

鱼类远缘杂交育种技术的建立及应用

[王石](#), [汤陈宸](#), [陶敏](#), [覃钦博](#), [张纯](#), [罗凯坤](#), [赵如榕](#), [王静](#), [任力](#), [肖军](#), [胡方舟](#), [周蓉](#), [段巍](#) and [刘少军](#)

Citation: [中国科学: 生命科学](#); doi: 10.1360/N052018-00174

View online: <http://engine.scichina.com/doi/10.1360/N052018-00174>

Published by the [《中国科学》杂志社](#)

Articles you may be interested in

[棉花种间杂交技术创新及育种程序的建立](#)

Science in China Series C-Life Sciences (in Chinese)**31**, 120 (2001);

[远缘杂交导致不同倍性鱼的形成](#)

SCIENTIA SINICA Vitae**40**, 104 (2010);

[玉米杂交育种和良种繁育座谈会](#)

Chinese Science Bulletin **14**, 68 (1963);

[动物远缘杂交研究进展](#)

SCIENTIA SINICA Vitae**44**, 161 (2014);

[小麦与偃麦草远缘杂交的研究](#)

Chinese Science Bulletin **13**, 40 (1962);



鱼类远缘杂交育种技术的建立及应用

王石[†], 汤陈宸[†], 陶敏, 覃钦博, 张纯, 罗凯坤, 赵如榕, 王静, 任力, 肖军, 胡方舟, 周蓉, 段巍, 刘少军^{*}

省部共建淡水鱼类发育生物学国家重点实验室, 湖南师范大学生命科学学院, 长沙 410081

[†]同等贡献

^{*} 联系人, E-mail: lsj@hunnu.edu.cn

收稿日期: 2018-08-28; 接受日期: 2018-09-19; 网络版发表日期: 2018-12-11

国家自然科学基金(批准号: 31730098, 31430088, 31802287)、农业部现代农业体系建设专项资金(批准号: CARS-45)、湖南省重点研发项目(批准号: 2018NK2072)、湖南省科技重大专项课题(批准号: 2017NK1031)、湖南省“生物发育工程及新产品研发协同创新中心”项目(批准号: 20134486)和发育生物学国家重点学科、发育生物学湖南省重点学科建设项目资助

摘要 杂交是广泛应用的重要育种技术, 然而, 在鱼类中, 杂交育种长期以来缺乏系统的理论和技术支撑. 通过长期的系统研究, 本课题组探索出了鱼类远缘杂交相关的遗传和繁殖规律, 形成了适合于远缘杂交和近缘杂交的一步法育种技术和多步法育种技术, 创制了一批二倍体鱼品系和四倍体鱼品系, 研制了一批优良鱼类. 另外, 通过查阅国内外有关鱼类杂交的相关文献, 对鱼类杂交育种途径、技术方法及效果等进行了广泛讨论. 该文对鱼类杂交育种研究及应用具有重要的参考价值.

关键词 鱼类, 远缘杂交, 近缘杂交, 品系, 育种技术

鱼类长期近交导致品种退化, 出现生长速度下降、抗性降低、繁殖力降低等不良现象. 目前, 为防止上述不良现象的产生常用的鱼类遗传育种技术有杂交^[1~19]、雌核发育^[20~40]、雄核发育^[32,41~49]、选育^[50~59]、转基因^[60~78]和基因编辑^[79~95]等技术. 不少学者用雌核发育技术研制了改良四倍体鱼^[4,13,16,27,33]、改良三倍体鱼(中科3号及中科5号)^[35,36,48,49,55,96], 还用雄核发育技术研制了改良四倍体鱼^[4,13,16,46,47], 近年来基因编辑技术不仅在模式鱼类(如斑马鱼^[79,81~83,85,87,88,92]、青鳉^[80,84,90])研究中得到应用, 而且该技术已经广泛地应用到经济鱼类的基因工程育种中. 截至目前, 在黄鳝^[94]、鲟鱼^[95]、罗非鱼^[86]、鲶

鱼^[91]、鲫鱼和鲤鱼^[89,93]等重要经济鱼类中都有关于基因编辑技术的研究及应用报道.

截至2017年, 我国通过遗传育种技术研制的83个国家级鱼类新品种获批(表1), 在这些鱼类新品种中, 有40个为杂交种(占48.2%)(表2)、选育种39个(占47.0%)、其他类型种4个(占4.8%). 上述数据表明杂交是目前我国鱼类育种中使用最广泛的育种技术.

杂交是防止品种退化及创制优良品种的有效办法. 杂交分为远缘杂交和近缘杂交. 远缘杂交是指亲缘关系在种间或种间以上的两个物种之间的杂交, 它可以把不同物种的基因组组合在一起, 使得杂交后代在表型和基因型方面发生显著变化. 近缘杂交是指同种

引用格式: 王石, 汤陈宸, 陶敏, 等. 鱼类远缘杂交育种技术的建立及应用. 中国科学: 生命科学, 2018, 48, doi: 10.1360/N052018-00174

英文版见: Wang S, Tang C, Tao M, et al. Establishment and application of distant hybridization technology in fish. *Sci China Life Sci*, 2018, 61, in press

表 1 全国水产原种和良种审定委员会审定通过鱼类品种简介(1996~2017年)

序号	分类	品种名称	年代	登记号	类别	亲本来源	地区	选育单位
1	淡水鱼	罗非鱼	1996	GS-02-001-1996	杂交种	奥利亚罗非鱼(♀)×尼罗罗非鱼(♂)	广东	广州市水产研究所,淡水渔业研究中心
2	淡水鱼	罗非鱼	1996	GS-02-002-1996	杂交种	尼罗罗非鱼(♀)×莫桑比克罗非鱼(♂)	广东	水科院珠江水产研究所
3	淡水鱼	鲤鱼	1996	GS-02-003-1996	杂交种	散鳞镜鲤(♀)×鲤移核鱼(♂)	湖北	水科院长江水产研究所
4	淡水鱼	鲤鱼	1996	GS-02-004-1996	杂交种	兴国红鲤(♀)×散鳞镜鲤(♂)	湖北	中科院水生生物研究所
5	淡水鱼	鲤鱼	1996	GS-02-005-1996	杂交种	荷包红鲤(♀)×元江鲤(♂)	湖北	水科院长江水产研究所
6	淡水鱼	鲤鱼	1996	GS-02-006-1996	杂交种	荷包红鲤(♀)×湘江野鲤(♂)	湖南	湖南师范学院生物系,长江岳麓渔场
7	淡水鱼	三杂交鲤	1996	GS-02-007-1996	杂交种	荷元鲤(♀)×散鳞镜鲤(♂)	湖北	水科院长江水产研究所
8	淡水鱼	芙蓉鲤	1996	GS-02-008-1996	杂交种	散鳞镜鲤(♀)×兴国红鲤(♂)	湖南	湖南省水产研究所
9	淡水鱼	异育银鲫	1996	GS-02-009-1996	杂交种	方正银鲫(♀)×兴国红鲤(♂)	湖北	中科院水生生物研究所
10	淡水鱼	湘云鲤	2001	GS-02-001-2001	杂交种	丰鲤(♀)×鲫鲤杂交四倍体鱼(♂)	湖南	湖南师范大学,湘阴县东湖渔场
11	淡水鱼	湘云鲫	2001	GS-02-002-2001	杂交种	日本白鲫(♀)×鲫鲤杂交四倍体鱼(♂)	湖南	湖南师范大学,湘阴县东湖渔场
12	淡水鱼	红白长尾鲫	2002	GS-02-001-2002	杂交种	红鲫、白鲫	天津	天津市换新水产良种场
13	淡水鱼	蓝花长尾鲫	2002	GS-02-002-2002	杂交种	金鱼、彩鲫	天津	天津市换新水产良种场
14	淡水鱼	杂交黄金鲫	2007	GS-02-001-2007	杂交种	散鳞镜鲤(♀)×红鲫(♂)	天津	天津市换新水产良种场
15	淡水鱼	湘云鲫2号	2008	GS-02-001-2008	杂交种	改良二倍体红鲫(♀)×改良四倍体鲫(♂)	湖南	湖南师范大学
16	淡水鱼	芙蓉鲤鲫	2009	GS-02-001-2009	杂交种	芙蓉鲤[散鳞镜鲤(♀)×兴国红鲤(♂)]为母本与父本红鲫杂交形成的后代	湖南	湖南省水产科学研究所
17	淡水鱼	罗非鱼	2009	GS-02-002-2009	杂交种	萨罗罗非鱼、“新吉富”尼罗罗非鱼	上海	上海海洋大学,河北中捷罗非鱼良种场
18	淡水鱼	乌鳢	2009	GS-02-003-2009	杂交种	斑鳢与乌鳢杂交培育获得的杂交种F1	浙江	杭州市农业科学研究院
19	淡水鱼	鳊鱼	2011	GS-02-001-2011	杂交种	团头鲂♀×黄尾密鲮♂	湖南	湖南师范大学
20	淡水鱼	鲟鱼	2012	GS-02-001-2012	杂交种	翘嘴红鲟♀×黑尾近红鲟♂	湖北	武汉市水产科学研究所,武汉先锋水产科技有限公司
21	淡水鱼	鲟鱼	2012	GS-02-002-2012	杂交种	团头鲂♀×翘嘴红鲟♂	天津	天津市换新水产良种场
22	淡水鱼	鲫鱼	2013	GS-02-002-2013	杂交种	雌性红鲫×雄性(白化红鲫♀×墨龙鲫♂)F2中筛选出可育的四倍体♂	天津	天津市换新水产良种场
23	淡水鱼	斑点叉尾鲟“江丰1号”	2013	GS-02-003-2013	杂交种	斑点叉尾密西巴西2001i选育系♀×斑点叉尾密西巴西2003选育系♂	江苏	江苏省淡水水产研究所,全国水产技术推广总站,中国水产科学研究院黄海水产研究所

(续表1)

序号	分类	品种名称	年代	登记号	类别	亲本来源	地区	选育单位
24	淡水鱼	乌斑杂交鳊	2014	GS-02-002-2014	杂交种	乌鳊♀×斑鳊♂	广东	中国水产科学研究院珠江水产研究所, 广东省中山市三角镇惠农水产种苗繁殖场
25	淡水鱼	罗非鱼	2014	GS-02-003-2014	杂交种	新吉富罗非鱼♀×奥利亚罗非鱼♂	广东	茂名市伟业罗非鱼良种场, 上海海洋大学
26	淡水鱼	杂交翘嘴鲈	2014	GS-02-004-2014	杂交种	(团头鲂♀×翘嘴红鲌♂)♀×团头鲂♂	湖南	湖南师范大学
27	淡水鱼	鳊鱼	2014	GS-02-005-2014	杂交种	斑鳊♀×鳊♂	安徽	池州市秋浦特种水产开发有限公司, 上海海洋大学
28	淡水鱼	鲤鱼	2014	GS-02-006-2014	杂交种	乌克兰鳞鲤♀×津新鲤♂	天津	天津市换新水产良种场
29	淡水鱼	鲫鱼	2015	GS-02-001-2015	杂交种	日本白鲫♀×兴国红鲤♂	江西	江西省水产技术推广站, 南昌县莲塘鱼病防治所, 江西生物科技学院职业学院
30	淡水鱼	罗非鱼	2015	GS-02-002-2015	杂交种	橙色莫桑比克罗非鱼♀×荷那龙罗非鱼♂	广东	中国水产科学研究院珠江水产研究所
31	淡水鱼	鲫鱼	2016	GS-02-001-2016	杂交种	日本白鲫(♀)×红鲫(♂)	湖南	湖南师范大学
32	淡水鱼	鲟鱼	2016	GS-02-002-2016	杂交种	达氏鳇(♀)×施氏鳇(♂)	黑龙江	中国水产科学研究院黑龙江水产研究所, 杭州千岛湖鲟龙科技股份有限公司, 中国水产科学研究院鳊鱼繁育技术中心
33	淡水鱼	鳊鱼	2016	GS-02-003-2016	杂交种	翘嘴鳊(♀)×斑鳊(♂)	广东	中山大学, 广东海大集团股份有限公司, 佛山市南海百容水产良种有限公司
34	淡水鱼	鲟鱼	2017	GS-02-001-2017	杂交种	翘嘴鲟(♀)×三角鲟(♂)	浙江	浙江省淡水水产研究所
35	海水鱼	大菱鲆	2010	GS-02-001-2010	杂交种	丹麦选育群体 法国选育群体	青岛	水科院黄海海水产研究所, 山东海阳黄海水产有限公司
36	海水鱼	牙鲆	2010	GS-02-002-2010	杂交种	(中国抗鳃弧菌选育群体♀×日本引进后的经2代选育的牙鲆群体♂)♀×韩国引进选育群体♂	青岛	水科院黄海海水产研究所, 山东海阳黄海水产有限公司
37	海水鱼	牙鲆	2013	GS-02-001-2013	杂交种	野生雌性牙鲆	河北	中国水产科学研究院北戴河中心实验站, 中国水产科学研究院资源与环境研究中心
38	海水鱼	大菱鲆	2014	GS-02-001-2014	杂交种	大菱鲆引进种	青岛	中国水产科学研究院黄海海水产研究所, 烟台开发区天源水产有限公司
39	海水鱼	石斑鱼	2016	GS-02-004-2016	杂交种	棕点石斑鱼(♀)×鞍带石斑鱼(♂)	广东	广东省海洋渔业试验中心, 中山大学, 海南大学, 海南南海水产有限公司
40	海水鱼	牙鲆	2016	GS-02-005-2016	杂交种	牙鲆抗病群体与日本群体杂交后代(♀)×牙鲆抗病群体与韩国群体杂交后代(♂)	青岛	中国水产科学研究院黄海海水产研究所, 海阳市黄海水产有限公司
41	淡水鱼	鲤鱼	1996	GS-01-001-1996	选育种	野生兴国红鲤	江西	兴国县红鲤鱼繁殖场, 江西大学生物系

