



博士后文库

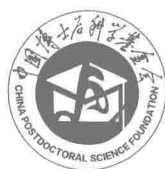
中国博士后科学基金资助出版

大菱鲆繁育生物学及染色体育种

贾玉东 孟 振 著



科学出版社



博士后文库

中国博士后科学基金资助出版

大菱鲆繁育生物学及染色体育种

贾玉东 孟 振 著

科学出版社

北 京

内 容 简 介

种苗繁育是当今海(淡)水鱼类增养殖生产过程中的核心事件,处于整个产业链条最前端,繁育健康苗种、创制优良种质、实现良种产业化和提高良种覆盖率是未来鱼类人工增养殖主流发展方向。本书以欧亚养殖良种大菱鲂为主要研究对象,从生理和生态相结合角度,围绕苗种生产过程中繁殖和育种两大核心事件,对大菱鲂引种繁育历史、生物学习性、生殖生理学特性、配子质量评价、雌核发育二倍体和多倍体诱导等方面研究做了较为系统的阐述,同时针对二十多年来在大菱鲂引种、驯化、种苗繁育过程中苗种生产工艺与繁育技术等方面取得的成绩和存在的问题,以及养殖产业发展现状进行了概述和展望,是对目前大菱鲂繁殖与育种方面探索性基础研究和应用研究成果的阶段性总结。全书共七章,插图 60 余幅。

本书内容充实,理论性与应用性兼顾,适合综合性大学及农业、水产和师范院校生物学科高年级本科生和研究生学习与参考,亦可用作水产科技工作者及相关从业人员学习参考用书。

图书在版编目(CIP)数据

大菱鲂繁育生物学及染色体育种/贾玉东,孟振著. —北京:科学出版社, 2017.2

(博士后文库)

ISBN 978-7-03-051580-3

I. ①大… II. ①贾… ②孟… III. ①鲂科—繁育—生物学—研究 ②鲂科—染色体—育种—研究 IV. ①S965.399

中国版本图书馆CIP数据核字(2017)第 016727 号

责任编辑:李 迪 闫小敏 / 责任校对:李 影

责任印制:张 伟 / 封面设计:刘新新

科 学 出 版 社 出 版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

北京厚诚则铭印刷科技有限公司 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2017 年 2 月第 一 版 开本:720×1000 B5

2017 年 2 月第一次印刷 印张:14 1/2

字数:284 000

POD定价:98.00元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

《博士后文库》编委会名单

主 任 陈宜瑜

副主任 詹文龙 李 扬

秘书长 邱春雷

编 委 (按姓氏汉语拼音排序)

付小兵 傅伯杰 郭坤宇 胡 滨 贾国柱 刘 伟

卢秉恒 毛大立 权良柱 任南琪 万国华 王光谦

吴硕贤 杨宝峰 印遇龙 喻树迅 张文栋 赵 路

赵晓哲 钟登华 周宪梁

《博士后文库》序言

1985年，在李政道先生的倡议和邓小平同志的亲自关怀下，我国建立了博士后制度，同时设立了博士后科学基金。30多年来，在党和国家的高度重视下，在社会各方面的关心和支持下，博士后制度为我国培养了一大批青年高层次创新人才。在这一过程中，博士后科学基金发挥了不可替代的独特作用。

博士后科学基金是中国特色博士后制度的重要组成部分，专门用于资助博士后研究人员开展创新探索。博士后科学基金的资助，对正处于独立科研生涯起步阶段的博士后研究人员来说，适逢其时，有利于培养他们独立的科研人格、在选题方面的竞争意识以及负责的精神，是他们独立从事科研工作的“第一桶金”。尽管博士后科学基金资助金额不大，但对博士后青年创新人才的培养和激励作用不可估量。四两拨千斤，博士后科学基金有效地推动了博士后研究人员迅速成长为高水平的研究人才，“小基金发挥了大作用”。

在博士后科学基金的资助下，博士后研究人员的优秀学术成果不断涌现。2013年，为提高博士后科学基金的资助效益，中国博士后科学基金会联合科学出版社开展了博士后优秀学术专著出版资助工作，通过专家评审遴选出优秀的博士后学术著作，收入《博士后文库》，由博士后科学基金资助、科学出版社出版。我们希望，借此打造专属于博士后学术创新的旗舰图书品牌，激励博士后研究人员潜心科研，扎实治学，提升博士后优秀学术成果的社会影响力。

2015年，国务院办公厅印发了《关于改革完善博士后制度的意见》（国办发〔2015〕87号），将“实施自然科学、人文社会科学优秀博士后论著出版支持计划”作为“十三五”期间博士后工作的重要内容和提升博士后研究人员培养质量的重要手段，这更加凸显了出版资助工作的意义。我相信，我们提供的这个出版资助平台将对博士后研究人员激发创新智慧、凝聚创新力量发挥独特的作用，促使博士后研究人员的创新成果更好地服务于创新驱动发展战略和创新型国家的建设。

