



鲟鱼育种及新品种选育研究进展*

王巍^{1,2,3}, 宋海亮^{1,2,3}, 朱华^{1,2}, 董颖¹, 东天^{1,2,3}, 胡红霞^{1,2,3}

1. 北京市农林科学院水产科学研究所暨北京市渔业生物技术重点实验室, 北京 100068
2. 农业农村部“鲟鱼遗传育种”重点实验室, 浙江 杭州 311799
3. 国家数字种业创新中心, 北京 100097

摘要: 鲟鱼是鲟形目鱼类的统称。它们不仅具有重要的进化地位, 而且具有重要的经济价值。鲟鱼新品种选育研究在近几十年取得了显著进展。本文综述了鲟鱼新品种选育的主要方法, 包括杂交育种、雌核发育、性逆转诱导、基因编辑、家系选育、基因组选择和细胞水平育种, 讨论了各技术的应用现状, 在育种上相关研究和取得的重要突破, 并结合我们育种实践积累的经验, 展望鲟鱼育种和种业的未来发展, 为未来的鲟鱼育种研究提供理论基础和实践指导。

关键词: 鲟鱼; 育种; 新品种

中图分类号: S917.4 文献标志码: A 文章编号: 2097-0137(2025)01-0093-13

Research progress on sturgeon breeding and new varieties selection

WANG Wei^{1,2,3}, SONG Hailiang^{1,2,3}, ZHU Hua^{1,2}, DONG Ying¹, DONG Tian^{1,2,3}, HU Hongxia^{1,2,3}

1. Fisheries Science Institute, Beijing Academy of Agriculture and Forestry Sciences & Beijing Key Laboratory of Fisheries Biotechnology, Beijing 100068, China
2. Key Laboratory of Sturgeon Genetics and Breeding, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Hangzhou 311799, China
3. National Innovation Center for Digital Seed Industry, Beijing 100097, China

Abstract: Sturgeon collectively refers to the species within the order Acipenseriformes. These fish are not only pivotal in evolutionary terms but also carry a considerable economic value. In recent decades, significant advances have been made in the research and development of new sturgeon varieties. In this review, a comprehensive review of the primary methods employed in sturgeon breeding, including hybrid breeding, gynogenesis, sex reversal induction, gene editing, family selection, and genomic selection was provided. The current application of these techniques, highlighting the key research breakthroughs achieved in breeding, and the future advancements in sturgeon breeding and the seed industry are also discussed. Finally, together with our accumulated experiences from practical breeding efforts, a perspective for future sturgeon breeding research from both a theoretical foundation and practical guidance was provided.

Key words: sturgeon; breeding; new variety

* 收稿日期: 2024-07-02 录用日期: 2024-08-21 网络首发日期: 2024-09-26

基金项目: 北京市种质创制和品种选育联合攻关项目(G20220628008);
北京市渔业创新团队项目(BAIC07-2024-01); 国家自然科学基金(32341059, 32202915)

作者简介: 王巍(1981年生), 男; 研究方向: 鱼类生理生态及育种; E-mail: wwwei@baafs.net.cn

通信作者: 胡红霞(1972年生), 女; 研究方向: 鱼类繁殖生理及育种;

E-mail: huhongxia@baafs.net.cn

全文阅读



ZR20240221

鲟鱼(sturgeon)是指鲟形目(Acipenseriformes)鱼类的总称。这类鱼是古老的软骨硬鳞鱼,隶属于硬骨鱼总纲(Osteichthyes)、辐鳍鱼纲(Actinopterygii)、软骨硬鳞亚纲(Chondrostei)(Gardiner, 1984)。它起源于泥盆纪(距今 4.5 亿~3.5 亿年),现存最早的鲟形目鱼类化石可追溯到中生代侏罗纪(约 2 亿年前),因此被称为“活化石”(Bemis et al., 1997a)。除了头颅骨,大部分鲟鱼的骨骼为软骨结构,处于软骨鱼类和硬骨鱼类之间的过渡类型,在鱼类进化史上占有重要地位,是研究脊椎动物起源与进化的关键物种。除了其进化史上的重要性,鲟鱼还具有极高的经济价值(Bemis et al., 1997b)。鲟鱼个体庞大,生长迅速,肉质优良,皮肤既可食用也可制作成优质皮革,软骨中可提炼硫酸软骨素。鲟鱼卵加工而成的鱼子酱,被誉为“黑色黄金”,是世界上最昂贵的奢侈食品之一。

然而,由于水污染、过度捕捞以及大型水利工程阻断了鲟鱼的洄游产卵通道,鲟鱼的栖息环境受到了严重破坏,野生种群数量急剧下降(Billard et al., 2001)。鲟鱼性成熟时间长,幼体成活率低,种群恢复缓慢,全球范围内的野生鲟形目鱼类均处于不同程度的濒危状态(Bemis et al., 1997b; Billard et al., 2001)。1997 年,所有 27 种鲟形目鱼类被世界自然与资源保护联盟(IUCN)列入《濒危野生动植物种国际贸易公约》(CITES)附录 II 物种名单。中国白鲟(*Psephurus gladius*)于 2022 年被宣布野外灭绝。目前,鲟鱼产品(包括鱼肉和鱼子酱)的生产主要依赖人工养殖(Bronzi et al., 2019)。商业养殖最多的纯种是西伯利亚鲟(*Acipenser baerii*)、俄罗斯鲟(*A. gueldenstaedtii*)、欧洲鳇(*Huso huso*)、小体鲟(*A. ruthenus*)和一些其他区域依赖性品种例如意大利的意大利鲟鱼(*A. naccarii*)和北美白鲟(*A. transmontanus*)(Bronzi et al., 2019)。我国的鲟鱼商品化养殖始于 20 世纪 90 年代中期,主要养殖种类有西伯利亚鲟、施氏鲟(*A. schrenckii*)、俄罗斯鲟、小体鲟、达氏鳇(*Huso dauricus*)、匙吻鲟(*Polyodon spathula*)等(Shen et al., 2014)。我国鲟鱼养殖产业在本世纪初实现全人工繁殖,经过十几年的飞速发展,目前养殖产量已经居世界首位。2022 年我国鲟鱼养殖产量约 13.09 万 t,占全球养殖总产量的 85% 以上(FAO, 2023; Liu et al., 2022)。同年我国鱼子酱出口 266.42 t,占全球鱼子酱贸易总产量 48.76%

(<http://stats.customs.gov.cn/>)。

鲟鱼性成熟周期长,野生雌性鲟鱼性成熟一般都在 10 a 以上,人工养殖也要 6 a 以上。鲟鱼从外形上不能区分雌雄,养殖场一般要养殖到 3~4 a 用活体取性腺组织、超声波和内窥镜等手段来区分雌雄(Ostos-Garrido et al., 2009)。目前实验室已经开发出雌雄鉴定分子标记可以提前鉴定性别(Kuhl et al., 2021; 孔杰等, 2020)。由于鲟鱼卵可用于制作高价的鱼子酱,全雌鲟鱼的养殖因此具备更高的经济价值。如果能生产出全雌鱼苗,就可以避免长达数年的雄鱼养殖,从而大大减少了苗种和鱼子酱的生产成本,非常有利于鲟鱼产业化发展(Wuertz et al., 2006),因此全雌育种是鲟鱼育种的重要方向。鲟鱼还是同源多倍体鱼类,根据染色体数目可分为 3 个倍性水平:① 具有约 120 条染色体的物种;② 具有 250~270 条染色体的物种;③ 具有约 370 条染色体的物种(Fontana et al., 2008; Vasil'Ev et al., 2014)。染色体数目众多,其中还有很多微小染色体,这为鲟鱼育种带来不少的困难,但也提供了多样的育种材料。

随着野生鲟鱼资源的逐渐减少和养殖业的迅速扩展,选育新品种以提升鲟鱼的生长速度、抗病能力和环境适应性变得愈发重要。通过培育新品种,不仅能够满足市场需求,还能有效保护野生鲟鱼资源。本文将详细介绍鲟鱼新品种选育方法及其研究进展。

1 杂交育种

杂交育种是通过不同品种或种群之间的杂交来获得具有优良性状的后代。当杂交品种的特征优于双亲时,就称其具有杂种优势(hybrid vigor)或正杂种优势(positive heterosis)。

在自然条件下观察到不同鲟科物种的种间杂交,比如多瑙河中小体鲟和西伯利亚鲟的杂交(Ludwig et al., 2009),黑龙江中达氏鳇(♀)和施氏鲟(♂)的杂交(Shedko et al., 2020)。与其他鱼类杂交品种类似,鲟鱼杂交品种的养殖主要是为了获得比亲本更优的性能,比如生长速度快,怀卵量高,抗病力强,饲料转化率高。成功的杂交促进了对具有经济价值特征的各种种间杂种的选择性研究。首个著名的鲟鱼杂交品种是 bester,它起源于欧洲鳇(♀)和小体鲟(♂)的杂交,它具有母本高生长率和父本成熟早的特点。目前全球用于生产鱼子酱和食用的主要杂交鲟品种是达氏鳇与施