(续表1)

序号	分类	品种名称	年代	登记号	类别	亲本来源	地区	选育单位
42	淡水鱼	鲤鱼	1996	GS-01-002-1996	选育种	野生荷包红鲤	江西	婺源县荷包红鲤研究所, 江西大学生物系
43	淡水鱼	鲫鱼	1996	GS-01-003-1996	选育种	野生彭泽鲫	江西	江西省水产科学研究所, 九江水产科学研究所
44	淡水鱼	鲤鱼	1996	GS-01-004-1996	选育种	荷包红鲤×元江鲤	江苏	水利院淡水渔业研究中心
45	淡水鱼	鲫鱼	1996	GS-01-005-1996	选育种	方正银鲫	黑龙江	水利院黑龙江水产研究所
46	淡水鱼	鲤鱼	1996	GS-01-006-1996	选育种	黑龙江野鲤×荷包红鲤	黑龙江	水利院黑龙江水产研究所
47	淡水鱼	鲤鱼	1996	GS-01-007-1996	选育种	德国镜鲤	黑龙江	水利院黑龙江水产研究所
48	淡水鱼	鲤鱼	1997	GS-01-002-1997	选育种	黑龙江野鲤、荷包红鲤、德国镜鲤、散鳞镜鲤	黑龙江	水利院黑龙江水产研究所, 哈尔滨市水产研究所, 黑龙江省嫩江水产研究所
49	淡水鱼	团头鲂	2000	GS-01-001-2000	选育种	淤泥湖团头鲂	上海	上海水产大学
50	淡水鱼	鲤鱼	2000	GS-01-002-2000	选育种	野生玻璃红鲤	江西	江西省万安玻璃红鲤良种场
51	淡水鱼	鲤鱼	2003	GS-01-002-2003	选育种	黑龙江鲤、荷包红鲤、散鳞镜鲤	黑龙江	水利院黑龙江水产研究所
52	淡水鱼	剑尾鱼	2003	GS-01-003-2003	选育种	广州地区观赏鱼市场	广东	水利院珠江水产研究所
53	淡水鱼	鲤鱼	2003	GS-01-004-2003	选育种	锦鲤	天津	天津市换新水产良种场
54	淡水鱼	鲤鱼	2004	GS-01-001-2004	选育种	野生黄河鲤	河南	河南省水产科学研究院
55	淡水鱼	罗非鱼	2005	GS-01-001-2005	选育种	1994年引进的吉富品系罗非鱼	上海	上海水产大学, 青岛罗非鱼良种场, 广东罗非鱼良种场
56	淡水鱼	金鳊	2006	GS-01-001-2006	选育种	经选育的1992年虹鳟突变品种	甘肃	甘肃省渔业技术推广总站
57	淡水鱼	罗非鱼	2006	GS-01-002-2006	选育种	1983年从美国引进的奥利亚罗非鱼群体	江苏	水利院淡水渔业研究中心
58	淡水鱼	鲤鱼	2006	GS-01-003-2006	选育种	建鲤	天津	天津市换新水产良种场
59	淡水鱼	鲫鱼	2007	GS-01-001-2007	选育种	红鲫	江西	江西省萍乡市水产科学研究所, 南昌大学, 江西省水产科学研究所
60	淡水鱼	鲫鱼	2007	GS-01-002-2007	选育种	异育银鲫	湖北	中科院水生生物研究所
61	淡水鱼	鲤鱼	2008	GS-01-001-2008	选育种	德国镜鲤选育系F4	黑龙江	水利院黑龙江水产研究所
62	淡水鱼	鲢鱼	2010	GS-01-001-2010	选育种	野生长丰鲢	湖北	水利院长江水产研究所
63	淡水鱼	鲢鱼	2010	GS-01-002-2010	选育种	野生长江鲢	天津	天津市换新水产良种场
64	淡水鱼	鲤鱼	2010	GS-01-003-2010	选育种	建鲤和野生黄河鲤	江苏	水利院淡水渔业研究中心
65	淡水鱼	大口黑鲈	2010	GS-01-004-2010	选育种	养殖大口黑鲈	广东	水利院珠江水产研究所, 广东省佛山市南海区九江镇农林服务中心
66	淡水鱼	鲤鱼	2011	GS-01-001-2011	选育种	荷包红鲤抗寒品系和散鳞镜鲤	黑龙江	水利院黑龙江水产研究所
67	淡水鱼	瓯江彩鲤	2011	GS-01-002-2011	选育种	浙江省瓯江流域鲤养殖群体	上海	上海海洋大学, 浙江龙泉省级瓯江彩鲤良种场

(续表1)

序号	分类	品种名称	年代	登记号	类别	亲本来源	地区	选育单位
68	淡水鱼	翘嘴鳊“安康1号”	2014	GS-01-001-2014	选育种	野生翘嘴鳊	湖北	华中农业大学, 通威股份有限公司, 广东清远宇顺农牧渔业科技服务有限公司
69	淡水鱼	鲤鱼	2014	GS-01-002-2014	选育种	大头鲤、黑龙江鲤和散鳞镜鲤	黑龙江	中国水产科学研究院黑龙江水产研究所
70	淡水鱼	吉富罗非鱼“中威1号”	2014	GS-01-003-2014	选育种	吉富品系尼罗罗非鱼	江苏	中国水产科学研究院淡水渔业研究中心, 通威股份有限公司
71	淡水鱼	鲫鱼	2015	GS-01-001-2015	选育种	彭泽鲫、野生尖鳍鲤	广东	华南师范大学, 佛山市三水白金水产种苗有限公司, 中国水产科学研究院珠江水产研究所
72	淡水鱼	香鱼“浙闽1号”	2015	GS-01-002-2015	选育种	野生香鱼	宁波	宁波大学, 宁波市众合农业发展有限公司
73	淡水鱼	团头鲂	2016	GS-01-001-2016	选育种	野生团头鲂	湖北	华中农业大学, 湖北百容水产良种有限公司, 湖北省团头鲂(武昌鱼)原种场
74	淡水鱼	鲫鱼	2017	GS-01-001-2017	选育种	遗传标记鉴别的银鲫雌核生殖系E系、团头鲂、兴国红鲤	湖北	中国科学院水生生物研究所, 黄石市富尔水产苗种有限责任公司
75	淡水鱼	滇池金线鲃	2017	GS-01-002-2017	选育种	滇池金线鲃牧羊河野生群体	云南	中国科学院昆明动物研究所, 深圳华大海洋科技有限公司, 中国水产科学研究院淡水渔业研究中心
76	淡水鱼	鲤鱼	2017	GS-01-003-2017	选育种	建鲤、黄河鲤和黑龙江野鲤野生群体	江苏	中国水产科学研究院淡水渔业研究中心
77	海水鱼	大黄鱼	2010	GS-01-005-2010	选育种	野生大黄鱼	厦门	集美大学, 宁德市水产技术推广站
78	海水鱼	大黄鱼	2013	GS-01-001-2013	选育种	野生大黄鱼	宁波	宁波大学, 象山港湾水产种苗有限公司
79	海水鱼	黄姑鱼	2016	GS-01-002-2016	选育种	黄姑鱼养殖群体	厦门	集美大学, 宁德市横屿岛水产有限公司
80	淡水鱼	黄颡鱼	2010	GS-04-001-2010	其他种	普通黄颡鱼(♀)×YY超雄黄颡鱼(♂)	湖北	水利部中国科学院水生生态研究所, 中科院水生生物研究所, 武汉巨瑞生物科技有限公司
81	淡水鱼	罗非鱼	2012	GS-04-001-2012	其他种	尼罗罗非鱼选育群体(XX)♀×超雄性尼罗罗非鱼(YY)♂	厦门	厦门鹭业水产有限公司, 广州鹭业水产有限公司, 广州市鹭业水产种苗公司, 海南鹭业水产有限公司
82	淡水鱼	鲫鱼	2015	GS-04-001-2015	其他种	异育银鲫D系、鲤鲫移核鱼	湖北	中国水产科学研究院长江水产研究所, 中国科学院水生生物研究所
83	海水鱼	牙鲆	2011	GS-04-001-2011	其他种	野生牙鲆	河北	水科院北戴河中心实验站

