鲆鲽鱼类品种遗传改良的研究进展
Progress of genetic improvement of flatfish

王新安[1]，马爱军[1]，黄智慧[1]，刘 滨[1]，薛宝贵[1, 2]，侯仕营[1, 3]

(1．中国水产科学研究院 黄海水产研究所 青岛市海水鱼类种子工程与生物技术重点实验室 农业部海洋渔业资源可持续利用重点开放实验室，山东 青岛 266071；2. 上海海洋大学 海洋生命学院，上海 201306；3. 乳山市水产技术推广站，山东 乳山 264500)

中图分类号: Q33　　文献标识码: A　　文章编号: 1000-3096(2010)07-0100-06

动植物育种的科学理论在 20 世纪初期建立起来[1]。到 20 世纪 60 年代，随着遗传学和其他自然科学的不断发展，扩大了生物遗传改良的范围，除了传统的选择育种和杂交育种仍是行之有效的方法外，还发展了辐射诱变、化学诱变、单倍体、多倍体、体细胞杂交、细胞核移植、抗性、染色体工程以及基因工程育种等方法[2]。上述育种技术在许多方面得到了广泛应用，尤其在禽畜和农作物品种改良、创造新品种和产业开发应用中成果显著。但是在水产领域取得的遗传育种成就还很有限，系统选育的优良品种很少，绝大多数的养殖对象是野生品种，大约仅 1%～2%的水产品得益于品种的遗传改良[1]。

鲆鲽类养殖是 20 世纪 90 年代初在中国北方沿海兴起的一项新型海水养殖产业。目前，鲆鲽类养殖产业链上已经拥有一支 20 多万从业人员的产业大军，造就了一个年产量达 5 万 t，年产值逾 40 亿元的新兴产业，在沿海渔业结构调整、扩大就业岗位和繁荣“三农”经济等方面发挥了十分重要的作用。然而，由于繁殖过程中采用的亲鱼未经过专门选优处理，加之累代养殖和近亲交配，以致造成种质退化现象比较严重，结果导致孵化率、成活率降低，生长速度减慢，抗逆性差，白化严重等系列种质退化现象不断发生。因此，采取有效的方法对鲆鲽鱼类进行遗传改良，获得生长快速、经济性状较好、抗病能力强、抗逆性好的优良新品种(系)，已成为鲆鲽类养殖业健康和可持续发展的重要保证。由于中国对于鲆鲽鱼类的品种改良仅处于初级阶段，尚未取得重大育种成效，作者将基于中国鲆鲽鱼类育种的现状，结合国外鲆鲽鱼类先进的育种实践，系统阐述鲆鲽鱼类遗传改良的研究进展，以期为中国鲆鲽鱼类的育种工作提供借鉴。

在世界范围内，鲆鲽鱼类的遗传改良对象集中于大菱鲆(*Scophthatmus maximus)*、牙鲆(*Paralichthys olivaceus* Temminck et Schlegel)、半滑舌鳎(*Cynoglossus semilaevis* Gunther)、欧鳎(*Solea solea*)和庸鲽(*Hippoglissus hippoglossus* L.)等几个经济价值较高的品种。

1　大菱鲆

在中国，选择育种是目前对大菱鲆进行遗传改良的主要手段。马爱军等[3]在进行快速生长大菱鲆新品种(或新品系)育种过程中，根据动物模型 BLUP 理论和大菱鲆育种的实际情况，构建了不同的遗传模型，利用 MTDFREML 程序采用非求导约束最大似然法(DFREML)估计各模型中的方差组分，用似然比检验对可检验模型的差异进行检验，筛选出对不同生长阶段性状的遗传参数进行估计和育种值进行预测的最为适合模型，并根据不同生长阶段的最适模型估计出的遗传参数和育种值对大菱鲆的选择方法和育种规划决策进行了初步研究。张庆文等[4]运用混合模型方程，通过约束最大似然法对大菱鲆 25 日龄仔鱼的体长、存活率和白化率等 3 个经济性状的遗传参数进行了评估，发现大菱鲆体长和白化率是