氏鲟的杂交品种, 以及西伯利亚鲟与施氏鲟的杂交品种, 这些品种占全球的35.6%, 而其他杂交品种(其中一些已经命名)占10%以上。达氏鳇(♀)×施氏鲟(♂)也是全球水产养殖鱼子酱产量最大的杂交品种(13.1%)。其他占比超过11%的杂交种包括俄罗斯鲟×西伯利亚鲟、欧洲鳇×小体鲟、西伯利亚鲟×俄罗斯鲟、西伯利亚鲟×意大利鲟等(Bronzi et al., 2019)。这些杂交都发生在染色体数目相同的物种之间, 产生与亲本物种相同核型的杂交种, 而且杂交后代是可育的(Arefyev, 1997)。

根据2010—2012年的统计数据显示, 我国人工养殖商业品种中最常使用的杂交品种是达氏鳇与施氏鲟的正反交, 以及西伯利亚鲟与施氏鲟的正反交, 这两种杂交品种占总产量的26%以上(Shen et al., 2014)。2022年北京市农林科学院水产科学研究所选育的新品种杂交鲟“京龙1号”(GS02-002-2022)通过全国原良种审定。该品种母本来源于1999—2004年从欧洲引进的西伯利亚鲟受精卵及鱼苗, 父本则是1998—2002年从黑龙江捕获的施氏鲟野生亲鱼的人工繁殖后代。经过两代群体选育, 固定了双亲的生长优势, 最终培育出“京龙1号”杂交鲟F1代。在相同养殖条件下, 杂交鲟“京龙1号”的生长比西伯利亚鲟平均快33.79%; 比施氏鲟平均快39.79%(朱华等, 2014)。同时, 杂交鲟“京龙1号”相比亲本还具有抗病力强, 饵料系数低等优势(齐茜等, 2017)。

鲟鱼的杂交还会在染色体数目不同的物种之间, 产生核型介于亲本物种之间的杂交种, 这种杂交种可能不育或仅部分可育(Gorshkova et al., 1996)。Rachek et al. (2010)报道了不同倍性的小体鲟×达氏鳇鱼种的可育雄性杂交种。小体鲟是具有约120条染色体的功能性二倍体($2n = 118 \pm 2$) (Ráb et al., 1996), 达氏鳇是具有250~270条染色体的功能性四倍体物种(Vasil'Ev et al., 2010)。它们的杂交种是具有185~195条染色体的功能性三倍体, 推测是不育的。该杂交种的雄性能产生精子, 并通过与小体鲟和达氏鳇雌性进行回交证实了该精子的受精能力(Rachek et al., 2010)。西伯利亚鲟是八倍体($2n = 238 \pm 7$), 其与小体鲟雄鱼的杂交种(baeru)表型上偏向于母本, 表现母系遗传类型, 在第1年和第2年生长速度处于亲本之间, 接近西伯利亚鲟, 超过小体鲟, 其杂交优势表现在第1年对粘杆菌的抗性要强于亲本, 因此当养殖密度增加25%时, 在保持高产量的同时, 能够获得

更高的鱼类生产力(Chebanov et al., 2018)。反交杂交种(rubaenus)表型上偏向于父本, 表现父系遗传类型, 生长速度也是在亲本之间, 杂交优势表现在饲养过程中能耐受较大范围的水温, 并且在整个饲养期间能耐受较高的水温。因此可以看出, 当染色体数量多的西伯利亚鲟与小体鲟杂交时, 无论作为母本物种还是父本物种, 都会对后代的表型产生主导影响。无论是baeru还是rubaenus, 它们的染色体数目都是功能性三倍体, 目前尚未发现baeru是否可育, 已发现rubaenus雄鱼能产生游动的精子(Chebanov et al., 2018)。在对小体鲟×西伯利亚鲟和小体鲟×俄罗斯鲟的杂交种研究中, 没有发现发育完全的生殖腺。雌性不育雄性有限可育可能是这些不同倍性杂交种的特征(Linhartová et al., 2018)。

尽管杂交育种方法在鲟鱼新品种选育中取得了一定的成果, 但仍面临一些挑战, 如杂交后代的遗传稳定性和育种周期长等问题。未来的研究应侧重于杂交组合的优化和杂交后代的遗传评估。通过现代分子生物学技术, 如基因组选择育种, 可以进一步提高杂交育种的效率和准确性。

2 性别控制育种

2.1 鲟鱼雌核发育技术的研发和应用

雌核发育(gynogenesis)是一种特殊的生殖方式, 指的是卵子仅依靠雌性原核完成发育(Komen et al., 2007)。在自然条件下, 雌核生殖鱼类的卵子在受到近缘或远缘物种的精子激活后会开始发育, 但雌、雄原核并不融合, 精子仅起到激活作用, 产生的后代全部为雌性(Avise et al., 1991; 葛伟等, 1992)。这一现象启发了人们将雌核发育应用到其他鱼类中, 开发了人工雌核发育技术。雌核发育技术在水产养殖中常用来进行性别控制和遗传改良(Arai, 2001), 也是研究鱼类性别决定机制的重要实验方法(Devlin et al., 2002)。在以雌性为主导性别的鱼类中, 通过培育全雌苗种进行养殖, 可以显著提升生产效率并增加经济效益, 因此国内外对鲟鱼雌核发育的研究不断深入。

鲟鱼的雌核发育研究最早始于1963年, Romashov et al. (1963)人工诱导了俄罗斯鲟、小体鲟和欧洲鳇的雌核发育, 所获得的雌核发育幼苗几乎全部死亡。此后, 许多研究者在不同鲟鱼物种中取得了进展。美洲白鲟(*A. transmontanus*)的孵化率为21%(van Eenennaam et al., 1996), 匙吻

鲟幼苗存活率达到22%(Mims et al., 1997), 密西西比铲鲟(*Scaphirhynchus platorynchus*)雌核发育幼苗存活率为11%(Mims et al., 1998)。在对3种黑海里海区域鲟鱼的研究中, 闪光鲟(*A. stellatus*)雌核发育后代在孵化后6个月时幼体的存活率为33%(Recoubratsky et al., 2003), 俄罗斯鲟雌核发育幼体的产量约为19%, 其中4%的幼体存活至6个月, 而几乎所有的小体鲟雌核发育胚胎在热休克后死亡了(Recoubratsky et al., 2003)。杂交鲟bester减数雌核发育孵化率从1%到49%不等(Omoto et al., 2005)。Hassanzadeh Saber et al.(2008)在闪光鲟中获得了28%的雌核发育后代孵化率。Fopp-Bayat et al.(2007)在小体鲟中获得19%~25%的雌核发育后代孵化率, 短吻鲟(*A. brevirostrum*)也成功诱导了减数分裂雌核发育, 但孵化率低, 孵化后5个月的存活率也低(Flynn et al., 2006)。西伯利亚鲟的雌核发育孵化率为22%, 并且有108尾雌核发育后代存活到3龄以上(Fopp-Bayat, 2010)。美洲白鲟雌核发育技术改进后幼苗孵化率提高到29%(Zou et al., 2011)。在裸腹鲟(*A. nudiventris*)中, 减数分裂雌核发育的孵化率达到了61%(Hassanzadeh Saber et al., 2014)。

除少数情况外, 目前报道鲟鱼雌核发育孵化率低于其他养殖鱼类雌核发育的孵化率, 后代存活率及其生长性能也显著低于正常繁育的幼鱼。雌核发育可保持母本的遗传纯合性, 有利于优良性状的固定和稳定传递。此外, 雌核发育还可加速育种进程, 提高育种效率。与传统的杂交育种方法相比, 雌核发育在一定程度上可减少育种周期, 从而更快地获得具有优良性状的新品种。虽然雌核发育技术在鲟鱼育种中展现出巨大的潜力, 但其应用还存在一些技术难点。例如, 人工雌核生殖后代数量有限, 雌核发育个体的存活率和发育质量仍需进一步提高。未来的研究应重点关注优化诱导条件和提高雌核发育个体的存活率和发育质量。

2.2 雌核发育在鲟鱼性别遗传机制研究中的应用

人工雌核发育技术为研究鱼类性别遗传机制提供了便捷的手段。通过这一技术, 只需确定人工诱导雌核发育所得子代的性别即可。如果子代全部为雌性, 则表明该种群的雌性是配子同型(homogamete); 若子代并非全部为雌性, 则可以推断雌性为异配型(heterogamete)。