表 2 全国水产原种和良种审定委员会审定通过的鱼类杂交新品种简介(1996-2017年)^①

序号	分类	品种名称	年代	登记号	亲本来源	杂交类型	育种技术 ^②
1	淡水鱼	罗非鱼	1996	GS-02-001-1996	奥利亚罗非鱼(♀)×尼罗罗非鱼(♂)	远缘杂交	一步法
2	淡水鱼	罗非鱼	1996	GS-02-002-1996	尼罗罗非鱼(♀)×莫桑比克罗非鱼(♂)	远缘杂交	一步法
3	淡水鱼	鲫鱼	2007	GS-02-001-2007	散鳞镜鲤(♀)×红鲤(♂)	远缘杂交	一步法
4	淡水鱼	罗非鱼	2009	GS-02-002-2009	萨罗罗非鱼、“新吉富”尼罗罗非鱼	远缘杂交	一步法
5	淡水鱼	鳊鲴	2011	GS-02-001-2011	团头鲂♀×黄尾密鲴♂	远缘杂交	一步法
6	淡水鱼	鲃鱼	2012	GS-02-001-2012	翘嘴红鲃♀×黑尾近红鲃♂	远缘杂交	一步法
7	淡水鱼	鲃鱼	2012	GS-02-002-2012	团头鲂♀×翘嘴红鲃♂	远缘杂交	一步法
8	淡水鱼	罗非鱼	2014	GS-02-003-2014	新吉富罗非鱼♀×奥利亚罗非鱼♂	远缘杂交	一步法
9	淡水鱼	鳊鱼	2014	GS-02-005-2014	斑鳊♀×鳊♂	远缘杂交	一步法
10	淡水鱼	鲫鱼	2015	GS-02-001-2015	日本白鲫♀×兴国红鲤♂	远缘杂交	一步法
11	淡水鱼	罗非鱼	2015	GS-02-002-2015	橙色莫桑比克罗非鱼♀×荷那龙罗非鱼♂	远缘杂交	一步法
12	淡水鱼	鳊鱼	2016	GS-02-003-2016	翘嘴鳊(♀)×斑鳊(♂)	远缘杂交	一步法
13	淡水鱼	鲃鱼	2017	GS-02-001-2017	翘嘴鲃(♀)×三角鲃(♂)	远缘杂交	一步法
14	海水鱼	石斑鱼	2016	GS-02-004-2016	棕点石斑鱼(♀)×鞍带石斑鱼(♂)	远缘杂交	一步法
15	淡水鱼	鲤鱼	2001	GS-02-001-2001	丰鲤(♀)×鲫鲤杂交四倍体鱼(♂)	远缘杂交	多步法
16	淡水鱼	鲤鱼	2001	GS-02-002-2001	日本白鲫(♀)×鲫鲤杂交四倍体鱼(♂)	远缘杂交	多步法
17	淡水鱼	鲫鱼	2008	GS-02-001-2008	改良二倍体红鲫(♀)×改良四倍体鲫鲤(♂)	远缘杂交	多步法
18	淡水鱼	鲫鱼	2009	GS-02-001-2009	雌性芙蓉鲤[散鳞镜鲤(♀)×兴国红鲤(♂)] ×雄性红鲫	远缘杂交	多步法
19	淡水鱼	杂交翘嘴鲃	2014	GS-02-004-2014	(团头鲂♀×翘嘴红鲃♂)♀×团头鲂♂	远缘杂交	多步法
20	淡水鱼	鲫鱼	1996	GS-02-009-1996	方正银鲫(♀)×兴国红鲤(♂)	远缘杂交	其他
21	淡水鱼	乌鳢	2009	GS-02-003-2009	斑鳢与乌鳢杂交培育获得的杂交种F1	远缘杂交	其他
22	淡水鱼	鲫鱼	2013	GS-02-002-2013	红鲫♀×(白化红鲫♀×墨龙鲤♂)F2中 筛选出可育的四倍体♂	远缘杂交	其他
23	淡水鱼	乌鳢	2014	GS-02-002-2014	乌鳢♀×斑鳢♂	远缘杂交	其他
24	淡水鱼	鲟鱼	2016	GS-02-002-2016	达氏鲟(♀)×施氏鲟(♂)	远缘杂交	其他
25	淡水鱼	鲤鱼	1996	GS-02-004-1996	兴国红鲤(♀)×散鳞镜鲤(♂)	近缘杂交	一步法
26	淡水鱼	鲤鱼	1996	GS-02-005-1996	荷包红鲤(♀)×元江鲤(♂)	近缘杂交	一步法
27	淡水鱼	鲤鱼	1996	GS-02-006-1996	荷包红鲤(♀)×湘江野鲤(♂)	近缘杂交	一步法

(续表2)

序号	分类	品种名称	年代	登记号	亲本来源	杂交类型	育种技术*
28	淡水鱼	芙蓉鲤	1996	GS-02-008-1996	散鳞镜鲤(♀)×兴国红鲤(♂)	近缘杂交	一步法
29	淡水鱼	斑点叉尾鮰“江丰1号”	2013	GS-02-003-2013	斑点叉尾鮰密西西比2001选育系♀ ×斑点叉尾鮰阿肯色2003选育系♂	近缘杂交	一步法
30	淡水鱼	津新鲤2号	2014	GS-02-006-2014	乌克兰鳞鲤♀×津新鲤♂	近缘杂交	一步法
31	淡水鱼	合方鲫	2016	GS-02-001-2016	日本白鲫(♀)×红鲫(♂)	近缘杂交	一步法
32	海水鱼	大菱鲆“丹法鲆”	2010	GS-02-001-2010	丹麦选育群体 法国选育群体	近缘杂交	一步法
33	淡水鱼	三杂交鲤	1996	GS-02-007-1996	荷元鲤(♀)×散鳞镜鲤(♂)	近缘杂交	多步法
34	海水鱼	牙鲆“鲆优1号”	2010	GS-02-002-2010	(中国抗鳃弧菌选育群体♀×日本引进后的经2代选育的牙鲆群体♂)♀×韩国引进选育群体♂	近缘杂交	多步法
35	淡水鱼	红白长尾鲫	2002	GS-02-001-2002	红鲫、白鲫	近缘杂交	其他
36	淡水鱼	蓝花长尾鲫	2002	GS-02-002-2002	金鱼、彩鲫	近缘杂交	其他
37	淡水鱼	颖鲤	1996	GS-02-003-1996	散鳞镜鲤(♀)×鲤鲫移核鱼(♂)	其他	其他
38	海水鱼	北鲆2号	2013	GS-02-001-2013	野生雌性牙鲆	其他	其他
39	海水鱼	大菱鲆“多宝1号”	2014	GS-02-001-2014	大菱鲆引进种	其他	其他
40	海水鱼	牙鲆“鲆优2号”	2016	GS-02-005-2016	牙鲆抗病群体与日本群体杂交后代(♀) ×牙鲆抗病群体与韩国群体杂交后代(♂)	其他	其他

a) : 通过分析, 把相关的杂交进行一步法育种技术和多步法育种技术的归类

内的不同品系、不同品种的个体间的杂交, 它可以把不同品种或者亚种之间的基因组组合在一起, 使得杂交后代在表型和基因型方面发生一定程度的变化。显然, 在表型和基因型的变化程度上, 远缘杂交后代产生的变化一般要大于近缘杂交后代所产生的变化。从亲本的亲缘关系来分析, 近缘杂交可视为远缘杂交中的一种特殊情况。揭示远缘杂交的遗传和繁殖规律, 对近缘杂交也具有指导和借鉴作用。

一般认为, 由于种间生殖隔离的存在, 远缘杂交难以形成可育品系。因此在鱼类远缘杂交研究中, 创制两性可育的杂交品系是一项探索性很强的创新研究工作。以前缺乏可供参考和借鉴的遗传和繁殖规律来指导远缘杂交的定向育种, 难以预料远缘杂交后代可能会出现何种类型的后代。如果光凭表型优势互补来进行带有盲目性质的育种, 容易导致杂交后代死亡、没有杂交优势、难以形成品系等不良结果。探索出鱼类远缘杂交的遗传和繁殖规律, 把表型特征互补目标归纳到有序的遗传学基础轨道上来, 对指导鱼类遗传育种具有重要的指导作用。

很多研究证明, 一些生物的进化与杂交相关, 如植物中的四倍体萝卜甘蓝^[97]、六倍体小麦(*Triticum aestivum* L.)^[98]、二倍体向日葵(*Helianthus annuus* L.)^[99,100]等都是与远缘杂交有关。自然界中具有32500多种鱼类, 是脊椎动物中种类最多的类群^[101]。本课题组推断很多鱼类的形成都与杂交有关。然而, 长期以来一直缺乏鱼类杂交形成新物种的直接证据。

众多的鱼类种质资源为鱼类远缘杂交研制优良鱼类提供了大量的可供选择的杂交亲本。一些鱼种中存在种内的不同品系或者品种, 为鱼类近缘杂交也提供了充足亲本。然而, 鱼类杂交形成优良鱼类的行之有效的途径有哪些? 鱼类杂交的规律如何? 鱼类杂交与鱼类物种进化的关系如何? 这些都是有待回答的科学问题。

1 鱼类远缘杂交的遗传规律

1.1 染色体水平上的遗传规律

染色体是遗传物质的载体, 可以直观表现生物体的细胞遗传特征。杂交后代的染色体数目、组型、倍性及与亲本之间的关系是杂交育种遗传规律的重要组成部分, 是杂交育种研究的重要基础。

本课题组通过长期而系统的研究, 以染色体数目100和48的淡水鱼类(包括鲤、鲫、鲮、鲃、鲟、草、鲢、鳙等重要经济鱼类)为主要研究对象, 开展了31个远缘杂交组合的研究, 获得了25个具有存活后代的杂交组合(表3), 为鱼类远缘杂交的遗传规律的探索奠定了坚实的实验基础。在鱼类杂交亲本的分类上, 我们采取双亲染色体数目相同和不相同来区别, 这也是杂交组合中染色体的最基本属性的分类, 覆盖了整个杂交类型, 远缘杂交和近缘杂交都涵盖在其中, 在这个大前提下区分双亲的分类关系。通过表3中已经开展的鱼类杂交试验^[3-12,14,16,18,19], 结合本课题组以前开展的相关研究工作(如异源四倍体鲫鲤的研究工作)^[1], 在染色体水平探索出了以下鱼类远缘杂交的遗传规律。

当母本染色体数大于父本染色体数时, 突破杂交 F_1 生殖难关, 可形成同源四倍体鱼品系和同源二倍体鱼品系(图1); 当母本染色体数等于父本染色体数时, 突破杂交 F_1 生殖难关, 可形成异源四倍体鱼品系和异源二倍体鱼品系(图2); 当母本染色体数目小于父本染色体数目时, 难以形成存活后代^[4,8,13]。

1.2 鱼类远缘杂交遗传规律的生物学机制

(1) 染色体水平的机制。染色体水平的机制是从染色体的数目、组型、组成等方面来阐明杂交后代与其双亲的遗传关系, 避免了单纯用双亲表型特征互补来设计育种的缺陷。育种工作者往往期盼杂交后代出现兼顾双亲表型优势的杂交优势, 但是缺乏遗传学方面的规律来支撑杂交设计, 导致很多杂交组合是不能形成存活后代或者存活后代数目很少, 难以实现预期的期盼。因此, 只有把无序的表型结合期盼放到有序的遗传学轨道上(依据染色体的遗传规律), 两者相互结合, 杂交优势的表型才有可能体现。上述在染色体水平探索出的遗传规律, 对鱼类杂交育种具有很好的指导意义。

(2) 核-核、核-质之间的协调性机制。在染色体水平揭示的遗传规律, 涉及杂交双亲染色体匹配程度。杂交双亲染色体数目的匹配关系会影响到杂交 F_1 的核-核及核-质(细胞质)之间的协调性, 核-核及核-质之间的协调性与杂交 F_1 的存活率是相关的(图3, 表4)。在 F_1 中, 核-核及核-质之间的协调性包括母核物质-父核物质、母核物质-质、父核物质-质之间的协调性。在近缘杂交组合中, 母本和父本的染色体数目相同而且亲

表3 淡水鱼类远缘杂交实验(31个组合, 25个组合形成存活后代)

亲缘关系	杂交组合	F ₁ 倍性	四倍体鱼和二倍体鱼品系	序号	
双亲染色体数不同 (100及48)	亚科间	鲤鱼(♀)×团头鲂(♂) 反交无存活后代	4n=148; 2n=100	同源四倍体品系(F ₂ ~F ₃ , 4n=200) 同源二倍体品系(F ₁ ~F ₅ , 2n=100)	1-2
		红鲫(♀)×团头鲂(♂) 反交无存活后代	4n=148; 3n=124; 2n=100	同源四倍体品系(F ₂ ~F ₁₃ , 4n=200)	3-4
	日本白鲫(♀)×团头鲂(♂)反交无存活 后代	4n=148; 3n=124; 2n=100	同源四倍体品系(F ₂ ~F ₃ , 4n=200) 同源二倍体品系(F ₂ ~F ₄ , 2n=100)	5-6	
	红鲫(♀)×翘嘴红鲌(♂)反交无存活后 代	4n=148; 3n=124; 2n=100		7-8	
	红鲫(♀)×黄尾密鲮(♂)反交无存活后 代	4n=148; 3n=124; 2n=100		9-10	
	锦鲤(♀)×团头鲂(♂) 反交无存活后代	4n=148; 3n=124; 2n=100	同源二倍体品系(F ₁ ~F ₃ , 2n=100)	11-12	
双亲染色体数相同 (100或48)	亚科间	团头鲂(♀)×黄尾密鲮(♂)正反交	2n=48; 3n=72	异源二倍体品系(F ₁ ~F ₂ , 2n=48)	13-14
		草鱼(♀)×团头鲂(♂) 正反交	2n=48; 3n=72		15-16
		黄尾密鲮(♀)×翘嘴红鲌(♂)正反交	2n=48; 3n=72		17-18
		团头鲂(♀)×鳊(♂) 正反交	2n=48; 3n=72		19-20
	草鱼(♀)×翘嘴红鲌(♂)	2n=48; 3n=72		21	
	属间	团头鲂(♀)×翘嘴红鲌(♂)正反交	2n=48; 3n=72	正反2个异源二倍体品系(F ₁ ~F ₅ , 2n=48)	22-23
		团头鲂(♀)×短臀近红鲌(♂)正反交	2n=48; 3n=72		24-25
鲢(♀)×鳊(♂)正反交		2n=48; 3n=72		26-27	
	草鱼(♀)×鳊(♂) 正反交	2n=48; 3n=72		28-29	
	锦鲤(♀)×红鲫(♂) 正反交	2n=100	异源二倍体品系(F ₁ ~F ₂ , 2n=100)	30-31	

