

DOI: 10.11964/jfc.20240114309

· 综述 ·

彭泽鲫种质特性与品种改良研究进展及展望

王学耕¹, 吴碧瑜¹, 陈前辉¹, 梁芳¹, 王俊杰¹, 李潮¹,
丁立云², 麦康森^{1,3}, 赵俊^{1*}

1. 华南师范大学生命科学学院, 现代水产养殖科学与工程研究院, 广州市亚热带生物多样性与环境生物监测重点实验室, 粤澳水产种业发展与创新联合实验室, 广东广州 510631; 2. 江西省水产科学研究所, 江西南昌 330039; 3. 中国海洋大学水产学院, 山东青岛 266003

摘要: 彭泽鲫具天然雌核发育的生殖特性, 同时具有生长快、个体大、适应性强等优良性状, 是我国重要的淡水经济鱼类。彭泽鲫进行遗传改良后培育出的两个养殖新品种——白金丰产鲫和穗丰鲫, 目前取得显著经济效益, 养殖范围涉及全国多个省市。本文综述了国内三十年来关于彭泽鲫的研究进展, 包括生物学特性、分类地位、养殖技术、与不同品种的杂交结果等; 对白金丰产鲫和穗丰鲫的选育工作进行了总结, 包括其亲本选择、培育过程和改良后的优势等; 并对彭泽鲫种质资源研究存在的问题和未来方向进行了探讨, 为后续彭泽鲫相关研究提供参考。

关键词: 彭泽鲫; 白金丰产鲫; 穗丰鲫; 雌核发育; 异精效应

鲫 (*Carassius auratus*) 肉味鲜美、营养丰富, 深受我国消费者喜爱, 2022 年全国养殖总产量达 284.94 万 t, 占淡水鱼养殖产量的 10.51%^[1]。为了提高鲫养殖效益, 推动我国鲫养殖业的发展, 科研工作者进行了许多遗传育种改良工作, 选育出了多个新品种和品系^[2]。20 世纪 70 年代开始, 科研人员开始对彭泽鲫 (*C. auratus* var. *pengsenensis*) 的资源情况和生物学性状做了初步调查^[3-4]。随后江西省水产科学研究所和九江市水产科学研究所经过 7 年 6 代系统选育, 使彭泽鲫成为一个优良养殖品种, 比选育前生长速率快 50% 以上^[3], 并推广至全国各地养殖^[5-7]。

彭泽鲫属鲤形目 (Cypriniformes) 鲤科 (Cyprinidae) 鲫属, 原产于江西省九江市彭泽县丁家湖、芳湖和太泊湖等自然水体中, 又称芦花鲫或彭泽大鲫。1996 年成为首批经全国水产原种和良种审定委员会审定通过的水产养殖新品种 (GS-01-003-1996)^[8], 也是我国第 1 个直接从野生鲫中选育出的优良养殖品种。

彭泽鲫具有繁殖技术和苗种培育方法简易、生长快、个体大、抗逆性强、营养价值高等特点, 常作为新品种培育的后备亲体^[9]。以彭泽鲫为母本, 利用尖鳍鲤 (*Cyprinus acutidorsalis*) 的精子异精激发彭泽



第一作者: 王学耕, 从事水产动物遗传育种、鱼类表观遗传学、环境内分泌干扰物诱导隔代遗传效应研究, E-mail: wangxuegeng@scnu.edu.cn;



吴碧瑜, 从事鱼类种质创制研究, E-mail: 2022022947@m.scnu.edu.cn

通信作者: 赵俊, 从事淡水鱼类种质资源与遗传育种研究。培育国审水产新品种 2 个 (白金丰产鲫和穗丰鲫), 在唐鱼地理分布和物种分化研究上取得重要进展。主编和参编著作 3 部, 发表研究论文 80 多篇。E-mail: zhaojun@scnu.edu.cn



资助项目: 国家科技基础条件平台工作重点项目 (2005DKA21402); 国家自然科学基金 (22176066); 江西省重点研发计划 (20203BBF63045)

收稿日期: 2024-01-04

修回日期: 2024-03-30

文章编号:

1000-0615(2025)03-039101-8

中图分类号: S 917.4

文献标志码: A

作者声明本文无利益冲突

©《水产学报》编辑部(CC BY-NC-ND 4.0)
Copyright © Editorial Office of Journal of Fisheries of China (CC BY-NC-ND 4.0)



鲫雌核发育产生的子1代——白金丰产鲫, 于2015年通过全国水产原种和良种审定委员会审定(GS-01-001-2015)^[10], 既保留了彭泽鲫的优良品质, 又提高了生长速率, 实现了全雌性, 更受市场欢迎^[11]。2023年, 以经6代选育的彭泽鲫HL系为母本、尖鳍鲤野生群体选育出的F₅群体为父本, 通过异源雌核发育获得的“穗丰鲫”通过全国水产原种和良种审定委员会审定(GS-01-002-2023)^[12]。在相同养殖条件下, 穗丰鲫与彭泽鲫和白金丰产鲫相比, 12月龄体重分别提高30.8%和11.2%, 适宜在全国水温5~34℃的人工可控的淡水水体中养殖, 为推进鲫养殖业高质量发展提供了种源保障。

当前, 针对彭泽鲫的种质创制与良种选育工作仍在进行中。本文对彭泽鲫的生物特性和种质资源研究进行系统性的综述, 并简要介绍白金丰产鲫和穗丰鲫的选育过程, 为彭泽鲫种质资源开发与利用提供参考。

1 彭泽鲫的生物学特性

1.1 食性与生长

彭泽鲫与普通鲫有较大差异, 体呈纺锤型, 头短小, 眼中等大; 背部呈青黑色, 腹部呈灰白色, 下颌底部至胸鳍底部呈平缓弧形, 尾柄高大于眼后头长^[3, 13]; 与大多数鲫品系同为典型的杂食性鱼类, 能够适应各种类型的饵料。浮游动植物、高等植物碎片、水生昆虫、人工饲料乃至有机碎屑均能作为食用对象^[13], 在维护水体生态平衡方面具有重要作用。

彭泽鲫与鲫的其他地方品系相比, 具有明显的生长优势, 选育后的彭泽鲫生长速率是普通鲫的3.5倍^[3]。彭泽鲫常见个体超过250g, 它的主要生长季节为4—11月, 7—9月时生长速率最快, 对水温的适应范围广, 在冰封的水下或38℃高温下仍能存活。

1.2 肌肉营养成分

彭泽鲫肌肉中粗蛋白质含量在各规格之间差别不大, 平均为17.61%^[14], 与异育银鲫(*C. auratus gibelio*)和草鱼(*Ctenopharyngodon idella*)相近^[15-16], 高于鲢(*Hypophthalmichthys molitrix*)^[17-19]和鳙(*H. nobilis*)^[18, 20]。肌肉中的脂肪含量则随着规格的增大而降低, 为1.0%~1.9%, 与鳊(*Siniperca chuatsi*)相近, 远低于史氏鳊

(*Acipenser schrenckii*)^[14]。由此可见彭泽鲫是一种高蛋白、低脂肪的健康食物, 食用价值较高。

有研究报道, 不同规格的彭泽鲫中共测出18种氨基酸, 必需氨基酸含量基本超过了FAO(联合国粮农组织)/WHO(世界卫生组织)的氨基酸评分标准, 且赖氨酸含量丰富, 可在人类膳食结构中弥补谷物内赖氨酸的不足^[14]。丁立云等^[21]在各规格的彭泽鲫共测出14种脂肪酸, 其中规格为300~350g的彭泽鲫不饱和脂肪酸及人体必需脂肪酸的含量最高, 可见彭泽鲫的脂肪酸含量丰富、营养价值高。

1.3 染色体倍性

三倍体彭泽鲫 在早期的研究当中, 彭泽鲫的染色体数目和倍性争议较大。1989年江西省水产研究所测定彭泽鲫为正常二倍体 $2n=100$ ^[3]。陈敏容等^[22]报道彭泽鲫是染色体数目为166的二倍体, 但核型图中染色体不能按二倍体完全配对。舒琥等^[23]也发现彭泽鲫染色体众数为166条, 且存在较多的小染色体。叶玉珍等^[24]则认为彭泽鲫是染色体数目为162的三倍体。随着对彭泽鲫染色体数目、核型研究的深入, 出现了一些有力证据支持彭泽鲫属于三倍体, 染色体由150条基本染色体和若干条超数染色体组成。如杨睿姣等^[25]测出彭泽鲫细胞的DNA相对含量是二倍体红鲫的1.55倍, 150条基本染色体可按着丝粒位置分为4组, 每组中同源染色体组数与已知二倍体鲫的同源染色体组数一致, 且每个染色体小组均由3条同源染色体组成, 表明彭泽鲫属三倍体鱼类, 染色体数目为 $3n=150+$, 核型公式为 $3n=33m+51sm+33st+33t$ 。刘良国等^[26]发现彭泽鲫的2个克隆均含能三三配对的150条基本染色体, 差别在于超数染色体数目的不同。