在水产养殖中, 减数分裂雌核发育对于所有雌性后代的生产都是有价值的, 特别是在具有雌

性同配(XX)性别决定系统的物种中(Pandian et al., 1998)。在表现出雌性异配型(ZW)的物种中, 减数分裂雌核发育产生ZZ雄性、WW“超雌性”和(或)ZW雌性。后代性别理论比例为1:1:2, 取决于减数分裂前期性别决定元件和着丝粒之间的重组率(Thorgaard et al., 1983)。在具有雌性同配子(XY♂:XX♀)的物种中, 雌核发育将产生所有后代都是雌性。在鲟鱼中, 通过对白鲟(van Eenennaam et al., 1999)、欧洲鳊和小体鲟杂交种bester(*Huso huso* × *A. ruthenus*)(Omoto et al., 2005)、短吻鲟(Flynn et al., 2006)、西伯利亚鲟(Fopp-Bayat 2010)、匙吻鲟(Shelton et al., 2012)、裸腹鲟(Hassanzadeh Saber et al., 2014)和小体鲟(Fopp-Bayat et al., 2018; Lebeda et al., 2021)雌核发育后代的性别比例分析, 推测这些鲟鱼为雌性异型配子ZW型。然而, Mims et al.(1997)的研究发现匙吻鲟雌核发育后代全部为雌性, 因此推断其为雌性同型配子。无论是通过压力或者温度休克的方法获得雌核发育后代, 其孵化率和存活率都远低于正常繁育水平, 因此后代性别比率并不准确, 鲟鱼的遗传机制并不完全确定, 而且也不能排除其他染色体或多基因因素调节性别比例, 特别是在研究中雌性亲本之间又存在差异(Wuertz et al., 2018)。在小体鲟基因组测序和组装成功的基础上(Du et al., 2020), 研究者检测到小体鲟一段雌性特异性位点, 并开发出AllWSex2分子标记应用于6种鲟鱼的性别鉴定(Kuhl et al., 2021), 结果暗示了鲟鱼是ZW雌性异配的遗传机制。

尽管鲟鱼的雌核发育研究已经取得了一定进展, 但将其应用于大规模生产实践仍有待时日。在理论基础研究和应用技术方面, 都需要进一步深入探索和完善。雌核发育个体的平均孵化率约为20%, 孵化幼虫到成年的存活率约为10%, 10 000粒卵将提供大约200个雌核发育个体, 包括160~170个雌性, 其中30~40个是WW超雌性, 120~130个是ZW雌性(Havelka et al., 2018)。WW超雌鱼的生存能力、性腺发育以及在受控条件下的整体表现是进一步研究的重要问题。如果它们能够存活且有生育能力, 那么与自然雄性交配将产生全雌性种群。

2.3 鲟鱼性逆转诱导

性逆转诱导是通过外源性激素改变个体性别的一种方法。通过外源性激素(如雌激素或雄激素)的处理, 可以诱导鲟鱼个体的性逆转, 从而获得全部

雄性或全部雌性的种群。该方法在鲟鱼新品种选育中具有重要应用前景。鱼类研究中通常通过浸泡或投喂药饵等方式进行激素诱导(Afonso et al., 2001), 也可采用注射或埋植缓释药物胶囊的方法(Antonopoulou et al., 1995; Du et al., 2001), 也可有效诱导动物完成性逆转, 且操作简便、效果稳定可靠。

鲟鱼的性腺分化期很长, 不同物种和种群内的性腺分化开始时间存在很大差异。它们在6个月至3年内经历生殖腺分化, 雌性分化早于雄性。完全成熟和首次产卵在4~20岁时达到, 具体取决于物种以及地理和环境因素。迄今为止所有鲟鱼物种的生殖腺组织结构都相似。性类固醇诱导是鱼类养殖中实现单性繁殖的广泛技术(Devlin et al., 2002), 尽管在鲟鱼中已经进行了一些实验研究, 但尚未商业化使用。

用雌二醇二丙酸酯诱导导致小体鲟不完全雌性化(Akhundov et al., 1991)。在腹腔间埋植5 mg 17 α -甲基睾酮(MT, 17 α -methyltestosterone)胶囊的给药方式能改变匙吻鲟幼鱼种群的性别比例(Mims et al., 2015)。通过投喂雌二醇(E2, 17 β -estradiol)对不同年龄杂交鲟bestier在不同处理时间性腺分化的对比研究, Omoto et al. (2002)发现10 mg/kg投喂剂量不能完全诱导14~31个月龄的杂交鲟雌性化, 而相同剂量的MT未能诱导雄性化。相反从3~18个月时, 喂食1 mg/kg的E2或MT会分别诱发雌性化或雄性化, 但较高剂量的E2会导致活动量下降, 鱼的肝脏和肾脏出现病理变化。利用浸泡方法, 意大利鲟胚胎在E2(400 μ g/L)中浸泡5 d, 可产生70%的雌性, 而利用注射法, 在孵化后1.5和10 d注射同样的药物, 性别比例不会从1:1改变(Grandi et al., 2007)。Hu et al. (2013)通过体内埋植雄性性逆转诱导剂雄激素MT, 成功诱导已分化的3龄小体鲟由雌性向雄性转换, 并通过人工繁殖得到小体鲟伪雄鱼后代2万余尾。Flynn et al. (2007)对5月龄和7月龄短吻鲟投喂10~100 mg/kg的E2持续7~9个月, 结果所有处理组鱼都明显诱导为雌性。对5月龄闪光鲟幼鱼腹腔注射5 mg/kg的E2, 每隔3周注射1次, 190 d后成功诱导雌性化(Falahatkar et al., 2014)。以上研究结果表明, 通过激素治疗实现鲟鱼性逆转是可行的。根据现有研究, 从大约3个月大开始在饲料中添加激素, 剂量为每kg体质量1~10 mg, 足以确保性逆转, 对生存和生长几乎没有影响。将胶囊放入体腔或腹腔内注射激素, 对于大规模

生产来说, 劳动强度过大。另外, 在胚胎期进行性逆转治疗可能更有效。目前尚无关于鲟鱼早期性别分化途径的可用数据, 但Grandi et al. (2007)的研究结果表明, 性腺分化途径可能发生在大脑或原始生殖细胞中, 早于性腺发育, 与最近对其他鱼类的研究结果类似(Blázquez et al., 2010; Kobayashi et al., 2005)。因此, 激素治疗应该在生殖细胞生理性别决定之前进行。由于很难通过观察性腺的形态来检测这一时期, 因此需要对原始生殖细胞的起源和迁移(Saito et al., 2014, 2015)以及早期性别分化进行更多的研究, 是优化鲟鱼性逆转时机所必需的。

3 基因编辑育种

基因编辑技术是一种在DNA水平上通过删除、插入等方式对特定序列进行改造的技术。目前, 主要通过锌指蛋白核酸酶技术(ZFNs, zinc-finger nuclease)、类转录激活因子效应物核酸酶技术(TALENs, transcription activator-like effector nuclease)和CRISPR/Cas9(clustered regularly interspaced short palindromic repeats-associated protein-9 nuclease)等方法来实现基因的编辑功能。随着全基因组测序成本的降低, 水产生物学进入后基因组时代, 基因编辑技术在水产领域的应用得到了快速发展。迄今为止, 高效的基因编辑技术已在斑马鱼(*Danio rerio*)(Doyon et al., 2008; Huang et al., 2011; Hwang et al., 2013)、青鳉(*Oryzias latipes*)(Luo et al., 2015)等模式鱼类和黄颡鱼(*Pelteobagrus fulvidraco*)(Dong et al., 2011)、罗非鱼(*Oreochromis niloticus*)(Li et al., 2013, 2014)、大西洋鲑(*Salmo salar*)(Edvardsen et al., 2014)、野鲮(*Labeo rohita*)(Chakrapani et al., 2016)、半滑舌鳎(*Cynoglossus semilaevis*)(Cui et al., 2017)、黄鳝(*Monopterus albus*)(Feng et al., 2017)等水产经济鱼类中成功建立。

基因编辑技术不仅在斑马鱼、青鳉等模式鱼类中展开了深入研究, 而且可以广泛地应用到经济鱼类中, 例如促进生长(Khalil et al., 2017; Cleveland et al., 2018; Ohama et al., 2020; Sun et al., 2020)、提高抗病性(Ma et al., 2018; Simora et al., 2020; Wargelius et al., 2016)、性别控制(Qin et al., 2016; Xie et al., 2016)等。在鲟鱼中, Chen et al. (2018)率先在国际上进行小体鲟基因转移和基因编辑, 为鲟鱼的分子育种和基因功能研究奠定基

础。研究利用TALEN和CRISPR/Cas9成功对外源注射的绿色荧光蛋白(EGFP)的质粒进行编辑,并且利用CRISPR/Cas9对*ntl*基因和*dickkopf1*进行编辑,得到两者的基因型,在F0代就得到具明显表型的后代。Baloch et al. (2019)尝试利用CRISPR/Cas9技术对小体鲟*dnd1*基因进行编辑,制备不育小体鲟,从而为濒危鲟鱼物种的代孕生产准备宿主,研究最终得到了PGC减少的胚胎。

