEGG 富集分析,获得了可能与低温性状相关的 8 个基因(C 型凝集素、 γ -丁基甜菜碱羟化酶、热休克蛋白 HSP70 等)^[32],此研究结果为揭示中国明对虾的分子机制及低温胁迫下中国明对虾分子辅助育种提供了基础数据。

2.3 耐低盐育种

斑节对虾属于广盐性生物,渗透压调节能力较强,但过低的盐度也会影响其代谢能力^[33]。2016 年,Chen 等通过盐度胁迫试验比较 8 个品系斑节对虾的耐低盐能力,结果表明 B 家系对低盐的耐受能力最强,不同家系对盐度耐受程度都不同^[34],为以后选择育种提供了参考。2017 年,陈劲松等将泰国品系、非洲品系以及印尼品系的斑节对虾进行杂交,建立了 11 个家系,并对其不同家系幼虾的耐低盐能力进行了对比,得出有 4 个家系的耐低盐能力较强,可作为培育耐低盐品系的基础群体^[35]。

2.4 其他抗逆性状育种

养殖环境的溶氧量及氨氮浓度等非生物因子对虾类的存活率影响也较大,李健等以子虾 I 期的耐氨氮胁迫的成活率为指标采用群体选育的方法经过 5 代选育,培育出中国对虾新品种黄海 3 号,其成活率高且遗传稳定,具有很强的耐氨氮胁迫能力^[36]。邱立国等通过逆境胁迫法、酶性测定方法对不同家系 M III 期凡纳滨对虾进行氨氮胁迫和低氧胁迫比较研究,得出 6203 家系的耐氨氮胁迫能力和耐低氧能力最强,各家系对氨氮和低氧的胁迫耐受力呈正相关^[37],对今后培育抗逆新品系具有重要意义。2018 年,单保党等对长期进行人工选育的南美白对虾利洋一号及通过基因选育技术筛选的利洋二号进行了耐低氧比较研究,试验发现利洋二号的平均耗氧量低于利洋一号,证明利洋二号的耐低氧能力较强^[38]。蒋湘等在对日本囊对虾耐氨氮的遗传参数估计中发现耐氨氮为低遗传力性状,因此进行选育时采用家系选育效果会比较明显^[39]。

3 贝类的抗逆育种研究进展

3.1 抗病育种

国外对贝类抗病育种研究较多,其中杂交育种

是培育优良新品种的常用方法, Frank - Lawale 等在美洲牡蛎 (*Crassostrea virginica*) 的抗病杂交育种研究中发现, 基因型和环境的相互作用是由疾病和盐度共同驱动的, 因此提出了采用盐度育种策略来选育在合适盐度范围内的抗病品系^[40]。Liang 等在鲍抗菌性研究中利用杂交育种技术将皱纹盘鲍 (*Haliotis discus hannai*) 和盘鲍 (*Haliotis discus discus*) 进行杂交得出的杂交种在抗病能力方面表现出优于亲本一方或两方的杂种优势, 其免疫系统功能更强大, 可有效抵制细菌的入侵^[41]。此外, 栉孔扇贝 (*Chlamys farrei*) 和虾夷扇贝 (*Patinopecten yessoensis*)^[42]、皱纹盘鲍和盘鲍^[43]、岩牡蛎 (*Crassostrea nippona*) 和长牡蛎 (*Crassostrea gigas*)^[44] 等也进行了杂交育种并得到较好的育种效果。分子标记辅助育种技术在育种方面的应用越来越广泛, 为育种研究注入了新的活力。Guo 等在缢蛏 (*Sinonovacula constricta*) i 型溶菌酶基因 *ScLYZ-2* 序列的研究中, 得出的重组 *ScLYZ-2* 对副溶血性弧菌 (*Vibrio parahaemolyticus*) 具有很强的抗菌活性^[45], 为以后抗病育种提供了一定参考; Jiang 等对文蛤 (*Meretrix petechialis*) 不同家系进行弧菌侵染试验, 结果显示, 不同家系对弧菌的抗性存在显著差异 ($P < 0.05$), 选择 3 个抗性家系和 3 个易感家系用于筛选抗性相关标志基因, 得出 BIRC7、Big - Def、CTL9、NFIL3 和 Bax 的表达水平与抗弧菌表型相关, 可以被认为是候选抗性相关标志物^[46]。

