



鳊鱼生殖生长调控与良种培育技术研究进展*

刘士琰, 林嘉琪, 李美惠, 苏玉芹, 李水生, 李桂峰, 林浩然, 张勇

中山大学生命科学学院 / 广东省水生经济动物良种繁育重点实验室, 广东 广州 510275

摘要: 鳊鱼分布在东亚国家, 是我国主要养殖淡水鱼类, 具有重要的经济价值。近年来, 随着全基因组测序的完成, 鳊鱼生殖生长遗传基础被逐步揭示。研究人员在鳊鱼中开发了性别染色体分子标记, 实现了性别控制育种; 开展了细胞工程育种, 获得多倍体鱼; 进行生长选育和饲料驯化, 培育出了多个鳊鱼优良新品种。本文结合自己研究团队的工作, 对鳊鱼生殖生长调控机制和良种培育技术进行了总结整理, 并讨论了遗传育种方法的应用现状, 以期为鳊鱼乃至经济鱼类产业的发展提供方向和目标性思考。

关键词: 鳊鱼; 性别决定; 生殖生长; 良种培育

中图分类号: S96 文献标志码: A 文章编号: 2097-0137(2025)01-0116-09

Progress in the studies of mandarin fish reproductive manipulation, growth regulation and breeding technology

LIU Shiyan, LIN Jiaqi, LI Meihui, SU Yuqin, LI Shuisheng, LI Guifeng, LIN Haoran, ZHANG Yong

School of Life Sciences / Guangdong Provincial Key Laboratory of Aquatic Economic Animal Breeding, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275, China

Abstract: The mandarin fish is a freshwater fish distributed in East Asian countries, and is one of the important economic fish in China. In recent years, with the completion of genome sequencing, the genetic basis of reproductive growth of mandarin fish has been gradually revealed. The researchers developed a molecular marker of sex chromosome in mandarin fish to realize sex-controlled breeding. Polyploid fish was obtained by cell engineering breeding in mandarin fish. Several excellent new varieties have been cultivated by growth selection and feed domestication in mandarin fish. Combined with the studies in our research team, this paper summarizes the reproductive and growth regulation mechanism of mandarin fish and improved seed cultivation technology, and discusses the application status of breeding methods, in an effort to provide a direction and thinking for the development of mandarin fish and other economic fish industry.

Key words: mandarin fish; sex determination; reproductive growth; improved seed cultivation

鳊鱼, 又称桂鱼、鳌花、桂花, 隶属于鲈形目(Perciformes)、鳊科(Siniperidae)、鳊亚科(Siniperinae)(Gosline et al., 1966; Jordan et al., 1910; 赵金良等, 2005), 是分布在东亚国家的淡水

鱼类, 在中国主要分布在长江和珠江流域(梁旭方, 1996)。鳊鱼在我国有10个原始种群, 相比于其他种, 翘嘴鳊(*Siniperca chuatsi*)、斑鳊(*Siniperca scherzeri*)及大眼鳊(*Siniperca kneri*)的体

* 收稿日期: 2024-06-28 录用日期: 2024-08-15 网络首发日期: 2024-10-29

基金项目: 广东省科技计划项目(2023B1212060023);

省级乡村振兴战略专项资金种业振兴项目(2022-SPY-00-004)

作者简介: 刘士琰(1999年生), 男; 研究方向: 分子遗传育种; E-mail: liushy88@mail2.sysu.edu.cn

通信作者: 张勇(1978年生), 男; 研究方向: 水生经济动物繁殖与育种; E-mail: lsszy@mail.sysu.edu.cn

全文阅读



ZR20240215

型较大, 是最为常见的种类。目前, 鳊鱼养殖产业在中国飞速发展, 做好鳊鱼的生殖生长调控, 培育优良新品种, 是促进鳊鱼养殖产业的绿色健康发展的重要基础。本文以翘嘴鳊为主, 对鳊鱼的遗传学基础、生殖生长调控和良种培育技术等方面取得的研究成果和重要进展进行总结和归纳, 以期对鳊鱼和其他经济鱼类养殖产业的发展提供思考。

1 鳊鱼遗传学相关研究进展

1.1 鳊鱼基因组学

全基因组序列的破译是解析和改良生物重要遗传性状的基础。He et al. (2020)率先获得并公布了翘嘴鳊、大眼鳊、斑鳊和白头鳊鱼(*Coreoperca whiteheadi*)的全基因组序列, 并进一步组装获得了翘嘴鳊的24对染色体, 这为鳊鱼遗传性状的解析和种质创新工作提供了重要的基础数据。本研究团队通过开发翘嘴鳊性染色体特异性分子标记, 对翘嘴鳊XY雄鱼进行了第三代Pacbio高通量测序, 结合二代测序数据和Hi-C数据, 成功组装获得了翘嘴鳊X和Y性染色体(韩崇, 2022)。

1.2 鳊鱼性别决定机制

不同于其他高等脊椎动物, 鱼类的性别决定基因多种多样且在种属间差异极大。杨春等首先对翘嘴鳊染色体核型进行了观察, 但在48条染色体中未发现明显形态差异的性染色体(杨春等, 1999)。我们在翘嘴鳊基因组测序和组装完成的基础上, 将获得的翘嘴鳊X和Y染色体进行序列比对, 并进一步进行性别性状的GWAS分析。结果显示, X和Y染色体两者的同源序列比例高达98.15%, 性别相关的SNP位点显著富集于性染色体并且集中分布在性染色体0~2 Mb的范围内。对性染色体差异序列注释后我们发现了仅存在于Y染色体上的*amhy*基因。进一步对*amhy*进行全长克隆和序列比对, 发现与*amh*基因相比, *amhy*在编码区的起始端出现大片段序列的缺失。在翘嘴鳊孵化后5~30 d的早期性腺中, *amhy*基因仅在精巢中被检测到表达, 并且其表达量在5~13 d内逐步升高, 在13 d达到峰值后表达量下降, 在20~30 d内表达量极低。我们通过CRISPR/Cas9技术获得了翘嘴鳊*amhy*基因的纯和突变体雄鱼, 该鱼性腺发育为卵巢, 并且呈现出偏向雌性的基因表达模式。这证明*amhy*基因是翘嘴鳊的性别决定基因(韩崇, 2022)。