新型基因编辑技术不仅能敲除基因,揭示基因功能及其内在机制,还能够高效、定向地编辑目标基因,显著缩短育种周期,相较于传统转基因技术更加安全。在大多数水产养殖鱼类中,卵的数量非常大,能为基因编辑提供足够的研究样本。目前显微注射可以有效地研究鱼类的基因功能,但它无法产生足够的个体用于繁殖目的。因此,开发有效的方法以更有效地将基因编辑系统递送到大量卵中用于繁殖目的至关重要。基因编辑技术也存在技术复杂、伦理争议和潜在的生态风险,未来的研究应关注基因编辑技术的优化和安全评估,以确保其在鲟鱼育种中的应用可行性。

4 家系选育

随着数量遗传学和育种理论的进步,在20世纪80年代左右,育种学家提出了以最佳线性无偏预测(BLUP, best linear unbiased prediction)为代表的家系选育方法(Henderson, 1975)。BLUP方法通过结合系谱和表型记录,能够有效利用所有亲属信息,从而显著提高个体育种值估计的准确性。随着计算机技术的不断发展,BLUP方法已被广泛应用于水产动物经济性状的遗传改良,如野鲮的生长和存活(Gjerde et al., 2019)、黑虎虾(*Penaeus monodon*)的鳃相关病毒抗性(Noble et al., 2020)、尼罗罗非鱼的罗非鱼湖病毒抗性(Barría et al., 2020)、太平洋牡蛎(*Crassostrea gigas*)抗溶藻弧菌(Zhai et al., 2021)、中华绒螯蟹(*Eriocheir sinensis*)的类胡萝卜素性状(Li et al., 2021)等。在鲟鱼中,通过对26个全同胞家系(26个父系和6个母系)3385尾俄罗斯鲟数据进行分析,利用动物模型(AM)、父系模型(SM)和父系-母系模型(SDM)估计了俄罗斯鲟生长和鱼卵相关性状的遗传参数。分析结果显示俄罗斯鲟体质量、鱼卵颜色、鱼卵成熟度性状的遗传力为中等到高等水平(0.32~0.59),而性状之间的遗传和表型相关较低,表明这些性状都适合通过选择育种加以改良,但

是必须分别进行(Song et al., 2022)。然而,BLUP方法在某些性状上的育种效率较低,例如低遗传力性状(如繁殖性状)、难以测量的性状(如抗病性和行为性状)、限性性状(如繁殖和产卵性状)、无法在早期测量的性状(如使用寿命),以及需要屠宰后才能测量的性状(如肉质和胴体组成)。这些方面的突破需要借助新的育种手段。

5 基因组选择育种

5.1 多倍体鲟鱼基因组选择育种方法的建立

随着基因组测序技术的进步和相关成本的下降,大量的分子标记数据(如单核苷酸多态性SNP标记)被积累起来。育种者开始利用这些基因组信息来提高个体选择的准确性。基因组选择是一种由Meuwissen et al. (2001)提出的分子育种方法。通过结合全基因组标记和表型数据,估计每个分子标记或染色体片段的效应值,并将所有标记效应值相加,以获得个体的估计育种值(EBV, estimated breeding values)。这样获得的EBV称为基因组EBV(GEBV)。通过统计模型将基因型和表型进行关联分析,从而预测没有表型数据但有基因型数据的个体的育种价值,选择最佳个体进行繁育。

目前大约20种水产养殖物种的基因组选择研究将分类性状(比如不同卵颜色,不同生长速率)视为线性性状,并使用线性模型进行分析,然而这可能会违背线性模型的基本假设,导致基因组预测准确性严重降低。通过比较两种贝叶斯方法(BayesA/BayesC π)阈值模型与线性模型在有序分类性状基因组预测中的性能,评估具有默认和可调超参数机器学习方法在有序分类性状基因组预测中的优势,研究证实了贝叶斯阈值模型和机器学习方法在鱼类分类性状基因组预测方面的优越性(Song et al., 2023a)。

鲟鱼为同源多倍体鱼类,如小体鲟为四倍体,俄罗斯鲟、西伯利亚鲟等为八倍体。同源多倍体可通过同一等位基因多个拷贝的加性效应,或通过基因座或等位基因之间产生更复杂的相互作用(如显性或上位效应)来影响表型,从而影响基因组预测准确性。因此,开发针对同源多倍体特征的基因组选择新方法可有效提升鲟鱼基因组选择育种准确性。通过构建基于不同等位基因剂量的加性和显性基因组亲缘关系矩阵,开发了一个改进的基因组最佳线性无偏预测(GBLUP)方法(polyGBLUP)。通过利用模拟数据和3个同源多倍

体真实数据集对新方法进行了系统的评估。结果表明, polyGBLUP比GBLUP具有更高的预测准确性, 当同源多倍体的倍性水平高时, 其优势更加明显。此外, 当在polyGBLUP中加入显性效应时(polyGDBLUP), 显性程度越大, polyGDBLUP在预测准确性(accuracy)、偏差(bias)、均方误差(Mse)和平均绝对误差(Mae)方面的优势就越明显。未来, polyGBLUP将在包括鲟鱼在内的同源多倍体物种的基因组选择育种中发挥重要作用(Song et al., 2024c)。

5.2 鲟鱼基因组选择育种的应用

鱼子酱是鲟鱼加工的主要产品, 具有重要的营养价值和经济价值。因此针对繁殖力性状进行鲟鱼选择育种对产业发展具有重要作用, 但传统的基于系谱的育种方法世代间隔较长, 对于需要屠宰测量的性状(例如鱼子酱产量), 遗传进展低。然而通过基因组选择可以极大缩短这一过程。研究通过基因组分析筛选出与俄罗斯鲟怀卵量性状相关的候选基因11个基因(*tlr4*、*akt3*、*bmpr1b*、*gdf7*、*igflr*、*hdac7*、*hdac9*、*map2k4*、*map2k7*、*plcb4*和*tgfbr2*), 其中有3个FST和XPEHH值高的SNP标记获得了KASP验证(Song et al., 2023b)。这是全球首次使用全基因组重测序对鲟鱼进行人工选择基因组标记的研究。鲟鱼卵具有黑色、灰色、棕色等多种颜色。金黄色鲟鱼卵目前只在俄罗斯鲟中发现且稀有。在各种鱼子酱产品中, 与黑鱼子酱相比, 黄金鱼子酱具有更高的经济价值。通过对62尾金色卵(G)和黑色卵(B)俄罗斯鲟进行了全基因组重测序分析, 发现显著富集的GO和KEGG通路(如蛋白质消化和吸收以及视黄醇代谢等)和免疫(如嘌呤代谢、噬菌体和霍乱弧菌感染)有关, 其中12个基因(*acta1*、*adcy3*、*adcy5*、*atp6v1c1*、*atp6v1h*、*chst11*、*col6a3*、*gart*、*kcnj13*、*rdh10*、*kcnn4*和*xdh*)被鉴定为可能影响鲟鱼卵颜色的候选基因, 其中4个基因(*atp6v1h*、*gart*、*rdh10*和*kcnn4*)在其他个体中成功验证(Song et al., 2024b)。另外, 本课题组利用643尾俄罗斯鲟测序数据进行了低深度测序基因型填充和基因组预测分析, 结果表明, 对于怀卵量、卵颜色和体质量性状, 当测序深度达到0.5×, SNP密度降低到50 K时, 基因组预测准确性与整个测序深度相当, 即低深度测序配合基因型填充技术是开展鲟鱼基因组选择的具有成本效益的策略(Song et al., 2024a)。

虽然基因组选择在鱼类育种中展现出巨大潜

力, 但目前的应用成果并不多, 仅见Verbyla et al. (2022)报告塔斯马尼亚大西洋鲑抗阿米巴鳃病和收获重量性状实施基因组选择后, 抗病性状和生长性状的遗传进展分别提高了54%和19%, 每年增加的价值分别为100万和500万澳元。在鲟鱼育种的应用面临更多挑战, 例如高通量测序的成本较高, 多倍体基因组数据的分析和处理也需要较高的技术水平。未来的研究应致力于降低基因组选择的成本, 开发更加高效的基因组数据分析方法, 以进一步提高基因组选择的应用效率。

6 细胞水平育种

在有性生殖的生物中, 原始生殖细胞(primordial germ cells, PGCs)是发育中的胚胎中唯一能够将遗传信息传递给下一代, 进行增殖并分化为功能性配子的细胞(Brinster 2002; Okutsu et al., 2006b; Kawakami et al., 2010; Yamaha et al., 2010)。因此, PGC(或后续阶段)是通过移植诱导生殖系嵌合的良好候选者(Saito et al., 2008; Saito et al., 2010)。通过使用适应人工养殖的普通物种, 生殖系嵌合体有可能产生濒危物种的后代(Okutsu et al., 2006b; Yamaha et al., 2007)。这种生殖系嵌合生物技术具有重要的优势, 比如: ① 缩短性成熟晚的物种的繁殖期; ② 当使用小鱼物种作为宿主时减少培养空间; ③ 保存生殖细胞以维护遗传资源; ④ 保留目标物种而不保留成年鱼(Yamaha et al., 2007; Yazawa et al., 2013; Linhartová et al., 2014)。鲟鱼中的小体鲟是一种常见的小型鲟鱼, 成熟期和世代间隔较短(3~4 a内性成熟), 可以作为宿主, 产生极度濒危物种(供体)的配子。供体物种的生殖周期长、体型大, 例如美洲白鲟(成熟期8~16 a)。这可以使获得美洲白鲟的精子 and 卵子的速度比平时快2~4倍。基于其他物种PGC研究的基础, 鲟鱼胚胎和幼鱼中的原始生殖细胞研究目前已经取得一些进展。