收稿日期: 2009-06-11；修回日期: 2010-05-04

基金项目：现代农业产业技术体系建设专项资金(nycytx-50)；国家支撑计划专题(2006BAD01A12012)；农业公益性行业科研专项经费项目(nyhyzx07-046)；中国水产科学研究院黄海水产研究所基本科研业务费项目(2009-ts-11)

作者简介：王新安(1970-)，男，山东枣庄人，助理研究员，E-mail: wangxa@ysfri.ac.cn；马爱军，通信作者，E-mail: maaj@ysfri.ac.cn

中等遗传力, 选择育种潜力较大, 3 个性状任何性状的选择对其他两个性状的影响很小, 利用一个性状对另一个性状的间接选择是不可行的。人工诱导大菱鲆雌核发育的研究也取得了一些进展。Xu 等[5]研究发现, 采用紫外线照射牙鲆精子和受精后 6 min 冷休克(1 ℃, 25 min)的方法对诱导大菱鲆的雌核发育是一种较为有效的方法, 二倍体诱导率达 39.58%。苏鹏志等[6]采用冷冻保持的鲈精液不经紫外线照射直接与大菱鲆卵杂交, 可以刺激大菱鲆卵进行胚胎发育, 所得正常形态仔鱼经与正常二倍体对照组相比较, 发现即为雌核发育二倍体。在应用数量遗传学方法对大菱鲆进行选择育种的同时, 还开展了分子辅助育种的相关研究, 分析了微卫星位点与大菱鲆生长性状的相关性。结果发现: 有 5 个与生长速度相关的微卫星标记。其中 1 个与生长性状呈负相关性; 有 4 个与生长性状呈正相关性,其中位点 Smac09 与生长性状的正相关性极显著[7]。