四倍体彭泽鲫 在进行异育彭泽鲫的育种实践中, 赵俊等^[27]发现其子代出现表型分化现象, 一些特殊个体整体形态类似母本, 但同时有父本的特征, 生长速率也明显快于正常异育彭泽鲫。随后, 研究者分别从染色体核型分析、DNA含量和胚胎同工酶证据等方面证实了这些特殊个体遗传其母本彭泽鲫的雌核发育特性^[28-30], 染色体由母本的全套染色体组和父本单倍体染色体组组成, 兼具雌核发育和两性融合的功能。因其染色体呈复合四倍体形式, 称

为复合四倍体彭泽鲫或异源四倍体彭泽鲫(简称复合鲫)^[27]。赵俊等^[31]分别用复合鲫的父本种和母本种的精子与复合鲫的卵子受精, 比较发现其胚胎发育过程无明显差异, 表明其应答父母本种的精子时行相同生殖方式。廖寿力^[32]统计分析其受精率、孵化率、畸形率、出苗率、发育积温、鱼体大小等证据, 说明异源四倍体彭泽鲫繁殖性能优于彭泽鲫, 且开发了鉴别三倍体和异源四倍体彭泽鲫的 DNA 分子标记。张庆飞等^[33]对复合鲫进行染色体计数及核型分析, 显示其染色体组由 200+ 条染色体组成, 多出的染色体为超数染色体, 核型公式为 $4n=42m+64sm+62st+32t$, 且生长性能较正常异育彭泽鲫好。

1.4 生殖与发育

彭泽鲫 1 龄可达到性成熟, 性成熟个体性腺每年成熟 1 次, 分批产卵。它的繁殖季节在长江中游地区为 3 月底至 6 月上旬, 有时持续到 7 月, 最佳繁殖季节为 4 月上旬和中旬^[13]; 繁殖水温为 17~28 °C, 适宜水温为 20~24 °C。彭泽鲫怀卵量随体重的增加而增大, 绝对怀卵量为 25 800 粒以上, 相对怀卵量约为 125 粒/g。其可自行产卵, 也可人工催产^[13], 产出的卵为黏性卵, 呈圆球形^[34]。胚胎发育过程经历了受精、卵裂、囊胚、原肠胚、神经胚、组织器官分化和出膜 7 个阶段, 共 26 个时期^[32]。当水温在 16~17 °C 时, 彭泽鲫从受精卵开始发育至孵化需约 143 h; 水温在 18~20 °C 时, 需约 53 h, 初孵化出的仔鱼长约 3.0~4.5 mm^[34]。

关于彭泽鲫生殖方式的研究, 最早由杨兴棋等^[34]通过繁殖试验证实其为两性型天然雌核发育。雌核发育指卵子需经雄性提供的精子激发, 使卵子发育, 但不发生雌雄原核的融合, 是一种无融合或假融合的生殖方式。群体多数由雌性构成, 仅含少数的雄性个体。随后, 赵振山等^[35]、舒琥等^[36]、崔森等^[37-38]和杨睿姣等^[39]多位研究者结合受精细胞学、同工酶和 DNA 相对含量等方面的证据进一步说明彭泽鲫属于雌核发育鱼类, 且同源精子、异源精子、灭活异源精子均能刺激卵核正常发育。

此外, 在银鲫的育种实践中也发现其他鱼类的精子可以激发银鲫卵子雌核发育, 而且还能影响子代的性状, 这种新的雌核生殖称为异

精雌核发育效应 (alogynogenesis)^[40]。丁军等^[41]采用 DNA 杂交技术, 发现异源精子进入银鲫卵子后父母本之间发生了有限的 DNA 片段杂交, 产生了异精效应。在彭泽鲫中, 崔森等^[38]通过比较发现同源和异源精子激发彭泽鲫的胚胎发育过程在一些同工酶表达上存在明显差异。李丽等^[42]比较异育彭泽鲫及其双亲的消化酶活性的结果表明, 异育彭泽鲫与母本之间的差异显著低于其与父本的差异。

这些研究证实了彭泽鲫异精效应的存在, 即异源精子对其子代表型或基因型产生影响, 但目前尚缺乏直接证据支持这种效应是否来自父本的遗传物质影响。近年来, Zhao 等^[43]和 Ding 等^[44]利用高通量测序和染色体荧光原位杂交技术在异育银鲫中发现, 同源父本的超数染色体能够遗传给子代, 并且与雄性子代的出现有重要联系。Mao 等^[45]使用锦鲤 (*Cyprinus carpio*) 灭活精子和草鱼卵子对草鱼进行人工操纵雌核发育, 发现父本 DNA 的遗传导致了 *HoxC6b* 的重组。因此, 彭泽鲫雌核发育的生殖特性和遗传机制有待深入探讨和研究。

1.5 性别分化

在自然条件下, 彭泽鲫的雌雄性比约为 12 : 1^[3]。经过长时间选育, 一般池塘养殖中雌性比例更高。但有研究发现实验室养殖中出现了高比例的雄鱼, 雌雄比例为 1.3 : 1.0, 相比之下池塘养殖雌雄比例为 20.4 : 1.0^[46]。进一步研究发现, 高比例雄鱼的出现, 与养殖密度相关。高密度养殖组中雄鱼比例约为 25%, 而低密度养殖组中雄鱼比例约为 3.3%^[47]。基因表达分析表明, 雄鱼中 *dmrt1a*、*dmrt1b*、*3bhsd*、*11bhsd2*、*cyp17a1* 和 *star* 基因的表达显著上调; 而 *dmrt1c*、*amh* 和 *cyp19ala* 基因的表达显著低于雌鱼^[47-48]。在 17 α -甲基睾酮处理条件下, 彭泽鲫 *dmrt1a*、*dmrt1b*、*amh* 表达上调, 表明其与雄性发育相关; 而 *dmrt1c* 和 *cyp19ala* 表达下调, 表明与彭泽鲫雌性发育相关^[49]。这些结果表明彭泽鲫性别决定主要由遗传决定的同时, 也会受到环境因素影响。

2 彭泽鲫的种群分化与起源

2.1 遗传分化

刘良国等^[26]发现彭泽鲫群体内存在两类在

体型和生长速率上有着明显差异的个体: 一类彭泽鲫的体型较高且生长速率快(H系), 另一类则体型较低且生长速率慢(L系); 在相同条件下给高体型彭泽鲫母本注射同样的催产激素, 一些个体明显比另一些个体反应敏感, 更容易产卵。因此区分彭泽鲫种群内的不同品系, 对彭泽鲫的育种实践有着重大意义。刘良国等^[26, 50-51]对彭泽鲫H系和L系进行了组型分析, 除了150条基本染色体外, H系包含6条超数染色体, L系则包含12条超数染色体; 两个品系群体内和群体间的遗传距离显示了彭泽鲫同一品系的遗传相似性和不同品系间的遗传异质性, 且分支树状图也能将两个品系的所有个体区分开来。张之晟等^[30]成功设计了特异PCR引物, 获得异源四倍体彭泽鲫、彭泽鲫H系和L系的转化的SCAR标记, 可以快速鉴定彭泽鲫的不同品系, 这有效地为彭泽鲫的遗传育种研究和品系选育起到了辅助作用。

2.2 起源与演化

关于彭泽鲫的起源, 最初在学术界主要有两种观点。一部分研究者推测彭泽鲫起源于野生鲫, 因其明显的生长优势而被选育出来。其主要证据是最初研究测得彭泽鲫是染色体数目为100的二倍体鱼类^[13]。另一部分研究者则认为彭泽鲫起源于银鲫, 可能是银鲫从养殖池塘中逃逸出来进入天然水域。主要依据是它们都进行雌核发育的两性型种群, 且其异精雌核发育子代都产生了异精生物学效应。