祝愿广大博士后研究人员在博士后科学基金的资助下早日成长为栋梁之才，为实现中华民族伟大复兴的中国梦做出更大的贡献。



中国博士后科学基金会理事长

序

大菱鲆是欧洲名贵的经济鱼类,由已故中国工程院院士雷霁霖先生于 1992 年首次引入我国,经过 24 年发展,在大菱鲆良种效应和工业化养殖示范带动及政产学研的共同努力下,以大菱鲆为代表的鲆鲽类养殖年产值突破百亿元,在环渤海和黄海北部沿岸形成了一个集“六大板块工程体系”和“四化养殖核心技术”于一体的规模宏大的产业带和经济圈,同时海水鱼类高端养殖模式得以集成构建,成为“海水鱼类良种引进典范和新产业开发样板”,对开拓我国海洋产业,耕海牧渔,经略海洋起到重要推动作用。

《大菱鲆繁育生物学及染色体育种》一书从历史到现实、从宏观到微观、从整体到具体,在大菱鲆引种繁育历史、生物学习性、生殖生理学特性、配子质量评价、雌核发育二倍体和多倍体诱导等方面进行了较为全面的阐述和介绍,重点描述了大菱鲆卵母细胞成熟的分子基础和相关调控机制、配子质量评价、仔稚鱼变态反应调控机制、雌核发育二倍体和多倍体诱导技术构建等方面的研究进展。同时针对二十多年来在大菱鲆引种、驯化、种苗繁育过程中苗种生产工艺与繁育技术等方面取得的成绩和存在的问题,以及养殖产业发展现状进行了概述和展望。该书内容丰富,学术思想新颖,系统全面,是依托国家鲆鲽类产业技术体系“十二五”期间研究成果和国内外最新科研进展编写的一部反映大菱鲆繁育生物学和染色体育种基本概念、基础理论、研究技术、研究成果和发展动态的学术专著,可读性和实用性强,具有较高的学术价值。

该书的出版,可供水产科技工作者、大专院校师生及相关企业从业人员参考,同时对从事科技管理和技术开发的人员也有借鉴作用。



中国工程院院士 麦康森

2016 年 11 月

前 言

现代海洋农业是实现蓝色经济跨越式发展的重要载体。大力发展以海水鱼类为主体的增养殖业,开发“蓝色国土”,建设“蓝色粮仓”,是科学、合理、高效开发利用海域环境资源和海洋渔业资源的重要途径,属于国家产业经济结构调整的重大战略举措,受到国家和地方政府的高度重视。

大菱鲆,商品名多宝鱼,是原产于大西洋东北部、欧洲沿海的名贵海水鱼类,具有生长速度快、适应性强、肉质好、经济价值高、养殖和市场潜力大等特点,是一种理想的海水增殖和养殖对象。20世纪70~80年代,欧洲沿海各国相继将其开发为重要的养殖对象,我国自1992年由已故中国工程院院士雷霁霖先生首次引进,经过7年科技攻关,3年应用推广,在原种引进、驯化养成、亲鱼培育、苗种生产、营养饲料、病害防治等方面取得了一系列研究成果,特别是一年多茬育苗关键技术的突破和工厂化养殖模式的创建,使得大菱鲆良种效应和工厂化养殖理念获得业界共同认可,产业示范作用显著,至2005年我国大菱鲆养殖产量已经达到5万t,占世界养殖总量的87.5%。2006年受上海“多宝鱼风波”事件的影响,价格大幅跌落,养殖产量下落至4万t以下。此后,在高校、科研院所、地方政府和企业界的共同努力下,总结产业发展过程中暴露出来的问题和经验教训,2007年产业规模得到恢复,市场价格回归理性,大菱鲆产业进入平稳发展期。2008年,农业部和财政部联合启动了“现代农业产业技术体系”建设工作,首批启动了50个产业技术体系,中国水产科学研究院黄海水产研究所成为首批“国家鲆鲽类产业技术研发中心”建设依托单位。自此,通过鲆鲽类产业技术体系建设工作的稳步推进,以大菱鲆为代表的鲆鲽类养殖,逐步发展成为引领我国海水养殖的先锋产业。根据鲆鲽类产业技术体系统计资料,截至2015年年底,鲆鲽类体系示范区县工厂化、池塘和网箱养殖鲆鲽类面积分别达到750.6万m²、10798.0亩^①和32.6万m²,三大主要品种中,大菱鲆工厂化养殖面积为650.6万m²,牙鲆和半滑舌鲷养殖面积分别为35.7万m²和60.3万m²,鲆鲽类总产量为6.01万t,其中大菱鲆产量为4.78万t,占总产量79.53%,牙鲆产量为8804.4t,占总产量的14.65%,半滑舌鲷产量为3260.6t,占总产量的5.43%。以大菱鲆为代表的鲆鲽类养殖成为我国名副其实的海水养殖大产业,大菱鲆养殖则成为居世界第一的鲆鲽类养殖产业。