3.2 耐高温和耐低温育种

贝类的生理功能、生长发育及存活率受水体温度的直接影响。王金鹏利用长牡蛎和福建牡蛎 (*Crassostrea angulata*) 进行杂交构建家系, 经人工高温刺激 (37 °C), 得到高温敏感群体和高温耐受群体, 通过极端表型混池重测序的方法筛选 2 个群体中的 SNP 位点, 研究发现了 95 个与耐高温性状相关的 SNP 位点和 48 个候选基因, 本试验还通过构建牡蛎的高密度遗传连锁图谱, 对热刺激下 15 个 HSP70 和 HSP20 的高表达量基因进行了 eQTL 定位研究, 采用荧光定量 PCR 测量基因表达量, 筛选出 3 个基因并对其进行 eQTL 定位, 最终在 QTL 位点中定位到 20 个候选基因, 表明 SNP 位点可能通过调控 HSP 基因表达量的变化进而影响牡蛎的高温耐受能力^[47]。Meng 等研究了温度变化时合浦珠母贝 (*Pinctada fucata*) 家系 (海水珍珠牡蛎) 中类胡萝卜素含量对其免疫能力的影响, 结果表明, 当温度升

高, 合浦珠母贝的存活率 (SR) 从 26 °C 到 34 °C 逐渐下降, 总类胡萝卜素含量 (TCC) 降低; 当 TCC 较高时, SR 也较高^[48]。但周童在研究高温胁迫时类胡萝卜素对热休克蛋白 HSP22 基因表达的影响中发现, 并不是类胡萝卜素高的组 HSP22 表达量都高于类胡萝卜素低的组, 高温胁迫时, 类胡萝卜素含量不是单一影响 HSP22 表达量变化的因素^[49], 类胡萝卜素和 HSP22 的相互作用有待进一步探究, 但类胡萝卜素的含量可以作为一个指标进行选择育种。

3.3 耐低氧育种

贝类一般具备很强的耐低氧能力, 如 4 ~ 5.5 °C 时长牡蛎在缺氧状态下可以存活近 2 周; 27 ~ 28 °C 时紫贻贝 (*Mytilus galloprovincialis*) 稚贝在 1.42 mL/L 的溶氧环境中还可以进行正常的生理代谢^[50]。国内外对于贝类耐低氧育种的研究较少, 近 2 年贝类出口贸易逐渐增多, 为保证贝类抵抗活体运输的压力, 一些研究工作者开始着手耐低氧的研究。2018 年, Powell 等测试了选育紫贻贝家系的 2 个关键表型反应 (厌氧酶活性和壳鞘行为), 得出贻贝越早转换为无氧代谢对低氧的耐受性越强, 最初贻贝壳鞘闭合时间越长其耐受性和耐侵入性越强^[51], 2 种表型反应为贻贝耐低氧选择育种提供了参考。王化敏等用 1 mg/L 的氧气浓度对 4 种壳色的蛤仔进行胁迫试验, 对比其在低氧胁迫下热休克蛋白家族和抗氧化酶家族基因成员的表达量, 研究结果表明, 斑马蛤热休克蛋白 *TPx* 基因以及白蛤的 *TPX* 和抗氧化酶 *HSP40* 基因在低氧胁迫时的表达量显著高于其他品系 ($P < 0.05$), 其中斑马蛤及白蛤热休克蛋白 *TPx* 基因参与体色的表达^[52], 初步证实了有关色素合成的一些基因会在低氧胁迫过程中发挥作用, 为以后通过壳色选择育种耐低氧品系提供了依据。

3.4 耐盐性育种

对于贝类来说其耐盐性与生活的水域环境有很大的关系, 生活在环境相对稳定的水域的贝类对盐度的耐受能力相对较低 (如鲍、大珠母贝等), 反之则较高^[50]。蒋湘等通过人工授精的方式将九孔鲍 (*Haliotis diversicolor supertexte*) 1 雄配 3 雌进行交配, 建立家系进行了低盐胁迫试验, 结果表明, 耐低盐性状遗传力较低, 可采用家系选育, 后续对耐低盐胁迫性状选育时则需要更多的家系^[53]。丁鉴锋等发现壳色与低盐耐受性有一定的相关性, 在对 3 种壳色的菲律宾蛤仔进行耐低盐能力对比研究中