在国外, 由于大菱鲆在欧洲渔业经济中的重要地位, 对其进行的相关研究较为深入。在利用选择育种对大菱鲆的快速生长性状进行遗传改良时, 为了避免近交, 法国和西班牙分别从 1993 年及 1995～1996 年开始实施大菱鲆亲鱼管理计划, 经过 3 代选择, 平均每代取得约 10%～15%的的遗传进展[8]。Gjerde 等[9]采用方差分析的方法对养殖大菱鲆(挪威野生大菱鲆后裔)体质量的遗传力进行估计, 结果表明, 用雄性亲本遗传方差组分估计的遗传力为 0.45±0.28, 而用雌性亲本遗传方差组分估计的遗传力为 0.70±0.19, 由于二者差异明显, 认为估计值是不可靠的, 并认为后者遗传力较大的原因是较高的非遗传的母性效应和标记前的全同胞组效应造成的。Estoup 等[10]认为在对大菱鲆相关性状的遗传参数和育种值进行估计时, 借助指纹追踪系谱的方法可望获得无偏的估计值。Piferrer 等[11]对人工诱导大菱鲆雌核发育进行研究, 结果表明雌核发育诱导条件为采用经 30 000 ergs mm^{-2}(3×10^{-3} J/mm^2)紫外线照射的大菱鲆精子(1:10 稀释)激发, 受精后 6.5 min, –1～0 ℃处理 25 min 使其染色体加倍, 经微卫星检测雌核发育率达 100%, 但雌核发育大菱鲆畸形胚胎率高于未处理组, 成活的二倍体雌核发育大菱鲆仔鱼要显著低于作为对照的未处理组, 6 个月后, 成活的雌核发育大菱鲆体质量超过 100 g、全长 17 cm, 与对照组相当。运用多倍体技术对大菱鲆进行遗传改良也取得重大进展。Piferrer 等[12]研究了三倍体大菱鲆的倍性识别以及冷休克诱导的处理温度和时间对三倍体诱导率的影响, 发现分析大菱鲆染色体核仁组织区(NOR)可以很好的判别二倍体和三倍体。冷休克诱导条件是: 卵子受精 5 min 后, 分别在 0, 2 和 4℃下处理 5, 10, 20 和 40 min, 结果显示三倍体诱导率随处理温度的降低、处理时间的延长(5～20 min)而增加, 处理时间超过 20 min, 诱导率不再增加。0℃处理 20 min 三倍体诱导率最大, 接近 90%, 孵化 1 d 后该处理组的存活率相当于对照组的 80%。Piferrer 等[13]还进行了大体系冷休克处理获得大菱鲆三倍体的研究, 综合研究了处理时刻、处理持续时间和处理水温三因子最佳组合, 结果表明, 处理时刻为受精后 6.5 min, 以–1～0 ℃处理水温连续处理 25 min 可以获得 100%的三倍体诱导率, 成活率达到对照组的 60%。Cal 等[14]比较了二倍体和三倍体大菱鲆生长和性腺发育的差异。结果表明, 在 6～24 个月(初次性腺成熟前)内, 二倍体和三倍体成活率差异不大($P>0.05$); 年龄从 24 个月到 48 个月(初次性成熟后)二倍体的成活率为 91.9%, 三倍体为 100%; 第一年, 两者的生长速率相似, 此后, 三倍体生长速率明显大于二倍体($P<0.05$), 产卵季节差异更大; 24~48 个月, 两者间平均体质量差异为 11.4%±1.9%(4.3%～23.0%); 47 月龄, 三倍体单位体积养殖水域总质量比二倍体高 10.3%, 净质量比二倍体高 14.3%; 雄性三倍体性腺发育与正常的二倍体相似, 而雌性三倍体性腺几乎不发育, 组织学分析发现 47 月龄的三倍体完全不育; 二倍体的性比为雄性∶雌性=1∶0.6, 三倍体为雄性∶雌性=1∶3.3。总之, 三倍体诱导所获得的高度不育性及高雌性比例非常适用于大菱鲆的工厂化养殖尤其是以生产 2 龄以上的鱼为目的的养殖。

在分子辅助育种技术方面, 国外主要利用同工酶和微卫星标记进行多态性遗传标记筛选, 已有 300 多个微卫星标记被报道。目前, AFLP 标记方法也被应用于分析大菱鲆的遗传变异[15]。Pardo 等[16]为了增加适合构建图谱的潜在标记, 从微卫星富集文库中成功优化了 248 个多态性的微卫星序列。这个应用程序的效率(6.4%)高于相同方法在其他鱼类中的研究。Bouza 等[17]以 1 个雌核发育家系的 96 个单倍体个体和 1 个单对家系的 85 个全同胞二倍体后代为材料, 利用 242 个微卫星标记构建了包括 26 个连锁群, 图距为 1 343.2 cm 的大菱鲆连锁图谱, 标记间平均间隔为 6.5 cm±0.5 cm。雌雄图谱长度相似。然而, 位

点间平均重组率雌雄差别显著，雌性是雄性的 1.6 倍。目前，这个图谱被应用于对抗病和生长相关的数量性状位点(QTL)的识别。此外，通过构建大菱鲆 cDNA 文库以获得包含大多数免疫相关基因表达序列标签(EST)数据库，并据此设计寡核苷酸微阵列应用于鉴定抗病相关基因及其作用途径的工作也已经开展[15]。

