

海水养殖鱼类遗传多样性的保护

CONSERVATION OF GENETIC DIVERSITY ON MARINE CULTURED FISH

尤 锋 张培军* 相建海 刘 静 徐永立

(中国科学院海洋研究所 青岛 266071)

中图分类号 S965.3 文献标识码 A 文章编号 1000-3096(2003)12-0010-04

中国海域辽阔,海岸线漫长,海洋生物多样性在世界上占有重要地位。据有关专家统计,现有记录物种 20 278 种,隶属于 44 门。其中,海洋鱼类约有 3 048 种,占世界总数的 22%^[1]。但由于近几十年来人类对海洋资源的开发利用强度日益加剧,海洋生物多样性已经受到各种威胁:如过度捕捞引起的生境破坏、环境污染、全球变暖、生态入侵和海水养殖以及养殖品种的单一化等。这些轻则使海洋生物和生态系统受到严重干扰,许多珍稀海洋生物被毒死或受到伤害,重则导致其基因突变或因被排挤而消失,最终导致种质同质化,从而引起经济性状衰退,资源遭到严重破坏,而直接影响到人类生存。

生物多样性可分为遗传多样性、物种多样性和生态系统多样性 3 个层次。遗传多样性在狭义上是指种内不同群体之间或一个群体内不同个体的遗传变异的总和。它是物种多样性和生态系统多样性的基础,也是生命进化和物种分化的基础,更是评价自然生物资源的重要依据。因为遗传多样性的减少会降低一个物种对环境改变的适应能力,降低群体中变异的丰富度,导致渔业资源的崩溃,甚至导致物种的灭绝。鱼类遗传多样性的保护对于水产生物多样性的保护是非常重要的,而保护水产生物多样性是渔业资源持续利用的关键。

不同渔业生产活动对鱼类野生群体的遗传多样性能产生不同程度的影响,这些渔业生产活动包括捕捞、增养殖、遗传育种等。随着这些年来海水鱼养殖业的迅猛发展,养殖群体对野生群体的影响越来越大,保护鱼类的种质资源已迫在眉睫。本文通过分析海水鱼类养殖群体对野生群体的影响和种质资源的现状,提出了保护海水鱼类遗传多样性的对策,希望能引起

相关领域管理者和广大养鱼业者的关注,以期为今后我国海水鱼类养殖生产和新品种引进政策的规范提供一些参考。

1 养殖群体对野生群体的影响

人工养殖的鱼类,由于大部分苗种是由有限繁育群体(亲本数量很少,有的甚至只有几尾鱼)产生的,所以一旦这些苗种由于各种原因逃逸到自然海域,必将对自然种群产生负面影响:近交、杂交与遗传渐渗、遗传瓶颈和遗传漂变,使鱼类基因库损失大量的遗传变异,从而直接影响到自然鱼类的遗传多样性水平。Hindar 等^[2,3]将养殖群体对野生群体的影响归结为杂交、竞争和污染 3 个层次。Waples^[4]也将其分析成为 3 个方面:直接的遗传效应(杂交和遗传渐渗)、间接的遗传效应(由于竞争、捕食、病害或其他因素引起的选择食性的改变或群体大小的减少)和对养殖群体的遗传改变(通过选择、漂变或群体转移)。

1.1 近交和杂交

近交是指亲缘关系极近的个体之间的交配,因为近亲个体之间比远亲个体之间在遗传上更为相似,所以近交会增加群体中纯合子的频率,降低杂合子的频率。尤其当群体很小时,近交率大大提高,将在很大程度上减少群体的遗传变异,使资源的遗传多样性水平

第一作者:尤锋,出生于 1963 年,博士,副研究员。通讯地址:山东省青岛市南海路七号, E-mail: youfeng@ms.qdio.ac.cn

* 通讯作者, E-mail: pjzhang@ms.qdio.ac.cn

收稿日期:2002-09-09;修回日期:2002-09-28

下降,出现劣质、有害基因的纯合化,导致近交衰退(Inbreeding depression)。养殖群体的亲本数量较少就很容易引起近交衰退,大量亲缘关系相近的个体逃至大海,也必然对自然群体的遗传多样性产生影响。而杂交(Cross breeding)在自然界是指不同品系个体之间的交配,即为分属不同基因库的个体之间的交配——群体间个体的交配。其结果使得基因从一个基因库带到另一个基因库中去,即发生遗传渐渗(Genetic introgression)。杂交和遗传渐渗的后果是原本遗传上差异比较大的两个群体在遗传组成上变得越来越相似,遗传多样性逐渐丧失。在自然状况下,鱼类中的杂交渐渗并不少见,其与人类活动造成的物种间杂交而导致的物种多样性丧失不同,它是鱼类物种多样性及遗传多样性的来源之一,这也说明了鱼类基因组的可塑性较强。