近30年来, 许多研究者结合不同方面的证据来探究彭泽鲫的起源。例如, 崔森等^[38, 52]通过比较同工酶电泳图谱认为彭泽鲫和银鲫均起源于野鲫, 彭泽鲫与野鲫的亲缘关系较近。孙建帮^[53]对普通鲫、银鲫、异育银鲫、彭泽鲫和湘云鲫5个鲫群体进行微卫星研究, 彭泽鲫与银鲫的群体遗传距离最大, 聚类结果显示鲫与彭泽鲫聚为一类。陈敏容等^[22]采用染色体组型分析的方法也证明了彭泽鲫与黑龙江水系的银鲫非同一起来源。谢楠等^[54]则对异育银鲫“中科3号”、额尔齐斯河银鲫、钱塘江鲫和彭泽鲫4个鲫群体采用形态差异分析, 表明彭泽鲫与异育银鲫的形态遗传距离最远, 与钱塘江鲫的距离最近。

然而, 张辉等^[55]研究缩骨鲫、彭泽鲫、银

鲫和野生鲫的线粒体DNA, 认为彭泽鲫属于银鲫的一个地方品系。李名友等^[56]对彭泽鲫和方正银鲫A系进行了转铁蛋白和RAPD分析, 发现它们之间具高度的遗传同质性, 推测彭泽鲫与A系银鲫具有相同的遗传背景。刘良国等^[57]和邓朝阳^[58]对其线粒体DNA序列进行分析也同样得到这一推论。田焱等^[59]采用线粒体Cytb分析的方法发现彭泽鲫与高背鲫的亲缘关系极近, 而高背鲫是方正银鲫D系异精雌核发育的子代, 推测彭泽鲫和高背鲫共同起源于银鲫。由于目前发现了彭泽鲫种群中存在两个不同的雌核发育克隆, 刘良国等^[51]对彭泽鲫的两个克隆、D系银鲫、缩骨鲫和野生鲫进行RAPD分析和聚类分析, 发现D系银鲫与克隆L系亲缘关系十分接近, 但与克隆H系、缩骨鲫和银鲫遗传距离较大; 克隆H系与缩骨鲫和野鲫亲缘关系较近, 推测它们可能起源于野鲫。因此彭泽鲫的起源较为复杂, 不能笼统地认为彭泽鲫起源于银鲫的某一品系或野鲫, 需要进一步比较分析彭泽鲫的不同克隆群体。

3 彭泽鲫的养殖

3.1 养殖模式

彭泽鲫具适应性强、抗病害的特点, 可在湖泊、水库、池塘、稻田等水体中饲养^[60]。关于鱼种养殖, 夏花鱼种的养成一般在四大家鱼的冬片鱼种池或未放有肉食性鱼类的鲤、罗非鱼和其他鲫的成鱼池中套养^[13], 每天全池泼洒投喂豆浆2~3次, 适时追施一定量的有机肥^[61]; 1龄冬片鱼种的养成可选择池塘主养、在池塘或网箱、小湖、网拦和圈养水体中混养^[13], 每天投喂鱼体重的5%~8%鱼种用颗粒饲料2~3次, 同时增喂浮萍或青嫩草^[62]。但有研究发现, 增加投喂频率能提高彭泽鲫的生长性能、肌肉品质和对饲料糖的利用等^[63-64]。

此外, 在养殖虾、蟹池内混养彭泽鲫亦可产得食用鱼, 该条件下鱼虾蟹均不易发生病害^[65]。关于彭泽鲫的病害防治, 如细菌性败血症、细菌性烂鳃病、水霉病等, 付义龙等^[66]对其提供了不同的解决方法。

虽然彭泽鲫良好的经济效益一直受各地养殖户的喜爱, 但近些年彭泽鲫的培育也存在苗种成活率低, 整齐度不够, 生长缓慢等问题。

科研人员一直在对彭泽鲫苗种的培育进行研究试验, 总结彭泽鲫苗种培育的关键技术^[67]。如邓吉河等^[68]和罗秋宏^[69]介绍了北方地区彭泽鲫的成鱼池塘养殖技术, 使彭泽鲫的养殖做到因地制宜。

3.2 饲料开发与改良

营养需求 在研究改良彭泽鲫饲料问题时, 既要注意根据鲫的营养需要, 又要研究适合我国国情的以谷物为主的鲫配合饲料, 充分考虑彭泽鲫对蛋白质、脂肪和糖的需求, 才能充分发挥鲫应有的生产潜力^[70]。受生长阶段、饲料能量水平、蛋白质来源和养殖方式等因素影响, 彭泽鲫对蛋白质的需求存在差异^[71]。刘颖^[72]研究确定彭泽鲫养殖全期的饵料蛋白需要量为 31.97%~38.79%; 摄食不同质量蛋白源饵料情况下, 可消化蛋白需求量均为 29.52%。此外, 还有对饵料替代蛋白源的研究, 如 Yu 等^[73]报道了高达 45% 的鱼粉蛋白可以被饲料中的全水解羽毛粉蛋白替代, 对彭泽鲫的生长无显著影响, 但替代水平达到 30% 时, 鱼肉质量和氧化状态将受到显著影响, 同时对肠道组织产生负面影响。陈任孝等^[74]研究发现, 以血粉复合发酵蛋白替代饲料中替代 37.5% 的鱼粉, 对增重率、饲料系数、肝脏抗氧化能力等没有显著影响。

脂肪是鱼体的能量来源, 饲料中适宜的脂肪水平可提高彭泽鲫的消化酶活性, 增强抗氧化能力, 并有助于改善彭泽鲫的健康状况^[75]。Ding 等^[76]通过估算发现, 35.1% 的蛋白质和 5.1% 的脂质以及膳食 CP/GE (mg/kJ) 比率为 24.0, 是彭泽鲫幼鱼培养的最佳组合。鱼油、豆油和大豆磷脂均可作为养成期彭泽鲫饲料合适的脂肪源, 而菜籽油不适宜作为彭泽鲫饲料的单一脂肪源^[77]。

糖类是鱼类生命活动所需能量的重要来源。饲料中不同水平糖会影响鱼体生长性能和生理代谢, 养成期彭泽鲫饲料中碳水化合物的适宜含量为 23.11%^[78]。而糖又是最廉价的饲料能源, 彭泽鲫对糖的利用能力较强, 可用此能源来节约蛋白质, 研究表明 40% 饲料糖对彭泽鲫生理功能没有不良影响, 一定量的饲料糖还能提高彭泽鲫的抗氧化力^[79]。

饲料添加剂 饲料添加剂能够促进鱼体

生长, 增强机体抗应激与免疫性能等^[80]。在彭泽鲫生长性能的提高上, 许多相关研究表明在彭泽鲫基础日粮中添加复方中草药^[81]、螺旋藻^[82-83]、L-肉碱^[84]、喹烯酮^[85]、抗菌肽^[86] 或一些益生菌^[87-91] 能促进鱼类生长, 提高肌肉营养品质。此外, 有研究表明中草药还可以控制水霉病的发生^[92-93]。

在彭泽鲫的免疫增强方面, 多糖、有机化合物、植物提取物等新型绿色添加剂因无毒、无抗药性和安全等特性备受关注, 如 β -葡聚糖和肽聚糖能通过提高彭泽鲫血清溶菌酶活性, 从而增强非特异性免疫功能^[94]。A₃ α 肽聚糖可增强彭泽鲫白细胞吞噬活性、体表黏液及血清溶菌酶活性, 增强免疫应答效果^[95-96]。饲料中添加酵母多糖对丰产鲫的生长有促进作用, 同时增强了丰产鲫的抗病力^[97]。大黄素和姜黄素能增强其抗氧化能力、抑制炎症反应和改善肠道屏障功能^[98]。香芹酚能促进彭泽鲫肠道健康, 增强对嗜水气单胞菌的抵抗力^[99]。二十八烷醇可通过调节彭泽鲫的血脂水平从而改善其免疫力和耐缺氧能力^[100]。丁酸钠改善生长、肠道微绒毛形态和肠道免疫反应具有积极作用^[101]。许多益生菌如蜡状芽孢杆菌 (*Bacillus cereus*)^[90]、枯草芽孢杆菌 (*B. subtilis*)^[89] 也可以提高彭泽鲫的免疫力和抗氧化状态, 恢复彭泽鲫肠道微生物群的稳态和功能。同时, 一些益生菌添加剂除了有上述提到的提高生长性能、免疫力和抗氧化能力外, 还能降低水体氨氮、亚硝酸盐、COD 含量^[102], 改善水体环境。