6.1 鲟鱼生殖细胞的特点

研究者通过FITC-dextran标记技术, 对位于植物极的单个卵裂球的细胞谱系进行追踪, 确定鲟鱼的PGC是由遗传的生殖质产生的, 这些生殖质以全胚层卵裂的形式沉积在卵子的植物极上, 这与无尾目动物的卵裂方式相似(Saito et al., 2014)。但鲟鱼PGCs从其形成位点到性腺嵴的迁移路线与无尾动物(如爪蟾)不同(Whittington et al., 1975)。鲟鱼胚胎特征(包括大小、卵裂类型、发育模式和

PGC 特异位置)与硬骨鱼(如金鱼)存在显著差异,但 PGCs 迁移机制与金鱼相似,都是向性腺嵴迁移。在迁移过程中,PGCs 通过细胞突起进行活跃迁移,最终定位于发育中的尾芽周围的卵黄细胞团上,并随着卵黄延伸的发展而继续迁移,最终达到性腺区域(Saito et al., 2014)。后来又通过时间推移成像分析,发现鲟鱼 PGC 的迁移分为两个阶段:活跃迁移阶段和缓慢迁移阶段。在活跃阶段,PGC 表现出伪足样突起并易于与周围组织分离;在缓慢迁移阶段,PGC 逐渐移动到未来的性腺区域并与周围的体细胞紧密结合(Saito et al., 2015)。鲟鱼 PGC 体内长期可视化技术的突破也为后来的胚胎冷冻保存(Pšenička et al., 2016)、细胞培养(Pšenička et al., 2015)和移植(Ye et al., 2015)奠定基础。

6.2 PGC 在鲟鱼育种中的应用

近年来,将早期生殖细胞移植到近亲物种中形成生殖系嵌合体,实现代孕的技术已在几种硬骨鱼类,例如金鱼(Saito et al., 2010)、斑马鱼(Saito et al., 2008; Wong et al., 2011)、罗非鱼(Farlor et al., 2014)中建立。方法是进行单个 PGC 移植(Saito et al., 2008)或精原细胞(SG)(Okutsu et al., 2006a)和卵原细胞(OG)(Yoshizaki et al., 2010; Wong et al., 2011)。

在鲟鱼中, Pšenička et al. (2015)从西伯利亚鲟鱼中分离早期生殖细胞(spermatogonia 和 oogonia)并将其移植到小体鲟幼体中,30 d 后开始在生殖嵴中组织化,并在 90 d 后开始增殖,形成生殖脊。Ye et al. (2017)成功地在中华鲟(*A. sinensis*)中建立了 PGC 的腹腔内移植技术,实现了异种和同种生殖细胞在受体鲟鱼中的存活和增殖。他们分别使用中华鲟和达氏鲟(*A. dabryanus*)的卵巢或精巢生殖细胞作为供体,注射到受体 7~8 天龄达氏鲟幼鱼的腹腔内。在 51 天龄,同种精原细胞的定殖率为 70%,异种卵原细胞的定殖率分别为 6.7% 和 40%。这种技术不仅促进了濒危鲟鱼种群的遗传多样性恢复,也为其他鲟鱼种类提供了一种可能的繁殖和恢复方法(Ye et al., 2017)。后来团队通过优化移植细胞的数量和位置,将达氏鲟作为受体,匙吻鲟精原细胞为供体进行移植。移植后 2 个月,供体细胞的定殖率为 80.56%,且供体细胞在受体性腺中存活至少 7 个月(Ye et al., 2020)。在前述研究的基础上,通过冷冻保护剂的优化,研究者开发一种优化的慢速冷冻方法,冷冻保存含有匙吻鲟生殖干细胞的性腺组织,并利用生殖细胞移植技术将冷冻解冻后的性腺细胞移植到 7~8 d 龄的长江鲟幼体腹腔中,实现了冷冻生殖细胞的成功移植,定殖率分别为 83.3%(精原细胞)和

33.3%(卵母细胞)(Ye et al., 2021)。

为了诱导仅产生供体配子的生殖系嵌合体,宿主应该是不育的。非转基因基因改造是一种抑制早期生殖腺发育基因功能的敲除策略,已被选为鲟鱼绝育的可行方法。通过反义 morpholino 寡核苷酸(MO)对负责 PGC 发育和迁移的 *dnd* 基因进行敲降,实现了小体鲟的绝育(Linhartová et al., 2015)。利用物理方法,比如紫外线(UV)辐射也能有效地消除鲟鱼胚胎中大部分原始生殖细胞(PGCs)(Saito et al., 2018)。通过这一技术可以快速、大规模地生产绝育的鲟鱼宿主。

7 展 望

鲟鱼新品种选育的研究在杂交育种、雌核发育、性逆转诱导、基因组选择和细胞水平育种等方面取得了显著进展。每种方法都有其独特的优势和应用前景。杂交育种的优势在于可以迅速组合不同品种的优良性状,提高杂交后代的生长速度、抗病能力和产卵率。基因编辑技术为鲟鱼育种提供了强大的工具。通过精确修改鲟鱼基因组,可以加速性成熟、增强抗病性和提高生长速度,缩短育种周期,显著提高育种效率。基因组选择育种利用全基因组标记和表型数据,预测个体的育种值,并选择最佳个体进行繁育,缩短育种周期,尤其是在需要屠宰测量的性状(如鱼子酱产量)上。细胞水平育种技术如生殖细胞移植和跨物种体细胞核移植(iSCNT)(Fatira et al., 2018, 2019)通过移植早期生殖细胞或使用不育宿主,研究人员可以利用快速成熟的小型鲟鱼种类(如小体鲟)来生产濒危大鲟鱼的配子。这不仅可以缩短育种周期,还可以有效保护濒危物种的基因资源。

通过综合运用多种育种方法,可以最大化利用各自的优势,提高鲟鱼育种的整体效率。例如,可以通过基因编辑技术改良杂交品种的关键性状,通过基因组选择筛选最优个体,再结合细胞水平育种技术进行大规模繁殖。这种多技术融合的育种策略,将为鲟鱼育种带来新的突破。将来随着分子生物学技术和育种技术的不断发展,鲟鱼新品种选育将迎来更多的机遇和挑战。研究人员应继续探寻新的育种方法和技术,以进一步推动鲟鱼育种的发展。这不仅有助于提高鲟鱼养殖的经济效益,还将为濒危物种的保护和恢复提供重要支持。通过不断创新和优化,鲟鱼育种将迈向更加高效和可持续的发展道路。

参考文献:

- 葛伟, 单仕新, 蒋一珪, 1992. 雌核发育银鲫的受精生物学研究——天然雌核发育银鲫繁殖方式的讨论 [J]. 水生生物学报, 16(2):97-100.
- 孔杰, 李世凯, 王金乐, 等, 2020. 施氏鲟、西伯利亚鲟、达氏鳇及其杂交种种质鉴定方法的建立及其应用 [J]. 中国水产科学, 27(7):771-778.
- 齐茜, 刘浩浩, 李忠华, 等, 2017. 施氏鲟、西伯利亚鲟及其杂交后代的繁殖性能、生长性能及抗病性能比较 [J]. 江西农业大学学报, (2):376-383.
- 朱华, 胡红霞, 王巍, 等, 2014. 西伯利亚鲟与杂交鲟苗种培育对比试验 [J]. 中国水产, (8):73-74.
- AFONSO L O B, WASSERMANN G J, TEREZINHA de OLIVEIRA R, et al, 2001. Sex reversal in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) using a nonsteroidal aromatase inhibitor [J]. J Exp Zool, 290(2):177-181.
- AKHUNDOV M, FEDOROV K Y, 1991. Early gamete- and gonadogenesis in sturgeons. 1. On criteria for comparative assessment of juvenile gonadal development in the example of the Russian sturgeon, *Acipenser gueldenstaedti* [J]. J Ichthyol, 31(1):101-114.
- ANTONOPOULOU E, MAYER I, BERGLUND I, et al, 1995. Effects of aromatase inhibitors on sexual maturation in Atlantic salmon, *Salmo salar*, male parr [J]. Fish Physiol Biochem, 14:15-24.
- ARAI K, 2001. Genetic improvement of aquaculture finfish species by chromosome manipulation techniques in Japan [J]. Aquaculture, 197(1/2/3/4):205-228.
- AREFYEV V A, 1997. Sturgeon hybrids: Natural reality and practical prospects [J]. Aquacult Mag, 23:53-58.
- AVISE J C, TREXLER J C, TRAVIS J, et al, 1991. Poecilia mexicana is the recent female parent of the unisexual fish *P. formosa* [J]. Evolution:1530-1533.
- BALOCH A R, FRANEK R, TICHOPAD T, et al, 2019. Dnd1 knockout in sturgeons by CRISPR/Cas9 generates germ cell free host for surrogate production [J]. Animals (Basel), 9(4):174-187.
- BARRÍA A, TRINH T Q, MAHMUDDIN M, et al, 2020. Genetic parameters for resistance to Tilapia Lake Virus (TiLV) in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) [J]. Aquaculture, 522:735126.
- BEMIS W E, FINDEIS E K, GRANDE L, 1997a. An overview of Acipenseriformes [J]. Environmen Biol Fishes, 48(1):25-71.
- BEMIS W E, KYNARD B, 1997b. Sturgeon rivers: An introduction to acipenseriform biogeography and life history [J]. Environmen Biol Fishes, 48(1):167-183.
- BILLARD R, LECOINTRE G, 2001. Biology and conservation of sturgeon and paddlefish [J]. Rev Fish Biol Fish, 10(4):355-392.
- BLÁZQUEZ M, SOMOZA G M, 2010. Fish with thermolabile sex determination (TSD) as models to study brain sex differentiation [J]. Gen Comp Endocr, 166(3):470-477.
- BRINSTER R L, 2002. Germline stem cell transplantation and transgenesis [J]. Science, 296(5576):2174-2176.
- BRONZI P, CHEBANOV M, MICHAELS J T, et al, 2019. Sturgeon meat and caviar production: Global update 2017 [J]. J Appl Ichthyol, 35(1):257-266.
- CHAKRAPANI V, PATRA S K, PANDA R P, et al, 2016. Establishing targeted carp TLR22 gene disruption via homologous recombination using CRISPR/Cas9 [J]. Dev Com Immunol, 61:242-247.
- CHEBANOV M, PODUSHKA S, RACHEK E, et al, 2018. Hybrids of the Siberian sturgeon [M]// The Siberian sturgeon (*Acipenser baerii*, Brandt, 1869) (Volume 2) – Farming. Cham: Springer: 289-326.
- CHEN J, WANG W, TIAN Z, et al, 2018. Efficient gene transfer and gene editing in sterlet (*Acipenser ruthenus*) [J]. Front Genet, 9:117-124.
- CLEVELAND B M, YAMAGUCHI G, RADLER L M, et al, 2018. Editing the duplicated insulin-like growth factor binding protein-2b gene in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) [J]. Sci Rep, 8(1):16054.
- CUI Z, YUN L, WANG W, et al, 2017. Genome editing reveals dmrt1 as an essential male sex-determining gene in Chinese tongue sole (*Cynoglossus semilaevis*) [J]. Sci Rep, 7:42213.
- DEVLIN R H, NAGAHAMA Y, 2002. Sex determination and sex differentiation in fish: an overview of genetic, physiological, and environmental influences [J]. Aquaculture, 208(3/4):191-364.
- DONG Z, GE J, LI K, et al, 2011. Heritable targeted inactivation of myostatin gene in yellow catfish (*Pelteobagrus fulvidraco*) using engineered zinc finger nucleases [J]. PLoS One, 6(12):e28897.
- DOYON Y, MCCAMMON J M, MILLER J C, et al, 2008. Heritable targeted gene disruption in zebrafish using designed zinc-finger nucleases [J]. Nat Biotechnol, 26(6):702-708.
- DU J L, LEE C Y, TACON P, et al, 2001. Estradiol-17 β stimulates gonadotropin II expression and release in the protandrous male black porgy *Acanthopagrus schlegelii* Bleeker: A possible role in sex change [J]. Gen Comp

- Endocr, 121(2):135–145.
- DU K, STÖCK M, KNEITZ S, et al, 2020. The sterlet sturgeon genome sequence and the mechanisms of segmental rediploidization [J]. *Nat Ecol Evol*, 4(6):841–852.
- EDVARSDEN R B, LEININGER S, KLEPPE L, et al, 2014. Targeted Mutagenesis in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) Using the CRISPR/Cas9 System Induces Complete Knockout Individuals in the F0 Generation [J]. *PLoS One*, 9(9):e108622.
- FALAHATKAR B, POURSAEID S, MEKNATKHAH B, et al, 2014. Long-term effects of intraperitoneal injection of estradiol-17 β on the growth and physiology of juvenile stellate sturgeon *Acipenser stellatus* [J]. *Fish Physiol Biochem*, 40(2):365–373.
- FAO, 2023. Fishery and aquaculture statistics: Global aquaculture production 1950–2021 (FishStatJ) [R/OL]//[2024–04–22]. FAO Fisheries and Aquaculture Division, Rome. Updated 2023.
- FARLORA R, HATTORI-IHARA S, TAKEUCHI Y, et al, 2014. Intraperitoneal germ cell transplantation in the Nile tilapia *Oreochromis niloticus* [J]. *Mar Biotechnol*, 16: 309–320.
- FATIRA E, HAVELKA M, LABBÉ C, et al, 2018. Application of interspecific Somatic Cell Nuclear Transfer (iSCNT) in sturgeons and an unexpectedly produced gynogenetic sterlet with homozygous quadruple haploid [J]. *Sci Rep*, 8(1):5997.
- FATIRA E, HAVELKA M, LABBÉ C, et al, 2019. A newly developed cloning technique in sturgeons: An important step towards recovering endangered species [J]. *Sci Rep*, 9(1):10453.
- FENG K, LUO H, LI Y, et al, 2017. High efficient gene targeting in rice field eel *Monopterus albus* by transcription activator-like effector nucleases [J]. *Sci Bull*, 62(3): 162–164.
- FLYNN S R, BENFEY T J, 2007. Effects of dietary estradiol-17 β in juvenile shortnose sturgeon, *Acipenser brevirostrum* Lesueur [J]. *Aquaculture*, 270(1):405–412.
- FLYNN S, MATSUOKA M, REITH M, et al, 2006. Gynogenesis and sex determination in shortnose sturgeon, *Acipenser brevirostrum* Lesueur [J]. *Aquaculture*, 253(1/2/3/4):721–727.
- FONTANA F, CONGIU L, MUDRAK V A, et al, 2008. Evidence of hexaploid karyotype in shortnose sturgeon [J]. *Genome*, 51(2):113–119.
- FOPP-BAYAT D, 2010. Meiotic gynogenesis revealed not homogametic female sex determination system in Siberian sturgeon (*Acipenser baeri* Brandt) [J]. *Aquaculture*, 305(1/2/3/4):174–177.
- FOPP-BAYAT D, HLIWA P, OCALEWICZ K, 2018. Presence of gynogenetic males suggests a female heterogamety in sterlet *Acipenser ruthenus* L [J]. *Anim Reprod Sci*, 189:110–118.
- FOPP-BAYAT D, KOLMAN R, WOZNICKI P, 2007. Induction of meiotic gynogenesis in sterlet (*Acipenser ruthenus*) using UV-irradiated bester sperm [J]. *Aquaculture*, 264(1/2/3/4):54–58.
- GARDINER B G, 1984. Sturgeons as living fossils [M]// ELDREDGE N, et al, eds. *Living fossils*. New York: Springer Verlag Press: 148–152.
- GJERDE B, MAHAPATRA K D, REDDY P V, et al, 2019. Genetic parameters for growth and survival in rohu carp (*Labeo rohita*) [J]. *Aquaculture*, 503:381–388.
- GORSHKOVA G, GORSHKOV S, GORDIN H, et al, 1996. Karyological studies in hybrids of beluga *Huso huso* (L.) and the Russian sturgeon *Acipenser guldenstädti* Brandt [J]. *Isr J Aquacult/Bamidgeh*, 48(1):35–39.
- GRANDI G, GIOVANNINI S, CHICCA M, 2007. Gonadogenesis in early developmental stages of *Acipenser naccarii* and influence of estrogen immersion on feminization [J]. *J Appl Ichthyol*, 23(1):3–8.
- HASSANZADEH SABER M, NOVEIRI S B, POURKAZEMI M, et al, 2008. Induction of gynogenesis in stellate sturgeon (*Acipenser stellatus* Pallas, 1771) and its verification using microsatellite markers [J]. *Aquacult Res*, 39(14):1483–1487.
- HASSANZADEH SABER M, HALLAJIAN A, 2014. Study of sex determination system in ship sturgeon, *Acipenser nudiventris* using meiotic gynogenesis [J]. *Aquacult Int*, 22(1):273–279.
- HAVELKA M, ARAI K, 2018. Hybridization and polyploidization in sturgeon [M]// Sex control in aquaculture. WANG H P, et al, eds. Wiley:669–687.
- HENDERSON C R, 1975. Best linear unbiased estimation and prediction under a selection model [J]. *Biometrics*, (6): 423–447.
- HU H, DONG Y, WANG W, et al, 2013. Sex reversal introduction in sterlet (*Acipenser Ruthenus*) and the application potential in all-female breeding in sturgeon [C]//The 7th International Symposium on Sturgeon, ISS7. Vancouver, Canada:43.
- HUANG P, XIAO A, ZHOU M, et al, 2011. Heritable gene targeting in zebrafish using customized TALENs [J]. *Nat Biotechnol*, 29(8):699–700.
- HWANG W Y, FU Y, REYON D, et al, 2013. Efficient genome editing in zebrafish using a CRISPR–Cas system