2 牙鲆

人工雌核发育是中国进行牙鲆遗传改良的主要手段。刘海金等[18]在此方面的研究较为深入、全面，在进行人工诱导牙鲆雌核发育研究的同时，还对单倍体、三倍体和雌核发育的二倍体的胚胎发育进行了观察，并与普通二倍体牙鲆的发育过程作了比较。戈文龙等[19]采用紫外线照射处理的石鲽精子和受精后冷休克的方法诱导了牙鲆雌核发育，染色体鉴定显示，处理组的正常胚胎均为二倍体(2*n*=48)，未发现单倍体和非整倍体。朱晓琛等[20]用紫外线照射过的真赤鲷精子与褐牙鲆卵子杂交，成功得到减数和卵裂雌核发育的二倍体牙鲆家系。孙效文等[21]研究了抑制第二极体的雌核发育技术在牙鲆育种中的利用，结果证实经抑制第二极体的雌核发育要获得纯合较高的牙鲆群体是难度很大的工作；并综合其他学者的研究结果，得出“抑制第二极体的雌核发育技术基本上得不到纯合体，对多数物种来说得到的子代群体纯合度并不高于全同胞自交得到的子代”的结论。季旭等[22]利用微卫星标记对牙鲆有丝分裂雌核发育家系的亲子鉴定进行研究，确定了雌核发育后代的亲子关系，从而可构建牙鲆雌核发育家系系谱，为对牙鲆雌核发育的深入研究打下了基础。在利用选择育种方法对牙鲆进行遗传改良方面，陈松林等[23]在国内首次开展了牙鲆抗病和高产品种选育的研究，采用群体选育、家系选育和种内杂交等多项技术，建立了 63 个牙鲆家系，获得了一些生长快速、抗病能力强的牙鲆家系，为牙鲆抗病、高产新品种的选育奠定了重要基础。对牙鲆抗病品种的选育还探讨了应用分子辅助育种技术对其进行研究的可行性，刘云国等[24]研究了牙鲆抗鳗弧菌病 AFLP 分子标记的筛选，发现抗病群体同感病群体相比，在一些位点显示了较大的显性基因频率差异，这些位点可能与抗病基因连锁，在抗病群体出现的这些高显性基因频率的标记，经过在更大数量的牙鲆个体中进行实验并获得确认之后，认为可以应用到分子标记辅助育种中去。

在国外，关于牙鲆遗传改良，韩国国家渔业研究和发展协会(NFRDI)从 2004 年起利用表型选择和家系效应开展了快速生长性状的选育工作[25]。根据育种方案和制定的配种计划，构建了 287 个包括具有遗传多样性的核心群家系、具有快速生长特性的水产业家系和具有遗传多样性的淘汰家系。研究成果被应用于大规模生产遗传改良的牙鲆稚鱼。2008 年得到改良的牙鲆生长速度提高到 1.2 倍[26]。

国外运用人工雌核发育技术的研究较为深入。在日本，全雌牙鲆已经实现了大规模生产[27]。Andrew 等[28]对人工诱导漠斑牙鲆雌核发育研究发现，采用紫外线照射棕点石斑鱼(*Centropristes striatus*)精子和受精后 8 500 psi 静水压持续 6 min 抑制第二极体溢出的方法，对诱导漠斑牙鲆的雌核发育是非常有效的。Adam 等[29]研究了同源精子和异源精子诱导漠斑牙鲆雌核发育二倍体的方法。利用同源精子诱导时，通过紫外线照射(70 J/cm^2)海水中的漠斑牙鲆精子 3～4 min，受精后在 0～2 ℃的海水中冷休克 40～50 min，能够成功获得雌核发育二倍体。由于漠斑牙鲆雄鱼的产精量较低，同时也为了消除潜在的同源精子的遗传贡献，Adam 等[29]采用经紫外线(50 J/cm^2)照射的乌贼(*Mugil cephalus*)精子激活漠斑牙鲆卵，然后冷休克，结果表明异源精子同样能诱导其雌核发育。

在牙鲆多倍体育种方面，日本长崎培育的三倍体牙鲆明显比二倍体大，二龄鱼二倍体平均质量为 670 g，而三倍体平均质量为 900 g，三倍体是二倍体的 1.4 倍，成活率也高[30]。