缘关系较近, 母核物质-父核物质、母核物质-质、父核物质-质之间协调性是很好的, 因此近交杂交组合的杂交F₁的存活率一般是较高的。

在远缘杂交中, 当母本和父本的染色体数相等时, 尽管他们是种间杂交, 亲缘关系较远, 但是母核物质-父核物质、母核物质-质、父核物质-质之间也还是存在较好的协调性, 因此这种杂交F₁的存活率还是良好的。当母本染色体数大于父本染色体数时, 母本遗传物质占主要地位的杂交F₁具有一定的发育潜力, 在这种情况下, 母核物质-父核物质、母核物质-质、父核物质-质之间的协调性与上述两种情况相比都会下降, 但整体相容性还是正常, 这种杂交F₁有相当比例的存活率。当母本染色体数小于父本染色体数时, 母本遗传物质不占主要地位的杂交F₁的发育能力较差, 在这种情况下, 母核物质-父核物质、母核物质-质、父核

物质-质之间协调性下降幅度都很大, 这种杂交F₁的存活率一般是很低的。

杂交F₁中的母核物质-父核物质、母核物质-质、父核物质-质之间的相容性, 不但影响杂交F₁的存活率, 对杂交F₁的遗传和繁殖规律等生物学特征都具有影响。

(3) 分子生物学方面的机制. 在杂交鱼的分子生物学水平上, 其母核物质-父核物质、母核物质-质、父核物质-质的关系涉及了DNA遗传结构的变化, 如来源于杂交的四倍体鱼品系和二倍体鱼品系中均发现了嵌合基因的存在, 嵌合基因是杂交鱼品系的重要遗传特性, 它可以降低不同物种的遗传物质之间的不协调性, 为杂交鱼品系的代代相传奠定了重要的遗传基础^[15,17]。

杂交鱼中母核物质-父核物质、母核物质-质、父

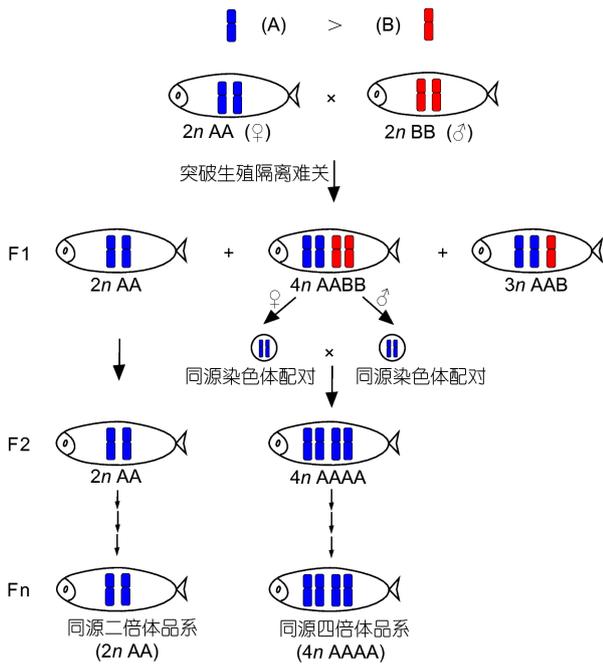


图1 母本染色体数大于父本染色体数杂交模式图

在该类杂交组合中, 突破其F₁生殖难关, 可形成同源四倍体鱼品系和同源二倍体鱼品系. 然而, 其F₁在外形、生长速度等方面不一致, 不宜作为具有杂交优势的候选群体

核物质-质的关系还涉及RNA水平和蛋白质水平的变化, 如在RNA水平, 基因的非加性表达(包括显性表达、超显性表达)^[102]、剂量补偿效应^[103]和不同亲本来源的顺反式调控等, 这些来源于多种表观遗传调控的影响, 最终都通过影响部分同源基因表达模式, 来进一步调控杂交物种性状的形成^[104,105]. 在蛋白质水平, 不同倍性杂交鱼在与生长、育性等相关的研究中存在显著差异^[106-108]. 研究鱼类杂交过程中RNA水平和蛋白质水平的变化, 将为杂交物种的多样化性状研究提供重要的途径和指导.

2 鱼类远缘杂交的繁殖规律

源于远缘杂交的四倍体和二倍体杂交鱼品系为雌、雄两性可育. 其中, 异源二倍体杂交鱼(2n=100)产生的二倍体配子是形成异源四倍体鱼品系(4n=200)的重要原因^[1], 异源四倍体鱼(4n=148)产生的同源二倍体配子和同源三倍体配子是形成同源四倍体鱼(4n=200)品系的重要原因^[10], 这些特殊配子的形成与早期生殖细胞的融合及核内复制等机制有关^[40], 二倍体杂交鱼

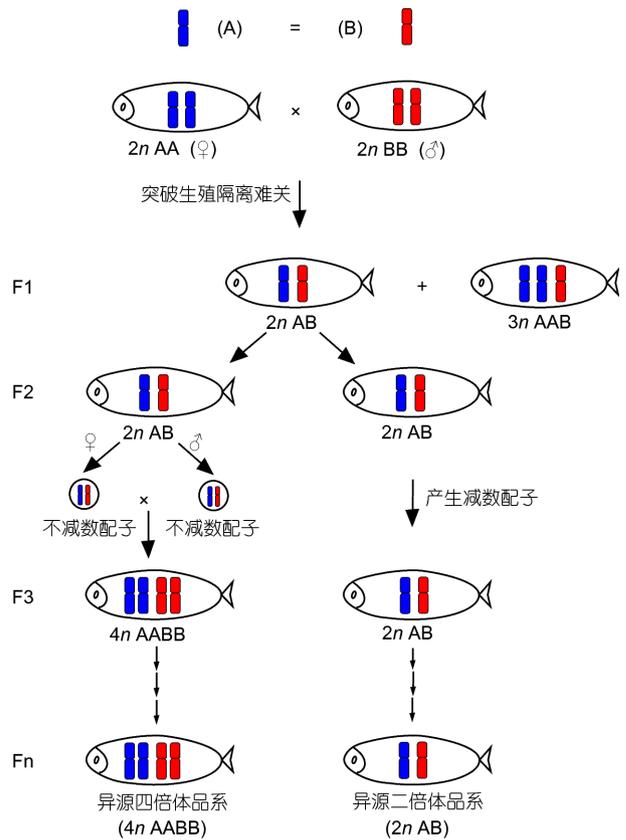


图2 母本染色体数等于父本染色体数杂交模式图

在该类杂交组合中, 突破F₁生殖难关, 可形成异源四倍体鱼品系和异源二倍体鱼品系. 另外, 其F₁在外形、生长速度等方面一致, 可作为具有杂交优势的候选群体

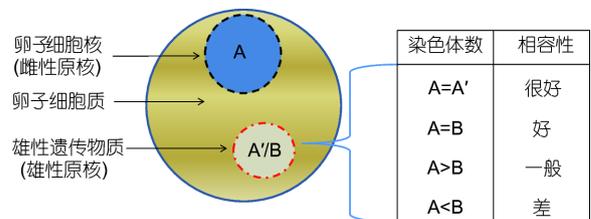


图3 双亲染色体数与鱼类杂交F₁中核-核及核-质相容性关系图(网络版彩图)

图中A为杂交母本染色体数, A'为同一种(不同品种)的父本染色体数, B为不同种的父本染色体数. 种内杂交F₁中, 双亲染色体数目一致(A=A'), 其母核物质-父核物质、母核物质-质、父核物质-质之间的相容性很好, 存活率很高. 种间杂交F₁中, 当母本染色体数等于父本染色体数时(A=B), 其母核物质-父核物质、母核物质-质、父核物质-质之间的相容性好, 存活率高; 当母本染色体数大于父本染色体数时(A>B), 其母核物质-父核物质、母核物质-质、父核物质-质之间的相容性一般, 存活率一般; 当母本染色体数小于父本染色体数时(A<B), 其母核物质-父核物质、母核物质-质、父核物质-质之间的相容性差, 难以形成存活后代

表4 鱼类杂交双亲染色体数与核-核及核-质相容性关系^{a)}

双亲 染色体数	相容性			整体相容性	存活率
	母核*-质	母核*-父核**	父核**-质		
A=A'	++++	++++	++++	很好	高
A=B	+++	+++	+++	好	良好
A>B	+++	++	++	一般	一般
A<B	++	+	+	差	差

a) ++++: 相容性很好; +++: 相容性良好; ++: 相容性一般; +: 相容性差; 母核*: 表示母核物质; 父核**: 表示父核物质

产生的单倍体配子是形成二倍体鱼品系的重要原因^[11].

一般情况下, 鱼类脑垂体中促性腺激素分泌细胞(gonadotropin hormone, GTH)的形态、结构、数量会随生殖活动发生变化, 即在产卵后大量退化的GTH细胞由于细胞内颗粒大量释放而出现空泡状结构^[109]. 在繁殖季节之后, 二倍体红鲫、异源四倍体鲫鲤脑垂体中的GTH细胞中出现了大量的空泡状结构, 说明它们能进行正常的内分泌活动, 从而促进性腺正常发育; 而三倍体湘云鲫的GTH细胞中只能观察到很少量的空泡状结构存在, 大部分的分泌小球和分泌颗粒并未排出, 说明三倍体湘云鲫不能进行正常的内分泌活动且其性腺发育不正常; 无论繁殖季节前后, 在三倍体湘云鲫垂体中*Fshβ*和*Lhβ*基因的表达量都要高于二倍体鱼与四倍体鱼, 结合上述脑垂体超微结构观察结果, 三倍体湘云鲫GTH细胞内的分泌小球和分泌颗粒不能像二倍体和四倍体一样正常地排出, 而在分子水平上表现为促性腺激素*Fshβ*和*Lhβ*基因在繁殖季节后的表达量要高于二倍体和四倍体鱼. 上述研究结果从繁殖生理学上解释了四倍体鱼的可育性及三倍体鱼的不育性^[110~112].

3 源于鱼类远缘杂交的可育品系的建立

依据上述遗传和繁殖规律, 本课题组突破了鱼类远缘杂交F₁生殖难关, 建立了10个可代代相传的新型四倍体鱼品系和二倍体鱼品系(包括3个同源四倍体鱼品系和7个二倍体鱼品系), 修正了远缘杂交难以形成可育品系的观点. 这些新型鱼类品系形成了新的鱼类种质资源.

3.1 四倍体鱼品系的建立

设计了一批母本染色体数为100及父本染色体数为48的双亲染色体数目不同的远缘杂交实验(表3), 在红鲫(♀)×团头鲂(♂)、日本白鲫(♀)×团头鲂(♂)和鲤鱼(♀)×团头鲂(♂)的远缘杂交组合中研制出3个同源四倍体鱼品系^[10]. 其中由红鲫(♀)×团头鲂(♂)杂交形成的同源四倍体鱼品系(图4A)已繁衍到F₁₃. 该杂交模式的F₁中都存在两性可育的异源四倍体鱼(4n=148)^[6], 它们能产生同源二倍体配子或者同源三倍体配子, 这些特殊的配子导致了同源四倍体鱼的形成^[10].

另外, 自20世纪80年代以来, 本课题组进行了红鲫(2n=100, ♀)×湘江野鲤(2n=100, ♂)属间远缘杂交研究, 在其杂交F₁中发现了部分可育的二倍体个体(2n=100), 它们自交获得F₂(2n=100), 在F₂的雌性、雄性个体中能分别产生不减数的二倍体卵子和二倍体精子, 它们受精后在F₃中形成了两性可育的四倍体群体(4n=200), 即异源四倍体鲫鲤. 这些两性可育的四倍体经过连续自交传代, 目前已经形成了一个遗传性状稳定、四倍体性能代代相传的异源四倍体鲫鲤(4n=200)品系(F₃~F₂₇)^[1,15,17].