4 异育彭泽鲫与新品种选育

4.1 异育彭泽鲫

自彭泽鲫推广至全国各地以来, 其养殖规模连年扩大, 但经多年累代养殖, 彭泽鲫的苗种质量和来源难得到保证, 造成种质资源退化^[103], 因此有必要进行彭泽鲫新品种选育的工作。传统上常用的杂交育种方法, 培育出兼备双亲优良性状的杂交后代^[104]。彭泽鲫为两性型天然雌核发育鱼类, 虽然不适用杂交育种的方式, 但有研究表明利用异源精子刺激彭泽鲫鱼卵进行雌核发育, 其子代表现出一定的生长优势。例如郭玉娟等^[105]和陈学年等^[106]以兴国红鲤 (*C. carpio* var. *xingguonensis*) 为父本刺激彭泽

鲫雌核发育, 其子1代平均生长速率比对照组快约23%, 雌性率达100%。李丽等^[107]研究彭泽鲫异精雌核发育子代的消化器官蛋白酶活性, 发现其活性显著高于母本而低于父本, 介于双亲之间, 证明彭泽鲫异精雌核发育子代能够接受父本的优良性状。这些证据揭示了以彭泽鲫异精雌核发育作为育种的手段具有广阔的应用前景, 且能提高新品种选育的效率。

为探究不同异源精子对彭泽鲫的激发效果差异, 华南师范大学鱼类研究室分别采用白鲫 (*C. cuvieri*)、尖鳍鲤、银鲃 (*Puntius gonionotus*) 的精子刺激彭泽鲫, 发现不同外源精子刺激产生的后代差异较大, 但生长都较自繁殖对照组要快, 亲缘关系越近种类的精子激发的受精率和孵化率越高, 如用银鲃精子刺激彭泽鲫, 其子1代虽然体重增长最为显著, 但其受精率、孵化率和仔鱼存活率相对其他组合较低; 综合

比较各组合的生长性能, 发现使用尖鳍鲤精子刺激产生的后代生长性能最好^[52, 108-109]。唐虹等^[109]利用黑龙江鲤 (*C. carpio haematopterus*) 的精子刺激彭泽鲫也得到了具有明显生长优势的子代, 较普通彭泽鲫的产量增加1.29倍。

此外, 周森等^[110]和操文杰等^[111]在杂交实验中分别证明了以鳊 (*Elopichthys bambusa*) 和翘嘴鲌 (*Culter alburnus*) 精子诱导彭泽鲫雌核发育产得的子1代和子2代均表现出生长优势, 而团头鲂 (*Megalobrama amblycephala*) 精子的诱导效果则没有明显的生长优势。这些研究同时也证明, 不同外源精子刺激彭泽鲫卵雌核发育所产子代的差异较大 (表1), 正确选择亲本, 形成高效的双亲组合, 是彭泽鲫优良品种选育的关键。

表1 彭泽鲫与不同父本交配子代结果

Tab. 1 The offspring results of *C. auratus* var. *pengsenensis* mating with different paternal fish

年份 year	精子来源 sperm source	后代性别 offspring sex	特征 characteristics	参考文献 reference
1996	兴国红鲤 <i>C. carpio</i> var. <i>xingguonensis</i>	雌性	子1代生长速率比对照组快约23%, 但出现极少数橘黄色嵌合型体色个体生长速率比对照组慢65%	[105-106]
1998	白鲫 <i>C. cuvieri</i>	雌性	子1代饲养150 d后体重增长37%	[23, 108]
1998	尖鳍鲤 <i>C. acutidorsalis</i>	雌性	子1代饲养150 d后体重增长42%, 兼备生长快、体型好、肉质鲜美等优点	[23, 108]
1998	银鲃 <i>P. gonionotus</i>	雌性	子1代饲养150 d后体重增长43%, 但受精率、孵化率和仔鱼存活率相对较低	[23, 108]
2004	黑龙江鲤 <i>C. carpio haematopterus</i>	雌性	产量较普通彭泽鲫增加1.29倍	[109]
2020	鳊 <i>E. bambusa</i>	雌性	子1代180日龄时平均体重比对照组高出29.80%, 子2代180日龄时平均体重大于25 g	[110-111]
2020	翘嘴鲌 <i>C. alburnus</i>	雌性	子1代180日龄时平均体重比对照组高出38.48%, 子2代180日龄时平均体重大于25 g	[110-111]
2020	团头鲂 <i>M. amblycephala</i>	雌性	子1代180日龄时平均体重仅比对照组高出7.59%	[110]

4.2 白金丰产鲫的选育

白金丰产鲫简介 白金丰产鲫是由华南师范大学、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共同选育的改良鲫新品种, 于2015年通过全国水产原种和良种审定委员会审定。白金丰产鲫的前身为丰产鲫, 最早由华南师范大学鱼类研究室培育出, 具有比彭泽鲫更加优越的生产性能。白金丰产鲫的培育技术采用异精雌核发育生殖的方法,

利用经6代群体选育的尖鳍鲤作为外源精子, 刺激同样经过6代群体选育的彭泽鲫进行雌核发育, 得到具有优良经济性状的子代, 既保留了彭泽鲫的固有优良品质, 又提高了其生长速率和雌性比例。目前, 其养殖范围已覆盖多达九个省, 几乎涉及广东省的所有地级市^[112], 成为了广东省主要养殖的鲫品种之一, 取得了显著的社会经济效益, 提升了我国鲫养殖的良种覆盖率。

白金丰产鲫的选育过程 白金丰产鲫的

母本需选择经过连续多代选育的彭泽鲫群体, 群体雌雄比例大于 9 : 1^[113], 且尽量挑选体型较高、体表无伤、健康活泼、体重在 0.5 kg 以上的个体; 父本同样需选择经过多代选育的尖鳍鲤群体, 且尽量挑选体重在 0.5 kg 以上的野生原种个体^[112]。在水温稳定在 18 °C 以上时, 即可对成熟亲鱼进行催产^[113], 采用干法或湿法人工授精, 得到的受精卵黏于经消毒的鱼巢上静水或微流水孵化。在苗种培育的过程中, 鱼苗下塘后要及时加水施肥, 整个过程要保持水质“肥、活、嫩、爽”^[112]。

关于成鱼养殖, 目前普遍被认为最有效的养殖方式是池塘混养^[112, 114-116], 在珠三角地区常与斑点叉尾鲴(*Ictalurus punctatus*)、大口黑鲈(*Micropterus salmoides*)、草鱼、海鳗(*Muraenox cinereus*)、罗氏沼虾(*Macrobrachium rosenbergii*)等品种进行混养^[113]。白金丰产鲫的养殖技术较为简单, 其他地区的各种鲫养殖模式都与其适配, 无须专门投料, 也不影响主养对象的产量^[115], 不同地区及不同养殖场均可根据其自身实际情况选择合适的养殖模式。以往的研究中通过比较丰产鲫及其双亲的肌蛋白和同工酶, 证实丰产鲫为彭泽鲫雌核发育的产物^[37, 117-118]。若鱼塘中没有与其他鲤鲫类混养, 则白金丰产鲫不会自行产卵繁殖, 便于鱼塘生产管理^[112]。

白金丰产鲫的特性 白金丰产鲫外形与彭泽鲫相似, 个体大, 体高介于彭泽鲫和高背鲫或异育银鲫之间, 鳞片致密不易脱落, 便于运输^[112]。白金丰产鲫体形匀称, 个体均匀度高, 使得出塘规格均一度较彭泽鲫有所提高; 肉质细嫩、味道鲜美, 在市场上更受欢迎。在同等养殖条件下, 白金丰产鲫的生长速率比普通鲫提高至少 20%^[113], 1 龄白金丰产鲫比母本彭泽鲫生长速率快约 18%, 雌性比例高达 98% 以上^[118], 含肉率高达 66.22%, 显著高于彭泽鲫的含肉率^[14]。粗蛋白质含量和水分含量与彭泽鲫相当, 必需氨基酸组成符合 FAO/WHO 模式标准, 说明生长速率的提高对其肌肉蛋白质含量没有影响^[11]。其脂肪酸种类丰富, 不饱和脂肪酸含量占总脂肪酸含量的 70.09%^[11], 肉质的风味更好, 对人类大脑机能的维持、提高和改善起一定作用^[119]。在池塘混养中, 当年鱼苗养殖 7 个月即可达到 0.5 kg 左右的上市规格, 池塘养殖 2 年的个体可达 1.5 kg 以上^[112], 可在鱼塘