1.3 鳊鱼遗传连锁图谱

利用遗传连锁图谱, 可以将表型性状与标记

间进行连锁分析以确定QTL在染色体上的位置、效应, 进而实现性状相关基因的挖掘。近年来, 研究人员分别基于ddRAD-Seq(Double digest restriction-site associated DNA)和GBS(Genotyping-by-Sequencing)技术测序, 构建了翘嘴鳊高密度遗传连锁图谱, 均获得了24个连锁群(Sun et al., 2017; 李泽, 2020; Guo et al., 2021)。其中, Sun et al. (2017)利用构建的高密度遗传连锁图谱在LG23连锁群中鉴定到1个显著与性别决定相关的数量性状基因座(QTL), 该基因座有5个标记支持。随后, 李泽(2020)通过高密度遗传图谱鉴定获得了与翘嘴鳊体长、体质量和体高3个生长性状相关联的11个QTL, 还在LG18和LG21中分别检测到2个抗鱼类传染性脾肾坏死病(ISKNV)相关性状的QTL, 通过进一步的实验证实基于这2个QTL设计的标记可与抗ISKNV性状显著相关。

1.4 鳊鱼经济性状相关的分子标记

生长是鱼类育种工作中最重要的经济性状。研究人员先后在鳊鱼中进行了生长相关基因序列的关联分析, 为揭示生长性状遗传机制提供了依据。Wang et al. (2013)采用高分辨率融化法在鳊鱼科胰岛素样生长因子I(*igf-I*)基因中鉴定到2个与鳊鱼科体质量、体宽显著相关的SNP位点, 随后又在胰岛素样生长因子II(*igf-II*)基因和生长激素(*gh*)基因中共鉴定到5个SNP位点(王海芳, 2014)。Sun et al. (2015, 2019)在极端群体中筛选获得了6个与生长性状相关的SSR位点, 随后又通过构建的翘嘴鳊高密度遗传连锁图谱确定到*gh*基因, 通过基因分型和生长性状相关性分析后获得了与生长性状显著相关的4个SNP位点和1个SSR位点。此外, 研究人员还在翘嘴鳊肌肉生长抑制素基因(*mstn*)、雷帕霉素靶蛋白基因(*mtor*)和肌球蛋白重链基因(*myh*)中都鉴定获得了与生长性状显著相关的SNP位点(Dong et al., 2019; 范旺远, 2023)。这些结果证明, 鳊鱼生长性状受到多个基因的调控。得益于高通量测序技术的发展, 全基因组关联分析(GWAS)技术有了极大的改进, 实现了在生物体中大规模地识别SNP变异。Zhou et al. (2022)在翘嘴鳊中首次进行了生长性状的GWAS研究, 并获得了11个与生长性状显著相关的SNP位点。同样的, Liu et al. (2024)基于翘嘴鳊体质量、体长、全长、体高和体厚这5个生长性状也进行了GWAS研究, 最终鉴定到6个与目标性状均显著相关的SNP位点, 接着在显著关联位点±500 kb的区域中筛选到多个与生长相关的候选基因。

天然活饵料鱼的解决为鳊鱼养殖发展提供了

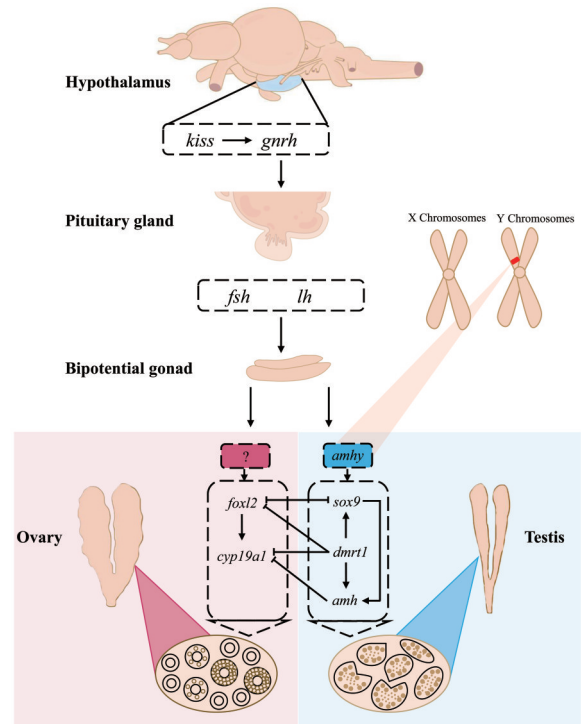
保障,但限制了鳊鱼养殖的时间和空间,目前广东省已率先开展鳊鱼驯食饲料的研究。实践证明,用饲料养殖鳊鱼可以大幅降低了养殖成本,减少病害发生(李燕等,2014)。因此针对鳊鱼的摄食和消化性状进行分子标记的筛选意义重大。梁旭方团队(Yi et al., 2013; Sun et al., 2014; Cheng et al., 2015; Li et al., 2022)在鳊鱼中通过对胃蛋白酶原(*pep*)、神经肽Y(*npv*)、蛋白磷酸酶1基因(*pp1*)和脑啡肽原基因(*penk1/2/3/4*)等摄食相关基因进行克隆和关联分析,在这些基因中均筛选到了易驯食饲料性状相关的SNP位点。我们对200条易驯食饲料鳊鱼和200条不易驯食饲料鳊鱼进行了GWAS分析,在LG23连锁群中筛选到2个与易驯食性状显著相关的SNP位点,该位点与胃蛋白酶原(*pep*)基因相关联,也进一步佐证了胃蛋白酶原在鳊鱼摄食调控中的重要作用(未发表)。

2 鳊鱼生殖生长调控机制研究进展

2.1 鳊鱼生殖调控

鱼类的生殖活动主要受到“下丘脑-垂体-性腺”轴(HPG轴)的调控。我们对翘嘴鳊下丘脑、垂体、精巢和卵巢进行了转录组测序分析,鉴定到大量鳊鱼生殖内分泌调控基因,如 *kiss1*、*kiss2*、*gnrh1*、*gnrh2*、*gnrh3*、*adcyp1*、*acvr1*、*acvr1b*、*acvr2a*、*inhba*、*inhbb*等,并根据实验结果建立了翘嘴鳊的生殖相关基因调控模式图(Zhu et al., 2021)(图1)。进一步对翘嘴鳊雌激素受体(*ers*)、雌激素相关受体(*errs*)和雄激素受体(*ars*)进行了基因表达分析,结果表明翘嘴鳊类固醇激素受体在不同发育阶段起主要作用的受体不同(Ouyang et al., 2021; Liu et al., 2022)。此外,我们还基于基因组、转录组数据对翘嘴鳊生长转化因子- β (TGF- β)基因家族进行了鉴定和不同发育阶段的表达分析。结果表明,大多数TGF- β 基因家族成员在性腺发育过程中表现出阶段特异性和/或性别二态表达,因此我们认为TGF- β 信号通路成员可能同样参与翘嘴鳊的生殖调控(Liu et al., 2023)。