得出斑马蛤的死亡率最低^[54]。She 等用太平洋牡蛎(*Crassostrea gigas*)的耐低盐群体、耐高盐群体和对照群体进行 GWAS 研究、HRM 和 mRNA 表达分析,筛选出 24 个基因包括氯离子通道蛋白(Cg_CLCN7)、细胞凋亡抑制剂(Cg_API1)等,主要参与离子/水通道的转运机制、游离氨基酸和活性氧代谢、免疫反应和化学防御,位于这 2 个基因上的 3 个 SNP 在群体间显著不同,表明这些基因可能在牡蛎的耐低盐和耐高盐性能中起重要作用^[55],这不仅使我们进一步了解了贝类对盐度的适应机制,而且为培育耐低盐和耐高盐牡蛎品系提供标记和科学依据。

4 展望

水产动物抗病育种是水产动物抗逆育种中研究最多的领域,目前对水产动物疾病的研究主要集中在细菌和病毒方面,抗病育种一般采用家系选育和分子标记辅助育种相结合的方法开展。连续多代家系选育可直接得到抗病能力强的品系,具有操作简单、效果好、避免近亲交配、减缓遗传衰退的优点,但家系选育对空间需求大、世代间隔时间长^[55]。分子标记辅助抗病育种则具备精准、高效、不受环境条件影响的优点,通过筛选与抗病相关的 DNA 分子标记,根据分子标记将与抗病性状相关的基因进行富集,再结合常规育种技术建立优良种群,理论上能够取得比较好的效果,但目前大部分利用分子标记辅助育种的效果没有明显优于传统育种主要是因为一方面性状不是由单一基因控制的,筛选的标记相关基因可能无法控制整个性状;另一方面群体之间共享的主效分子标记较少,在一定程度上限制了其应用与发展;最后,育种的家系少或群体比较小,分子标记筛选需要大量的家系或群体来保障多样性,从而保证标记的广泛适用性^[56]。

有关水产动物其他抗逆性状的育种方面,选择育种、杂交育种和分子标记辅助育种运用的都比较广泛。杂交育种一直是选育良种的常用办法,耐盐性、耐低温、耐高温、耐低氧等均属于数量性状,是由众多微效基因控制的,选择具有优良性状的亲本进行杂交可以使其基因重新分配组合,将控制同一目标性状的不同微效基因累积起来,从而使子代在该性状上超过亲本出现杂种优势,但此方法耗时长、过程复杂且会出现性状分离。由于产业对水产动物耐盐性、耐低温、耐高温、耐低氧等性状的要求

不是特别急切,因此对这些抗逆性状的研究相对较少。对今后抗逆育种的研究,可以采用常规育种技术与全基因组辅助选择相结合的方法进行,首先利用常规育种手段进行表型选择得到优良的抗逆性状,然后通过全基因组辅助育种手段获得所有与抗逆性状相关的标记位点,再通过软件找到最佳组合,从而快速培育出抗逆性强的水产新品种。虽然目前全基因组辅助选择育种技术还处于研究的初级阶段,但随着测序成本的不断下降和育种技术的不断创新,水产动物的抗逆育种研究在不久的将来能够取得较大的突破。

参考文献:

- [1] 纪春艳. 浅析我国水产养殖业的发展现状[J]. 渔业致富指南, 2016(22):14-16.
- [2] 魏志振. 水产健康养殖的内涵及发展现状[J]. 中国水产, 2012(7):5-7.
- [3] 李成军. 我国水产养殖安全问题研究现状[J]. 现代农业, 2019, 2(6):69-70.
- [4] 沈夏霜, 敖秋桅, 甘西, 等. 吉富罗非鱼抗病品系 F₅ 代抗病性能和生长性能的评估[J]. 南方水产科学, 2018, 14(3):83-90.
- [5] 郑卫卫, 陈松林, 李泽宇, 等. 牙鲆抗迟缓爱德华氏菌性状的遗传力和育种值分析[J]. 农业生物技术学报, 2016, 24(8):1181-1189.
- [6] 李泽宇, 陈松林, 郭华, 等. 牙鲆抗迟缓爱德华氏菌病家系的继代选育与早期速生家系筛选[J]. 渔业科学进展, 2018, 39(3):36-43.
- [7] 陈松林. 牙鲆“鲆优 2 号”[J]. 海洋与渔业, 2017(6):32.
- [8] 王磊, 陈松林, 张英平, 等. 牙鲆连续三代抗鳃细菌病家系的筛选与分析[J]. 中国水产科学, 2013, 20(5):990-996.
- [9] Shao C, Niu Y, Rastas P, et al. Genome-wide SNP identification for the construction of a high-resolution genetic map of Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*): applications to QTL mapping of *Vibrio anguillarum* disease resistance and comparative genomic analysis[J]. DNA Research, 2015, 22(2):161-170.
- [10] 白姗姗, 贾智英, 郎延贺, 等. CyHV-3 感染镜鲤选育世代免疫基因表达及抗病能力比较[J]. 上海海洋大学学报, 2017, 26(5):651-657.
- [11] Sawayama E, Kitamura S I, Nakayama K, et al. Development of a novel RSIVD-resistant strain of red sea bream (*Pagrosomus major*) by marker-assisted selection combined with DNA-based family selection[J]. Aquaculture, 2019, 506:188-192.
- [12] Wang W W, Tan S X, Luo J, et al. GWAS analysis indicated importance of NF-kB signaling pathway in host resistance against motile *Aeromonas* septicemia disease in catfish [J]. Marine Biotechnology, 2019, 21(3):335-347.
- [13] 刘宝锁, 张天时, 杰孔, 等. 大菱鲆生长和耐高温性状的遗传参数估计[J]. 水产学报, 2011, 35(11):1601-1607.
- [14] 马爱军, 黄智慧, 王新安, 等. 大菱鲆耐高温品系选育及耐温性