3.2 二倍体鱼品系的建立

设计了一批双亲染色体数目相同(100或者48)的远缘杂交实验(表3), 在该杂交模式中, 研制出了4个可育的异源二倍体鱼品系. 在团头鲂(♀)×翘嘴红鲌(♂)的正反交中建立了异源二倍体鲂鲌品系(图4B)和异源二倍体鲌鲂品系^[11]; 在团头鲂(♀)×黄尾密鲌(♂)中建立了异源二倍体鲂鲌品系^[7]; 在锦鲤(♀)×红鲫(♂)中建立了异源二倍体鲤鲫品系. 上述4个异源二倍体鱼品系整合了双亲的基因组, 呈现了在外型和基因型上为双亲中

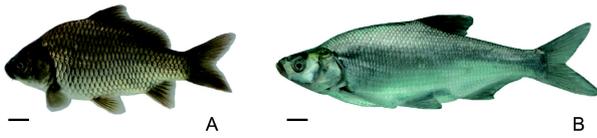


图4 同源四倍体鱼和异源二倍体鲢鱼的外形图(网络版彩图)

A: 红鲫(♀)×团头鲂(♂)形成的同源四倍体鱼品系中的F₁; B: 团头鲂(♀)×翘嘴红鲌(♂)中形成的异源二倍体鱼品系中的F₄. 标尺表示2 cm

间类型的杂交特色.

另外, 在双亲染色体数目不同(100和48)的远缘杂交模式中, 研制出了3个同源二倍体鱼品系. 在日本白鲫(♀)×团头鲂(♂)中研制了体色为灰白色的改良二倍体白鲫品系(湘军白鲫); 在鲤鱼(♀)×团头鲂(♂)中研制了体色为青灰色的同源二倍体类鲫品系(湘军鲫)(图5A); 上述两个源于远缘杂交的品系中, 其遗传物质主要继承了来自母本的基因组, 但是嵌入了来自父本团头鲂的遗传物质; 在表型上, 这两种鱼也体现了团头鲂的遗传特征, 如它们具有团头鲂体背高的外型特征, 同时其肉质(团头鲂肉质好)也得到了改善^[19]. 在锦鲤(♀)×团头鲂(♂)中研制的二倍体花鲫(红鲫)品系(湘军锦鲫)体色为红白相间(图5B); 该花鲫品系自交后代中衍生出了体色为红白相间的双尾金鱼(湘军金鱼)(图5C), 创建了具有体背高等优点的新型漂亮观赏鱼种质资源; 湘军锦鲫与湘军金鱼中也嵌入了父本团头鲂的遗传物质, 使其体型等方面得到了改善. 上述后两个杂交组合的研究结果提供了鲤-鲫-金鱼远缘杂交形成新物种的重要途径^[19].

4 一步法和多步法育种技术的建立

长期而系统的鱼类远缘杂交研究, 本课题组建立了一步法育种技术和多步法育种技术(图6); 并用这两种技术研制了一批二倍体和三倍体优良鱼类. 实践证明, 一步法和多步法育种技术在鱼类杂交育种中具有普遍的指导作用.

4.1 一步法育种技术

在双亲染色体数目相同前提下, 选育具有杂交优势F₁群体的育种技术. 该类杂交组合的F₁在外形、生长速度等方面保持一致. 本课题组对该类杂交组合的



图5 湘军鲫、湘军锦鲫和湘军金鱼的外形图(网络版彩图)
A: 湘军鲫品系中的F₃外形图; B: 湘军花鲫品系中的F₂外形图; C: 湘军金鱼F₁外形图. 标尺表示2 cm

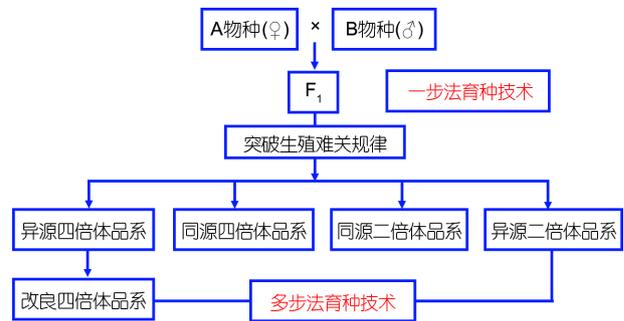


图6 一步法和多步法育种技术路线图(网络版彩图)

双亲染色体数目、表型特征及其F₁的生物学特性进行了系统研究, 选育出一批具有明显杂交优势的F₁(表3), 其中代表性例子如下:

(i) 团头鲂(♀)×黄尾密鲮(♂)的远缘杂交F₁(鳊鲮杂交鱼)具有明显的杂交优势, 其外形整齐一致、头部小、含肉率高、存活率高, 生长速度比其父母本快20%~40%(图7A)^[7].

(ii) 黄尾密鲮(♀)×翘嘴红鲌(♂)远缘杂交F₁具有外形整齐一致、生长速度快、存活率高、抗逆性强等优点(图7B).

(iii) 草鱼(♀)×团头鲂(♂)的远缘杂交F₁中含有二倍体草鱼和三倍体草鱼, 它们具有生长速度快、抗逆性强等优点, 其中三倍体草鱼的生长速度比普通草鱼快30%~40%^[9].

4.2 多步法育种技术

建立源于远缘杂交的可育杂交品系并用之制备优良鱼类的育种技术. 即突破远缘杂交F₁生殖难关, 建立可育的二倍体鱼品系和四倍体鱼品系, 形成新的鱼类种质资源; 利用这些新的可育资源, 分别与不同的二倍体鱼交配, 研制出优良的新型二倍体鱼和三倍体鱼类. 利用该技术, 本课题组建立了10个可育的四倍体鱼品系和二倍体鱼品系, 进一步用这些新型鱼品系作为重要的核心亲本制备了一批优良三倍体鱼和二倍体鱼.

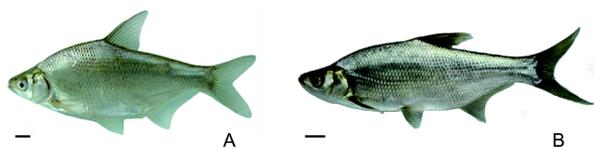


图7 鳊鲮杂交鱼、鲮鲮杂交鱼的外形图(网络版彩图)

A: 鳊鲮杂交鱼外形图; B: 鲮鲮杂交鱼外形图. 标尺表示2 cm

(1) 四倍体鱼品系的应用. 红鲫(♀)×团头鲂(♂)形成的同源四倍体鱼品系目前已繁衍到 F_{13} . 用品系中的雄性 $F_2 \sim F_{12}$ 与雌性二倍体鲤进行倍间杂交研制了具有不育、生长快、肉质好、抗逆性强等优点的异源三倍体鲤(具有两套红鲫染色体组和一套鲤鱼染色体组, 其肉质接近鲫的肉质)(图8A); 用品系中的雄性 $F_2 \sim F_{12}$ 与雌性二倍体红鲫交配研制了体型优美、肉质细嫩的同源三倍体鱼(具有三套红鲫染色体组, 雌性可育, 雄性不育). 异源三倍体鲤的不育性具有不干扰自然鱼类资源及保护苗种生产知识产权的功能.

(2) 二倍体鱼品系的应用. 用异源二倍体鲂鲮品系(♀)与团头鲂(♂)交配, 研制了优良的杂交翘嘴鲂(图8B). 杂交翘嘴鲂具有草食性、肉质鲜嫩、肌间刺少、外形优美等优点, 其肉质中的蛋白质、不饱和脂肪酸、呈味氨基酸含量都高于双亲, 而碳水化合物含量低于双亲^[113]. 杂交翘嘴鲂还具有鱼苗成活率高、耐低氧、抗病力强、生长速度快等优点; 其生长速度比其父母本均快20%以上.

二倍体鲂鲮品系、二倍体鲂鲮品系、杂交翘嘴鲂都是两性可育, 他们已形成了具有杂交特征的新型鱼类种质资源, 把它们分别与鲂、鲮等交配研制了一系列的新型杂交鱼.

5 一步法和多步法育种技术在鱼类近缘杂交中的应用

近缘杂交可以把同种内的不同品种或者亚种之间的基因组融合在一起, 使得杂交后代在表型和基因型方面发生一定程度的变化. 从亲本的亲缘关系来分析, 近缘杂交可视为远缘杂交中的一种特殊情况. 因此揭示远缘杂交的遗传和繁殖规律, 对近缘杂交育种也具有指导和借鉴作用. 在近缘杂交中, 可以借助远缘杂交建立的一步法和多步法育种技术, 即可以通过一步法育种技术在近缘杂交中研制出具有杂交优势的 F_1 ; 也可以通过多步法育种技术在近缘杂交中建立可育的

品系并用之制备优良鱼类. 只是在近缘杂交中, 不用突破 F_1 的生殖难关, 其在遗传育种方面操作更方便. 本课题组利用一步法和多步法育种技术在近缘杂交中研制了一批优良鱼类.

5.1 一步法育种技术在鱼类近缘杂交中的应用

白鲫和红鲫为具有相同染色体数目的不同亚种, 通过其正反交对比等系统的研究, 证明日本白鲫(♀)×红鲫(♂)近缘杂交 F_1 (合方鲫)表现出明显杂交优势, 其外形和体色等表型特征非常类似于自然界中的野生鲫(图9A). 合方鲫具有成活率高、抗逆性强、生长速度快、不易脱鳞等优点, 其生长速度比父母本快30%以上, 其蛋白质和呈味氨基酸明显高于其双亲^[14,114]; 其不易脱鳞的优点有利于其长途运输后仍然保持好的形象.

5.2 多步法育种技术在鱼类近缘杂交中的应用

在鱼类近缘杂交建立的杂交品系中, 其杂交 F_1 的育性较好, 较易形成可育的杂交品系. 本课题组在日本白鲫(♀)×红鲫(♂)杂交组合中建立了近缘杂交鱼品系($F_1 \sim F_5$), 以该品系为母本(如 F_1)与雄性白鲫交配, 研制了具有体背高、生长快等优点的合方鲫2号(图9B).

6 其他鱼类杂交研究工作与一步法和多步法育种技术的比较

国内外学者对鱼类远缘和近缘杂交也开展了很多

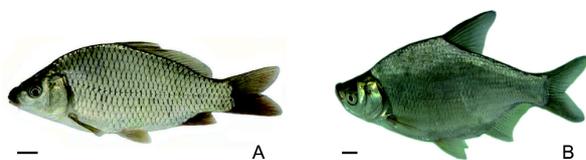


图8 异源三倍体鲤、杂交翘嘴鲂的外形图(网络版彩图)

A: 异源三倍体鲤外形图; B: 杂交翘嘴鲂外形图. 标尺表示2 cm

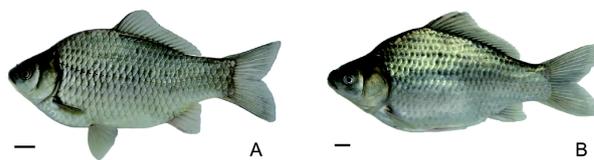


图9 合方鲫、合方鲫2号的外形图(网络版彩图)

A: 合方鲫外形图; B: 合方鲫2号外形图. 标尺表示2 cm

工作, 但是杂交遗传育种的基本遗传规律和繁殖规律没有系统地探索和总结出来, 更缺乏可以借鉴指导的共性育种技术。

在鱼类远缘杂交的 F_1 利用方面, 从1558~1980年, 国外的其他研究团队已在56科1080种鱼类中做过远缘杂交试验, 主要集中在太阳鱼科(Centrarchidae)、鲤科(Cyprinidae)、胎鳉科(Poeciliidae)和鲑科(Salmonidae)^[115]。具体的例子有: 尼罗罗非鱼(*Oreochromis niloticus*, $2n=44$, ♀)×奥利亚罗非鱼(*Oreochromis aureus*, $2n=44$, ♂)的全雄性杂种 F_1 具有生长速度快、抗逆性强、产量高等优点^[116,117]; 长鳍鲮(*Ictalurus frucatus*, $2n=58$, ♀)×斑点叉尾鲮(*Ictalurus punctatus*, $2n=58$, ♂)的杂种 F_1 具有生长速度要比双亲快30%以上的优点^[118]; 白鲈(*Morone chrysops*, $2n=48$)×条纹鲈(*Morone saxatilis*, $2n=48$)的正反交杂种 F_1 均具有生长较亲本快、抗逆和抗病能力均高于亲本的优点^[119]。