鱼类作为低等脊椎动物,其生殖受到环境因素的影响,可通过环境调控改变繁殖策略。叶金明等(2014,2015)通过对翘嘴鳊亲鱼采取降低温度和减少光照的生态调控,突破了翘嘴鳊反季节人工繁殖,并在5、7、9月利用促黄体生成素释放激素和多潘立酮实现了翘嘴鳊1年3次的人工繁育。我们同样在非繁殖季节进行了翘嘴鳊亲鱼高温培育[(养殖水温(25 \pm 1) $^{\circ}$ C]和催产素注射诱导(促黄体生成素释放激素6 μ g/kg,多潘立酮4 mg/kg),



雌性和雄性相关的高表达基因分别在红框和蓝框中,箭头表示促进作用,横线表示抑制作用。

图1 翘嘴鳊生殖相关基因调控模式

Fig. 1 Regulation patterns of reproduction-related genes in mandarin fish

最终也实现了反季节繁殖,受精卵孵化率高达83.23%。以上的研究为鳊鱼全年繁殖生产奠定了基础,有利于促进鳊鱼产业的发展。

2.2 鳊鱼性别分化

通常认为,鱼类性腺分化之前的这段时期是“不稳定期”,在组织学上则是鉴别到雌雄差异前的时期(Piferrer, 2001)。“不稳定期”的性腺对基因表达的变化和外源激素刺激极为敏感,也是实现性别人工控制的最佳时期。因此,我们对翘嘴鳊各个发育时期的性腺组织学和性别相关基因表达进行了系统的研究。在翘嘴鳊性腺组织学形态上,孵化后21 d的精巢和卵巢中出现原始生殖细胞(PGCs);孵化后26 d时,性腺出现了形态学分化,卵巢中存在卵巢腔,精巢中存在输精管;孵化后36 d时,精巢卵巢首次出现了细胞学特征的差异,卵巢中发育出卵母细胞,精巢中发育出精原细胞;随后,卵母细胞和精原细胞的数量快速增加,最终在达到性成熟后出现成熟的卵子和精子(Zhu et al., 2022)。

随后,我们继续对翘嘴鳊性别分化早期性腺进行了转录组测序和基因定量表达分析,鉴定到雌性相关基因 *foxl2*、*cyp19a1a*等,雄性相关基因

dmrt1、*gsdf*、*amh*、*amhy*等。雌、雄相关基因分别在孵化后15 d的卵巢或精巢中显著上调表达, 这表明孵化后15 d是翘嘴鳊在基因层面上性别分化的关键时间点(图2)(韩崇, 2022)。同样的, 实验证明翘嘴鳊孵化后15~60 d这段时间内, 使用适

宜浓度的甲基睾酮(MT)或雌二醇(E2)对其进行诱导, 可分别实现100%雌转雄和雄转雌的性别逆转(Zhu et al., 2022; Liu et al., 2023)。我们的研究为翘嘴鳊性别调控育种打下了良好的基础, 也为其他经济鱼类的性控育种工作提供了参考。

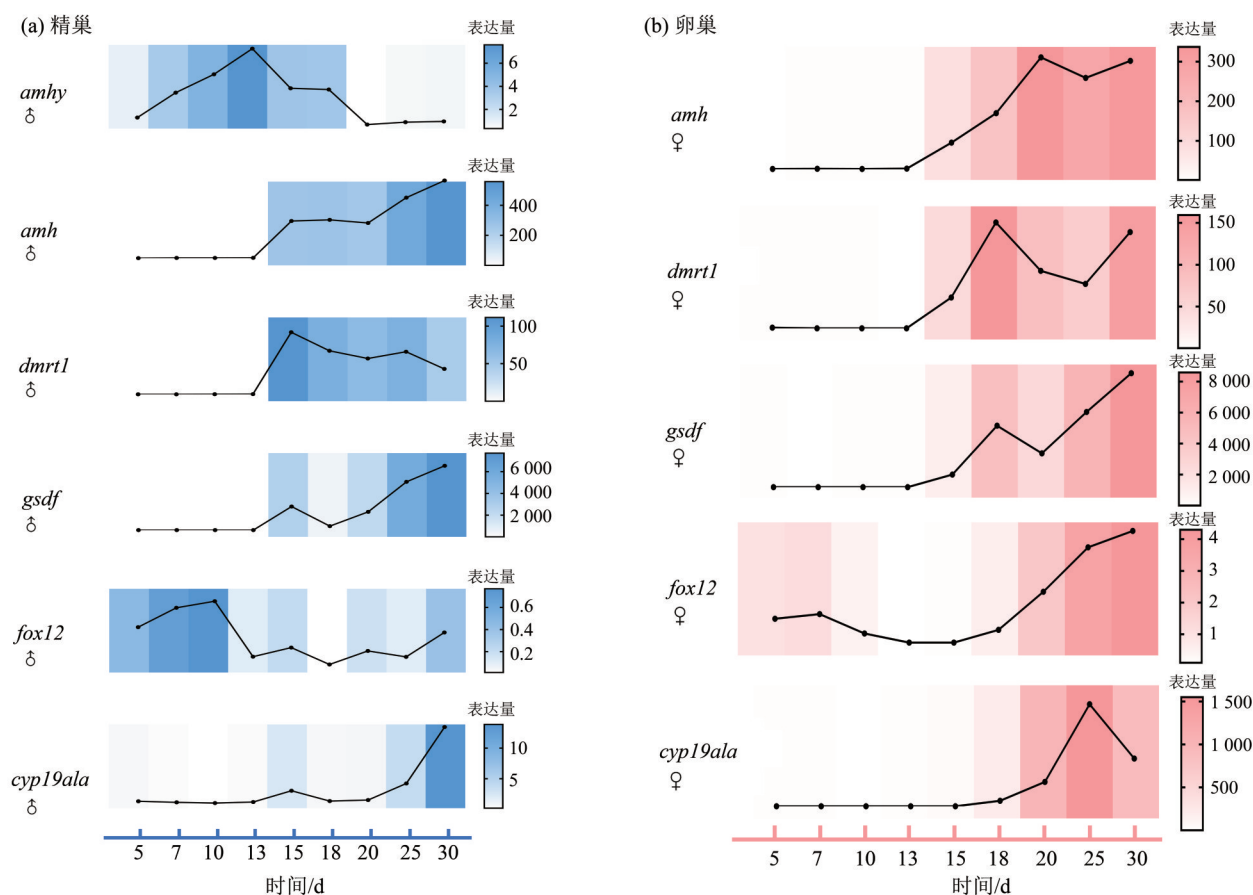


图2 翘嘴鳊生殖相关基因在发育早期性腺中的表达量

Fig. 2 Expression of reproduction-related genes in gonads of *Siniperca chuatsi* during early development

