贝类遗传多样性及其永续利用(II)

张国范　　张福绥

(中国科学院海洋研究所,青岛 266071)

2　遗传多样性的永续利用

贝类遗传多样性研究的最终目的是利用贝类的基因库。对基因库的利用大体可分为两种形式:①当前基因库不加修饰的利用,即直接利用野生原型。目前世界各国贝类基因库的利用大多采用这种形式。②基因库经过修饰后的利用。这包括转基因、染色体工程、杂交及选择育种等。虽然这些方式在基因库的利用机制上有些不同,但其目的都是使野生型经济动物的目的性状得到改良,或为这种改良提供目的基因。这些基因库的利用方式的效果都直接与遗传多样性有关。

近10a来,有不少关于贝类自然群体杂合度与生长(H-G)相关的报道。Zouros等[61]最早报道了美洲牡蛎(*C. virginica*)自然群体杂合度与生长相关。此后,继有不少这方面的报道证实了这种正相关关系。在腹足类有*Thais haemostoma*[36],双壳类除美洲牡蛎[28,53]外,还有*C. bigas*[33],*Mulinia lateralis*[38]和*Mytilus edulis*[45]等。

Garton[36]对杂合度与生长的这种关系作了生理学基础研究。在*M. lateralis*杂合子以较低的标准代谢消耗来维持一个高水平的代谢效率,生长差异的97%归于标准代谢消耗的差异。这种结果在*Thais haemostoma*也得到证实[37]。由于在能量代谢方面的高效率,使杂合子在生长、抗逆性、潜在的繁殖能力等方面都较纯合子具有优势。此外,美洲牡蛎已被证实在饥饿条件下杂合度与氧消耗负相关[45],与其体重消耗也呈负相关[50]。这些都是杂合度与生长正相关的有利证据。

杂合度与生长的相关性意味着我们可以通过提高具较高杂合度个体在群体中的比例的办法来提高养殖或放流群体的生产性能,而这种改良可能并不依懒于其他条件的改变。根据*Singh*等[53]的估计,把美洲牡蛎杂合度提高到*Hardy-Weinberg*平衡值($D=0$)时,牡蛎的体重可望增加近4倍。然而,诸如此类的研究在*M. edulis*,*Mercenaria mercenaria*,*Mulinia lateralis*,*C. virginica*及*Spisula solidissima*却没有发现杂合度与生长的正相关性[9,18,35]虽然在这些种类中亦有曾报道具有杂合度与生长的正相关。

由于不同种类乃至同一种类的不同生活史阶段的研究结果不同,故澄清H-G关系具有直接指示作用,则电泳杂合度与壳长的相关性在单配结构中就可鉴别出来,这就同对自然群体的随机取样所见到的结果一样。如果酶位点杂合度仅是总体杂合度的一个指数,而总体杂合度反过来与生长速度有关,那么酶位点杂合度与生长的相关性在全同胞群体中就难以被检测到。Mallet等(1986)以*M. edulis*为材料进行了这方面的研究。*M. edulis*亦曾被观察到杂合度与生长的正相关[45],而这种关系随年龄的增加而减弱[26]。在这项旨在检验所选定的酶位点杂合度的本身是否对生长呈正相关的研究揭示出,在一个家系内的全同胞群体中杂合度与壳长相关性的方向是不定的。这一结果与文献[28,26,35]的研究结果相似。

那么产生这种与野生型群体相抵的结果是什么原因呢?Mallet等[49]认为,这是由于在自然条件下存在组合超显性的现象。这一观点的基本假设就是自然群体中在隐性有害基因与电泳表型间的过渡性连锁不平衡的存在。在一个随机交配的群体,对隐性有害基因,在个体电泳纯合度与群体内纯合的个体程度间存在一种正相关关系。但在全同胞结构中,由于基因的非随机组合,就不存在这种相关性。在单配结构中电泳标记和有害基因的组合只能反映出参加交配的亲代电泳标记和有害基因的相亲还是相斥,而并不能反映出原种群体的情况。即,在全同胞结构中,高水平的电泳杂合度与总体杂合度无关,同时,也与任何一组位点的杂合度亦不相关,除非这组特殊位点由许多电泳位点组成。

由此可见,作为度量遗传多样性的指标——杂合度,在生长的遗传标记方面受到诸多条件的制约。在自

然群体的随机交配群体杂合度对生长的指示作用是肯定的，但在遗传背景简单的非随机交配结构中就没有这种指示作用，或者说这种指示作用被“遗传噪音”和“环境噪音”淹没了。此外，在一个差异死亡后取样及生活史中的主要生长期过后取样却可能影响杂合度与生长相关性的检出。