在分子辅助选择(MAS)方面，国外对牙鲆抗病性状改良的研究较为深入。为了选育出抗淋巴囊肿病的新品系(品种)，Coimbra 等[31]利用 111 个微卫星标记和 352 个 AFLP 片段进行了遗传连锁图谱的构建。图谱总长度为 1 000～1 200 cm，其中 96%的标记被有效连锁到图谱上。雄性图谱包括 25 个连锁群，标记间平均间隔为 8 cm；而雌性图谱包括 27 个连锁群，标记间平均间隔为 6.6 cm。目前，利用大约 800 个微卫星标记构建了第二代遗传连锁图谱，更多标记被添加图谱中[32]。Fuji 等[33]以 136 尾回交后代为材料，利用 50 个微卫星标记进行搜索与抗淋巴囊肿病相关的位点。结果表明，在第 15 连锁群上，一个主要的抗淋巴囊肿病位点被发现(Poli.9-8TUF)，这个位点能够解释被筛选过的 136 个个体总表型

变异的 50%, 说明抗淋巴囊肿病是可遗传的符合孟德尔遗传定律的显性性状, 因此被认为是利用标记辅助育种技术提高抗淋巴囊肿病选择效率的候选位点。Fuji 等[34]通过分子标记辅助育种技术, 利用微卫星标记的这个等位基因, 选育出一个抗淋巴囊肿病的新群体。对 F_1 杂交后代实地检测结果表明, 商业品系成功地获得了对淋巴囊肿病的抵抗力。Coimbra 等[31]构建连锁图谱利用了 AFLP 标记。由于这一技术对不同家系或群体的 AFLP 比较相当困难, 故必须为每个家系或群体建立新的连锁图, 而不能利用现有的其他标记信息。为了克服这个缺点, Kang 等[25]利用包括 31 个表达系列标签(EST)推导标记的 211 个微卫星标记进行了遗传图谱的构建。结果表明, 24 个连锁群被识别, 与这个种的 24 对染色体相一致。图谱总长度为 1 001.3 cm, 标记间平均间隔为 4.7 cm。两位点之间的对数优势比 Lod 值≥3。这个改进的图谱可作为牙鲆 QTL 定位和基因图谱的构架, 同时将有助于促进利用标记辅助选择(MAS)育种技术对牙鲆的遗传改良。

3 半滑舌鳎

半滑舌鳎是中国的特有品种, 目前对半滑舌鳎的遗传改良方面仅在中国进行。运用雌核发育技术对其进行遗传改良取得了初步成功, 其他方法尚未见有报道。中国水产科学院黄海水产研究所[35]主持完成的“半滑舌鳎人工雌核发育和性别控制技术研究”成果通过了山东省科技厅组织的专家鉴定。建立了异源冷冻精子和同源精子诱导的半滑舌鳎雌核发育技术, 获得异精诱导的雌核发育鱼苗约 1 500 尾, 同源精子诱导的雌核发育鱼苗约 3 000 尾、抑制卵裂雌核发育鱼苗约 300 尾, 初步构建了半滑舌鳎雌核发育群体。

4 欧鳎

国外对于欧鳎的遗传改良刚刚开始, 基于欧鳎生长较慢和畸形严重的状况, Sae-Lim [36]采用微卫星标记方法完成系谱重建, 并据此对体长、体质量、体高、畸形的遗传力以及性状间的表型相关和遗传相关进行了研究。结果表明, 生长性状(体长、体质量、体高)的遗传力为中高等遗传力(0.25～0.30), 几种畸形(脊椎骨、尾鳍等)的遗传力为中低等遗传力(0.03～0.26), 生长性状间的表型相关((0.72±0.01)～(0.88±0.01))和遗传相关((0.91±0.06)～(0.99±0.01))较高, 而畸形性状间的相关性较低。脊椎骨、尾鳍较低的遗产力反应了这两种畸形主要受环境而非遗传因素的影响。Blonk 等[37]通过利用 ASRml2 软件估计遗传参数的方法对欧鳎两个经济性状(体质量、体长)遗传改良的可行性进行了分析, 结果发现体质量和体长的遗传力是很高的, 分别为 0.35 和 0.39, 表明对这两个性状进行选择可以取得较大的遗传进展。