自20世纪50年代末开始, 我国其他学者也进行了大量的鱼类远缘杂交试验, 如奥利亚罗非鱼(*Oreochromis aureus*, $2n=44$, ♀)×尼罗罗非鱼(*Oreochromis niloticus*, $2n=44$, ♂)杂交形成的杂种 F_1 (奥尼鱼)^[117]、尼罗罗非鱼($2n=44$, ♀)×莫桑比克罗非鱼(*Oreochromis mossambicus*, $2n=44$, ♂)杂交形成的杂种 F_1 (福寿鱼)^[120]、散鳞镜鲤($2n=100$, ♀)×红鲤($2n=100$, ♂)形成的杂种 F_1 (黄金鲫)^[121]、翘嘴红鲌(*Erythroculter ilishaeformis*, $2n=48$, ♀)×黑尾近红鲌(*Ancherythroculter nigrocauda*, $2n=48$, ♂)形成的杂种 F_1 (杂交鲌“先锋1号”)^[122]、斑鲮(*Siniperca scherzeri*, $2n=48$, ♀)×鳊(*Siniperca chuatsi*, $2n=48$, ♂)形成的杂种 F_1 (秋浦杂交斑鲮)^[123]、棕点石斑鱼(*Epinephelus fuscoguttatus*, $2n=48$, ♀)×鞍带石斑鱼(*Epinephelus lanceolatus*, $2n=48$, ♂)形成的杂种 F_1 (虎龙杂交斑)^[124]等。上述的远缘杂交组合的双亲染色体数目都是相同的, 与我们提出的一步法育种技术中阐明的育种规律相一致。

在鱼类近缘杂交的 F_1 的利用方面, 国外研究团队在中国大肚鲤($2n=100$, ♀)×金黄色欧洲鲤品系($2n=100$, ♂)中研制了性状优良的近缘杂交种 F_1 ^[125,126]; 在乌克兰鲤($2n=100$, ♀)×黑龙江野鲤($2n=100$, ♂)中制备了具有生长速度快、成活率高等优点的杂种 F_1 新品种^[127]。

我国其他科研团队开展的鱼类近缘杂交的例子有兴国红鲤($2n=100$, ♀)×散鳞镜鲤($2n=100$, ♂)杂交形成

的杂种 F_1 (丰鲤)^[128]、荷包红鲤(*Cyprinus carpio var. vuyuanensis*, $2n=100$, ♀)×元江鲤(*Cyprinus carpio yuanjiang*, $2n=100$, ♂)杂交形成的杂种 F_1 (荷元鲤)^[129]、散鳞镜鲤($2n=100$, ♀)×兴国红鲤($2n=100$, ♂)杂交形成的杂种 F_1 (芙蓉鲤)^[130]、乌克兰鳞鲤($2n=100$, ♀)×津新鲤($2n=100$, ♂)杂交形成的杂种 F_1 (津新鲤2号)^[131]、丹麦大菱鲂(*Scophthalmus maximus*, $2n=44$, ♀)×法国大菱鲂(*Scophthalmus maximus*, $2n=44$, ♂)杂交形成的杂种 F_1 (大菱鲂“丹法鲂”)^[132]、密西西比斑点叉尾鲮选育系(*Ictalurus punctatus*, $2n=58$, ♀)×阿肯色斑点叉尾鲮选育系(*Ictalurus punctatus*, $2n=58$, ♂)杂交形成的杂种 F_1 (斑点叉尾鲮“江丰1号”)^[133]。上述所列举的近缘杂交组合中的双亲染色体数目都是相同的, 与本课题组提出的一步法育种技术中阐明的育种规律相一致。

以上国内外研制的这些具有相同染色体数目的远缘杂交与近缘杂交组合所形成的杂种 F_1 显示出了杂种优势, 与本课题组提出的一步法育种技术中阐明的育种规律相一致, 但是这些都是各自研究团队的各自个案。本课题组提出的一步法育种技术, 从理论上摸索和总结出了它们的共性规律; 在技术上建立了相应的共性育种技术。

国内外的其他研究团队在鱼类杂交育种中有建立可育杂交品系的例子, 如在远缘杂交中: 尼罗罗非鱼(*Oreochromis niloticus*, $2n=44$, ♀)×萨罗罗非鱼(*Sarotherodon melanotheron*, $2n=44$, ♂)的属间远缘杂交中获得了杂种 F_1 , F_1 进行自交获得了 F_2 , F_2 再进行自交获得了 F_3 ^[134,135]; 大眼鳊(*Siniperca kneri*, $2n=48$, ♀)×翘嘴鳊(*Siniperca chuatsi*, $2n=48$, ♂)的种间远缘杂交中获得了 F_1 , 用杂种 F_1 自交得到了 F_2 ^[136]; 翘嘴鳊($2n=48$, ♀)×斑鳊(*Siniperca scherzeri*, $2n=48$, ♂)的种间远缘杂交中获得了 F_1 , 用杂种 F_1 自交得到了 F_2 ^[137]; 斑鳊($2n=48$, ♀)×鳊(*Siniperca chuatsi*, $2n=48$, ♂)的种间远缘杂交中获得了 F_1 , 用杂种 F_1 自交得到了 F_2 ^[138]。在近缘杂交中: 柏氏鲤(*Cyprinus pellegrini Tchang*, $2n=100$, ♀)×荷包红鲤抗寒品系($2n=100$, ♂)的种内近缘杂交中获得了 F_1 , 经过数年培育之后其自交获得杂交 F_2 ^[139]; 荷包红鲤($2n=100$, ♀)×元江鲤($2n=100$, ♂)的种内近缘杂交中获得了 F_1 , 用杂种 F_1 自交得到了 F_2 ^[140]。上述这些可育品系的形成与本课题组提出的多步法育种技术前半部分中建立源于远缘杂交的可育杂交品系的育种规律是一致的, 然而上述报道都只是个案, 没有形成多步法育种

的共性技术。

7 一步法和多步法育种技术的应用效果和应用前景

以鱼类远缘杂交的遗传和繁殖规律为基础, 本课题组建立的一步法和多步法共性育种关键技术在水产远缘杂交以及近缘杂交育种中都具有普遍指导意义。该遗传规律是针对杂交双亲染色体数目相同与不同的情况, 其杂交范围涵盖了所有杂交类型, 无论是远缘杂交还是近缘杂交都在此范围内, 没有留下没有涉及的地方, 所以该遗传规律具有广泛性。本文中的遗传规律根据双亲染色体的情况, 阐明了所有杂交组合后代的遗传组成, 可以预判杂交后代的形成结果。本文中的遗传规律条理性很强, 告知了杂交后代哪些是相对容易形成的, 哪些是较难的, 哪些是不可行的, 可以有效指导实施者预先设计。如设计双亲染色体数目相等时, 就有可能较容易地获得大量的杂交后代, 避免了杂交后代导致死亡的盲目性, 也就是可以采取一步法育种技术。如设计双亲染色体数目不相等时, 杂种优势的利用最好不要在杂交第一代, 而是放在品系的形成上; 一般来讲需突破杂交后代的生殖隔离难关后去创制可育品系。一旦突破生殖难关即可通过定向培育获得不同类型的四倍体和二倍体鱼品系, 进一步用这些新型鱼品系作为重要的核心亲本制备优良鱼类, 这就是多步法育种技术的实施。

鱼类具有32500多种, 是脊椎动物中种类最多的群体^[10]。物种之间的生殖隔离是普遍存在的, 这是维系生物物种相对稳定和平衡的重要规律, 然而, 自然界中的物种随着时间和空间的变化, 必然会发生老的物种灭亡和新的物种诞生的交替过程, 这种相对稳定和平衡的状态并不是亘古不变的。因此生殖隔离从某种意义上来说是可以被打破的。在鱼类中, 用远缘杂交的方法来创制新的种质资源, 就是用人工的方法再现自然界中在某些特定环境下有可能发生的事件, 也就是通过远缘杂交的方法来形成新的可育品系, 为新的物种的形成奠定重要的基础。

育种是一个寻找和探索在表型和基因型方面发生变异的个体或者群体的过程, 这些具备变异特征的个体或者群体, 有的被直接作为优良品种用于生产, 有的被作为新的种质资源来进一步研制新的优良品种。一步法杂交育种技术和多步法杂交育种技术就是遵循这样的规则。在多步法中, 涉及的新的种质资源就是通过杂交(远缘杂交或近缘杂交)的方法形成的可育品系。

本课题组通过长期的系统研究, 探索出了鱼类远缘杂交的遗传和繁殖规律, 形成了适合于远缘杂交和近缘杂交的一步法育种技术和多步法育种技术, 利用这两种育种技术已研制了一批优良鱼类, 证明这两种技术具有很好的广泛性、科学性和实用性, 通过比较分析, 我们提出的这两种技术与以往的成功杂交育种的事实也是相吻合的, 充分说明这两种技术已具备很好的应用效果, 同时也具备很好的应用前景。

参考文献

- 1 Liu S, Liu Y, Zhou G, et al. The formation of tetraploid stocks of red crucian carp×common carp hybrids as an effect of interspecific hybridization. *Aquaculture*, 2001, 192: 171–186
- 2 楼允东, 李小勤. 中国鱼类远缘杂交研究及其在水产养殖上的应用. *中国水产科学*, 2006, 13: 151–158
- 3 Liu S, Qin Q, Xiao J, et al. The formation of the polyploid hybrids from different subfamily fish crossings and its evolutionary significance. *Genetics*, 2007, 176: 1023–1034
- 4 Liu S J. Distant hybridization leads to different ploidy fishes. *Sci China Life Sci*, 2010, 53: 416–425
- 5 Qin Q, He W, Liu S, et al. Analysis of 5S rDNA organization and variation in polyploid hybrids from crosses of different fish subfamilies. *J Exp Zool*, 2010, 314B: 403–411
- 6 He W, Qin Q, Liu S, et al. Organization and variation analysis of 5S rDNA in different ploidy-level hybrids of red crucian carp×topmouth culter. *PLoS ONE*, 2012, 7: e38976
- 7 Hu J, Liu S, Xiao J, et al. Characteristics of diploid and triploid hybrids derived from female *Megalobrama amblycephala* Yih×male *Xenocypris davidi* Bleeker. *Aquaculture*, 2012, 364-365: 157–164
- 8 Song C, Liu S J, Xiao J, et al. Polyploid organisms. *Sci China Life Sci*, 2012, 55: 301–311