- [J]. *Nat Biotechnol*, 31(3):227–229.
- KAWAKAMI Y, GOTO-KAZETO R, SAITO T, et al, 2010. Generation of germ-line chimera zebrafish using primordial germ cells isolated from cultured blastomeres and cryopreserved embryoids [J]. *Int J Dev Biol*, 54(10):1493–1501.
- KHALIL K, ELAYAT M, KHALIFA E, et al, 2017. Generation of myostatin gene-edited channel catfish (*Ictalurus punctatus*) via zygote injection of CRISPR/Cas9 system [J]. *Sci Rep*, 7(1):7301.
- KOBAYASHI H, IWAMATSU T, 2005. Sex reversal in the medaka *Oryzias latipes* by brief exposure of early embryos to estradiol-17 β [J]. *Zool Sci*, 22(10):1163–1167.
- KOMEN H, THORGAARD G H, 2007. Androgenesis, gynogenesis and the production of clones in fishes: A review [J]. *Aquaculture*, 269(1/2/3/4):150–173.
- KUHL H, GUIGUEN Y, HÖHNE C, et al, 2021. A 180 Myr-old female-specific genome region in sturgeon reveals the oldest known vertebrate sex determining system with undifferentiated sex chromosomes [J]. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 376(1832):20200089.
- LEBEDA I, RODINA M, GELA D, et al, 2021. Gonadal histology and concentration of 11-ketotestosterone of meiotic gynogens confirm female heterogametic sex determination in sterlet (*Acipenser ruthenus*) [J]. *Aquacult Int*, 29:801–811.
- LI M H, YANG H H, LI M R, et al, 2013. Antagonistic roles of Dmrt1 and Foxl2 in sex differentiation via estrogen production in tilapia as demonstrated by TALENs [J]. *Endocrinology*, 154(12):4814–4825.
- LI M, YANG H, ZHAO J, et al, 2014. Efficient and heritable gene targeting in tilapia by CRISPR/Cas9 [J]. *Genetics*, 197(2):591–599.
- LI Q, SUN Q, LIU Q, et al, 2021. Estimation of genetic parameters for carotenoid traits in Chinese mitten crab, *Eriocheir sinensis*, females [J]. *Aquaculture*, 532:735990.
- LINHARTOVÁ Z, HAVELKA M, PŠENIČKA M, et al, 2018. Interspecific hybridization of sturgeon species affects differently their gonadal development [J]. *Czech J Ani Sci*, 63(1):1–10.
- LINHARTOVÁ Z, SAITO T, KAŠPAR V, et al, 2015. Sterilization of sterlet *Acipenser ruthenus* by using knockdown agent, antisense morpholino oligonucleotide, against dead end gene [J]. *Theriogenology*, 84(7):1246–1255.
- LINHARTOVÁ Z, SAITO T, PŠENIČKA M, 2014. Embryogenesis, visualization and migration of primordial germ cells in tench (*Tinca tinca*) [J]. *J Appl Ichthyol*, 30:29–39.
- LIU X Z, CUI L F, LI S M, et al, 2022. China fishery statistical yearbook[M]. Beijing: China Agricultural Press:180.
- LUDWIG A, LIPPOLD S, DEBUS L, et al, 2009. First evidence of hybridization between endangered sterlets (*Acipenser ruthenus*) and exotic Siberian sturgeons (*Acipenser baerii*) in the Danube River [J]. *Biol Invasions*, 11(3):753–760.
- LUO D, LIU Y, CHEN J, et al, 2015. Direct production of XY DMY-sex reversal female medaka (*Oryzias latipes*) by embryo microinjection of TALENs [J]. *Sci Rep*, 5(1):14057.
- MA J, FAN Y, ZHOU Y, et al, 2018. Efficient resistance to grass carp reovirus infection in JAM-A knockout cells using CRISPR/Cas9 [J]. *Fish Shellfish Immun*, 76:206–215.
- MEUWISSEN T H, HAYES B J, GODDARD M, 2001. Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps [J]. *Genetics*, 157(4):1819–1829.
- MIMS S D, SHELTON W L, LINHART O, et al, 1997. Induced meiotic gynogenesis of paddlefish *Polyodon spathula* [J]. *J World Aquacult Soc*, 28(4):334–343.
- MIMS S D, SHELTON W L, 2015. Paddlefish aquaculture [M]// New Jersey: John Wiley & Sons:103–105.
- MIMS S, SHELTON W, 1998. Induced meiotic gynogenesis in shovelnose sturgeon [J]. *Aquacult Int*, 6(5):323–329.
- NOBLE T H, COMAN G J, WADE N M, et al, 2020. Genetic parameters of Gill-associated virus infection and body weight under commercial conditions in black tiger shrimp, *Penaeus monodon* [J]. *Aquaculture*, 528:735580.
- OHAMA M, WASHIO Y, KISHIMOTO K, et al, 2020. Growth performance of myostatin knockout red sea bream *Pagrus major* juveniles produced by genome editing with CRISPR/Cas9 [J]. *Aquaculture*, 529:735672.
- OKUTSU T, SUZUKI K, TAKEUCHI Y, et al, 2006a. Testicular germ cells can colonize sexually undifferentiated embryonic gonad and produce functional eggs in fish [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 103(8):2725–2729.
- OKUTSU T, YANO A, NAGASAWA K, et al, 2006b. Manipulation of fish germ cell: Visualization, cryopreservation and transplantation [J]. *J Reprod Dev*, 52(6):685–693.
- OMOTO N, MAEBAYASHI M, ADACHI S, et al, 2005. Sex ratios of triploids and gynogenetic diploids induced in the hybrid sturgeon, the bester (*Huso huso* female *Acipenser ruthenus* male) [J]. *Aquaculture*, 245(1/2/3/4):39–47.
- OMOTO N, MAEBAYASHI M, MITSUHASHI E, et al, 2002. Effects of estradiol 17 and 17 methyltestosterone on gonadal sex differentiation in the F2 hybrid sturgeon, the