①1亩≈666.67m²

依托国家鲆鲽类产业技术体系（CARS-50）和农业部公益性行业科研专项（nyhyzx07-046），在首席科学家雷霁霖院士的指导下，本书著者于“十二五”期间在大菱鲆繁育生物学及染色体育种方面进行了较为系统的研究工作，本着理论联系实际、加强实践的原则，撰写了这本《大菱鲆繁育生物学及染色体育种》，是对目前大菱鲆繁殖与育种方面探索性基础研究和应用研究成果的阶段性总结。本书在大菱鲆引种繁育历史、生物学习性、生殖生理学特性、配子质量评价、雌核发育二倍体和多倍体诱导等方面进行了较为全面的阐述和介绍，重点描述了大菱鲆卵母细胞成熟的分子基础和相关调控机制、配子质量评价、仔稚鱼变态反应调控机制、雌核发育二倍体和多倍体诱导技术构建等方面的研究进展，同时针对二十多年来在大菱鲆引种、驯化、种苗繁育过程中苗种生产工艺与繁育技术等方面取得的成绩和存在的问题，以及养殖产业发展现状进行了概述和展望。全书共七章，约计 284 千字，其中第一章、第二章、第三章、第四章（第一、三节）、第七章由贾玉东完成，第四章（第二节）、第五章、第六章由孟振完成。

感谢国家自然科学基金项目（31302205，31402284）和国家鲆鲽类产业技术体系（CARS-50）的资助。

本书在撰写过程中得到了多方鼎力帮助，另外还参考、引用了国内外鲆鲽类科研专家、学者文献资料，在此表示衷心感谢。由于编者水平有限，书中难免存在错漏和不完善之处，敬请读者斧正，衷心希望能给广大读者带来一些有益的信息和启迪。

贾玉东

2016 年 9 月于青岛

目 录

第一章 概论	1
第一节 历史回顾	1
第二节 养殖研究现状	3
参考文献	10
第二章 大菱鲆生物学学习性	12
第一节 分类与分布	12
第二节 形态特征	13
一、外部形态	13
二、解剖特征	15
第三节 生态习性	17
一、生活习性	17
二、摄食习性	20
三、繁殖习性	22
第四节 生长与发育	23
一、生长特征	23
二、发育特征	25
参考文献	38
第三章 大菱鲆生殖生理学特性	42
第一节 生殖方式和生殖周期	42
一、鱼类生殖概述	42
二、大菱鲆生殖方式	43
三、大菱鲆生殖周期	44
第二节 性别决定和性别分化	44
一、鲆鲽类性别决定机制	46
二、大菱鲆性腺分化的组织学特征	50
三、温度对大菱鲆性别决定的影响	55
四、大菱鲆性别遗传决定类型	60
第三节 性腺结构和发育特征	61
一、大菱鲆卵巢和卵母细胞的发育成熟	62
二、大菱鲆精巢和精子的发育成熟	64
第四节 性腺发育内分泌调控机制	66

一、下丘脑—垂体—性腺轴	66
二、促性腺激素及其受体在大菱鲆卵母细胞发育过程中的功能	69
三、雌激素及其受体在大菱鲆卵母细胞发育过程中的功能	84
四、环境因子对大菱鲆卵巢发育的影响	94
参考文献	99
第四章 大菱鲆配子质量评价	106
第一节 大菱鲆配子发生发育	106
一、精子发生发育	106
二、卵子发生发育	108
三、精子和卵子结合	110
第二节 大菱鲆精子质量评价	111
一、鱼类精子质量评价概述	111
二、大菱鲆繁殖产卵期精子质量评价	113
第三节 大菱鲆卵子质量评价	114
一、鱼类卵子质量评价概述	114
二、大菱鲆繁殖期卵子生化组成与卵质相关性分析	122
三、大菱鲆繁殖产卵期卵子分子组成与卵质相关性分析	128
四、大菱鲆繁殖期卵巢液生化组成与卵质相关性分析	132
参考文献	135
第五章 大菱鲆雌核发育二倍体的诱导	140
第一节 鱼类雌核发育诱导的原理及进展	140
一、人工诱导鱼类雌核发育的原理	140
二、人工诱导海水鱼类雌核发育的研究进展	142
三、海水鱼类雌核发育与性别决定机制的鉴定	144
第二节 大菱鲆减数分裂型雌核发育二倍体的诱导	149
一、真鲷精子的遗传灭活	149
二、大菱鲆减数分裂型雌核发育冷休克诱导条件的建立	150
三、真鲷冷冻精子诱导大菱鲆减数分裂型雌核发育的效果	152
四、大菱鲆减数分裂型雌核发育苗种的培育及养殖	156
五、存在问题及前景展望	159
第三节 大菱鲆有丝分裂型雌核发育二倍体的诱导	163
一、真鲷冷冻精子遗传物质的灭活	164
二、大菱鲆有丝分裂型雌核发育的静水压诱导条件	164
三、大菱鲆有丝分裂型和减数分裂型雌核发育诱导的比较研究	166
四、大菱鲆有丝分裂型雌核发育的规模化诱导	169
五、存在问题及应用前景	173