- 9 He W, Xie L, Li T, et al. The formation of diploid and triploid hybrids of female grass carp \times male blunt snout bream and their 5S rDNA analysis. *BMC Genet*, 2013, 14: 110
- 10 Qin Q, Wang Y, Wang J, et al. The autotetraploid fish derived from hybridization of *Carassius auratus* red var. (female) \times *Megalobrama amblycephala* (male). *Biol Reprod*, 2014, 91
- 11 Xiao J, Kang X, Xie L, et al. The fertility of the hybrid lineage derived from female *Megalobrama amblycephala* \times male *Culter alburnus*. *Animal Reproduct Sci*, 2014, 151: 61–70
- 12 Zhang Z H, Chen J, Li L, et al. Research advances in animal distant hybridization. *Sci China Life Sci*, 2014, 57: 889–902
- 13 刘少军. 鱼类远缘杂交. 北京: 科学出版社, 2014
- 14 Wang J, Xiao J, Zeng M, et al. Genomic variation in the hybrids of white crucian carp and red crucian carp: evidence from ribosomal DNA. *Sci China Life Sci*, 2015, 58: 590–601
- 15 Wang J, Ye L H, Liu Q Z, et al. Rapid genomic DNA changes in allotetraploid fish hybrids. *Heredity*, 2015, 114: 601–609
- 16 Xu K, Duan W, Xiao J, et al. Development and application of biological technologies in fish genetic breeding. *Sci China Life Sci*, 2015, 58: 187–201
- 17 Liu S, Luo J, Chai J, et al. Genomic incompatibilities in the diploid and tetraploid offspring of the goldfish \times common carp cross. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2016, 113: 1327–1332
- 18 Chen J, Luo M, Li S, et al. A comparative study of distant hybridization in plants and animals. *Sci China Life Sci*, 2017, 61: 285–309
- 19 Wang S, Ye X, Wang Y, et al. A new type of homodiploid fish derived from the interspecific hybridization of female common carp \times male blunt snout bream. *Sci Rep*, 2017, 7: 4189
- 20 Hubbs C, Drewry G E, Warburton B. Occurrence and morphology of a phenotypic male of a gynogenetic fish. *Science*, 1959, 129: 1227–1229
- 21 Xie J, Zhu Y, Zhang F, et al. Differential gene expression of protein kinases in oocytes between natural gynogenetic silver crucian carp and amphimictic crucian carp. *Chin Sci Bull*, 1999, 44: 1297–1301
- 22 Zhou L, Wang Y, Gui J F. Genetic evidence for gonochoristic reproduction in gynogenetic silver crucian carp (*Carassius auratus gibelio* Bloch) as revealed by RAPD assays. *J Mol Evol*, 2000, 51: 498–506
- 23 Felip A, Zanuy S, Carrillo M, et al. Induction of triploidy and gynogenesis in teleost fish with emphasis on marine species. *Genetica*, 2001, 111: 175–195
- 24 Xie J, Wen J J, Chen B, et al. Differential gene expression in fully-grown oocytes between gynogenetic and gonochoristic crucian carps. *Gene*, 2001, 271: 109–116
- 25 Yang L, Yang S T, Wei X H, et al. Genetic diversity among different clones of the gynogenetic silver crucian carp, *Carassius auratus gibelio*, revealed by transferrin and isozyme markers. *Biochem Genets*, 2001, 39: 213–225
- 26 Wei W H, Zhang J, Zhang Y B, et al. Genetic heterogeneity and ploidy level analysis among different gynogenetic clones of the polyploid gibel carp. *Cytometry*, 2003, 56A: 46–52
- 27 Liu S, Sun Y, Zhang C, et al. Production of gynogenetic progeny from allotetraploid hybrids red crucian carp \times common carp. *Aquaculture*, 2004, 236: 193–200
- 28 Piferrer F, Cal R M, Gómez C, et al. Induction of gynogenesis in the turbot (*Scophthalmus maximus*). *Aquaculture*, 2004, 238: 403–419
- 29 Geng F S, Zhou L, Gui J F. Construction and characterization of a BAC library for *Carassius auratus gibelio*, a gynogenetic polyploid fish. *Animal Genets*, 2005, 36: 535–536
- 30 Morgan A J, Murashige R, Woolridge C A, et al. Effective UV dose and pressure shock for induction of meiotic gynogenesis in southern flounder (*Paralichthys lethostigma*) using black sea bass (*Centropristis striata*) sperm. *Aquaculture*, 2006, 259: 290–299
- 31 Sun Y D, Zhang C, Liu S J, et al. Induction of gynogenesis in Japanese crucian carp (*Carassius cuvieri*). *Acta Geneta Sin*, 2006, 33: 405–412
- 32 Komen H, Thorgaard G H. Androgenesis, gynogenesis and the production of clones in fishes: a review. *Aquaculture*, 2007, 269: 150–173
- 33 Liu S J, Duan W, Tao M, et al. Establishment of the diploid gynogenetic hybrid clonal line of red crucian carp \times common carp. *Sci China Ser C-Life Sci*, 2007, 50: 186–193
- 34 Sun Y D, Tao M, Liu S J, et al. Induction of gynogenesis in red crucian carp using spermatozoa of blunt snout bream. *Prog Nat Sc*, 2007, 17: 163–167
- 35 Wang D, Mao H, Peng J, et al. Discovery of a male-biased mutant family and identification of a male-specific SCAR marker in gynogenetic gibel carp *Carassius auratus gibelio*. *Prog Nat Sci*, 2009, 19: 1537–1544

- 36 Gui J F, Zhou L. Genetic basis and breeding application of clonal diversity and dual reproduction modes in polyploid *Carassius auratus gibelio*. *Sci China Life Sci*, 2010, 53: 409–415
- 37 Liu S, Qin Q, Wang Y, et al. Evidence for the formation of the male gynogenetic fish. *Mar Biotechnol*, 2010, 12: 160–172
- 38 Zhang H, Liu S J, Zhang C, et al. Induced gynogenesis in grass carp (*Ctenopharyngodon idellus*) using irradiated sperm of allotetraploid hybrids. *Mar Biotechnol*, 2011, 13: 1017–1026
- 39 Zhang J, Sun M, Zhou L, et al. Meiosis completion and various sperm responses lead to unisexual and sexual reproduction modes in one clone of polyploid *Carassius gibelio*. *Sci Rep*, 2015, 5: 10898
- 40 Wang J, Liu Q, Luo K, et al. Cell fusion as the formation mechanism of unreduced gametes in the gynogenetic diploid hybrid fish. *Sci Rep*, 2016, 6: 31658
- 41 Stanley J G. Production of hybrid, androgenetic, and gynogenetic grass carp and carp. *Trans Am Fisheries Soc*, 1976, 105: 10–16
- 42 Scheerer P D, Thorgaard G H, Allendorf F W, et al. Androgenetic rainbow trout produced from inbred and outbred sperm sources show similar survival. *Aquaculture*, 1986, 57: 289–298
- 43 Thorgaard G H, Scheerer P D, Hershberger W K, et al. Androgenetic rainbow trout produced using sperm from tetraploid males show improved survival. *Aquaculture*, 1990, 85: 215–221
- 44 Arai K, Ikeno M, Suzuki R. Production of androgenetic diploid loach *Misgurnus anguillicaudatus* using spermatozoa of natural tetraploids. *Aquaculture*, 1995, 137: 131–138
- 45 Babiak I, Dobosz S, Goryczko K, et al. Androgenesis in rainbow trout using cryopreserved spermatozoa: the effect of processing and biological factors. *Theriogenology*, 2002, 57: 1229–1249
- 46 Sun Y, Zhang C, Liu S, et al. Induced interspecific androgenesis using diploid sperm from allotetraploid hybrids of common carp×red crucian carp. *Aquaculture*, 2007, 264: 47–53
- 47 段巍, 覃钦博, 陈松, 等. 用雄核发育方法制备改良异源四倍体鲫鲤群体. 中国科学C辑: 生命科学, 2007, 37: 530–539
- 48 Liu J, Yang G. Changes in copper content of allogynogenetic silver crucian carp after application of copper sulfate to fishponds. *Israeli J Aquacul-Bamidgeh*, 2009, 61: 351–355
- 49 Wang Z W, Zhu H P, Wang D, et al. A novel nucleo-cytoplasmic hybrid clone formed via androgenesis in polyploid gibel carp. *BMC Res Notes*, 2011, 4: 82
- 50 Hong W, Zhang Q. Review of captive bred species and fry production of marine fish in China. *Aquaculture*, 2003, 227: 305–318
- 51 Rezk M A, Smitherman R O, Williams J C, et al. Response to three generations of selection for increased body weight in channel catfish, *Ictalurus punctatus*, grown in earthen ponds. *Aquaculture*, 2003, 228: 69–79
- 52 Kause A, Ritola O, Paananen T, et al. Genetic trends in growth, sexual maturity and skeletal deformations, and rate of inbreeding in a breeding programme for rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture*, 2005, 247: 177–187
- 53 Liu Y G, Chen S L, Li B F, et al. Analysis of genetic variation in selected stocks of hatchery flounder, *Paralichthys olivaceus*, using AFLP markers. *Biochem Systatics Ecol*, 2005, 33: 993–1005
- 54 Ning Y, Liu X, Wang Z Y, et al. A genetic map of large yellow croaker *Pseudosciaena crocea*. *Aquaculture*, 2007, 264: 16–26
- 55 Gheyas A A, Woolliams J A, Taggart J B, et al. Heritability estimation of silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*) harvest traits using microsatellite based parentage assignment. *Aquaculture*, 2009, 294: 187–193
- 56 Zhao Y, Li S, Tang S. Genetic variations among late selected strains and wild populations of blunt snout bream (*Megalobrama amblycephala*) by ISSR analysis. *J Fisheries China*, 2009, 33: 893–900
- 57 Moss S M, Moss D R, Arce S M, et al. The role of selective breeding and biosecurity in the prevention of disease in penaeid shrimp aquaculture. *J Invertebr Pathol*, 2012, 110: 247–250
- 58 桂建芳, 朱作言. 水产动物重要经济性状的分子基础及其遗传改良. 科学通报, 2012, 19: 1719–1729
- 59 Wang H F, Liu X, Su J H, et al. Effects of starvation and subsequent refeeding on growth and biochemical compositions of Gansu Golden Trout. *JAVS*, 2013, 12: 289–294
- 60 Houdebine L M, Chourrout D. Transgenesis in fish. *Experientia*, 1991, 47: 891–897
- 61 Devlin R H. Production and evaluation of transgenic fish for aquaculture. *Australas Biotechnol*, 1998, 8: 222–227
- 62 Maclean N, Laight R J. Transgenic fish: an evaluation of benefits and risks. *Fish Fisheries*, 2000, 1: 146–172
- 63 Hu W, Wang Y, Chen S, et al. Nuclear transplantation in different strains of zebrafish. *Chin Sci Bull*, 2002, 47: 1277