2.3 鳊鱼生长调控

鱼类的生长主要受到生长激素/胰岛素生长因子轴(*Gh-Igf*轴)和肌肉生长调控相关基因的调控(Moriyama et al., 2000; Zhang et al., 2009)。翘嘴鳊是鳊鱼中生长最快的种类, 在相同养殖条件下, 翘嘴鳊生长速度比大眼鳊和斑鳊快约5倍(李骏珉等, 1987)。研究人员对翘嘴鳊、大眼鳊和斑鳊*gh*基因进行了克隆和多态性分析, 发现*gh*基因多样性以种间多样性形式存在(刘峰, 2007)。Sun et al. (2019)认为*gh*基因的表达与生长性状显著相关。同样的, 在翘嘴鳊“华康2号”的五代选育群体中, *gh*基因的表达也表现出与生长性状的显著关联(范旺远, 2023)。王海芳(2014)运用比较基因组学和PCR技术在鳊鱼属的胰岛素生长因子-1(*igf-1*)和胰岛素生长因子-2(*igf-2*)中均发现了与生

长显著相关的多态性位点, 证明两者参与了鳊鱼属的生长调控。Chen et al. (2019)对饥饿处理下的翘嘴鳊胰岛素生长因子-1受体(*igflr1*和*igflr2*)进行了表达量分析, 发现饥饿处理下两者在肌肉和肝脏中的表达均升高, 恢复饲喂后两者恢复到饥饿处理前的水平, 这为翘嘴鳊营养状况与生长发育相关基因表达之间的联系提供了证据。Yao et al. (2024)基于翘嘴鳊基因组数据对胰岛素样生长因子结合蛋白基因家族(*igfbps*)进行了鉴定和表达分析, 结果显示, 翘嘴鳊发育早期*igfbp-1a/b*表达随发育显著升高, 表达趋势与*igfl*强烈相似; 翘嘴鳊成鱼血清Gh含量与肝脏*igfbp-2a/b*、*-4*表达水平呈正相关。这表明*igfbps*基因家族部分成员参与了翘嘴鳊的生长调控。除参与*Gh-Igf*轴调控的基因外, 研究人员还陆续发现了与翘嘴鳊优势生长显著相

关的两个肌球蛋白重链基因即 *myh-7a* 和 *mhy-7b*、肌肉生长抑制素基因(*mstn*)和雷帕霉素靶基因蛋白基因(*mtor*)等等(Dong et al., 2019; 范旺远, 2023)。

近年来,借助高通量测序技术,研究人员得以筛选到更广泛的翘嘴鲌生长相关基因及通路。Tian et al.(2016)对孵化后 30 和 180 d 不同体型的翘嘴鲌进行了转录组测序,对体型呈现显著差异的个体进行差异表达基因分析,发现这些基因参与 *Gh-Igf* 轴、细胞增殖和分化、食欲控制等通路。我们同样利用转录组测序技术对 3 月龄体型差异显著的两个群体进行了差异基因分析,结果显示这些差异基因参与了 *Gh-Igf* 通路、蛋白质合成、核糖体合成和能量代谢等通路(Liu et al., 2020)。Zhou et al.(2022)首次对翘嘴鲌生长性状进行了 GWAS 分析,在生长相关 QTL 中鉴定出 65 个参与骨分化、生长和发育、细胞分裂和神经发生的生长相关候选基因,其中 *asns*、*tg*、*mkk6*、*htra1*、*rnf213*、*ttn*、*tgfbr2* 和 *nck2* 基因被证明与生长、脂肪、肌肉和骨骼形成密切相关。随后,我们也对翘嘴鲌重要生长性状进行了 GWAS 分析,在生长显著关联位点 ± 500 kb 区域内筛选到 AKT 丝氨酸/苏氨酸激酶 2(*akt2*)、细胞周期素 T2(*ccnt2*)、红细胞膜蛋白带 4.1 like 2(*epb41l2*)和钙调蛋白(CaM)-赖氨酸 N-甲基转移酶基因(*camkmt*)等生长相关的候选基因(未发表)。以上研究对鱼类经典的生长调控基因和生信分析得到的新基因进行了探索,为翘嘴鲌生长调控通路的完整揭示奠定了基础,对养殖产业的发展具有重大意义。

2.4 翘嘴鲌摄食调控

翘嘴鲌食性极为特殊,自开口起终生仅摄食活鱼,拒绝摄食配合饲料或死鱼,这为大规模养殖生产带来了不便。为了降低养殖成本,选育易摄食饲料的翘嘴鲌群体,自 20 世纪 50 年代开始,国内外的学者就翘嘴鲌摄食调控机制和翘嘴鲌驯食技术展开了一系列的研究。自梁旭方(1995a)首次成功实现了翘嘴鲌驯食人工饲料,研究人员在此基础上对驯食频率、驯食条件、驯食流程等进行了改进,总结出了较为完善的翘嘴鲌驯食技术(钱国英, 1998; Dou et al., 2018)。

随后,研究人员进一步对翘嘴鲌摄食调控机制进行了深入研究。鱼类的摄食活动最初是由感觉器官对内、外环境进行信息接收,信息以神经冲动形式被传递到中枢神经系统,信息经分析整合后被传递到效应器,最终使鱼体进行摄食活动(Ishimaru et al., 2005)。在每个环节中,都有一系列内分泌因子和相关基因进行调控。何珊(2014)