参考文献.....	176
第六章 大菱鲆多倍体的诱导.....	182
第一节 鱼类多倍体诱导的原理及进展.....	182
一、鱼类多倍体诱导的原理和方法.....	182
二、鱼类多倍体倍性鉴定的方法及应用.....	185
三、海水鱼类多倍体育种研究进展及其应用前景.....	185
第二节 大菱鲆三倍体的诱导.....	187
一、大菱鲆三倍体的诱导条件.....	187
二、大菱鲆三倍体的基础生物学研究进展.....	190
三、存在问题及应用前景.....	195
第三节 大菱鲆同源四倍体的诱导.....	197
一、大菱鲆四倍体诱导参数.....	198
二、大菱鲆四倍体的规模化诱导.....	200
三、存在问题及应用前景.....	203
参考文献.....	206
第七章 展望.....	212
编后记.....	215
彩图	

第一章 概 论

第一节 历史回顾

我国是世界上最早开始鱼类人工养殖的国家之一，淡水鱼类养殖历史可追溯到公元前 11 世纪，公元前 5 世纪已有《养鱼经》的问世，海水鱼类养殖方面，明代胡世安所著《异鱼赞闰集》和清代郭柏苍所著《海错百一录》中已有鲷、梭鱼和遮目鱼等植物食性鱼类记载（郑澄伟和徐恭昭，1977）；南方的“鱼塭”和北方的“港养”方式已经延续了数百年之久，但直到新中国成立初期仍停留在利用天然港湾围堤筑闸，春季纳潮进苗（天然苗），秋冬出池收获的粗放养殖模式。养殖品种稀少，主要以植物食性鱼类为主，属不施肥不投饵的靠天粗养，生产力、产量和效益低下，还经常遭受沿海风暴潮的侵袭，因而发展相当缓慢。新中国成立初期至 20 世纪 50 年代中期，我国相继开展鱼、虾、贝、藻类人工繁育研究工作。在海水鱼类养殖方面，政府相继投入科技力量，进行过梭鱼人工繁殖、种苗培育、生长、饲料营养、越冬和大面积精养等试验，对提高港养水域生产力起到重要推动作用，但由于经济基础薄弱和南北方气候自然差异等，在 70 年代以前，海水鱼类人工养殖的研究与产业开发显著滞后于藻、贝、虾类。改革开放后，随着中外合作交流的机会增加，我国海水鱼类人工养殖首先在北方取得突破性进展，80 年代末至 90 年代初，中日合作相继在营口、北戴河和青岛等地兴建了高水准的增养殖试验基地，引进了国外先进的技术及设备，使我国海水鱼类苗种繁育的软硬件设备条件均达到了 90 年代初的国际先进水平。同时，随着沿海各科研院所一批设施先进的临海实验室投入使用，极大地改善了我国海水鱼类养殖的研究条件，推动了养殖产业化的高速发展。自 90 年代以来，海水鱼类人工育苗和养殖出现了崭新的局面，养殖方式逐步形成了南方以网箱、池塘为主，北方以工厂化为主，人们的传统养殖观念受到冲击，对良种养殖的认识获得了空前提高，尤其对于北方沿海来说，长期养殖生产实践表明，所有当地品种，包括梭鱼、花鲈、大泷六线鱼等少数几个较耐低温的品种都存在着不同程度的“越冬”问题，温水性养殖品种则更为严重。“养殖品种少、养殖周期长、生长缓慢、当年不能养成商品鱼、养殖风险高效益低”成为过去我国北方海水养鱼的基本写照，因此寻求一种耐低温、快速生长的高经济附加值养殖品种显得极为迫切。