Zouros 等[61]提出某些目前所研究的位点可能与其他对数量性状有影响的位点连锁。这意味着如果从经济定量性状方面考虑，直接研究单个位点或等位基因与表型性状的关系可能更不受遗传背景等条件限制，因而具有更广泛的用途。由于某些位点与其他位点或一组位点间存在紧密的或过渡性的连锁关系，如果这些连锁的基因位于同一条染色体上，在基因重组时，就会发生连锁不平衡，从而使杂合度降低。依连锁基因的紧密程度和数目，使杂合度降低的程度有异。连锁不平衡与生长的关系很大程度上是一种间接关系，而所连锁的基因可能与调控能量代谢有关。事实上，Garton[36]的研究结果也暗示了这一点。由此看来，对调控葡萄糖和蛋白质代谢的酶系列位点的研究可能更有直接意义。

目前对单个位点与数量性状相关性研究得最多的是 Lap 位点。这是一个与蛋白质降解的较后阶段有关的位点。最早对这个位点进行研究的是 Young 等[59]，以后 Koehn 等[44]，对这个位点又进行了进一步深入系统的研究，其中也包括 Lap 各等位基因与生理功能和环境关系的研究。在研究中发现，不同基因型个体对氨排泄的速率不同。如在 $Lap^{98/98}$，$Lap^{98/96}$，$Lap^{96/96}$基因型中贻贝(*M. edulis*)氨排泄率($\mu m/g \cdot h$)为 79($n=8$)，但在 $Lap^{98/94}$，$Lap^{96/94}$，$Lap^{94/94}$为 28.07($n=26$)。由此可以看出带有 Lap^{94}等位基因的个体细胞蛋白储备的周转率快于没有 Lap^{94}等位基因的个体，因而使细胞能量储备的损失率增加。这不但会影响其他方面需要能量的生理学过程(如生殖)，也会影响成活率[15,16]。因此，可以把 Lap^{94}等位基因的存在与否作为遗传标记来指导有关的研究和应用。在另一项对 *Mercenaria mercenaria* 的研究中两个 Lap 等位基因对生长有显著的互作效应[9]。

除了 Lap 位点外，研究得比较多的位点有 Pgm，Gpi 和 Got，这几个都是与调节葡萄糖代谢有关的位点。Beaumont 等[17]发现 Pgm 的不同基因型的 *M. edulis* 与死亡率有关。Pgm 和 Gpi 可以作为对适合度有显著影响的染色体的标记。

从上述讨论中可以看出杂合度的利用是一个非常复杂的问题，对其最佳利用方式还需作进一步的探讨。根据现有资料及生产实际，提出以下的几种利用途径。

(1) 自然群全杂合度与生长的相关性，实际上就是一种自然发生的杂种优势现象，其利用特别是连续利用是有相当难度的，即使是用人工杂交，其连续利用也存在许多严重的障碍。但是第一代的利用是可行的。即在自然群体中按生长与杂合度相关性① 选出亲代进行混配繁殖，个体数以越多越好，避免选型交配。在栉孔扇贝和皱纹盘鲍育苗中尤应注意。

(2) 用染色体修饰的方法提高杂合度。Stanley 等[55]诱导美洲牡蛎第 I 极体三倍体，杂合度增加 12%，生长速度快 12%。

(3) 用近交与杂交的方法提高杂合度，以增加有利基因的结合机率。

3 遗传多样性的保护和全息保存

由于陆地空间的相对缩小及有效资源的相对减少，海洋开发将是下个世纪世界经济的热点。海洋资源的开发和利用将对全球经济带来重大影响。海洋生物作为海洋的可再生资源将在营养、保健、医药、工业及其他具有美学价值方面为人类提供巨大的财富，人类与其依存关系将更加密切，而这些财富及这种密切关系的存在的基础就是海洋生物的多样性。因此，如何保护并永续利用海洋生物多样性，不但会影响到沿海各国，也将影响到世界经济的格局。中国作为海洋大国无论从本国，还是从世界和平的利益，都应在多样性的研究和保护方面注入大量资金和人力，使其可以永续利用。

贝类遗传多样性的保护是海洋生物遗传多样性保护的重要组成部分。虽然在贝类还没有发生如某些海洋哺乳动物遗传多样性所受到的那样的危害，但也决不意味着人类的活动没有或将不会给贝类遗传多样性造成危害。同某些海洋鱼类一样，贝类小型化也越来越严重。由于过度采捕即人工选择的强度增加，使某些等位基因从基因库中消失，即遗传同质化。而由于有效群体数目的减少，必然产生遗传漂变，故进一步加速遗传同质化。造成遗传多样性危害的另一个常见现象是大面积污染和海洋围垦。虽然这种危害是局部性的，但也会破坏有关种类的基因库，使基因资源造成无法弥补的损失。因为我们不知道所遗失的基因是有用的还是没用的，也不能肯定现在没用而将来是否有用。*M. edules* Lap^{94}等位基因对细胞渗透压的调控有直接的作用[16]，如果 Lap^{94}从群体中遗失了，就会对 *M. edulis* 的生理及分布造成严重的后果。实验证实 Lap^{94}在选择条件下的确容易被遗失。