基于转录组测序对易摄食死鱼和不易摄食死鱼的个体进行了数字基因表达谱分析,认为参与摄食调控的通路主要分为视觉通路、昼夜节律通路、食欲调控通路和学习记忆通路。在翘嘴鲌视觉调控通路中,研究人员发现翘嘴鲌主要依靠视觉进行捕食,在视觉受到限制时则依靠侧线(梁旭方, 1995b)。另外,翘嘴鲌对光的敏感性极强,并且缺少明视视觉,因此喜在黑暗环境下摄食(Liang et al., 1998; Lv et al., 2019)。易摄食死鱼和不易摄食死鱼的肝脏和脑组织转录组比对结果显示,易摄食死鱼个体的细胞视黄醇结合蛋白基因(*crbp*)、全反式视黄醇脱氢酶基因(*rdh8*)、视网膜 G 蛋白耦合受体基因(*rgr*)的表达量显著升高,鸟氨酸环化酶基因(*gc*)的表达量则降低(何珊, 2014)。这些结果表明趋光性高、视觉能力强的翘嘴鲌群体更易实现饲料驯化。在翘嘴鲌昼夜节律通路中, Song et al.(2017)对翘嘴鲌进行不同光照处理后发现在 11 h 光照、13 h 黑暗处理下,前促生长激素释放多肽原基因(*preproghrelin*)的表达显著升高,促进了翘嘴鲌的摄食。同样的,研究人员发现翘嘴鲌的摄食强度与光照强度呈现负相关关系,在全黑暗环境下翘嘴鲌的摄食强度最大(李修峰等, 2005)。因此,在养殖过程中对翘嘴鲌进行适当的光照控制可促进其摄食,提高生产效率。在翘嘴鲌食欲调控通路中,梁旭方团队(Yi et al., 2013; Cheng et al., 2015; 窦亚琪等, 2020; Li et al., 2022)通过基因克隆和表达分析、高通量测序等方法先后在翘嘴鲌中发现了参与食欲调控的基因,如神经肽 Y 基因(*npy*)、脑啡肽原基因(*penk*)、丝氨酸/苏氨酸蛋白磷酸酶 1 基因(*ppl*)、胃蛋白酶原基因(*pep*)、淀粉酶基因(*amy*)、胰蛋白酶基因(*try*)、生长激素(*gh*)等,在某些基因中存在与易驯食性状相关联的 SNP 分子标记,这些标记可实现易驯化群体的快速筛选。在翘嘴鲌学习记忆通路中, Peng et al.(2019)发现未驯化的翘嘴鲌可以向已被驯化的翘嘴鲌学习如何摄食死鱼,这一现象归因于学习相关基因——即刻早期基因(*c-fos*)和食欲控制基因——前阿片黑素原细胞皮质激素基因(*pomc*)之间的相互作用,使其获得新的摄食习惯,从而大大提高驯化速度。

3 翘嘴鲌良种培育技术研究进展

3.1 翘嘴鲌选择育种

选择育种是指基于表型从野生或人工培育群体选择具有优良性状的个体作为亲本,通过连续几代的培育和重复性选择,直至形成新的品种(系)(陈松林等, 2023)。为培育生长速度快的翘嘴鲌新品

种,华中农业大学研究团队自2005年从江西、湖南和湖北流域挑选了1800尾体型标准、体质量大于0.75 kg的健康野生翘嘴鳊,用于构建基础群体。经过连续5代对生长性状的选育,获得了遗传多样性较高、生长速度快、个体间体型差异小的翘嘴鳊“华康1号”(品种登记号:GS-01-001-2014)。2011—2013年,翘嘴鳊“华康1号”在不同地区进行了养殖对比试验,结果显示,与普通翘嘴鳊群体相比,“华康1号”的生长速度均提高了18%以上。

在“华康1号”的基础上,中国水产科学研究院珠江水产研究所以600尾秋浦河、洞庭湖收集的野生翘嘴鳊和“华康1号”为亲本,以生长速度和成活率为目标性状,进行了4代的家系选育,培育获得了翘嘴鳊“广清1号”品种登记号:GS-01-003-2021)。Sun et al.(2022)通过生物学评估结果显示,鳊鱼F1~F4遗传增益分别为6.94%~17.25%,平均遗传增益12.14%。经过生产养殖实验,“广清1号”比“华康1号”展现出更快的生长速度和更高的成活率,“广清1号”的平均生长速度比对照组提高了16.3%。

3.2 鳊鱼杂交育种

杂交指不同基因型的个体通过交配获得新个体的过程(楼允东,2007)。杂交育种常被用于培育生长速率快、抗病性强、质量优的新品种,同时也是防止种质退化的有效手段。研究人员在鳊鱼类中开展了科间和种间的远缘杂交,获得了不同性状的新种群(俞菊华等,2003;宓国强等,2009;卢薛等,2013)。虽然鳊鱼类的种间杂交研究已久,但仍缺乏系统培育的优质杂交新品种。上海海洋大学团队以秋浦河采捕后经3代的群体选育的斑鳊为母本,以经5代的群体选育的鳊鱼为父本,获得了秋浦杂交斑鳊(品种登记号:GS-02-005-2014)。秋浦杂交斑鳊可以摄食冰鲜饲料,相同养殖条件下,6月龄的秋浦杂交斑鳊的体质量比普通斑鳊提高了160%以上。中山大学团队以生长性状稳定的翘嘴鳊为母本、斑鳊鱼为父本,采用种间杂交经3代以上培育了长珠杂交鳊鱼(品种登记号:GS-02-003-2016)。长珠杂交鳊鱼不仅具备斑鳊鱼的标准体型和体色,还具备翘嘴鳊生长快速的性状。经生产试验,长珠杂交鳊鱼表现出生长快、肉质优、抗逆性和适应性强、易捕捞等优良性状。

3.3 鳊鱼性别控制技术育种

鳊鱼雌雄生长具有显著差异,据统计,雌性翘嘴鳊在第2~9个生长月内生长速度快于雄鱼,而在接下来的第9~14个生长月内雄鱼的生长速度快于雌鱼(王晓清等,2006;Sun et al.,2017),因此培育全雌和全雄翘嘴鳊群体有利于翘嘴鳊产业的

持续稳定发展。中山大学团队以体型、体色为选育目标,于2010年对湖南省水产原种场引进的503条健康体大的翘嘴鳊群体进行了连续4代的选育。于2015年对F4代留选的翘嘴鳊为亲本进行人工繁殖以获得幼苗,随后,对幼苗进行甲基睾酮(MT)、雌二醇(E2)的激素诱导。2016年,我们分别实现了伪雄鱼(XX)与正常雌鱼(XX)、伪雌鱼(XY)与正常雄鱼(XY)的人工繁殖。伪雄鱼(XX)与正常雌鱼(XX)获得的子代均为雌性,其受精率、孵化率和成活率与正常翘嘴鳊群体无差异。经生产试验,与未选育群体相比,最终获得的全雌翘嘴鳊“鼎鳊鱼1号”(品种登记号:GS-04-001-2021)的体质量高了13.5%,成活率提高了10.5%。与此同时,结合翘嘴鳊X-染色体分子标记,我们在伪雌鱼(XY)与正常雄鱼(XY)的后代中获得了翘嘴鳊超雄鱼(YY)。在随后的生产试验中,我们以超雄鱼(YY)为父本,正常雌鱼(XX)为母本,获得了全雄翘嘴鳊群体。全雄翘嘴鳊仍需进一步的试验和培育。武汉市农业科学院和中国科学院水生生物研究所团队于2010年从长江流域获得野生翘嘴鳊亲本,以体质量为目标性状进行了4代的群体选育后,以异源雌核发育获得的子代雌鱼(XX)为母本,以性别控制诱导雌核发育翘嘴鳊子代而获得的伪雄鱼(XX)为父本,交配获得全雌翘嘴鳊“武农1号”。与相同养殖条件下的未选育群体相比,“武农1号”雌性率达到99.7%,体质量提高了22%。2022年,“武农1号”获得了国家水产新品种证书(品种登记号:GS-04-001-2022)。