大菱鲆是大西洋东北部、欧洲沿海的一种特有比目鱼。据记载：古罗马时代欧洲人对大菱鲆的营养和美食就十分赞赏，称它为“海中雉鸡”（pheasant of the

sea), 多贮养于水池中, 留作重大节庆之日享用。欧洲早期养殖实践表明, 大菱鲆具有生长迅速、适应低水温生活、肉质好、价格高、养殖和市场潜力大等特点, 20 世纪 70~80 年代, 欧洲沿海各国相继将其开发成为重要的海水养殖品种之一。此后, 欧洲的大菱鲆商业化养殖规模不断扩大, 经济效益日渐显著, 作为一种品质优良的高价值良种, 其受到世界范围内广泛关注, 世界各地沿海国家竞相引进, 并结合本国实际因地制宜地开发为专业化的养殖生产行业。

1980 年, 中国水产科学研究院黄海水产研究所雷霖研究员获得联合国粮食及农业组织 (FAO) 的资助, 前往英国考察学习海水鱼类养殖。在英国研修期间, 亲眼目睹了大菱鲆的研究、应用和开发现状, 确认大菱鲆是适应低水温海水养殖的优质良种, 如能引进我国, 有望成为我国北方适养地区的重要养殖品种和新兴养殖产业。在英国著名大菱鲆研究专家 Howell 博士和企业家 West 先生的热心帮助下, 经历 11 年的艰苦努力, 终于在 1992 年 8 月将大菱鲆以仔、稚鱼的形式首次引进我国, 1995~1996 年通过引进苗种培育雌性亲鱼初次达到性成熟, 获得人工采卵的成功, 并培育出少量苗种, 1998~1999 年实现苗种规模化培育的突破, 同时创立了“温室大棚+深井海水”工厂化养殖模式; 1999 年下半年首批试养大菱鲆成鱼开始陆续在上海、广州和深圳等经济发达城市上市, 深受消费者欢迎, 价格最高飙升到 800 元/kg。至此黄海水产研究所的大菱鲆课题组经过 7 年科技攻关, 在亲鱼培育、苗种生产、幼鱼驯化养成、营养饲料、病害防治和基础研究等方面取得了系列重要研究成果, 尤其在大规模苗种生产关键技术上, 系统开展了全人工条件下的性腺发育规律、产卵调控、受精生物学、采卵孵化、早期生长发育规律、苗种的环境生态学、生物学和规模化苗种繁育的技术工艺, 以及与苗种繁育相关的一系列生物饵料培育、营养强化、疾病防控、中间培育和水质处理等技术研究, 同时开创了“温室大棚+深井海水”工厂化养殖模式 (Lei and Liu, 2010; 雷霖, 2005; 雷霖等, 2002; 门强等, 2004)。优厚的养殖效益, 吸引了大批投资者从事大菱鲆养殖, 使大菱鲆养殖迅速在我国北方沿海兴起。养殖区域首先从山东莱州开始, 迅速扩大至山东全省, 以后又扩展到河北、辽宁、天津、江苏和福建等沿海地区。产业规模急速扩大, 至 2005 年我国大菱鲆养殖产量已经达到 5 万 t, 占世界养殖总量的 87.5%, 成为世界大菱鲆养殖第一大国。其后, 受 2006 年 11 月上海“多宝鱼风波”事件的影响, 价格大幅跌落, 养殖产量下落至 4 万 t 以下。此后, 在高校、科研院所、地方政府和企业界的共同努力下, 总结产业发展过程中暴露出来的问题和经验教训, 2007 年产业规模得到恢复, 市场价格回归理性, 大菱鲆产业进入平稳发展期, 2010 年产量达到 6 万 t, 占世界总产量的 87.1%。2007 年 10 月, 以大菱鲆、牙鲆和半滑舌鳎为主体的鲆鲽类养殖产业获得农业部公益性行业科研重大专项的重点支持, 全方位系统开展鲆鲽类良种技术体系的建设、鲆鲽类产品质量安全技术体系的构建、鲆鲽类健康养殖技术体系的集成和示范、循环养殖系统的提升等研究工作。在此基础上, 2008 年农业部和财政部联

合启动了“现代农业产业技术体系”建设工作,首批启动了50个产业技术体系,以大菱鲃为代表的鲆鲽类科研团队,凭借雄厚的研究实力和广泛的业界影响,成为首批“国家鲆鲽类产业技术研发中心”建设依托单位,被誉为“大菱鲃之父”的雷霁霖院士被聘任为体系首席科学家。通过鲆鲽类行业专项的实施和产业技术体系建设工作的稳步推进,以大菱鲃为代表的鲆鲽类养殖,逐步发展成为引领我国海水养殖的先锋产业。根据鲆鲽类产业技术体系统计资料,截至2015年年底,鲆鲽类体系示范区县工厂化、池塘和网箱养殖鲆鲽类面积分别达到750.6万 m^2 、10798.0亩和32.6万 m^2 ,三大主要品种中,大菱鲃工厂化养殖面积为650.6万 m^2 ,牙鲆和半滑舌鲷养殖面积分别为35.7万 m^2 和60.3万 m^2 ,鲆鲽类总产量为6.01万t,其中大菱鲃产量为4.78万t,占总产量79.53%,牙鲆产量为8804.4t,占总产量的14.65%,半滑舌鲷产量为3260.6t,占总产量的5.43%(关长涛,2015)。鲆鲽类养殖成为我国名副其实的海水养殖大产业,大菱鲃养殖则成为居世界第一的鲆鲽类养殖产业。