中自然越冬, 上市不受季节影响^[115]。

4.3 穗丰鲫的选育

穗丰鲫简介 穗丰鲫由广州市建波鱼苗场有限公司、华南师范大学、广州市南沙区农业农村服务中心联合培育, 是华南师范大学继白金丰产鲫之后主导选育的第 2 个鲫新品种。育种团队在彭泽鲫的种苗生产过程中, 发现彭泽鲫种群内至少存在两种不同的类型, 它们在体型上的差异明显。其中一种类型体背较高(高背型, 以 H 系表示), 另一种类型体背较低(低背型, 以 L 系表示)。这两个品系在染色体数目和组型上存在显著差异^[26], 基于 RAPD 分析也表明两系存在明显的遗传分化^[50], 说明彭泽鲫种群存在多个雌核发育系。

穗丰鲫的选育过程与特性 基于彭泽鲫中存在的这两个不同品系(高背型 H 系和低背型 L 系), 利用系间交配的原理, 以生长优势和体型为选育指标, 对彭泽鲫雌核发育系 H 系(♀)和 L 系(♂)交配的 HL 系进行连续 6 代选育。以选育后的 HL 系为母本, 用从广西钦州引进的尖鳍鲤野生群体选育获得的 F₅ 群体为父本, 经异源雌核发育, 培育出“穗丰鲫”新品种。

穗丰鲫体型适中, 呈纺锤形。头小, 吻钝, 口端位, 弧形, 唇较厚, 无须, 下颌部至胸鳍基部呈平缓弧形。背厚, 鱼体背部呈灰黑色, 腹部呈灰白色。鳍条青黑色, 雄性胸鳍末端可达腹鳍基部。背鳍鳍式: D.IV-16~19; 臀鳍鳍式: A.III-5; 第一鳃弓外鳃耙数: 56~60。

在同等养殖条件下, 穗丰鲫生长速率比普通彭泽鲫快 29.7% 以上; 比白金丰产鲫快 11.2% 以上; 7~10 个月即可养至 400~600 g/尾, 达到上市规格要求, 极大缩短了养殖周期。从外观看, 穗丰鲫的鳞片更整齐美观, 卖相更好。个体均匀度高, 体重的变异系数为 8.85%~9.32%; 体高/体长比值适中, 为 0.373~0.431, 符合市场偏好; 穗丰鲫群体的雌性率在 99% 以上。适宜在全国各地人工可控的淡水水体中养殖。

5 彭泽鲫研究展望

5.1 超数染色体的作用

超数染色体又称 B-染色体或副染色体^[120], 是广泛存在于生物体中且独立存在于物种染色

体组中正常染色体 (A-染色体) 以外的一类特殊染色体, 其形态、数目、行为以及功能等都与常规染色体不同; 传递机制不遵守孟德尔遗传法则, 在有丝分裂后期和减数分裂时不分离, 含丰富异染色质且序列高度甲基化, 不携带或极少携带基因等^[121]。超数染色体可携带转录活性的基因序列, 对其宿主基因组的转录产生影响^[122]; 也是造成动植物染色体数目多变的重要原因之一^[123]。

有研究报道, 墨西哥脂鲤 (*Astyanax mexicanus*) 的性别决定基因 *gdf6b* 被发现位于超数染色体上, 具有雄性决定作用^[124]。彭泽鲫不同品系中包含数量不等的超数染色体, 其是否与性别分化相关, 有待进一步研究。彭泽鲫的两个品系——H 系与 L 系之间的重要区别之一就是其超数染色体数目具有明显差异, 很大可能其超数染色体的差异导致这两个品系的表型不同。对超数染色体的形成、特征与机制进行深入了解, 不仅有助于揭示彭泽鲫不同品系形成机制, 还可用于育种实践上对品系进行改良。

5.2 高精度基因组图谱与性状

近年来, 基因组精准育种、基因组编辑技术针对特定经济性状进行定向改良成为鱼类遗传育种研究的热点^[125]。Nie 等^[126]通过 CRISPR/Cas9 技术研究 *scx* 在肌间刺和肋骨发育中的作用, 发现 *scxa* 突变的斑马鱼 (*Danio rerio*) 肌间刺减少了近 70%, 证明了 *scxa* 在肌间刺发育中的重要作用。中国科学院水生生物研究所桂建芳院士团队首先绘制了银鲫精细基因组图谱, 并开展其和普通鲫的比较基因组研究^[127-128]; 后与华中农业大学高泽霞教授团队合作, 通过敲除 *runx2b* 的两个同源基因创制出了无肌间刺的异育银鲫新品系^[129]。这些研究表明, 采用基因组学和基因编辑技术可快速有效地定向针对水产品系性状进行改良, 显示出基因组精准育种前沿技术所蕴含的巨大潜力。相比之下, 彭泽鲫尚未有精细基因组图谱的报道, 基因编辑技术的应用也相对落后, 极大阻碍了对其进行性状改良的工作。

5.3 表观遗传机制与品种改良

彭泽鲫属于雌核发育三倍体, 目前关于雌核发育三倍体表观遗传机制的研究较少。表观

遗传主要涉及 DNA 甲基化、组蛋白修饰、非编码 RNA 的调控等多个层面, 这些机制协同作用, 调节基因表达和染色质结构等^[130]。已有研究发现, DNA 甲基化在一些动物性状差异和品种形成中起到关键作用。例如尼罗罗非鱼 (*Oreochromis niloticus*) 在驯化早期会产生大量差异甲基化位点, 其关联基因与肌肉生长、免疫、食性、RNA 甲基化和组蛋白修饰等相关^[131]。

灭活的 Cas9 蛋白 (dCas9) 可被用作表观遗传编辑工具的载体。例如 dCas9 与 DNMTs 或 TETs 催化区域融合, 使 dCas9-dnmtCD 或 dCas9-tetCD 系统具有编辑靶位点甲基化修饰的能力^[132-133]。最新研究证明, 在小鼠 (*Mus musculus*) 中经甲基化编辑形成的表观遗传标记和表型可以稳定遗传^[134]。华南师范大学团队已率先在斑马鱼中建立 DNA 甲基化编辑系统^[135]。通过将 dCas9 分别与斑马鱼 *dnmt1* 催化域和 *tet2* 催化域融合, 构建了斑马鱼体内甲基化和去甲基化工具。这些也为彭泽鲫遗传育种提供了新的思路。但彭泽鲫表观遗传机制研究较少, 特别是针对一些经济性状关键基因的表观遗传调控机制的解析, 需要引起足够重视。

5.4 彭泽鲫的受精机制

在两性融合生殖鱼类的正常受精过程中, 精子的行为包括入卵、精核解凝、原核形成以及与雌性原核融合^[37]。彭泽鲫属于天然雌核发育鱼类, 异源精子能进入彭泽鲫卵子内, 但在受精卵中呈凝缩状态, 很少观察到雄性原核的形成, 未发现与雌性原核融合^[35]。赵振山等^[35]在彭泽鲫 (♀) 与兴国红鲤 (♂) 的后代中没有发现杂交性状, 进一步证实彭泽鲫的卵能够抑制异源精子发育, 阻抑异源物质进入卵核。但鉴于彭泽鲫的异精生物学效应, 推测是彭泽鲫母本和父本之间存在功能互补的基因, 子代性状改良或是父本基因渗入在起作用^[52]。可见精子进入雌核发育卵后父本染色体在受精卵中的行为尚未有确凿定论, 目前尚有许多机制未完全阐明, 包括其分子机制和信号转导的研究仍待进一步探讨^[136]。今后对彭泽鲫的受精机制进一步阐明, 将有利于对其进行体外诱导, 调控其雌核发育受精过程, 使彭泽鲫获得更多优良性状。

5.5 精子 RNA 的作用

精子 RNA (sperm RNA) 是存在于精子中的

一类 RNA 分子。近年来的研究表明, 精子 RNA 在受精、胚胎发育和后代表型塑造等方面发挥重要作用。其中一类来源于成熟 tRNA 5' 端, 序列长度富集在 30~34 nt 的新型小 RNA——tsRNAs (tRNA-derived small RNAs), 是成熟精子中含量最为丰富的小 RNA^[137]。越来越多的证据表明, tsRNAs 具有重要的生物学功能, 参与了核糖体生物合成途径、机体 DNA 损伤应答、癌症发生, 调控细胞增殖、凋亡等^[138-140], 参与逆转录转座子调控等^[141]; 还可以作为表观遗传信息的分子载体, 介导上一代获得性性状向子代传递^[140]。法国的 Minoo 实验室在研究 *kit* 基因敲除杂合子小鼠产生的旁突变 (paramutation) 表型时, 发现精子 RNA 可介导“白尾巴”的旁突变表型向子代传递, 进而发现精子 RNA 可以作为一种遗传信息载体介导父代旁突变表型向子代传递^[142]。