3.4 鳊鱼细胞工程育种

3.4.1 鳊鱼多倍体育种 多倍体在生长、产量和抗病力方面具有显著优势,是培育优良新品种的重要方法。多倍体育种技术在鳊鱼育种工作中被多次应用,目前的研究多集中于翘嘴鳊的三倍体育种中。研究人员分别使用热休克法、冷休克法、静水压休克法进行翘嘴鳊三倍体诱导,这3种方法在其适宜的条件下均可产生一定比例的三倍体翘嘴鳊(Xu et al.,2015;魏晋等,2020;Bi et al.,2020)。此外,对翘嘴鳊三倍体个体生长性状进行持续追踪发现,在孵化60 d后,三倍体个体的体长、体质量和生长速率显著高于二倍体个体,三倍体展现出了一定的生长优势(魏晋等,2020)。与此相反,也有研究人员统计发现三月龄的三倍体鱼与二倍体鱼相比没有存在显著的生长优势(孙成飞,2020)。因此,三倍体鳊鱼是否存在生长优势还需要进一步的研究和验证。针对鳊鱼四倍体人工诱导研究的空白,我们采用静水压休克法和温

度休克法对翘嘴鲌进行四倍体诱导,结果显示静水压休克法和热休克法处理下均可获得翘嘴鲌四倍体,诱导率分别为7.69%~13.33%和1.33%。诱导过程中,胚胎死亡率显著提高,并出现发育延迟的现象。对静水压休克获得的四倍体翘嘴鲌进行持续观察,发现四倍体翘嘴鲌表型性状发生改变,如体色加深、体斑分布存在差异,并且四倍体组中存在部分快速生长的个体,其平均体质量是对照组的2.08倍(未发表)。目前,三倍体、四倍体诱导技术流程已经成熟,探索高存活率的诱导条件是需要继续攻克的难题。

3.4.2 鳊鱼雌核发育 雌核发育技术可以实现有效的性别控制、建立纯种家系,在水产养殖中具有重要的实际意义。在鳊鱼人工诱导雌核发育研究中,余锐等率先探索了80 mJ/cm²的紫外线照射灭活精子、0~3℃下对受精5 min后的受精卵冷休克30 min诱导翘嘴鲌染色体加倍的实验条件,实现了4.72%的雌核发育率,但该方法获得的后代成活率仅为4.72%(余锐等,2012)。李勇明等采用紫外线灭活精子、63 MPa静水压诱导受精卵染色体加倍的方法,获得了100%雌性率的雌核发育群体,诱导后72 h成活率为7.56%,相比于冷休克法,该方法显著提高了群体的成活率(李勇明等,2022)。Cheng et al.(2019)使用紫外线灭活的斑鳊精子与翘嘴鲌卵子进行受精,随后对受精卵进行冷休克处理30 min,最终获得了仅包含翘嘴鲌母本遗传物质的二倍体雌核发育后代,获得率高达7.52%。Wu et al.(2023)使用紫外线灭活遗传物质的大嘴黑鲈(*Micropterus salmoides*)精子刺激翘嘴

鲌卵子,获得了雌核发育后代。雌核发育后代的DNA含量、可计数性状和线粒体DNA序列与翘嘴鲌母本没有显著差异。我们利用培育的翘嘴鲌超雄鱼(YY)精子进行翘嘴鲌雌核发育诱导,通过对诱导条件的摸索,在2.5 J/cm²的紫外线灭活精子、受精后4 min对受精率进行2 min的500 kg/cm²净水压诱导的条件下,我们成功获得了雌核发育的二倍体翘嘴鲌,存活率为5.37%(未发表)。超雄鱼精子的使用为后代遗传物质的检测提供了便利,可为其他物种雌核发育诱导提供参考。目前,翘嘴鲌人工诱导雌核发育技术方法已经清晰,但诱导后代的存活率仍较低,获得高存活率的雌核发育后代仍是今后需要突破的技术重点。

4 展望

经过20余年的研究,研究人员构建了较为完整的全基因组数据资源,逐步深入揭示了鳊鱼生殖生长调控机制,在此基础上育成了一系列具备优良遗传性状的原良种材料,并培育了6个翘嘴鲌国审新品种。先前的研究多集中于鳊鱼生长性状的改良,今后应加强对抗病、肉质等复杂性状的研究,并针对这些性状开发更高效的检测手段。此外,鳊鱼的育种方法目前仍以传统的选择育种、杂交育种为主,翘嘴鲌全基因组序列信息的破译可为育种方式带来新的思考,如通过结合基因组编辑、单基因敲除、基因导入等手段实现基因组选择育种。最后,保护鳊鱼优良原种、持续培育优质鳊鱼新品种,建立育、繁、推一体化技术流程,是推进鳊鱼产业可持续发展的关键。

参考文献:

- 陈松林,徐文腾,卢昇,等.2023.水产育种生物技术发展战略研究[J].中国工程科学,25(4):214-226.
- 窦亚琪,梁旭方,高俊杰,等.2020.鳊*pep*和*gh*基因SNP标记与驯食性状的关联分析[J].中国水产科学,27(5):485-493.
- 范旺远.2023.翘嘴鲌生长性状相关SNP标记的开发及其选育效果的分析[D].武汉:华中农业大学.
- 韩崇.2022.翘嘴鲌性别标记及性别决定机制研究[D].广州:中山大学.
- 何珊.2014.鳊与草鱼摄食调控转录组学比较研究[D].武汉:华中农业大学.
- 李骏珉,杨明胜,陶正发.1987.翘嘴鲌与大眼鳊生长速度对比试验报告[J].淡水渔业,(2):37-38.
- 李修峰,黄道明,杨汉运.2005.光照对大眼鳊鱼幼鱼摄食强度的影响[J].湖南农业大学学报:自然科学版,31(2):187-190.
- 李燕,史建华,施顺昌,等.2014.不同饲料对杂交鳊生长、成活率及体成分影响的比较[J].水产科技情报,41(3):127-130.
- 李勇明,桂彬,黎阳雨,等.2022.静水压诱导翘嘴鲌雌核发育的研究[J].水生生物学报,46(5):735-740.
- 李泽.2020.翘嘴鲌高密度遗传图谱的构建、经济性状QTL定位及其相关分子标记的挖掘[D].苏州:苏州大学.
- 梁旭方.1995a.鳊鱼驯食人工饲料原理与技术[J].内陆水产,(3):26-27.
- 梁旭方.1995b.鳊捕食行为的研究[J].海洋与湖沼,26(5):119-125.
- 梁旭方.1996.国内外鳊类研究及养殖概况[J].水产科技情报,(1):13-17.
- 刘峰.2007.三种鳊属鱼类GH基因的序列及多态性研究

- [D]. 长沙: 湖南农业大学.
- 楼允东. 2007. 我国鱼类近缘杂交研究及其在水产养殖上的应用[J]. 水产学报, (4): 532-538.
- 卢薛, 孙际佳, 王海芳, 等. 2013. 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[J]. 中国水产科学, 20(5): 975-981.
- 宓国强, 练青平, 王雨辰, 等. 2009. 杂交鳊胚胎发育观察[J]. 浙江海洋学院学报(自然科学版), 28(3): 254-269.
- 钱国英. 1998. 不同驯食方式对鳊鱼胃肠道消化酶活性的影响[J]. 浙江大学学报, 24(2): 207-210.
- 孙成飞. 2020. 翘嘴鳊遗传图谱构建与“广清1号”选育过程各世代遗传参数与遗传多样性评估[D]. 上海: 上海海洋大学.
- 王海芳. 2014. 鳊生长相关基因的SNPs及其与生长性状的相关性研究[D]. 广州: 中山大学.
- 王晓清, 李传武, 谢中国, 等. 2006. 鳊雌雄生长差异的研究[J]. 淡水渔业, (3): 34-37.
- 魏晋, 宋文, 王守荣, 等. 2020. 温度诱导鳊三倍体的比较研究[J]. 淡水渔业, 50(5): 39-46.
- 杨春, 李达, 徐光龙, 等. 1999. 鄱阳湖鳊鱼染色体组型的研究[J]. 江西农业学报, (1): 53-56.
- 叶金明, 黄桂铭. 2014. 翘嘴鳊反季节人工繁殖及苗种培育试验[J]. 上海海洋大学学报, 23(4): 513-517.
- 叶金明, 吴建开, 丛宁, 等. 2015. 翘嘴鳊一年三次人工繁殖及苗种培育试验[J]. 水产养殖, 36(3): 5-9.
- 余锐, 梁旭方, 张进, 等. 2012. 翘嘴鳊人工雌核发育的初步研究[J]. 淡水渔业, 42(3): 84-87.
- 俞菊华, 夏德全, 杨弘, 等. 2003. 奥利亚罗非鱼(♀)×鳊(♂)杂交后代的形态[J]. 水产学报, 27(5): 431-435.
- 赵金良, 李思发, 蔡完其, 等. 2005. 由16SrDNA序列初步推断鳊类与低等鲈形目鱼类的系统关系[J]. 上海水产大学学报, (4): 364-4369.
- BI S, LAI H, WANG G, et al. 2020. Triploidy induction by hydrostatic pressure shock in mandarin fish (*Siniperca chuatsi*)[J]. Aquaculture, 520: 734979.
- CHEN X, WANG G, LU X, et al. 2019. Molecular characterization and expression profiles of two insulin-like growth factor 1 receptors during fasting and re-feeding in *Siniperca chuatsi*[J]. Fish Sci, 85(2): 349-360.
- CHENG W, YU X, YANG K, et al. 2019. Meiotic gynogenesis with heterologous sperm in the mandarin fish *Siniperca chuatsi* and evidence for female homogamety[J]. Aquac Res, 50: 3286-3294.
- CHENG X Y, HE S, LIANG X F, et al. 2015. Molecular cloning, expression and single nucleotide polymorphisms of protein phosphatase 1 (PP1) in mandarin fish (*Siniperca chuatsi*) [J]. Comp Biochem Physiol B Biochem Mol Biol, 189: 69-79.
- DONG J, CHEN Z, SUN C, et al. 2019. Cloning, SNP detection, and growth correlation analysis of the 5' flanking regions of two myosin heavy chain-7 genes in Mandarin fish (*Siniperca chuatsi*) [J]. Comp Biochem Physiol B Biochem Mol Biol, 228: 10-16.
- DOU Y, HE S, LIANG X F, et al. 2018. Memory function in feeding habit transformation of mandarin fish (*Siniperca chuatsi*)[J]. Int J Mol Sci, 19(4): 1254.
- GOSLINE W A. 1966. The limits of the fish family serranidae, with notes on other lower percoids [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 33: 91-112.
- GUO W, HE S, LIANG X, et al. 2021. A high-density genetic linkage map for Chinese perch (*Siniperca chuatsi*) using 2.3K genotyping-by-sequencing SNPs[J]. Anim Genet, 52(3): 311-320.
- HAN C, WANG C, OUYANG H, et al. 2021. Characterization of dmrt5 and their potential role in gonadal development of mandarin fish (*Siniperca chuatsi*) [J]. Aquac Rep, 21: 100802.
- HAN C, ZHU Q, LU H, et al. 2020. Screening and characterization of sex-specific markers developed by a simple NGS method in mandarin fish (*Siniperca chuatsi*) [J]. Aquaculture, 527: 735495.
- HE S, LI L, LV L Y, et al. 2020. Mandarin fish (*Siniperca chuatsi*) genomes provide insights into innate predatory feeding [J]. Commun Biol, 3(1): 361.
- ISHIMARU Y, OKADA S, NAITO H, et al. 2005. Two families of candidate taste receptors in fishes [J]. Mech Dev, 122(12): 1310-1321.
- JORDAN D S, RICHARDSON R E. 1910. A review of the Serranidae or sea bass of Japan [J]. Proc U S Natl Mus, 37(1714): 421-474.
- LI Y, MIAO Y, LIANG X, et al. 2022. Functional characterization and molecular marker development of the proenkephalin as biomarker of food addiction in food habit domestication of mandarin fish (*Siniperca chuatsi*) [J]. Fishes, 7(3): 118.
- LIANG X F, KIU J K, HUANG B Y. 1998. The role of sense organs in the feeding behaviour of Chinese perch [J]. J Fish Biol, 52(5): 1058-1067.
- LIU D, ZHANG J, ZOU Z, et al. 2024. Identification of SNPs and candidate genes associate with growth performance in all-female mandarin fish (*Siniperca chuatsi*) by a genome-wide association study [J]. Aquaculture, 586: 740778.
- LIU J, CUI Y, LIU J. 1998. Food consumption and growth of two piscivorous fishes, the mandarin fish and the Chinese snakehead [J]. J Fish Biol, 53(5): 1071-1083.
- LIU S, HAN C, HUANG J, et al. 2023. Genome-wide iden-