5 庸鲽

国外关于庸鲽的遗传改良, 目前已通过表型选择、家系效应和基于 QTL 基础上的标记辅助选择(MAS)的多种方法进行。在标记辅助育种研究方面, Reid 等[38]利用 258 个微卫星标记和 346 个 AFLP 标记进行了遗传连锁图谱的构建。24 个连锁群被识别, 与这个种的 24 对染色体相一致。雌性图谱的图距是 1 562.2 cm, 标记间平均间隔为 4.3 cm, 雄性图谱的图距是 1 459.6 cm, 标记间平均间隔为 3.5 cm。这个图谱为庸鲽利用标记辅助选择(MAS)方法进行遗传改良打下了基础。

利用不同的育种和生物技术手段, 将不同的品系或品种的优良性状进行转移、整合或固定, 是培育良种的有效途径, 其中家系选育是遗传育种中经典和有效的方法。国外利用家系选育方法获得了许多优良的养殖品系, 例如对虹鳟长达几十年的连续选育, 其产量提高了几十倍, 使其成为几个发达国家的水产养殖支柱品种。但是, 传统选育方法存在最大的问题是周期长, 对低遗传力的性状选育效率低下[39]。当前, 随着科学技术的发展, 现代生物技术如转基因技术的应用、各种遗传标记的开发、遗传图谱的建立、数量性状定位(QTL)技术和分子辅助育种技术(MAS)在育种中的应用取得了可喜的成绩。现代生物技术的发展对于扩大育种目标的范围, 增加选择精度, 提高育种效率具有重要意义。但与较完备的常规育种技术体系相比, 现代生物技术还仅仅是一个良好的开端, 不可能完全替代已经建立起来的较完备的常规育种技术和体系[40]。分子遗传技术与数量遗传技术结合可使遗传改良速度最大化。

中国鲆鲽鱼类遗传改良尚处于初级阶段, 采用选择育种与现代生物技术特别是分子遗传标记技术相结合的方法对其进行遗传改良, 可望提高育种成效, 这也是当前国际上鱼类遗传育种的研究趋势。近年来, 海水鱼类育种最为成功的是鲑鳟鱼类的选育,

挪威国家水产研究所利用现代生物技术，特别是分子标记技术与传统的选择育种技术有机结合，开展了大规模家系遗传改进技术并培育出优质的大西洋鲑(*Salmon salar*)品系[30]。鲑鳟鱼类的成功选育，也为中国鲆鲽鱼类育种提供了成功借鉴。

参考文献:

[1] Gjedrem T. Genetic improvement of cold-water fish species[J]. **Aquac Res**, 2000, 32:25-33.

[2] 楼允东. 鱼类育种学[M]. 北京: 中国农业出版社, 1998.

[3] 马爱军, 王新安, 雷霁霖, 等. 大菱鲆(*Scophthalmus maximus*)不同生长阶段体重的遗传参数和育种值估计[J]. 海洋与湖沼, 2009, **40**(2): 187-194.

[4] 张庆文, 孔 杰, 栾 生, 等. 大菱鲆 25 日龄 3 个经济性状的遗传参数评估[J]. 海洋水产研究, 2008, **29**(3): 53-56.

[5] Xu Jianhe, You Feng, Sun Wei, *et al*. Induction of diploid gynogenesis in turbot *Scophthalmus maximus* with left-eyed flounder *Paralichthys olivaceus* sperm[J]. **Aquacult Int**, 2008, 16: 623-634.