① 张国范，海洋科学进展论文集。科学出版社(待刊)。

在农畜业，一个基因可以左右一个国家或地区的经济命脉，一个基因可以拯救一个国家① 的事例并非耸人听闻。

此外，人类的某些生产行为也会危害遗传多样性。某些种类经长期养殖，在群体内积累了一定的劣质基因。由于放流和逃溢，使这些劣质基因以较高的频率进入自然群体，并有较大的机率在群体中固定下来[8]，从而为基因库造成长期的危害，而其消除是十分困难的[12]。

任何一个未经鉴别的基因同已鉴别为有用的基因一样都应受到保护。贝类遗传资源的保护重点应在沿海滩涂和近海水域。这里既是许多经济贝类的栖息繁殖场地，也是海洋生物与人类生活空间的衔接带。在这里边缘效应的突出表现就是人类对这些经济贝类的滥捕和栖息繁衍地的侵扰和破坏。为了有效地保护贝类遗传资源，就必须采取措施防止过度采捕，制定法规限制采捕数量、规格和时间，保证滩涂和有特色的近海贝类栖息地不受占用和破坏，防止大面积长时间的环境污染。另外要防止带有劣质基因的养殖个体进入自然群体。

除这一系列当务之急的保护措施外，还要建立一套遗传多样性全息保存的办法。因为当前基因库不仅反映出该基因库的发展进化史，同时，也反映出与环境的相关关系。保持这种经过与百万年进化而来的基因库的全息性是十分重要的。保持基因库的进化全息性，必须使物种以群落生态系中一员的形式存在。这样就既可保证当前基因库的全息性，又为基因库的继续进化奠定了基础。

基因库全息保存的主要途径就是建立近海岛屿生物多样性保护区。在保护区内以某种贝类为中心，按生态学规律，进行分布区内所有生物的保护。如在辽宁樟子岛、山东青岛及荣成附近岛屿建立皱纹盘鲍、栉孔扇贝保护区；在海南岛和北部湾建立大珠母、合浦珠母贝岛屿保护区。每一种类应有两个保护区，每个保护区内，拟保护生物的数目不得少于100。

如果现有贝类栖息地和繁殖场得到很好的保护，再加上基因库的全息保存，人类所需的基因资源将取之不竭。

参考文献

[1] 张 玺，齐钟彦，1961。贝类学纲要。科学出版社。

[2] 张福绥等，1978。烟台沿岸贻贝自然采苗及其有关问题的研究。海洋科学集刊 13：91～116。

[3] 蔡英亚等，1979。贝类学概论。上海科学技术出版社。

[4] 张国范，1984。珠母贝幼虫行为生物学研究。热带海洋 1：21～147。

[5] 李 刚等，1985。合浦珠母贝和长耳珠母贝的生化遗传变异。遗传学报 12：204～212。

[6] 李 刚等，1991。巴拿马珠母贝两个群体的生化遗传变异比较。热带海洋 **10**(4)：56～61。

[7] 许再复，1991。生物多样性保护的现状趋势与展望。未来十年的生物科学。上海科学技术出版社，88～100。

[8] 根井正利(Nei，1975，王家玉译)，1984。分子群体遗传学与进化论。农业出版社。

[9] Adamkewicz, L. *et al.*, 1984. *Malacologis* 25: 525-533.

[10] Ayala, F. J. *et al.*, 1973. *Evolution* 27: 177-191.

[11] Ayala, F. J. *et al*, . 1984. Modern Genetics. The Benjamin/Cummings Publishing Company Inc.

[12] Ayala, F. J., 1983. *Experientia* 39: 813-823.

[13] Bayne, B. L., 1965. *Ophelia* **2**(1): 1-47.

[14] *Beaumont, A. R. et al.*, 1984. *Mar. Bio l*81: 299-306.

[15] Beaumont, A. R. *et al.*, 1989. *Heredity* 62: 169-176.

[16] Beaumont, A. R. *et al.*, 1988. *Heredity* 61. 389-400.

[17] Beaumont, A. R. *et al.*, 1990. *Mar. Biol.* 106: 227-233.

[18] Beaumont, A. R. *et al.*, 1983. *Mar. Biol. Lett.* 4: 1510161.