第二节 养殖研究现状

自1992年大菱鲃从欧洲引种至今,二十多年来,中国的大菱鲃养殖业通过对苗种生产、养殖模式、营养与饲料、疾病防控、加工与质量控制、市场与养殖经济六大板块系统工程的建设,构建了完整的产业链,形成了一个初具工业化雏形、稳速、提质、增效的新兴养殖产业,成为海水良种引进的典范、新产业开发的样板(雷霁霖等,2012)。

在苗种生产方面,欧洲从20世纪70年代末开始研究小水体集约化苗种培育技术,迄今已经超过30年,但是生物饵料安全性和早期苗种培育生态环境控制等问题仍然没有得到有效解决,育苗成活率不稳定,规模化育苗的平均成活率仅为20%左右(孵化后90日龄,体质量1~2g)。大菱鲃引进中国后,结合我国实际,通过与沿海水产养殖企业合作,因地制宜建立起包括亲鱼培育、繁殖调控、生物饵料高密度培养、营养强化和早期仔、稚鱼培育等一整套工厂化育苗技术工艺,从1998年下半年开始,大菱鲃苗种年产量超过100万尾,但远不能满足国内产业快速发展的需求,每年还需从国外进口苗种300万~400万尾。2005年以后,随着国内大菱鲃苗种培育技术的普及和育苗企业的增多,国产苗种年产量增至6000万尾以上,基本满足了国内大菱鲃养殖业的需求(Ruyet, 2010)。此后,大菱鲃苗种生产与养殖进入平稳递增发展阶段,经过“十一五”和“十二五”期间的系统培育,目前大菱鲃苗种年产量基本稳定在2亿尾左右,主要集中在山东省威海、烟台等沿海城市,占全国苗种生产总量的90%以上。大菱鲃苗种培育技术体系的建立,对我国海水鱼类工厂化苗种培育技术的进步与发展也产生了深远影响。大菱鲃引进以前,我国海水鱼类工厂化苗种繁育技术由于缺乏配套养殖工程工艺支

撑和成熟养殖产业链，多数养殖品种（如真鲷、黑鲷、红鳍东方鲀和牙鲆等）的苗种繁育大多停留在试验和中试阶段，工厂化育苗生产所需的许多配套生产资料，如生物饵料强化剂、仔、稚鱼早期开口微颗粒饲料，国内都十分匮乏，严重制约了海水鱼类苗种培育技术的产业化发展。大菱鲆引进以后，稳定的苗种需求和早期丰厚的利润回报吸引了大批养殖企业和专业技术人才从事大菱鲆苗种生产、培育，同时带动了集约化高密度生物饵料培育、专用微颗粒饲料和营养强化剂研发等行业的发展，开发研制出一系列苗种培育配套产品。在大菱鲆苗种生产流通的运营方式上，出现了以生产环节为单元的社会化分工，整个产业链基本上实现了专业化和社会化生产经营，由生产受精卵、培育生物饵料轮虫和工厂化苗种培育 3 种专业化生产企业，以及浓缩小球藻、配合饲料、益生菌、营养强化剂等生产资料供应商与苗种运输等服务行业构成，产业分工明确，生产管理高效，降低了生产成本，显示出集约化苗种生产的进步。获得优良种质是提升养殖品种经济性状的重要途径，在良种选育方面，早期国内众多育苗厂家对大菱鲆良种选育意识薄弱，亲鱼管理缺乏配套技术，长期累代养殖和近缘交配导致种质退化现象日趋明显。从“十一五”开始，国家开始陆续立项支持大菱鲆良种选育和性别调控技术研究，旨在选育出生长快、抗逆性强、品质佳的新品种，为国内大菱鲆养殖业的持续发展提供有效保证。对亲本遗传背景的了解是良种选育的基础，国内大菱鲆亲鱼主要从英国、法国、丹麦、挪威 4 个国家引进，另外，还有少量亲鱼来自西班牙和智利。通过微卫星分子标记对引自英国、法国、丹麦和挪威 4 个国家的大菱鲆群体的遗传结构进行解析，发现这 4 个群体皆为具有一定遗传分化和较好遗传多样性的基础群体（侯仕营等，2011；Ruan et al., 2010）。借助电子标记大规模家系选育和分子标记辅助育种技术对大菱鲆进行了良种选育，通过对大菱鲆不同表型性状间相关性的分析，不同生长阶段选育性状的遗传评定，稚鱼体长、存活率和幼鱼生长等性状遗传力的解析，构建了规模化的选育家系（马爱军等，2010）。同时构建了具有 158 个微卫星分子标记的大菱鲆遗传连锁图谱，筛选出特异性耐高温、快速生长分子标记，在此基础上，经过一代群体选育、两代家系选育，培育出快速生长新品系和耐高温新品系。在相同养殖条件下与普通大菱鲆相比，快速生长新品系 15 月龄平均体质量提高 36% 以上，养殖成活率提高 25% 以上，主要经济性状遗传稳定性达 90% 以上，经过推广示范，取得了较明显的养殖效果，适宜在我国沿海人工可控的海水水体中养殖（马爱军等，2011；许可等，2009）。不同地理种群间生长特性和形态特征的差异，使远源杂交成为大菱鲆遗传改良的又一条有效途径，通过种内远缘杂交选育的新品种“丹法鲆”，与普通苗种相比，单位时间内体质量和养殖存活率分别提高 24% 和 18%，2010 年通过了全国水产原种和良种审定委员会的审定（农业部第 1563 号公告，品种登记号：GS-02-001-2010），目前已经在山东、河北、辽宁等大菱鲆主产区推广养殖。大菱鲆雌鱼后期生长优势明显，20 月龄时雌鱼体质量是同期雄鱼的 1.8 倍，对于养殖大规