1.2 遗传瓶颈与建立者效应

遗传瓶颈(Genetic bottleneck)与建立者效应(Founder effect)是指环境条件发生灾害性的剧烈变化(包括环境污染)或过度捕捞时,引起生物的大量死亡,导致群体规模大幅度缩小。经过长期“瓶颈”的群体,虽然以后可能在数量上得以恢复,但由于“瓶颈”的发生,一个较大的基因库只剩下了少数个体,总的遗传变异大大减少,遗传多样性会有很大损失。与此同时在很大程度上改变了群体各种等位基因的频率;不仅会引起数量性状的减少,而且很容易使某些特殊基因,特别是一些稀有等位基因丧失。虽然一些稀有等位基因(频率在5%以下)对于整个群体的遗传变异水平的作用并不算大,但对于群体的整个基因库却是很重要的,如果丧失,其后果严重。智利学者对大麻哈鱼养殖群体的遗传变异分析结果表明,尽管其养殖群体多态性明显降低,但平均杂合度却变化不大,这就是典型的建立者效应(Founder effect)。本文研究也发现,野生牙鲆中的一些出现频率较低的同工酶多态座位象 Pgm 和 Acp-1,在养殖群体中却是单态座位^[5]。

1.3 遗传漂变

遗传漂变(Genetic drift)是指只有少数亲代等位基因可以传入下一代(取样效应),产生了随机变化,即种群中基因频率的稳定漂变(Steady drift)或随机漂变(Random drift)。这是一个纯粹的随机过程,在大种群中由取样效应引起的基因频率随机变化是很微弱

的,基本上可以忽略;但在小种群内(种群数量 < 100)这种变化往往很显著而且没有固定方向。一般来讲,样本越小,漂变的效应越大。群体中生殖个体越少,由此而引起的等位基因频率的变化越大。当群体较小时,遗传漂变也可以认为是一种“瓶颈”,因为它的等位基因频率往往与整个种群的等位基因频率不同,群体越小、漂变的时间越长,损失的遗传变异就越多。Wright^[6]曾指出当 $1/4N_e$ (N_e 为有效种群大小) 远大于突变率 (μ) 和选择系数 (s) 时,漂变将显著改变种群的遗传结构。有效种群规模一直很小的种群将很容易发生由漂变引起的遗传变异丢失及重组。任何经历过向小种群波动的种群都会由于纯粹的偶然性因素而丧失遗传变异,这种波动包括种群“瓶颈”或者“建立者效应”。虽然等位基因变异可能会随种群大小的显著下降而降低,但只要种群大小能够迅速反弹,杂合度通常能够得以保持相对不变。为增加某些濒危鱼类(如中华鲟)或几近枯竭的经济鱼类(如牙鲆、真鲷等)的种群数量而进行人工增殖放流时,将可能增加那些对养殖条件最适应的基因型频率,而对野生种群的遗传结构的“纯洁性”造成污染。过度捕捞及由于人类活动而造成的栖息环境的改变也都将导致种群的遗传结构的变化。

山东近海牙鲆自然群体和养殖群体 RAPD^[7]和同工酶^[5]的类似分析结果显示自然群体的多态座位比例和平均杂合度要比养殖群体的数值高,养殖群体较自然群体的降低幅度同工酶在 1.7% ~ 22.3% 之间, RAPD 则在 15.9% ~ 24.8% 之间(表 1)。其研究还显示养殖群体的等位基因平均数(同工酶)和遗传多样性指数(RAPD)也低于自然群体的。这证明,山东近海牙鲆养殖群体的遗传多样性水平已有明显的降低,确实应值得我们注意。高速商业养殖的扩张带来了诸如

表 1 山东近海牙鲆野生和养殖群体遗传多样性指数的比较

遗传多样性指数	野生群体	养殖群体	降低率 (%)
多态座位比例(同工酶)(%)	31.0	24.1	22.3
多态片段比例(RAPD)(%)	43.2	34.9	19.2
等位基因平均数(同工酶)	1.38	1.28	7.2
平均杂合度(同工酶)	0.0802	0.0788	1.7
平均杂合度(RAPD)	0.2739	0.2255	17.7
遗传多样性指数(RAPD)	0.1120	0.0942	15.9