- tification, evolution and expression of TGF- β signaling pathway members in mandarin fish (*Siniperca chuatsi*) [J]. *Int J Biol Macromol*, 253(Pt 3): 126949.
- LIU S, LI M, HAN C, et al, 2024. Production of neofemale by 17 β -estradiol and YY super-male breeding in mandarin fish (*Siniperca chuatsi*) [J]. *Aquaculture*, 581: 740479.
- LIU S, OUYANG H, HAN C, et al, 2022. Estrogen receptor-related receptors in mandarin fish (*Siniperca chuatsi*): Molecular cloning, characterization, and estrogen responsiveness[J]. *Aquac Rep*, 24: 101137.
- LIU X, ZENG S, LIU S, et al, 2020. Identifying the related genes of muscle growth and exploring the functions by compensatory growth in mandarin fish (*Siniperca chuatsi*) [J]. *Front Physiol*, 11: 553563.
- LV L Y, LIANG X F, HE S, 2019. Genome-wide identification and characterization of olfactory receptor genes in Chinese perch, *Siniperca chuatsi*[J]. *Genes*, 10(2): 178.
- MORIYAMA S, AYSON F, KAWAUCHI H, 2000. Growth regulation by insulin-like growth factor-I in fish [J]. *Biosci Biotech Biochem*, 64: 1553-1562.
- OUYANG H, HAN C, ZHU Q, et al, 2021. Molecular cloning and characterization of estrogen and androgen receptors in Mandarin fish, *Siniperca chuatsi*[J]. *Aquac Rep*, 21: 100834.
- PENG J, DOU Y Q, LIANG H, et al, 2019. Social learning of acquiring novel feeding habit in mandarin fish (*Siniperca chuatsi*)[J]. *Int J Mol Sci*, 20(18): 4399.
- PIFERRER F, 2001. Endocrine sex control strategies for the feminization of teleost fish[J]. *Aquaculture*, 197(1/2/3/4): 229-281.
- SONG Y, ZHAO C, LIANG X F, et al, 2017. Effects of fasting, temperature, and photoperiod on preproghrelin mRNA expression in Chinese perch [J]. *Fish Physiol Biochem*, 43(3): 803-812.
- SUN C F, SUN H L, DONG J J, et al, 2019. Correlation analysis of mandarin fish (*Siniperca chuatsi*) growth hormone gene polymorphisms and growth traits[J]. *J Genet*, 98(2): 58.
- SUN C, DONG J, LI W, et al, 2022. Response to four generations of selection for growth performance traits in mandarin fish (*Siniperca chuatsi*) [J]. *Aquaculture*, 548: 737590.
- SUN C, NIU Y, YE X, et al, 2017. Construction of a high-density linkage map and mapping of sex determination and growth-related loci in the mandarin fish (*Siniperca chuatsi*) [J]. *BMC Genomics*, 18(1): 446.
- SUN J, HE S, LIANG X F, et al, 2014. Identification of SNPs in NPY and LEP and the association with food habit domestication traits in mandarin fish [J]. *J Genet*, 93(3): e118-e122.
- SUN L F, LI J, LIANG X F, et al, 2015. Microsatellite DNA markers and their correlation with growth traits in mandarin fish (*Siniperca chuatsi*) [J]. *Genet Mol Res*, 14(4): 19128-19135.
- TIAN C, LI L, LIANG X F, et al, 2016. Identification of differentially expressed genes associated with differential body size in mandarin fish (*Siniperca chuatsi*) [J]. *Genetica*, 144(4): 445-455.
- WANG H, SUN J, LU X, et al, 2013. Identification of insulin-like growth factor I gene polymorphisms using high-resolution melting and its effect on growth traits in siniperoid species [J]. *Fish Sci*, 79(3): 439-446.
- WU P, ZENG Y, QIN Q, et al, 2023. Formation and identification of artificial gynogenetic mandarin fish (*Siniperca chuatsi*) induced by inactivated sperm of largemouth bass (*Micropterus salmoides*) [J]. *Aquaculture*, 577: 739969.
- XU P, ZENG S, WANG P, et al, 2015. Triploidy induction by heat shock in mandarin fish *Siniperca chuatsi* [J]. *Isr J Aquac Bamidgeh*, 67: 20688.
- YAO X, ZHENG J, GELETU T T, et al, 2024. Genome-wide identification of igfbp genes and their different growth expression patterns of mandarin fish [J]. *Aquac Rep*, 35: 101971.
- YI T, SUN J, LIANG X, et al, 2013. Effects of polymorphisms in pepsinogen (PEP), amylase (AMY) and trypsin (TRY) genes on food habit domestication traits in mandarin fish [J]. *Int J Mol Sci*, 14(11): 21504-21512.
- ZHANG J, FU, G, CHU, W, et al, 2009. cDNA cloning and expression analysis of the myosin heavy chain (MYH) gene of the mandarin fish *Siniperca kneri* [J]. *Aquac Res*, 40: 412-418.
- ZHOU Y, FU H C, WANG Y Y, et al, 2022. Genome-wide association study reveals growth-related SNPs and candidate genes in mandarin fish (*Siniperca chuatsi*) [J]. *Aquaculture*, 550: 737879.
- ZHU Q, HAN C, LIU S, et al, 2022. Development and gene expression analysis of gonad during 17 α -methyltestosterone-induced sex reversal in mandarin fish (*Siniperca chuatsi*) [J]. *Aquac Rep*, 23: 101049.
- ZHU Q, HAN C, PENG C, et al, 2021. Identification of potential sex-related genes in *Siniperca chuatsi* [J]. *J Oceanol Limnol*, 39(4): 1500-1512.