格商品鱼(>3.0kg),雌鱼具有更为突出的生长优势,因此全雌苗种培育也成为良种选育的一个重要手段(Imsland et al., 1997)。近年来,国内外都对大菱鲆全雌苗种生产工艺进行了探索,至今性别决定机制尚不明确(Haffray et al., 2009),借助雌核发育等技术,系统观察了大菱鲆二倍体受精卵从胚盘形成到四细胞期微管骨架形成的动态变化过程,查明了大菱鲆减数分裂型雌核发育和有丝分裂型雌核发育的诱导条件,明确了相关技术参数,成功获得批量雌核发育苗种并培育至性成熟(孟振等, 2013; 朱香萍等, 2008; Xu et al., 2008)。三倍体大菱鲆因其不育性产生的生长优势和抗性优势而受到养殖业者广泛关注,通过建立大菱鲆三倍体的定向培育技术,有助于提升大菱鲆种质质量,提高单位面积产量,对实现提质增效、减量增收渔业结构调整目标起到很好的补充作用,因此三倍体大菱鲆培育成为当前良种选育研究热点。多倍体苗种生产和良种选育的技术难度较大,条件要求较高,属于高技术产业,它依赖优质亲鱼培(选)育、环境设施系统优化、微颗粒配合饲料和开口饵料的选择、病害防治等一系列配套工艺的研发与应用。今后应当在原有良种场规模化育苗的基础上,构建装备工程化、技术精准、生产集约化、管理智能的原良种场,推动大菱鲆苗种质量的全面提升。

在养殖模式方面,大菱鲆引进之初开创了符合中国国情的“温室大棚+深井海水”工厂化养殖模式,即在沿海滩地建设大棚,并配置深井海水因地制宜形成开放式流水养殖模式,早期的养鱼温室大棚与暖冬式蔬菜大棚相似,结构比较简单,墙体用红砖砌筑,车间顶部为钢制简易拱形屋架,双层渔用塑料薄膜和草帘覆盖屋顶(雷霖霖和张树令, 2001; 雷霖霖等, 2002)。随着工程工艺的优化,改进后的温室大棚,屋顶采用玻璃钢瓦或夹层的塑料板材,具有可调光照和保温的作用;车间内部还有宽敞的操作平台、实验室和值班室,可供操作管理人员使用。车间内设养鱼池(水泥池或玻璃钢水槽)、进水主管道和排水沟,与室外进排水管道相连。室外匹配的主要设施有深水井、水泵房、过滤池、高位水槽、气泵房、配电室等。“深井海水”是现阶段工厂化养鱼的核心条件之一。地下海水水温稳定,水质良好,对工厂化养鱼可以起到节省能源、降低消耗和加速生长的作用。经过“十一五”和“十二五”期间的系统研究,集成配套相关工程工艺,构建了以工程化池塘养殖、半封闭循环流水养殖、全封闭循环水养殖和网箱养殖为主要生产模式的大菱鲆集约化养殖架构。其中陆基工厂化全封闭循环水养殖是工业化养殖程度最高的一种,具有资源节约、环境友好和产品安全特点,与传统流水养殖模式相比,可节水 90%以上,节地高达 99%,而且通过污水处理还可以实现节能减排、环境友好型生产,代表了未来海水鱼类养殖的发展方向,是实现水产养殖与环境和谐发展的重要途径。在科技部、农业部等国家部委、地方主管部门和国家鲆鲽类产业技术体系的连续资助下,我国以大菱鲆为代表的海水鱼类循环水养殖,在工艺流程、关键设备、颗粒物及有机质除去系统、消毒系统、增氧系统、生物过滤系统、水质在线检测和报警关键技术等方面都取得突破性进展(宋奔奔等, 2011;