异育彭泽鲫、异育银鲫等异源精子激活的雌核发育个体, 约 99% 会发育成雌性; 而同源精子激活的雌核发育个体, 雄性比例要高得多^[109, 143]。因此精子中的遗传物质是否也是彭泽鲫雄性发育的必要条件之一, 截至目前, 在鱼类精子 RNA 方面的研究尚欠缺。天然雌核发育鱼类由于父源核不与雌原核融合, 且不参与后续卵裂和发育过程, 因此是研究精子 RNA 的功能的理想模型, 这对阐明鱼类受精机制以及性状改良有着重要意义。

6 总结

鲫是我国大宗淡水鱼主要养殖对象之一。彭泽鲫经人工选育成为优良养殖品种后, 因其天然雌核发育的生殖特性以及生长快、个体大、适应性强等优良性状, 在全国各地受到广大养殖户和消费者的喜爱。迄今为止, 彭泽鲫新品种的育种方法大多利用选择育种、杂交育种等方法。通过对彭泽鲫基因组学、遗传学、表观遗传学等领域的深入研究, 解析重要经济性状的分子调控机制, 并应用前沿生物技术进行遗传改良, 更加高效精准培育适合新养殖模式的新品种, 是当前彭泽鲫研究的重要方向, 有着巨大的社会和经济价值。

参考文献 (References):

[1] 农业农村部渔业渔政管理局, 全国水产技术推广总站, 中国

水产学会. 2023 中国渔业统计年鉴 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2023.

The Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Bureau of Fisheries, National Fisheries Technology Extension Center, China Society of Fisheries. 2023 China fishery statistics yearbook[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2023 (in Chinese).

[2] 董传举, 李学军, 孙效文. 我国鲫种群遗传多样性及起源进化研究进展 [J]. 水产学报, 2020, 44(6): 1046-1062.

Dong C J, Li X J, Sun X W. Research progress of the genetic diversity, origin and evolution of *Carassius auratus* in China[J]. Journal of Fisheries of China, 2020, 44(6): 1046-1062 (in Chinese).

[3] 熊晓钧, 付永进, 徐金星, 等. 一种优良养殖新品种--彭泽鲫选育综合报告 [J]. 江西水产科技, 1990(1): 8-14.

Xiong X J, Fu Y J, Xu J X, et al. A new excellent breeding variety--a comprehensive report on the breeding of Pengze crucian carp[J]. Jiangxi Fishery Science and Technology, 1990(1): 8-14 (in Chinese).

[4] 汪学杰, 吴宣胜, 熊晓钧. 彭泽鲫鱼繁殖技术 [J]. 江西水产科技, 1991(3): 30-35.

Wang X J, Wu X S, Xiong X J. Breeding technology of Pengze crucian carp[J]. Jiangxi Fishery Science and Technology, 1991(3): 30-35 (in Chinese).

[5] 茅光华, 邓水妹. 彭泽鲫的人工繁殖及成鱼养殖技术 [J]. 福建水产, 1995, 17(1): 39-42.

Mao G H, Deng S M. Artificial breeding and adult fish breeding techniques of Pengze crucian carp[J]. Journal of Fujian Fisheries, 1995, 17(1): 39-42 (in Chinese).

[6] 赵金奎. 北方地区池塘养殖彭泽鲫模式的探讨 [J]. 河北渔业, 1996(3): 22-23.

Zhao J K. Discussion of pond culture mode of Pengze crucian carp in the northern region[J]. Hebei Yuye, 1996(3): 22-23 (in Chinese).

[7] 聂智敏, 付企武, 黄金球. 彭泽鲫鱼具有广阔推广前景 [J]. 中国水产, 1994(12): 22.

Nie Z M, Fu Q W, Huang J Q. Pengze crucian carp has broad promotion prospects[J]. China Fisheries, 1994(12): 22 (in Chinese).

[8] 适宜我国推广的水产优良养殖品种简介 [J]. 北京水产, 1996(3-4): 3-11, 24.

Brief introduction of excellent aquaculture varieties suitable for promotion in China[J]. Journal of Beijing Fisheries, 1996(3-4): 3-11, 24 (in Chinese).

[9] 王晓明, 杨振久. 鲫鱼主要养殖品种 (系) 及其生产性能评

- 介[J]. 渔业致富指南, 2018(2): 35-39.
- Wang X M, Yang Z J. The main crucian carp breeding varieties (line) and its production performance evaluation[J]. Fishery Guide to be Rich, 2018(2): 35-39 (in Chinese).
- [10] 廖静. 师生传承两代接力[J]. 海洋与渔业, 2019(12): 71-72.
- Liao J. The two generations relay and inheritance between teachers and students[J]. Ocean and Fishery, 2019(12): 71-72 (in Chinese).
- [11] 樊佳佳, 朱冰, 白俊杰, 等. 白金丰产鲫含肉率及肌肉营养成分分析[J]. 大连海洋大学学报, 2018, 33(3): 347-352.
- Fan J J, Zhu B, Bai J J, et al. Dressing rate and nutritional composition in muscle of crucian carp hybrid *Carassius auratus* Var. Pengzenensis♀× *Cyprinus acutidorsalis* Wang♂[J]. Journal of Dalian Ocean University, 2018, 33(3): 347-352 (in Chinese).
- [12] 农业农村部公告推广 17 个水产新品种[J]. 中国水产, 2023(8): 12.
- The Ministry of Agriculture and Rural Affairs announced the promotion of 17 new aquatic varieties[J]. China Fisheries, 2023(8): 12 (in Chinese).
- [13] 傅永进. 彭泽鲫的生物学性状及养殖技术[J]. 淡水渔业, 1996(2): 25-26,34.
- Fu Y J. Biological traits and breeding techniques of Pengze crucian carp[J]. Freshwater Fisheries, 1996(2): 25-26,34 (in Chinese).
- [14] 饶毅, 陈文静, 丁立云, 等. 不同规格彭泽鲫肌肉营养成分及氨基酸组成分析[J]. 江西水产科技, 2016(3): 15-17,23.
- Rao Y, Chen W J, Ding L Y, et al. Analysis of nutritional composition and amino acid composition of muscles of different size Pengze crucian carp[J]. Jiangxi Fishery Science and Technology, 2016(3): 15-17,23 (in Chinese).
- [15] 汪名芳. 异育银鲫与本地鲫营养成分及相关指标的比较[J]. 水产科技情报, 1984(1): 19-20.
- Wang M F. Comparison of nutritional components and related indicators of allogynogenetic silver crucian carp and local crucian carp[J]. Fisheries Science & Technology Information, 1984(1): 19-20 (in Chinese).
- [16] 张爱芳, 章海鑫, 肖俊, 等. 不同池塘养殖模式下草鱼肌肉营养成分及氨基酸组成的比较[J]. 安徽农业科学, 2019, 47(6): 91-93,96.
- Zhang A F, Zhang H X, Xiao J, et al. Comparison of nutritional components and amino acid composition in the muscles of grass carp under different pond culture models[J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2019, 47(6): 91-93,96 (in Chinese).
- [17] 陈少莲, 胡传林, 华元渝. 鲢、鳙肌肉生化成分的分析[J]. 水生生物学集刊, 1983, 8(1): 125-132.
- Chen S L, Hu C L, Hua Y Y. Analysis of biochemical composition of muscle in *Hypophthalmichthys molitrix* (Cuv. et Val.) and *Aristichthys nobilis* (Rich.)[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 1983, 8(1): 125-132 (in Chinese).
- [18] 李洁, 贾丽娟, 王建福. 鲤、鳙和草鱼肉质分析[J]. 实验室科学, 2022, 25(1): 39-43.
- Li J, Jia L J, Wang J F. Analysis of meat quality of *Cyprinus carpio* L., *Aristichthys nobilis* and *Ctenopharyngodon idellus*[J]. Laboratory Science, 2022, 25(1): 39-43 (in Chinese).
- [19] 徐俊华, 何浩然, 张响, 等. 长荡湖野生、养殖鳙 (*Aristichthys nobilis*) 肌肉营养成分的比较、分析与评价[J]. 水产养殖, 2022, 43(3): 24-30.
- Xu J H, He H R, Zhang X, et al. The nutritional components analysis and evaluation of the muscles of *Aristichthys nobilis* from Changdang Lake[J]. Journal of Aquaculture, 2022, 43(3): 24-30 (in Chinese).
- [20] 王玉林, 林婉玲, 李来好, 等. 4 目 13 种淡水鱼肌肉基本营养成分分析[J]. 食品工业科技, 2019, 40(11): 277-283.
- Wang Y L, Lin W L, Li L H, et al. Basic nutrient composition analysis of freshwater fish muscles based on four orders and thirteen species[J]. Science and Technology of Food Industry, 2019, 40(11): 277-283 (in Chinese).
- [21] 丁立云, 陈文静, 饶毅, 等. 不同规格彭泽鲫肌肉脂肪酸组成的比较研究[J]. 饲料研究, 2016(4): 31-33.
- Ding L Y, Chen W J, Rao Y, et al. Comparative study of fatty acid in muscles of different size crucian carp[J]. Feed Research, 2016(4): 31-33 (in Chinese).
- [22] 陈敏容, 杨兴棋, 俞小牧, 等. 两性型天然雌核发育彭泽鲫染色体组型的研究[J]. 水生生物学, 1996, 20(1): 25-31.
- Chen M R, Yang X Q, Yu X M, et al. Karyotype studies on the bisexual natural gynogenetic crucian carp (*Carassius auratus*) of Pengze[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 1996, 20(1): 25-31 (in Chinese).
- [23] 舒琰, 陈湘淼. 异精激发彭泽鲫雌核发育后代染色体组型的研究[J]. 华南师范大学学报(自然科学版), 1998(2): 38-41.
- Shu H, Chen X L. Karotype studies on the offsprings of gynogenetic crucian (*Carassius auratus*) of Pengze produced by the stimulation of heterologous sperm[J]. Journal of South China Normal University (Natural Science), 1998(2): 38-41 (in Chinese).
- [24] 叶玉珍, 周建峰, 王忠卫, 等. 三个鲫品系 DNA 含量的比较研究[J]. 水生生物学, 2004, 28(1): 13-16.