- bester [J]. *Fish Sci*, 68(5):1047–1054.
- OSTOS–GARRIDO M, LLORENTE J, CAMACHO S, et al, 2009. Histological, histochemical and ultrastructural changes in the digestive tract of sturgeon *Acipenser naccharii* during early ontogeny [M]// *Biology, conservation and sustainable development of sturgeons*. CARMONA R, et al, eds. Springer Nature Link: 121–136.
- PANDIAN T, KOTEESWARAN R, 1998. Ploidy induction and sex control in fish [J]. *Hydrobiologia*, 384(1/2/3): 167–243.
- PŠENIČKA M, SAITO T, LINHARTOVÁ Z, et al, 2015. Isolation and transplantation of sturgeon early–stage germ cells [J]. *Theriogenology*, 83(6):1085–1092.
- PŠENIČKA M, SAITO T, RODINA M, et al, 2016. Cryopreservation of early stage Siberian sturgeon *Acipenser baerii* germ cells, comparison of whole tissue and dissociated cells [J]. *Cryobiology*, 72(2):119–122.
- QIN Z, LI Y, SU B, et al, 2016. Editing of the luteinizing hormone gene to sterilize channel catfish, *Ictalurus punctatus*, using a modified zinc finger nuclease technology with electroporation [J]. *Mar Biotechnol*, 18:255–263.
- RÁB P, AREFJEV V, 1996. MR C–banded karyotype of the sterlet, *Acipenser ruthenus*, from the Danube River [J]. *Sturgeon Q*, 4(4):10–12.
- RACHEK E, SVIRSKII V, SKIRIN V, et al, 2010. The experimental confirmation of male fertility in intergenerational hybrid (F1) between the sterlet sturgeon (*Acipenser ruthenus*) and kaluga (*Huso dauricus*) [J]. *Osetrovoe Hozajstvo*, 2010(4):52–60.
- RECOUBRATSKY A, GRUNINA A, BARMINTSEV V, et al, 2003. Meiotic gynogenesis in the Stellate and Russian sturgeons and sterlet [J]. *Russ J Dev Biol*, 34(2):92–101.
- ROMASHOV D D, NIKOLYUKIN N I, BELYAEVA V N, et al, 1963. Possibilities of producing diploid radiation–induced gynogenesis in sturgeons [J]. *Radiobiologiya*, 3: 104–110 (in Russian).
- SAITO T, GOTO–KAZETO R, ARAI K, et al, 2008. Xenogenesis in teleost fish through generation of germ–line chimeras by single primordial germ cell transplantation [J]. *Biol Reprod*, 78(1):159–166.
- SAITO T, GOTO–KAZETO R, FUJIMOTO T, et al, 2010. Inter–species transplantation and migration of primordial germ cells in cyprinid fish [J]. *Int J Dev Biol*, 54(10): 1481–1486.
- SAITO T, GÜRALP H, IEGOROVA V, et al, 2018. Elimination of primordial germ cells in sturgeon embryos by ultraviolet irradiation† [J]. *Biol Reprod*, 99(3):556–564.
- SAITO T, PSENIČKA M, GOTO R, et al, 2014. The origin and migration of primordial germ cells in sturgeons [J]. *PLoS One*, 9(2):e86861.
- SAITO T, PSENIČKA M, 2015. Novel technique for visualizing primordial germ cells in sturgeons (*Acipenser ruthenus*, *A. gueldenstaedtii*, *A. baerii*, and *Huso huso*) [J]. *Biol Reprod*, 93(4):1–7.
- SHEDKO S, MIROSHNICHENKO I, NEMKOVA G, 2020. Asymmetric hybridization of Kaluga *Acipenser dauricus* Georgi, 1775 and Amur sturgeon *A. schrenckii* Brandt, 1869 (Acipenseridae) in nature as follows from analysis of mitochondrial and nuclear DNA markers [J]. *Russ J Genet*, 56:718–724.
- SHELTON W L, MIMS S D, 2012. Evidence for female heterogametic sex determination in paddlefish *Polyodon spathula* based on gynogenesis [J]. *Aquaculture*, 356/357: 116–118.
- SHEN L, SHI Y, ZOU Y, et al, 2014. Sturgeon aquaculture in China: Status, challenge and proposals based on nation–wide surveys of 2010–2012 [J]. *J Appl Ichthyol*, 30(6):1547–1551.
- SIMORARMC, XING D, BANGSMR, et al, 2020. CRISPR/Cas9–mediated knock–in of alligator cathelicidin gene in a non–coding region of channel catfish genome [J]. *Sci Rep*, 10(1):22271.
- SONG H, DONG T, WANG W, et al, 2024a. Cost–effective genomic prediction of critical economic traits in sturgeons through low–coverage sequencing [J]. *Genomics*: 110874.
- SONG H, DONG T, WANG W, et al, 2024b. Whole–genome resequencing of Russian sturgeon (*Acipenser gueldenstaedtii*) reveals selection signatures associated with caviar color [J]. *Aquaculture*, 582:740545.
- SONG H, DONG T, YAN X, et al, 2023a. Using Bayesian threshold model and machine learning method to improve the accuracy of genomic prediction for ordered categorical traits in fish [J]. *Agric Commun*, 1(1):100005.
- SONG H, XU S, LUO K, et al, 2022. Estimation of genetic parameters for growth and egg related traits in Russian sturgeon (*Acipenser gueldenstaedtii*) [J]. *Aquaculture*, 546:737299.
- SONG H, ZHANG Q, HU H, 2024c. polyGBLUP: A modified genomic best linear unbiased prediction improved the genomic prediction efficiency for autopolyploid species [J]. *Brief Bioinform*, 25(2):bbac106.
- SONG H, ZHU B, DONG T, et al, 2023b. Whole–genome resequencing reveals selection signatures for caviar yield in Russian sturgeon (*Acipenser gueldenstaedtii*) [J]. *Aquaculture*, 568:739312.

- SUN Y, ZHENG G D, NISSA M, et al, 2020. Disruption of *mstna* and *mstnb* gene through CRISPR/Cas9 leads to elevated muscle mass in blunt snout bream (*Megalobrama amblycephala*) [J]. *Aquaculture*, 528:735597.
- THORGAARD G H, ALLENDORF F W, KNUDSEN K L, 1983. Gene-centromere mapping in rainbow trout: High interference over long map distances [J]. *Genetics*, 103(4):771-783.
- van EENENNAAM A, van EENENNAAM J, MEDRANO J, et al, 1996. Rapid verification of meiotic gynogenesis and polyploidy in white sturgeon (*Acipenser transmontanus* Richardson) [J]. *Aquaculture*, 147(3/4):177-189.
- van EENENNAAM A, van EENENNAAM J, MEDRANO J, et al, 1999. Evidence of female heterogametic genetic sex determination in white sturgeon [J]. *J Hered*, 90(1):231.
- VASIL' EV V P, RACHEK E I, LEBEDEVA E B, et al, 2014. Karyological study in backcross hybrids between the sterlet, ruthenus *Acipenser*, and kaluga, *A. dauricus* (Actinopterygii: Acipenseriformes: Acipenseridae): *A. ruthenus* × (*A. ruthenus* × *A. dauricus*) and *A. dauricus* × (*A. ruthenus* × *A. dauricus*) [J]. *Acta Ichthyol Piscat*, 44(4):301-308.
- VASIL' EV V P, VASIL' EVA E D, SHEDKO S V, et al, 2010. How many times has polyploidization occurred during acipenserid evolution? New data on the karyotypes of sturgeons (Acipenseridae, Actinopterygii) from the Russian Far East [J]. *J Ichthyol*, 50:950-959.
- VERBYLA K L, KUBE P D, EVANS B S, 2022. Commercial implementation of genomic selection in Tasmanian Atlantic salmon: Scheme evolution and validation [J]. *Evol Appl*, 15(4):631-644.
- WARGELIUS A, LEININGER S, SKAFTNESMO K O, et al, 2016. Dnd knockout ablates germ cells and demonstrates germ cell independent sex differentiation in Atlantic salmon [J]. *Sci Rep*, 6(1):21284.
- WHITINGTON P M, DIXON K, 1975. Quantitative studies of germ plasm and germ cells during early embryogenesis of *Xenopus laevis* [J]. *Development*, 33(1):57-74.
- WONG T T, SAITO T, CRODIAN J, et al, 2011. Zebrafish germline chimeras produced by transplantation of ovarian germ cells into sterile host larvae [J]. *Biol Reprod*, 84(6):1190-1197.
- WUERTZ S, GAILLARD S, BARBISAN F, et al, 2006. Extensive screening of sturgeon genomes by random screening techniques revealed no sex-specific marker [J]. *Aquaculture*, 258(1/2/3/4):685-688.
- WUERTZ S, GÜRALP H, PŠENIČKA M, et al, 2018. Sex determination in sturgeon [M]//WANG H P, et al, eds. *Sex control in aquaculture*. West Sussex, UK: John Wiley & Sons Ltd: 645-668.
- XIE Q P, HE X, SUI Y N, et al, 2016. Haploinsufficiency of SF-1 causes female to male sex reversal in Nile tilapia, *Oreochromis niloticus* [J]. *Endocrinology*, 157(6):2500-2514.
- YAMAHA E, GOTO-KAZETO R, SAITO T, et al, 2010. Primordial germ cell in teleost fish with special references to its specification and migration [J]. *J Appl Ichthyol*, 26(5):816-822.
- YAMAHA E, SAITO T, GOTO-KAZETO R, et al, 2007. Developmental biotechnology for aquaculture, with special reference to surrogate production in teleost fishes [J]. *J Sea Res*, 58(1):8-22.
- YAZAWA R, TAKEUCHI Y, MORITA T, et al, 2013. The Pacific bluefin tuna (*Thunnus orientalis*) dead end gene is suitable as a specific molecular marker of type A spermatogonia [J]. *Mol Reprod Dev*, 80(10):871-880.
- YE H, LI C J, YUE H M, et al, 2015. Differential expression of fertility genes *boule* and *dazl* in Chinese sturgeon (*Acipenser sinensis*), a basal fish [J]. *Cell Tissue Res*, 360(2):413-425.
- YE H, LI C J, YUE H M, et al, 2017. Establishment of intraperitoneal germ cell transplantation for critically endangered Chinese sturgeon *Acipenser sinensis* [J]. *Theriogenology*, 94:37-47.
- YE H, TAKEUCHI Y, WU M, et al, 2020. Assessment of Yangtze sturgeon as recipient for the production of American paddlefish gametes through spermatogonia transplantation [J]. *Theriogenology*, 158:168-179.
- YE H, ZHOU C, YUE H, et al, 2021. Cryopreservation of germline stem cells in American paddlefish (*Polyodon spathula*) [J]. *Anim Reprod Sci*, 224:106667.
- YOSHIZAKI G, ICHIKAWA M, HAYASHI M, et al, 2010. Sexual plasticity of ovarian germ cells in rainbow trout [J]. *Development*, 137(8):1227-1230.
- ZHAI S, YANG B, ZHANG F, et al, 2021. Estimation of genetic parameters for resistance to *Vibrio alginolyticus* infection in the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) [J]. *Aquaculture*, 538:736545.
- ZOU Y, WEI Q, PAN G, 2011. Induction of meiotic gynogenesis in paddlefish (*Polyodon spathula*) and its confirmation using microsatellite markers [J]. *J Appl Ichthyol*, 27(2):496-500.