张成林等, 2011; 倪琦和张宇雷, 2007; 倪琦等, 2006), 先后在山东、天津、辽宁、河北和江苏等省市构建了多套大菱鲆封闭式循环水养殖系统, 截至 2015 年年底, 全国大菱鲆工厂化养殖面积 553.2 万 m^2 , 养殖效果良好。养殖成本直接影响产品利润空间和企业竞争力, 保障产品品质、降低成本、提升利润空间是驱动企业实现创新和发展的原动力, 通过对全封闭循环水养殖成本结构分析发现, 饲料、能耗和管理费用为生产成本主要支出部分, 其中饲料约占 42.02%, 能耗约占 20.86%, 管理约占 14.98%, 厂房约占 11.45%, 苗种约占 10.69%。因此, 在大菱鲆养殖模式研发上要结合我国国情和产业现状, 积极借鉴国外经验, 走自主创新之路, 积极研制适用性强、可靠性高和经济性好的国产化养殖装备, 深入开展适于主要养殖品种的精准养殖工艺研究, 以系统稳定可靠, 养殖过程精准高效, 产品优质健康为引导, 建立特定品种标准化养殖、生产技术管理体系, 快速提升国内相关产业的综合竞争力。努力构建产前、产中、产后三阶段的标准化技术管理体系, 力争实现养殖生产规范化、标准化, 促进中小企业快速发展, 从根本上改变我国传统水产养殖业的面貌。

在营养与饲料方面, 我国大菱鲆养殖早期主要采用冰鲜杂鱼进行养殖, 此后随着产业规模的扩大和养殖方式的转变, 对配合饲料的需求逐步增加, 从而加快了国内海水鱼类营养与饲料加工工艺的研究步伐。“十二五”期间大菱鲆专用饲料与系列配合饲料的研制, 主要集中在大菱鲆不同发育阶段营养需求, 替代蛋白源、替代脂肪源、益生菌、维生素和藻类等功能性添加剂开发应用方面。在替代蛋白源方面, 系统研究了谷朊粉、宠物级鸡肉粉、脱脂肉骨粉、豆粕和玉米蛋白粉复合替代鱼粉对大菱鲆生长、体组成和表观消化率的影响, 结果表明复合蛋白源替代鱼粉水平应不超过 35% (董纯等, 2015), 同时发现在含有菜籽蛋白的基础饲料中添加植酸酶, 可以提高大菱鲆干物质和蛋白质的消化率及营养物质的利用率, 并提高氮元素和磷元素的利用率, 发现低水平的超滤水解鱼蛋白可促进大菱鲆生长和提高饲料利用率 (Bonaldo et al., 2015)。在替代脂肪源研究中发现, 菜籽油替代鱼油对大菱鲆幼鱼生长、脂肪酸组成及脂肪沉积有影响, 豆油和菜籽油是大菱鲆幼鱼饲料良好的脂肪源, 鱼油和豆油按 1:1 混合添加显著促进大菱鲆幼鱼生长 (李思萌等, 2015), 同时大菱鲆幼鱼饲料中菜籽油替代鱼油水平应低于 66.7% (彭墨等, 2015)。在维生素添加研究中发现, 饲料中精氨酸 (Arg) 与赖氨酸 (Lys) 的交互作用显著影响大菱鲆幼鱼的饲料效率、蛋白质沉积和肌肉氨基酸含量, Arg 和 Lys 添加量分别为 0.9% 和 1.19% 时, 大菱鲆有最大生长和饲料利用效率 (代伟伟等, 2015)。适量添加 Lys 可以促进生长, 而 Lys 添加量过高, 会与 Arg 产生拮抗作用, 抑制生长、饲料利用和肌肉氨基酸沉积。在添加剂研究中发现, 大菱鲆饲料中添加 5% 的浒苔时, 对大菱鲆生长和非特异性免疫力具有一定促进作用, 但浒苔添加量增加到 20% 时, 大菱鲆幼鱼的生长和非特异性免疫力均受到抑制 (郭中帅等, 2015); 同时饲料