- 能评估[C]//中国水产学会. 2012 中国水产学会学术年会论文集. 北京:海洋出版社,2012:74.
- [15] 关 键,刘梦侠,刘洪军,等. 大菱鲆二代家系及亲本耐高温能力比较[J]. 渔业科学进展,2013,34(1):103-110.
- [16] Anttila K, Dhillon R S, Boulding E G, et al. Variation in temperature tolerance among families of Atlantic salmon (*Salmo salar*) is associated with hypoxia tolerance, ventricle size and myoglobin level[J]. Journal of Experimental Biology, 2013, 216(7):1183-1190.
- [17] Ineno T, Tamaki K, Yamada K, et al. Thermal tolerance of a thermally selected strain of rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* and the pedigrees of its F₁ and F₂ generations indicated by their critical thermal maxima[J]. Fisheries Science, 2018, 84(4):671-679.
- [18] 何金钊,陈子桂,陈 诏,等. 三种品系不同规格红罗非鱼的耐寒性能评价[J]. 淡水渔业,2017,47(3):79-83.
- [19] 陈柏湘. 团头鲂(*Megalobrama amblycephala*)低氧相关分子标记的开发及应用[D]. 武汉:华中农业大学,2016:7-12.
- [20] Li H L, Gu X H, Li B J, et al. Genome-wide QTL analysis identified significant associations between hypoxia tolerance and mutations in the *GPR132* and *ABCG4* genes in Nile tilapia[J]. Marine Biotechnology, 2017, 19(5):441-453.
- [21] 李福贵,郑国栋,吴成宾,等. 团头鲂耐低氧 F₃ 的建立及其在低氧环境下的生长差异[J]. 水产学报,2018,42(2):236-245.
- [22] Romano N, Aliff A, Syukri F, et al. Improved performance of lemon fin barb hybrid (*Hypsibarbus wetmorei* male *Barbodes gonionotus* female) at elevated salinities [J]. Journal of Environmental Biology, 2018, 39(5):719-724.
- [23] Jiang D L, Gu X H, Li B J, et al. Identifying a long QTL cluster across chrLG18 associated with salt tolerance in tilapia using GWAS and QTL-seq[J]. Marine Biotechnology, 2019, 21(2):250-261.
- [24] 李学军,李爱景,李思发,等. 新引进萨罗罗非鱼与其它 8 种罗非鱼耐盐差异[J]. 水产学报,2010,34(7):1072-1079.
- [25] Mallik A, Chakrabarty, Dutta S, et al. Study on the distribution of disease-resistant shrimp identified by DNA markers in respect to WSSV infection in different seasons along the entire East Coast of India aiming to prevent white spot disease in *Penaeus monodon*[J]. Transboundary and Emerging Diseases, 2016, 63(1):E47-E58.
- [26] 黄永春,艾华水,殷志新,等. 凡纳滨对虾抗 WSSV 选育家系的抗病与生长特性[J]. 台湾海峡,2011,30(3):412-418.
- [27] 李 健,刘 萍,何玉英,等. 中国对虾快速生长新品种“黄海 1 号”的人工选育[J]. 水产学报,2005,29(1):1-5.
- [28] 孔 杰,罗 坤,栾 生,等. 中国对虾新品种“黄海 2 号”的培育[J]. 水产学报,2012,36(12):1854-1862.
- [29] Wu Y Y, Meng X H, Kong J, et al. Screening white spot syndrome virus (WSSV)-resistant molecular markers from *Fenneropenaeus chinensis*[J]. Journal of Ocean University China, 2017, 16(1):129-136.