病害、遗传污染(一般由养殖个体的逃逸、放流、外来种的引入以及转基因鱼的逃逸引起)等问题。养殖群体的遗传鉴定研究是很重要的,根据研究结果可以适当调整养殖亲本群体的遗传结构,以维持养殖后代的遗传多样性。大多数研究表明虹鳟同工酶的多态性在养殖群体中明显降低^[8-9],但也有许多报道^[10-12]显示,可以使用来源不同的亲本,防止发生瓶颈效应,保持养殖子代高的杂合度水平。

2 海水鱼类种质资源的保护

由于我国海水水产遗传育种工作起步晚、基础薄弱,与农业、畜牧业品种的更新和改良有着明显的差距,目前的主要养殖对象多为只经简单驯化的野生种,未经过任何形式的选择和调配。同时,由于对水产种质资源的保护不够,经过累代和交叉养殖,出现了杂合度降低、遗传力减弱、抗逆性差和品种退化等严重问题。此外,许多优质养殖对象的苗种人工繁育技术长期不能攻破,只得大量捕获已不算多的天然苗种以满足养殖生产的需要。很明显水产种苗问题已成为我国水产养殖业高效、持续发展的主要制约点。因此,从现在起应该进一步加强海水鱼类种质资源的调查收集、保存以及遗传背景的研究,从中筛选出有益的种质,综合运用常规选育和现代遗传工程等技术,培养出优质抗逆的新品种,同时加强对一些优质养殖对象人工繁育技术的研究。另外,还需要规范水产种苗的生产和进出口,特别是对于一些新品种的引入和推广尤应谨慎,以免对海水鱼类生存环境造成更大的不良影响。

2.1 亲本群体遗传多样性的保护

作为中国北方主要养殖鱼种的牙鲆,现在被越来越多的养殖场进行育苗养殖,但由于其亲本数量及质量的制约,使得许多育苗场亲本产卵的批次、每次产卵的数量不断减少,卵的品质、苗种的成活率和生长率也随之降低,鱼病的发生也越来越频繁。因此,从种质资源保护角度出发,用于人工繁育的亲本应该直接由自然群体中进行选择,不要采用养殖的子一代作亲本,以避免近亲交配使鱼苗的品质下降。亲本数量也不宜过少,应该保证有一定数量,理想的有效亲本群体大小应是500~1000尾^[13],一般推荐的亲本数量在50~350尾之间,即至少50尾。这样,可以在短期内避免近交衰退^[10]。同时还应定期由自然群体中挑选一些健壮的个体进行更换。现在有许多海水养殖场(不

仅是牙鲆育苗场)其亲本的数量都很少,有的雌雄亲本的总和才只有十几尾;这样是很危险的,可以诱发前面述及的瓶颈效应、近交等不利现象,会导致牙鲆养殖后代种质资源的衰退和同质化的增加,积累有害的基因、引起适合度下降,并逐渐降低对环境的适应能力:抗逆性、生活力、生长速度、繁殖力和抗病力等都有不同程度的下降。在国外,也同样有关于这种现象的报道。如 Bert 等^①发现美国红鱼大西洋种群的平均杂合度是0.075,而当只用6尾亲鱼进行繁殖时只经过几代其后代的平均杂合度下降了75%。因此,Bert 指出,做为养殖业者应了解其养殖种类的遗传背景,了解所养殖种类预期的养殖代数等,并制订相应的科学计划;在此基础上,调整亲本的数目和定期补充野生亲本从而避免养殖后代品质退化的现象。

2.2 养殖苗种的有效管理

加强养殖业的宏观调控,还应避免养殖鱼苗或鱼种逃逸到自然水体中,影响自然种群的遗传多样性,破坏自然界的生态平衡。通过种质鉴定可以弄清原始种群与养殖群体的遗传结构和变异情况,以确定原种保护和开发利用措施。Clifford 等^[14]曾报道由于一些人工孵化的大西洋鲑苗种逃逸到自然界而使得自然群体平均杂合度明显下降,因为它们可以与自然的种群个体交配繁衍然后再洄游到河中。研究表明自然群体的平均杂合度由 0.532 ± 0.063 降到 0.281 ± 0.057 ,其下降程度接近50%。本地和外来养殖种群的遗传渐渗的例子还有北爱尔兰和法国鳟^[15]、华盛顿虹鳟^[16]等。又如我国山东牙鲆人工育苗产生的大量的“白化苗”被有意无意地放入海中,这也会污染牙鲆的野生种质。总之,养殖和自然群体的杂交会破坏原有自然群体中的基因多样性,养殖群体带来的病害也会导致自然群体的减少和群体遗传结构同质性的提高。Hindar 等^[12]指出应采取的对策是:(1)进行严格的封闭养殖,可以明显地降低养殖群体的基因流到自然群体中;(2)用于养殖的品种应不育,如不育的三倍体不会与自然群体杂交而产生遗传渐渗,这样这些育