[6] 苏鹏志, 陈松林, 杨景峰, 等. 异源冷冻精子诱导大菱鲆的雌核发育[J]. 中国水产科学, 2008, **15**(5): 715-721.

[7] 许 可, 马爱军, 王新安, 等. 大菱鲆与生长性状相关的微卫星标记的筛选[J]. 海洋与湖沼, 2009, **40**(5): 577-583.

[8] Danancher D, Garcia-Vazquez E. Genetic effects of domestication, culture and breeding of fish and shellfish, and their impacts on wild populations: Turbot - *Scophthalmus maximus*[A]. Svasand T, Crosetti D, Garcia-Vazquez E, *et al*. Genetic impact of aquaculture activities on native populations: Genimpact final scientific report[C]. Spain: University of Oviedo, 2007. 55-61.

[9] Gjerde B, Røer J E, Stoss J, *et al*. Heritability for body weight in farmed turbot[J]. **Aquacult Int**, 1997, 5: 175-178.

[10] Estoup A, Gharbi M, SanCristobal, C, *et al*. Parentage assignment using microsatellites in turbot (*Scophthalmus maximus*) and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) hatchery populations[J]. **Can J Fish Aquat Sci**, 1998, 55: 715-725.

[11] Piferrer F, M-Cal R, Gómez B, *et al*. Induction of gynogenesis in the tuibot (*Scophthalmus maximus*): Effects of UV irradiation on sperm motility, the Hertwig effect and viability during the first 6 months of age[J]. **Aquaculture**, 2004, 238: 403-419.

[12] Piferrer F, M-Cal R, Álvarez-Blázquez L, *et al*. Induction of triploidy in the turbot (*Scophthalmus maximus*) I. Ploidy determination and the effects of cold shocks[J]. **Aquaculture**, 2000, 188: 79-90.

[13] Piferrer F, M-Cal R, Gómez C, *et al*. Induction of triploidy in the turbot (*Scophthalmus maximus*) Ⅱ Effects of cold shock timing and induction of triploidy in a large volume of eggs[J]. **Aquaculture** , 2003, 220: 821-831.

[14] Cal R M, Vidal S, Gomez C, *et al*. Growth and gonadal development in diploid and triploid turbot (*Scophthalmus maximus*) [J]. **Aquaculture**, 2006, 251: 99-108.

[15] Haffray P, Martinez P. Review on breeding and reproduction of European aquaculture species[EB/OL]. http://www.aquabreeding.eu/Documents/tabid/98/Default.aspx, 2008-10-09.

[16] Pardo B G, Fernández C, Hermida M, *et al*. Development and characterization of 248 novel microsatellite markers in turbot *(Scophthalmus maximus)* [J]. **Genome**, 2007, 50: 329-332.

[17] Bouza C, Hermida M, Pardo B G, *et al*. A microsatellite genetic map in the turbot (*Scophthalmus maximus*) [J]. **Genetic**, 2007, 177: 2457-2467.

[18] 刘海金, 王常安, 朱晓琛, 等. 牙鲆单倍体、三倍体、雌核发育二倍体和普通二倍体胚胎发育的比较[J]. 大连水产学院学报, 2008, **23**(3): 161-167.

[19] 戈文龙, 张全启, 齐洁, 等. 异源精子诱导牙鲆雌核发育二倍体[J]. 中国海洋大学学报, 2005, **35**(6): 1011-1016.

[20] 朱晓琛, 刘海金, 孙效文, 等.微卫星评价牙鲆雌核发育二倍体纯合性[J]. 动物学研究, 2006, **27**(1): 63-67.

[21] 孙效文, 张研, 季旭, 等. 鲤和牙鲆的两种雌核发育子代的基因型分析[J]. 水产学报, 2008, **32**(4): 545-551.

[22] 季旭, 孙效文, 杨立更, 等.微卫星标记对牙鲆有丝分裂雌核发育家系的亲子鉴定[J]. 动物学研究, 2008, **29**(1): 25-30.