- 64 冯浩, 曾志强, 刘少军, 等. 转基因异源四倍体鲫鲤 F_1 的研究. *遗传学报*, 2002, 29: 434–437
- 65 Wu G, Sun Y, Zhu Z. Growth hormone gene transfer in common carp. *Aquat Liv Res*, 2003, 16: 416–420
- 66 Fu C, Hu W, Wang Y, et al. Avances en el área de los peces transgénicos en la República Popular China. *Rev Sci Tech OIE*, 2005, 24: 299–307
- 67 Rembold M, Lahiri K, Foulkes N S, et al. Transgenesis in fish: efficient selection of transgenic fish by co-injection with a fluorescent reporter construct. *Nat Protoc*, 2006, 1: 1133–1139
- 68 Hu W, Li S, Tang B, et al. Antisense for gonadotropin-releasing hormone reduces gonadotropin synthesis and gonadal development in transgenic common carp (*Cyprinus carpio*). *Aquaculture*, 2007, 271: 498–506
- 69 胡炜, 汪亚平, 朱作言. 转基因鱼生态风险评估及其对策研究进展. *中国科学C辑: 生命科学*, 2007, 37: 377–381
- 70 Dai J, Cui X, Zhu Z, et al. Non-homologous end joining plays a key role in transgene concatemer formation in transgenic zebrafish embryos. *Int J Biol Sci*, 2010, 6: 756
- 71 Hu W, Zhu Z Y. Integration mechanisms of transgenes and population fitness of GH transgenic fish. *Sci China Life Sci*, 2010, 53: 401–408
- 72 于凡, 肖俊, 梁向阳, 等. 转生长激素基因三倍体鲤鱼的快速生长与不育特性. *科学通报*, 2010, 55: 1987–1992
- 73 Guan B, Ma H, Wang Y, et al. Vitreoscilla hemoglobin (VHb) overexpression increases hypoxia tolerance in zebrafish (*Danio rerio*). *Mar Biotechnol*, 2011, 13: 336–344
- 74 Li D, Fu C, Wang Y, et al. The hematological response to exhaustive exercise in “all-fish” growth hormone transgenic common carp (*Cyprinus carpio* L.). *Aquaculture*, 2011, 311: 263–268
- 75 冯浩, 傅永明, 骆剑, 等. 转青鱼生长激素基因异源四倍体鲫鲤. *中国科学: 生命科学*, 2011, 41: 202–209
- 76 Zhong C, Song Y, Wang Y, et al. Growth hormone transgene effects on growth performance are inconsistent among offspring derived from different homozygous transgenic common carp (*Cyprinus carpio* L.). *Aquaculture*, 2012, 356-357: 404–411
- 77 Zhong C, Song Y, Wang Y, et al. Increased food intake in growth hormone-transgenic common carp (*Cyprinus carpio* L.) may be mediated by upregulating Agouti-related protein (AgRP). *General Comp Endocrinol*, 2013, 192: 81–88
- 78 Cao M, Chen J, Peng W, et al. Effects of growth hormone over-expression on reproduction in the common carp *Cyprinus carpio* L.. *General Comp Endocrinol*, 2014, 195: 47–57
- 79 Doyon Y, McCammon J M, Miller J C, et al. Heritable targeted gene disruption in zebrafish using designed zinc-finger nucleases. *Nat Biotechnol*, 2008, 26: 702–708
- 80 Ansai S, Sakuma T, Yamamoto T, et al. Efficient targeted mutagenesis in medaka using custom-designed transcription activator-like effector nucleases. *Genetics*, 2013, 193: 739–749
- 81 Chang N, Sun C, Gao L, et al. Genome editing with RNA-guided Cas9 nuclease in zebrafish embryos. *Cell Res*, 2013, 23: 465–472
- 82 Hruscha A, Krawitz P, Rechenberg A, et al. Efficient CRISPR/Cas9 genome editing with low off-target effects in zebrafish. *Development*, 2013, 140: 4982–4987
- 83 Hwang W Y, Fu Y, Reyon D, et al. Efficient genome editing in zebrafish using a CRISPR-Cas system. *Nat Biotechnol*, 2013, 31: 227–229
- 84 Ansai S, Inohaya K, Yoshiura Y, et al. Design, evaluation, and screening methods for efficient targeted mutagenesis with transcription activator-like effector nucleases in medaka. *Dev Growth Differ*, 2014, 56: 98–107
- 85 Chu L, Li J, Liu Y, et al. Targeted gene disruption in zebrafish reveals noncanonical functions of LH signaling in reproduction. *Mol Endocrinol*, 2014, 28: 1785–1795
- 86 Li M, Yang H, Zhao J, et al. Efficient and heritable gene targeting in tilapia by CRISPR/Cas9. *Genetics*, 2014, 197: 591–599
- 87 Liu Y, Luo D, Lei Y, et al. A highly effective TALEN-mediated approach for targeted gene disruption in *Xenopus tropicalis* and zebrafish. *Methods*, 2014, 69: 58–66
- 88 Tang H, Liu Y, Luo D, et al. Thekiss/kissr systems are dispensable for zebrafish reproduction: evidence from gene knockout studies. *Endocrinology*, 2014, 156: 589–599
- 89 Chakrapani V, Patra S K, Panda R P, et al. Establishing targeted carp TLR22 gene disruption via homologous recombination using CRISPR/Cas9. *Dev Comp Immunol*, 2016, 61: 242–247
- 90 Chiang Y A, Kinoshita M, Maekawa S, et al. TALENs-mediated gene disruption of myostatin produces a larger phenotype of medaka with an apparently compromised immune system. *Fish Shellfish Immunol*, 2016, 48: 212–220
- 91 Qin Z, Li Y, Su B, et al. Editing of the luteinizing hormone gene to sterilize channel catfish, *Ictalurus punctatus*, using a modified zinc finger nuclease technology with electroporation. *Mar Biotechnol*, 2016, 18: 255–263

- 92 Shu Y, Lou Q, Dai Z, et al. The basal function of teleost prolactin as a key regulator on ion uptake identified with zebrafish knockout models. *Sci Rep*, 2016, 6: 18597
- 93 Zhong Z, Niu P, Wang M, et al. Targeted disruption of *sp7* and *myostatin* with CRISPR-Cas9 results in severe bone defects and more muscular cells in common carp. *Sci Rep*, 2016, 6: 22953
- 94 Feng K, Luo H, Li Y, et al. High efficient gene targeting in rice field eel *Monopterus albus* by transcription activator-like effector nucleases. *Sci Bull*, 2017, 62: 162–164
- 95 Chen J, Wang W, Tian Z, et al. Efficient gene transfer and gene editing in sterlet (*Acipenser ruthenus*). *Front Genet*, 2018, 9: 117
- 96 方琼玖, 桂建芳. 异育银鲫“中科5号”有望抵抗鳃出血病. *海洋与渔业*, 2017, 12: 23
- 97 Karpechenko G. The production of polyploid gametes in hybrids. *Hereditas*, 1927, 9: 349–368
- 98 刘祖洞. 遗传学. 北京: 高等教育出版社, 1991
- 99 Rieseberg L H, van Fossen C, Desrochers A M. Hybrid speciation accompanied by genomic reorganization in wild sunflowers. *Nature*, 1995, 375: 313–316
- 100 Rieseberg L H, Raymond O, Rosenthal D M, et al. Major ecological transitions in wild sunflowers facilitated by hybridization. *Science*, 2003, 301: 1211–1216
- 101 Cossins A R, Crawford D L. Fish as models for environmental genomics. *Nat Rev Genet*, 2005, 6: 324–333
- 102 Zhou Y, Ren L, Xiao J, et al. Global transcriptional and miRNA insights into bases of heterosis in hybridization of *Cyprinidae*. *Sci Rep*, 2015, 5: 13847
- 103 Ren L, Tang C, Li W, et al. Determination of dosage compensation and comparison of gene expression in a triploid hybrid fish. *BMC Genom*, 2017, 18: 38
- 104 Ren L, Li W, Tao M, et al. Homoeologue expression insights into the basis of growth heterosis at the intersection of ploidy and hybridity in *Cyprinidae*. *Sci Rep*, 2016, 6: 27040
- 105 Ren L, Cui J, Wang J, et al. Analyzing homoeolog expression provides insights into the rediploidization event in gynogenetic hybrids of *Carassius auratus* red var. \times *Cyprinus carpio*. *Sci Rep*, 2017, 7: 13679
- 106 Liu Z, Zhou Y, Liu S, et al. Characterization and dietary regulation of oligopeptide transporter (PepT1) in different ploidy fishes. *Peptides*, 2014, 52: 149–156
- 107 Zhou Y, Zhong H, Liu S, et al. Elevated expression of Piwi and piRNAs in ovaries of triploid crucian carp. *Mol Cell Endocrinol*, 2014, 383: 1–9
- 108 Duan W, Xu K, Hu F, et al. Comparative proteomic, physiological, morphological, and biochemical analyses reveal the characteristics of the diploid spermatozoa of allotetraploid hybrids of red crucian carp (*Carassius auratus*) and common carp (*Cyprinus carpio*). *Biol Reprod*, 2016, 94
- 109 刘筠. 中国养殖鱼类繁殖生理学. 北京: 农业出版社, 1993
- 110 Long Y, Liu S, Huang W, et al. Comparative studies on histological and ultra-structure of the pituitary of different ploidy level fishes. *Sci China Ser C-Life Sci*, 2006, 49: 446–453
- 111 Long Y, Tao M, Liu S, et al. Differential expression of *Gnrh2*, *Gth β* , and *Gthr* genes in sterile triploids and fertile tetraploids. *Cell Tissue Res*, 2009, 338: 151–159
- 112 Long Y, Zhong H, Liu S, et al. Molecular characterization and genetic analysis of *Gnrh2* and *Gth β* in different ploidy level fishes. *Prog Nat Sci*, 2009, 19: 1569–1579
- 113 何周玲, 刘少军, 肖军, 等. 翘嘴鲌及其亲本肌肉营养成分分析. *水产学报*, 2014, 38: 1786–1792
- 114 刘庆峰, 王静, 肖军, 等. 合方鲫及其亲本肌肉营养成分分析. *水产学报*, 2017, 41: 1133–1139
- 115 Schwartz F J. World literature to fish hybrids with an analysis by family, species, and hybrid: supplement 1. NOAA Technical Report NMFS SSRF, 1981, 750
- 116 徐兴川. 国外罗非鱼种间杂交全雄鱼的研究概况. *水产科技情报*, 1984, 5: 28–31
- 117 王楚松, 夏德全, 胡玫, 等. 奥尼鱼 (*S. nilotica* \times *S. aureo*) 杂种优势利用的研究. *淡水渔业*, 1989, 6: 14–15
- 118 Dunham R A, Argue B J. Seiniability of channel catfish, blue catfish, and their F_1 , F_2 , F_3 , and backcross hybrids in earthen ponds. *Prog Fish-Cultur*, 1998, 60: 214–220
- 119 Gaylord T G, Gatlin Iii D M. Dietary lipid level but not l-carnitine affects growth performance of hybrid striped bass (*Morone chrysops* \times *M. saxatilis*). *Aquaculture*, 2000, 190: 237–246

- 120 唐国盘, 曾春芳, 齐子鑫, 等. 福寿鱼的生物学特性及养殖前景. 水生态学杂志, 2006, 26: 70-71
- 121 周丽斌, 许冬梅, 侯玉兰. 淡水鱼养殖新品种——黄金鲫. 科学种养, 2008, 9: 50
- 122 李华. 杂交鲃“先锋1号”. 农村百事通, 2013, 22: 47
- 123 钱叶周, 吴超, 赵金良, 等. 秋浦杂交斑鳊. 中国水产, 2016, 2: 58-60
- 124 张海发, 林浩然, 张勇, 等. 杂交“虎龙斑”的培育方法. 中国专利, CN201010249402.7, 2014
- 125 Wohlfarth G W, Moav R, Hulata G. A genotype-environment interaction for growth rate in the common carp, growing in intensively manured ponds. *Aquaculture*, 1983, 33: 187-195
- 126 Hulata G. A review of genetic improvement of the common carp (*Cyprinus carpio L.*) and other cyprinids by crossbreeding, hybridization and selection. *Aquaculture*, 1995, 129: 143-155
- 127 楼允东. 鱼类育种学. 北京: 中国农业出版社, 2009
- 128 蒙艳飞, 韦慕兰. 兴国红鲤与散鳞镜鲤纯种的选育. 北京农业, 2011, 9: 71
- 129 张建森, 孙小昇. 荷元鲤是优良的杂交鲤. 中国水产, 1988, 7: 43
- 130 李传武. 名贵优质鱼类养殖技术系列(之十)——芙蓉鲤. 当代水产, 1994, 10: 29-30
- 131 金万昆, 赵建英, 杨建新, 等. 津新鲤2号. 中国水产, 2016, 2: 61-63
- 132 石峰, 张劲松, 赵兰英, 等. 大菱鲆“丹法鲆”与普通大菱鲆养殖效果对比试验. 中国水产, 2014, 4: 60-61
- 133 喻华. 斑点叉尾鲴“江丰1号”. 农村百事通, 2016, 14: 38
- 134 李思发, 颜标, 蔡完其, 等. 尼罗罗非鱼与萨罗罗非鱼正反交鱼自繁后代F₂耐盐性, 生长性能及亲本对杂种优势贡献力的评估. 水产学报, 2008, 32: 335-341
- 135 魏继海, 赵金良, 吴俊伟, 等. 尼罗罗非鱼(♀)×萨罗罗非鱼(♂)杂交F₂与F₃群体遗传特征的微卫星分析. 南方水产科学, 2016, 12: 30-35
- 136 卢薛, 孙际佳, 王海芳, 等. 大眼鳊与翘嘴鳊正反交及其正交子代自交的胚胎发育观察. 中国水产科学, 2013, 20: 975-981
- 137 袁勇超, 梁旭方, 田昌绪, 等. 翘嘴鳊, 斑鳊杂交子代F₁及其自交子代F₂胚胎发育的研究及鉴定. 湖北农业科学, 2014, 53: 4920-4923
- 138 李传阳, 许淼洋, 赵金良, 等. 斑鳊(♀)×鳊鱼(♂)杂交后代遗传特征的微卫星分析. 水产科学, 2014: 97-102
- 139 高俊生, 孙效文, 梁利群. 柏氏鲤与荷包红鲤抗寒品系杂交子二代的RAPD分析. 上海水产大学学报, 2006, 15: 414-418
- 140 张建森. 荷包红鲤与元江鲤正反杂交, 回交及F₂经济效益的研究. 水产学报, 1985, 9: 375-382