① Bert T M, Tringali M D. The effects of various aquacultural breeding strategies on the genetic diversity of successive broods. Proceedings of the Conference "Miculture and the environment: towards the new millennium". 1999, 1 - 19

苗即便是逃逸到自然水域中也不会对自然群体产生影响;(3)人工养殖育苗场的位置,应该远离自然群体的产卵场;(4)减低两者之间的遗传差异,即放流和逃逸的鱼苗与自然群体的遗传结构相类似;(5)适时监控水产养殖的遗传效应。

2.3 引进种的控制

外来养殖鱼类的引进和移植驯化也应加强管理,因为外来的种会与本地种争夺食物、带来疾病或杂交而产生危害。通过种质鉴定可以预先了解这些外来种及其原始种群的遗传结构;注意遗传后效,进行封闭式养殖,避免其与本地鱼种进行交配,防止产生遗传渐渗,丧失地方种的遗传多样性,从而对本地生境产生不利影响。另外,外来品种的亲本数量不应过少并且需要定期由原产地的个体补充、更换,这样才有利于保证其养殖群体的遗传品质,防止降低其适应性而导致消亡。Wirgin等^[17]也分析过条纹鲈野生种与引进种的种间遗传差异及子代关系。近几年我国许多育苗场引入韩国牙鲆、日本牙鲆苗种及其亲本,其对本国牙鲆种质的影响可想而知,应该引起有关管理部门的重视,进行合理的指导。

参考文献

- 1 杨纪明,田明诚.鱼类的种类和区系.现代渔业信息,1999,14(5):12-14
- 2 Hindar K, Ryman N, Uter F. Genetic effects of aquaculture on natural fish populations. *Aquaculture*, 1991a, 98:259-261
- 3 Hindar K, Ryman N, Uter F. Genetic effects of cultured fish on natural fish populations. *Can J Fish Aquac Sci*, 1991b, 48:945-957
- 4 Waples R S. Genetic interactions between hatchery and wild salmonids: lessons from the Pacific northwest. *Can J Fish Aquat Sci*, 1991 48(Suppl.1):124-133
- 5 尤锋,王可玲,相建海,等.山东近海褐牙鲆自然与养殖群体生化遗传结构及其遗传变异的比较分析.海洋与湖沼,2001,32(5):512-518
- 6 根井正利著,王家玉译.分子群体遗传学与进化论.第一版.北京:农业出版社,1975.121-203

- 7 You F, Xiang J, Song L, et al. Genetic variations in natural and cultured stocks of Shandong *Pamlichthys olivaceus* (T. & S.) as revealed by RAPD. *Studia Marina Sinica*, 2002, 44:228-234
- 8 Allendorf F W, Ryman N, Stennek A, et al. Genetic variation in Scandinavian brown trout (*Salmo trutta* L.): evidence of distinct sympatric populations. *Hereditas*, 1975, 83:73-82
- 9 Ferguson M M, Ihssen P E, Hynes J D. Are cultured stocks of brown trout (*Salmo gairdneri*) I. Pure strains. *Can J Genet Cytol*, 1985, 27:289-297
- 10 Busack C A, Halliburton R, Gall G A E. Electrophoretic variation and differentiation in four strains of domesticated trout (*Salmo gairdneri*). *Can J Genet Cytol*, 1979, 21:81-94
- 11 Thompson D. Genetic identification of trout strains. *Aqua-culture*, 1985, 46:341-351
- 12 Ferguson M M, Danzmann R G, Arndt S K A. Mitochondrial DNA and allozyme variation in Ontario cultured rainbow trout spawning in different seasons. *Aquaculture*, 1993, 117:217-259
- 13 Lynch M, Conery J, Burger R. Mutational meltdowns in sexual populations. *Evolution*, 1995, 49(6):1067-1080
- 14 Clifford S L, McGinnity P, Ferguson A. Genetic Changes in an Atlantic salmon population resulting from escaped juvenile Farm salmon. *J Fish Biology*, 1998, 52:916-922
- 15 Guyomard R. Electrophoretic variation in four French populations of domesticated rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Can J Genet Cytol*, 1981, 23:33-47
- 16 Campton D E, Johnston J M. Electrophoretic evidence for a genetic admixture of native and nonnative rainbow trout in the Yakima river, Washington. *Trans Am Fish Soc*, 1985, 114:782-793
- 17 Wirgin I I, Grunwald C, Garte S J, et al. Use of DNA fingerprinting in the identification and management of a striped bass population in the Southeastern United States. *Trans Am Soc*, 1991, 120(3):273-282

(本文编辑:刘珊珊)