[23] 陈松林, 田永胜, 徐田军, 等.牙鲆抗病群体和家系的建立及其生长和抗病性能初步测定[J]. 水产学报,

2008, **32**(5): 665-673.

[24] 刘云国, 陈松林, Liu Zhan-jiang. 牙鲆抗鳗弧菌病 AFLP 分子标记筛选[J]. 中国水产科学, 2007, **14**(1): 155-159.

[25] Kang J H, Kim W J, Lee W J. Genetic linkage map of olive flounder, *Paralichthys olivaceus*[J]. **Int J Biol Sci**, 2008, **4**(3): 143-149.

[26] Park M S. Strategy for Strengthening the competitiveness of Korean aquaculture. Food & Fertilizer Technology Center for the Asian and Pacific Region Publication Database[EB/OL]. http:// www. agnet. org/ library / bc/55002/,2008-03-12.

[27] Tabata K. Application of the chromosomal manipulation in aquaculture of hirame *Paralichthy olicaceus*[J]. **Fish Exp Stn**, 1991, 28: 1-134.

[28] Andrew J M, Ryan M. Effective UV dose and pressure shock for induction of meiotic gynogenesis in southern flounder (*Paralichthys lethostigma*) using black sea bass (*Centropristis striata*) sperm[J]. **Aquaculture**, 2006, 259: 290-299.

[29] Adam J L, John G. Induction of diploid gynogenesis in southern flounder (*Paralichthys lethostigma*) with homologous and heterologous sperm[J]. **Aquaculture**, 2004, 237: 499-516.

[30] 尹绍武, 黄海, 雷从改, 等.海水经济鱼类遗传育种研究进展[J]. 水产科学, 2007, **26**(7): 416-419.

[31] Coimbra M R M, Kobayashi K, Koretsugu S, *et al*. A genetic linkage map of the Japanese flounder, *Paralichthys olivaceus*[J]. **Aquaculture**, 2003, 220: 203-218.

[32] Sakamoto T, Fuji K, Kobayashi K, *et al*. Marker-assisted breeding for viral disease resistance in Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*) [J]. **The Israeli journal of aquaculture-Bamidgeh**, 2006, **58**(4): 384-386.

[33] Fuji K, Kobayashi K, Hasegawa O, *et al*. Identification of a single major genetic locus controlling the resistance to lymphocystis disease in Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*) [J]. **Aquaculture**, 2006, 254: 203-210.

[34] Fuji K, Hasegawa O, Honda K, *et al*. Marker-assisted breeding of a lymphocystis disease-resistant Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*) [J]. **Aquaculture**, 2007, 272: 291-295.

[35] 山东省科技厅.国家 863 计划项目“半滑舌鳎人工雌核发育和性别控制技术研究”成果通过鉴定[EB/OL]. http://www.most.gov.cn, 2008-04-11.

[36] Sae-Lim P. Estimation of genetic parameters of common sole, *Solea solea* (Linnaeus, 1758) using pedigree reconstruction[EB/OL]. http://www.abg.wur.nl, 2008-08-01.

[37] Blonk R J W, Komen J, Kamstra A, *et al*. Estimating breeding values with molecular relatedness and reconstructed pedigrees in natural mating populations of common sole, *Solea solea*[EB/OL]. http://www. 10.1534/genetics.109.110536, 2008-10-26.

[38] Reid D P, Smith C A. A genetic linkage map of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.) [J]. **The Genetics Society of America**, 2007, **170**(10): 1193-1205.

[39] 桂建芳. 鱼类品种改良的遗传和发育基础研究的现状和将来[J]. 生命科学, 2005, **17**(2): 112-118.

[40] 张玉勇, 王炳谦, 牟振波, 等.常规育种技术在鲑鳟鱼类品种遗传改良中的应用[J].安徽农学通报, 2007, **13**(16): 143-146.

(本文编辑: 刘珊珊)