- Ye Y Z, Zhou J F, Wang Z W, *et al.* Comparative studies on the DNA content from three strains of crucian carp (*Carassius auratus*)[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2004, 28(1): 13-16 (in Chinese).
- [25] 杨睿姣, 李冰霞, 冯浩, 等. 彭泽鲫染色体数目及倍性的细胞遗传学分析 [J]. *动物学报*, 2003, 49(1): 104-109.
- Yang R J, Li B X, Feng H, *et al.* Cytogenetic analysis of chromosome number and ploidy of *Carassius auratus* variety Pengze[J]. *Current Zoology*, 2003, 49(1): 104-109 (in Chinese).
- [26] 刘良国, 赵俊, 陈湘舜, 等. 彭泽鲫两个雌核发育克隆的染色体组型分析 [J]. *遗传学报*, 2004, 31(8): 780-786.
- Liu L G, Zhao J, Chen X L, *et al.* Karyotypic analysis from two clones of gynogenetic Pengze crucian carp (*Carassius auratus* of Pengze)[J]. *Acta Genetica Sinica*, 2004, 31(8): 780-786 (in Chinese).
- [27] 赵俊, 陈湘舜. 异源精子激发彭泽鲫雌核发育子代的表型分化现象 [J]. *动物学研究*, 2003, 24(4): 297-301.
- Zhao J, Chen X L. Phenotypic differentiation of offspring developed from Pengze crucian carp eggs activated by heterologous sperm[J]. *Zoological Research*, 2003, 24(4): 297-301 (in Chinese).
- [28] 赵俊, 董成稳, 庆宁, 等. 复合四倍体彭泽鲫雌核发育生殖方式的胚胎同工酶证据 [J]. *华南师范大学学报 (自然科学版)*, 2007(2): 98-103,113.
- Zhao J, Dong C W, Qing N, *et al.* Isozyme evidences for gynogenetic reproductive mode in embryogenesis of the multiple tetraploid Pengze crucian carp[J]. *Journal of South China Normal University (Natural Science Edition)*, 2007(2): 98-103,113 (in Chinese).
- [29] Zhao J, Liu L G, Chen X L, *et al.* Karyotypic analysis of the multiple tetraploid allogynogenetic Pengze crucian carp and its parents[J]. *Aquaculture*, 2004, 237(1-4): 117-129.
- [30] 张之晟, 董成稳, 赵俊, 等. 基于 DNA 含量的复合四倍性分析 [J]. *华南师范大学学报 (自然科学版)*, 2006(1): 99-103.
- Zhang Z S, Dong C W, Zhao J, *et al.* Analysis of ploidy of the multiple Pengze crucian carp based on DNA contents[J]. *Journal of South China Normal University (Natural Science Edition)*, 2006(1): 99-103 (in Chinese).
- [31] 赵俊, 董成稳, 罗红苑, 等. 复合四倍体彭泽鲫胚胎发育的研究 [J]. *暨南大学学报 (自然科学与医学版)*, 2011, 32(1): 94-99.
- Zhao J, Dong C W, Luo H Y, *et al.* The embryonic development of the multiple tetraploid Pengze crucian carp[J]. *Journal of Jinan University (Natural Science)*, 2011, 32(1): 94-99 (in Chinese).
- [32] 廖寿力. 三倍体和异源四倍体彭泽鲫胚胎发育、GH/IGF 轴基因表达及分子标记开发 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2022.
- Liao S L. Embryonic development, GH/IGF axis gene expression and molecular marker development of triploid and allotetraploid carp in Pengze crucian carp[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2022 (in Chinese).
- [33] 张庆飞, 郭青松, 虞炯莹, 等. 彭泽鲫♀×兴国红鲤♂杂交四倍体子代倍性鉴定及染色体核型分析 [J]. *淡水渔业*, 2021, 51(4): 49-57.
- Zhang Q F, Guo Q S, Yu J Y, *et al.* Ploidy identification and chromosome karyotype analysis of *Carassius auratus* var. *pengsenensis*♀×*Cyprinus carpio* var. *singuonensis*♂[J]. *Freshwater Fisheries*, 2021, 51(4): 49-57 (in Chinese).
- [34] 杨兴棋, 陈敏容, 俞小牧, 等. 江西彭泽鲫生殖方式的初步研究 [J]. *水生生物学报*, 1992, 16(3): 277-280.
- Yang X Q, Chen M R, Yu X M, *et al.* Preliminary studies on the mode of reproduction in crucian carp (*Carassius auratus*) of Pengze[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 1992, 16(3): 277-280 (in Chinese).
- [35] 赵振山, 高贵琴, 黄峰, 等. 彭泽鲫的受精细胞学 [J]. *上海水产大学学报*, 1999, 8(1): 25-30.
- Zhao Z S, Gao G Q, Huang F, *et al.* Fertilization cytology of *Carassius auratus* pengze[J]. *Journal of Shanghai Fisheries University*, 1999, 8(1): 25-30 (in Chinese).
- [36] 舒琰, 张海发, 陈湘麟. 彭泽鲫雌核发育的细胞学研究 [J]. *动物学杂志*, 2000, 35(5): 12-15.
- Shu H, Zhang H F, Chen X L. A cytological studies on gynogenesis of Pengze crucian carp[J]. *Chinese Journal of Zoology*, 2000, 35(5): 12-15 (in Chinese).
- [37] 崔淼, 赵俊, 刘良国, 等. 丰产鲫及其双亲肌蛋白和同工酶的比较研究 [J]. *水产科学*, 2003, 22(3): 10-13.
- Cui M, Zhao J, Liu L G, *et al.* Comparison of muscle protein and isozymes between hybrids of Pengze crucian carp (*Carassius auratus*)×seap carp (*Cyprinus acutidorsalis*)and its parents[J]. *Fisheries Science*, 2003, 22(3): 10-13 (in Chinese).
- [38] 崔淼, 赵俊, 陈湘舜. 三种鲫鱼品系同工酶比较研究 [J]. *生态科学*, 2012, 31(2): 155-160.
- Cui M, Zhao J, Chen X L. Comparative studies on isozymes of three strains of *Carassius auratus*[J]. *Ecological Science*, 2012, 31(2): 155-160 (in Chinese).
- [39] 杨睿姣, 张轩杰. 彭泽鲫雌核发育的细胞学研究 [J]. *水产学报*, 2004, 28(1): 1-7.
- Yang R J, Zhang X J. Cytological studies in *Carassius auratus* var Pengze[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2004, 28(1): 1-7