- [30] 胡志国. 凡纳滨对虾选育基础群体的建立及生长性状遗传参数的估计[D]. 湛江:广东海洋大学,2015:3-7.
- [31] 李东宇,孟宪红,孔 杰,等. 凡纳滨对虾(*Litopenaeus vannamei*)选育群体与杂交群体遗传多样性差异及其在低温条件下生长性能的比较[J]. 渔业科学进展,2017,38(4):69-77.
- [32] Meng X H, Dong L J, Shi X L, et al. Screening of the candidate genes related to low-temperature tolerance of *Fenneropenaeus chinensis* based on high-throughput transcriptome sequencing[J]. PLoS One, 2019, 14(4):e211182.
- [33] 林元烧,曹文清. 斑节对虾仔虾对低盐度海水耐受力的研究[J]. 中山大学学报(自然科学版),2000,39(增刊1):103-106.
- [34] Chen J S, Zhou F L, Huang J H, et al. Ammonia and salinity tolerance of *Penaeus monodon* across eight breeding families[J]. Springerplus, 2016, 5(1):1-4.
- [35] 陈劲松,周发林,江世贵,等. 斑节对虾幼虾不同家系的耐低盐能力比较[J]. 水产学报,2017,41(5):687-693.
- [36] 李 健,何玉英,王清印,等. 中国对虾(*Fenneropenaeus chinensis*)“黄海 3 号”新品种的培育[J]. 渔业科学进展,2015, 36(1):61-66.
- [37] 邱立国,江 秀,周代金,等. 凡纳滨对虾不同家系应答逆境胁迫的比较研究[J]. 黑龙江畜牧兽医,2017(7):240-243.
- [38] 单保党,胡壮涛,蔡 娟,等. 利洋 1 号和利洋 2 号南美白对虾仔虾耐低氧能力研究[J]. 当代水产,2018,43(7):87-89.
- [39] 蒋 湘,郑静静,谢 妙,等. 日本囊对虾耐高氨氮与生长性状的遗传参数估计[J]. 水产科学,2017,36(6):700-706.
- [40] Frank-Lawale A, Allen S K, Degremont L. Breeding and domestication of Eastern Oyster (*Crassostrea virginica*) lines for culture in the Mid-Atlantic, USA: line development and mass selection for disease resistance[J]. Journal of Shellfish Research, 2014, 33(1):153-165.
- [41] Liang S, Luo X, You W W, et al. Hybridization improved bacteria resistance in abalone: evidence from physiological and molecular responses[J]. Fish & Shellfish Immunology, 2018, 7(72):679-689.
- [42] 于瑞海,包振民,王昭萍,等. 栉孔扇贝×虾夷扇贝的杂交技术[J]. 中国海洋大学学报(自然科学版),2006,36(1):85-88.
- [43] 孙振兴,常林瑞,宋志乐. 皱纹盘鲍与盘鲍杂交效果分析[J]. 水产科学,2005,24(8):1-3.
- [44] 滕爽爽. 长牡蛎杂交育种的研究[D]. 青岛:中国海洋大学,2009:20-43.
- [45] Guo M, Wang H H, Shao Y N, et al. Gene identification and antimicrobial activity analysis of a novel lysozyme from razor clam *Sinonovacula constricta* [J]. Fish Shellfish Immunol, 2019, 89:198-206.
- [46] Jiang F J, Wang H X, Yue X, et al. Integrating the *Vibrio*-resistance phenotype and gene expression data for discovery of markers used for resistance evaluation in the clam *Meretrix petechialis*[J]. Aquaculture, 2018, 482:130-136.
- [47] 王金鹏. 牡蛎生长与高温耐受性状的遗传解析[D]. 青岛:中国科学院研究生院(海洋研究所),2016.
- [48] Meng Z H, Zhang B, Liu B S, et al. High carotenoids content can enhance resistance of selected *Pinctada fucata* families to high temperature stress [J]. Fish & Shellfish Immunology, 2017, 61(24):211-218.