[19] Berger, E. M., 1983. The Mollusca vol. 6, Ecology, Ed. Wilbure. Academic Press. 563-596.

[20] Brown, B. L. *et al.*, 1991. *Mar. Biol*. 110: 343-352.

[21] Brown, L. D., 1991. *J. Mar. Freshwater Res.* 42: 77-90.

[22] Buroker, N. E. *et al.*, 1979*a*. *Mar. Biol.* 54: 157-169.

[23] Buroker, N. E. *et al.*, 1979*b*. *Mar. Biol.* 57: 71-184.

[24] Campbell, C. A. *et al.*, 1975. *Mar. Biol.* 33: 341-346.

[25] Costa, R. *et al.*, 1978. *Biol. Bull.* (*Woods Hole Mass.*) 155: 125-133.

[26] Diehl, W. J. *et al.*, 1985. *Mar. Biol.* 88: 256-271.

[27] Edwards, C. A. *et al.*, 1987. *Mar. Biol.* 94: 547-565.

[28] Foltz, D. W. *et al.*, 1983. *Aquaculture* 33: 157-165.

[29] Foltz, D. W. *et al.*, 1984. *Malacologia* 25: 593-605.

[30] Foltz, D. W. *et al.*, 1984. *Mar. Biol. Lett.* 54: 255-263.

[31] Fujino, M., 1978a. *Bull. Jap. Soc. Scient. Fish.* **44**(4): 356-361.

[32] Fujino, M., 1978b. *Bull. Jap. Soc. Scient. Fish* **44**(7): 767-770.

[33] Fujio. Y., 1982. *Tohoku J. Agric. Res.* 33: 66-75.

[34] Fujio, Y. *et al.*, 1983. *Bull. Jap. Soc. Scient. Fish.* **49**(12): 1809-1817.

[35] Gaffney, P. M. *et al.*, 1984. *Aquaculture* 42: 289-292.

[36] Garton, D. W., 1984. *Physiol. Zool.* 57: 520-543.

① 李振志，1990。中国科学院生物多样性研究会会议录，中国科学院生物科学与技术局。1～2。

[37] Garton, D. W. *et al.*, 1984. *Genetics* 108: 445-455.
[38] Green, R. H. *et al.*, 1983. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 40: 1360-1371.
[39] Hedgecock, D. *et al.*, 1984. *Malacologia* 25: 535-549.
[40] Hedgecock, D. *et al.*, 1990. *Aquaculture* 88: 21-38.
[41] Hilbish, T. J. *et al.*, 1985. *Science* 229: 52-54.
[42] Hoagland, K. E., 1977. *Biol. Bull.* 152: 360-372.
[43] Hoagland, K. E., 1984. *Malacologia* 25: 607-628.
[44] Koehn, R. K. e., 1983. *The Mollusca. Vol. 2. Environmental Biochemistry and Physiology* 305-330.
[45] Koehn, R. k. *et al.*, 1984. *Mar. Biol.* 82: 1-7.
[46] Koehn, R. K. *et al.*, 1982 *Mar. Biol. Lett.* 3: 35-42.
[47] Li Gang, *et al.*, 1988. Proc. on Mar. Biol of the South China Sea. China Ocean Press 51-70.
[48] Liu, L. L. *et al.*, 1991. *Mar. Biol.* 111(1): 71-78.
[49] Mallet, A. L. *et al.*, 1986. *Mar. Biol.* 92: 475-482.
[50] Rodhouse, P. G. *et al.*, 1984. *Mar. Biol.* 80: 179-187.
[51] Singh, S. M., 1981. *Can. J. Gent. Cytol.* 24: 451-485.
[52] Singh, S. M. *et al.*, 1984. *Malacologia* 25: 569-581.
[53] Singh, S. M. *et al.*, 1981. *Can. J. Genet. Cytol.* 23: 119-130.
[54] Staiger, H., 1957. *Ann. Biol.* 33: 251-258.
[55] Stanley, J. G. *et al.*, 1984. *Aquaculture* 33: 147-155.
[56] Strushaker, J. W., 1968. *Evolution* 22: 459-480.
[57] Wall, J. R. *et al.*, 1976. *Genetics* 83(3), *part* 1, *supply* 81. (*Abst.*)
[58] Ward, R. D. *et al.*, 1980. *Biol. J. Linn. Soc.* 14: 340-360.
[59] Young, J. P. W. *et al.*, 1979. *Biochem. Genet.* 17: 305-323.
[60] Zouros, E. *et al.*, 1984. *Malacologia* 25: 583-591.
[61] Zouros, E. *et al.*, 1980. *Evolution* 34: 856-867.