郝紫微,吴 潇,刘 哲,等. 果树器官脱落的研究进展[J]. 江苏农业科学,2020,48(16):58-66.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2020.16.010

果树器官脱落的研究进展

郝紫微,吴 潇,刘 哲,谢智华,张绍铃,王 鹏
(南京农业大学园艺学院梨工程技术研究中心,江苏南京 210095)

摘要:器官脱落是植物通过可控方式将某一器官与母体分离的过程,在植物界普遍发生,也是果树重要的农艺性状。器官脱落发生的位置称为离区,离区的发育是多种基因参与的精细而复杂的调控过程。本文通过总结近年来对果树器官脱落的研究报道,在生理生化和分子机制方面阐述了果树器官脱落最新研究进展,以期提高对器官脱落的理解,为进一步深入研究果树脱落机理提供思路与参考。

关键词:果树;器官脱落;调控机制;研究进展;工作假说

中图分类号: S660.1 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2020)16-0058-09

器官脱落是植物界普遍存在的生理现象。果树中常见花、果、叶和枝的脱落。这些器官的非正常脱落最终均会影响果品的质量和产量,甚至导致严重的经济损失。张全军等研究发现,砂梨的返花返青现象与梨树早期落叶密切相关^[1-2],严重影响翌年果实的产量和品质。所以在果树生产中,实时控制好花果的脱落不仅能减少疏花疏果的人工费用支出,还能提高果实品质,增加收入。

在脱落的起始阶段,脱落器官的基部分化出离区,离区会进一步分化产生离层和保护层^[3]。离层是器官脱落母体的位置,植物器官的离层因物种和

器官存在差异,一般由 5~50 层细胞组成^[4]。而果树中的离层细胞一般有 5~17 层^[5-6],其中酸樱桃的果实与果柄的离层细胞有 5~8 层,柑橘的果实和果柄,叶柄、叶片分别有 10~17、15 层,日本柿花萼与花梗的脱落层由 7 层细胞组成。

本文从影响果树器官脱落的内外因素及相关基因进行阐述,并对器官脱落提出工作假说及展望,希望为进一步深入研究脱落机理,改良果树农艺性状提供理论依据。

1 影响器官脱落的内外因素

果树器官脱落是一个由多种因素协调控制的复杂的生理过程,可分为衰老或成熟引起的正常脱落、植物自身生理活动引起的生理脱落和逆境条件引起的胁迫脱落 3 种类型^[7]。逆境条件、植物内源激素及相关的酶均可以影响果树器官脱落。其中,逆境条件产生的脱落最容易发生且危害严重,也是引起果树器官非正常脱落的主要原因,包括水分胁迫、温度胁迫、光照不足、矿物质与碳水化合物的缺

收稿日期:2019-09-21

基金项目:国家自然科学基金(编号:31501715、31772276);江苏省自然科学基金(编号:BK20150676)。

作者简介:郝紫微(1994—),女,山西汾阳人,硕士,主要从事果树发育生物学研究。E-mail:2017104040@njau.edu.cn。

通信作者:王 鹏,博士,副研究员,主要从事果树发育生物学研究。E-mail:wangpeng@njau.edu.cn。

[49]周 童. 合浦珠母贝遗传连锁图谱构建、QTL 定位及热休克蛋白基因 *HSP22* 的克隆与表达研究[D]. 上海:上海海洋大学,2018.

[50]常亚青. 贝类增殖学[M]. 北京:中国农业出版社,2007.

[51]Powell J A, Ragg N L C, Dunphy B J. Phenotypic biomarkers in selectively-bred families of the Greenshell (TM) mussel (*Perna canaliculus*): anaerobic enzyme and shell gape behaviour as biomarkers of prolonged emersion tolerance[J]. *Aquaculture*, 2017, 479:601-608.

[52]王化敏,丁鉴锋,杨东敏,等. 4 种壳色菲律宾蛤仔在低氧胁迫下的耐受能力比较研究[J]. *大连海洋大学学报*, 2018, 33(2): 181-189.

[53]蒋 湘,刘建勇,赖志服. 九孔鲍(*Haliotis diversicolor supertexta*)耐低盐与生长性状的遗传参数评估[J]. *海洋与湖沼*, 2014, 45(3):542-547.

[54]丁鉴锋,王 锐,闫喜武,等. 菲律宾蛤仔 3 种壳色群体低盐耐受能力的比较研究[J]. *大连海洋大学学报*, 2013, 28(3): 264-268.

[55]She Z C, Li L, Meng J, et al. Population resequencing reveals candidate genes associated with salinity adaptation of the Pacific oyster *Crassostrea gigas*[J]. *Scientific Reports*, 2018, 8(1):8683.

[56]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.