- (in Chinese).
- [40] 蒋一珪, 梁绍昌, 陈本德, 等. 异源精子在银鲫雌核发育子代中的生物学效应 [J]. *水生生物学集刊*, 1983, 8(1): 1-13.
Jiang Y G, Liang S C, Chen B D, *et al.* Biological effect of heterologous sperm on gynogenetic offspring in *Carassius auratus gibelio*[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 1983, 8(1): 1-13 (in Chinese).
- [41] 丁军, 谢岳峰, 蒋一珪, 等. 异育银鲫及其人工杂种外源遗传物质的检测分析 [J]. *水生生物学报*, 1993, 17(1): 22-26.
Ding J, Xie Y F, Jiang Y G, *et al.* The analysis of heterologous genetic materials in allogynogenetic crucian carp and its artificial hybrids[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 1993, 17(1): 22-26 (in Chinese).
- [42] 李丽, 庆宁, 赵俊, 等. 异育彭泽鲫及其双亲消化酶活性的比较研究 [J]. *华南师范大学学报 (自然科学版)*, 2007(3): 115-120.
Li L, Qing N, Zhao J, *et al.* Comparison of digestive enzyme activity in digestive organs between bumper crucian carp (*Carassius auratus* of Pengze♀×*Cypainus acutidorsalis*♂) and its parents[J]. *Journal of South China Normal University (Natural Science Edition)*, 2007(3): 115-120 (in Chinese).
- [43] Zhao X, Li Z, Ding M, *et al.* Genotypic males play an important role in the creation of genetic diversity in gynogenetic gibel carp[J]. *Frontiers in Genetics*, 2021, 12: 691923.
- [44] Ding M, Li X Y, Zhu Z X, *et al.* Genomic anatomy of male-specific microchromosomes in a gynogenetic fish[J]. *PLoS Genetics*, 2021, 17(9): e1009760.
- [45] Mao Z W, Fu Y Q, Wang S, *et al.* Further evidence for paternal DNA transmission in gynogenetic grass carp[J]. *Science China Life Sciences*, 2020, 63(9): 1287-1296.
- [46] 郑尧, 陈家长, 邴旭文, 等. 不同养殖模式下雌核发育彭泽鲫雌雄鱼性别分化相关基因的表达差异 [J]. *中国水产科学*, 2015, 22(5): 986-993.
Zheng Y, Chen J Z, Bing X W, *et al.* Analysis of different gene expression profiles of sex differentiation-related genes between male and female Pengze crucian carp (*Carassius auratus* var. *pengze*) under different culture modes[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2015, 22(5): 986-993 (in Chinese).
- [47] 郑尧, 瞿建宏, 邴旭文, 等. 高密度养殖彭泽鲫造成雄鱼较多的分子机制及成因分析 [J]. *上海海洋大学学报*, 2015, 24(6): 826-833.
Zheng Y, Qu J H, Bing X W, *et al.* Molecular mechanism and the cause for high ratio of male Pengze crucian carp under high-density culture condition[J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2015, 24(6): 826-833 (in Chinese).
- [48] Zheng Y, Chen J Z, Bing X W, *et al.* Gender-specific differences in gene expression profiles in gynogenetic Pengze crucian carp[J]. *Animal Biology*, 2016, 66(2): 157-171.
- [49] Zheng Y, Liang H W, Xu P, *et al.* Molecular cloning of *Pccdmrt1s* and their specific expression patterns in Pengze crucian carp (*Carassius auratus* var. *Pengze*) affected by 17 α -methyltestosterone[J]. *Fish Physiology and Biochemistry*, 2014, 40(4): 1141-1155.
- [50] 刘良国, 赵俊, 陈湘舜. 彭泽鲫两个雌核发育克隆的 RAPD 分析 [J]. *水生生物学报*, 2008, 32(2): 213-219.
Liu L G, Zhao J, Chen X L. Molecular analysis between two gynogenetic clones of Pengze crucian carp, *Carassius auratus* of Pengze, based on detection of RAPD markers[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2008, 32(2): 213-219 (in Chinese).
- [51] 刘良国, 赵俊, 陈湘舜. 彭泽鲫两个雌核发育克隆与三个鲫鱼品系的 RAPD 分析 [J]. *淡水渔业*, 2005, 35(2): 13-16.
Liu L G, Zhao J, Chen X L. RAPD analysis on two clones of gynogenetic Pengze crucian carp and three strains of *Carassius auratus*[J]. *Freshwater Fisheries*, 2005, 35(2): 13-16 (in Chinese).
- [52] 崔森. 彭泽鲫雌核发育的异精效应及三种鲫鱼品系同工酶分析 [D]. 广州: 华南师范大学, 2003.
Cui M. Effect of heterologous sperm on gynogenetic Pengze crucian carp (*Carassius auratus*) and isozyme analysis among three strains of crucian carp[D]. Guangzhou: South China Normal University, 2003 (in Chinese).
- [53] 孙建帮. 5 个鲫鱼群体遗传多样性的微卫星研究 [D]. 长沙: 湖南农业大学, 2006.
Sun J B. Microsatellite studies of genetic diversity of five crucians populations[D]. Changsha: Hunan Agricultural University, 2006 (in Chinese).
- [54] 谢楠, 冯晓宇, 刘凯, 等. 4 个群体鲫鱼形态差异分析 [J]. *现代农业科技*, 2018(23): 226-227,230.
Xie N, Feng X Y, Liu K, *et al.* Analysis of morphological differences of four crucian carp populations[J]. *Modern Agricultural Science and Technology*, 2018(23): 226-227,230 (in Chinese).
- [55] 张辉, 董新红, 叶玉珍, 等. 三个三倍体鲫鱼品系及野鲫 mtDNA 的比较研究 [J]. *遗传学报*, 1998, 25(4): 330-336.
Zhang H, Dong X H, Ye Y Z, *et al.* Comparative studies of the mtDNA from three strains of triploid *Carassius auratus* and *C. auratus auratus*[J]. *Acta Genetica Sinica*, 1998, 25(4): 330-336 (in Chinese).
- [56] 李名友, 周莉, 杨林, 等. 彭泽鲫的分子遗传分析及其与方正中国水产学会主办 sponsored by China Society of Fisheries

- 银鲫 A 系的比较 [J]. 水产学报, 2002, 26(5): 472-476.
- Li M Y, Zhou L, Yang L, *et al.* Molecular genetic analysis on Pengze crucian carp and comparison with strain A of gynogenetic silver crucian carp[J]. Journal of Fisheries of China, 2002, 26(5): 472-476 (in Chinese).
- [57] 刘良国, 杨品红, 王文彬, 等. 洞庭青鲫与其他六个鲫鱼品系线粒体 DNA 控制区的比较分析 [J]. 水生生物学报, 2010, 34(2): 378-387.
- Liu L G, Yang P H, Wang W B, *et al.* Comparative analysis of the mitochondrial DNA control region in Dongtingking crucian carp and other six strains of *Carassius auratus*[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2010, 34(2): 378-387 (in Chinese).
- [58] 邓朝阳. 鲫 4 个群体线粒体 Cytb 序列和 D-loop 区的比较分析 [J]. 现代农业科技, 2015(9): 277-279,283.
- Deng Z Y. Comparative analysis of mitochondrial Cytb sequences and D-loop regions in four crucian carp populations[J]. Modern Agricultural Science and Technology, 2015(9): 277-279,283 (in Chinese).
- [59] 田隸, 王立新, 陈宏, 等. 六个鲫鱼品系线粒体 Cytb 基因 PCR-RFLP 分析 [J]. 水产科学, 2004, 23(8): 18-21.
- Tian Y, Wang L X, Chen H, *et al.* Analysis of the mitochondrial DNA Cytb gene in six strains of *Carassius auratus* by PCR-RFLP[J]. *Fisheries Science*, 2004, 23(8): 18-21 (in Chinese).
- [60] 徐承旭. 异育银鲫和彭泽鲫特性 [J]. 畜牧兽医科技信息, 2000(12): 7.
- Xu C X. Characteristics of allogynogenetic Silver crucian carp and Pengze crucian carp[J]. Chinese Journal of Animal Husbandry and Veterinary Medicine, 2000(12): 7 (in Chinese).
- [61] 付义龙, 戴银根. 彭泽鲫健康养殖技术 (上)[J]. 科学养鱼, 2012, 34(5): 19-21.
- Fu Y L, Dai Y G. Healthy culture technology of Pengze crucian carp (I)[J]. Scientific Fish Farming, 2012, 34(5): 19-21 (in Chinese).
- [62] 付义龙, 戴银根. 彭泽鲫健康养殖技术 (中)[J]. 科学养鱼, 2012, 34(6): 19-20.
- Fu Y L, Dai Y G. Healthy culture technology of Pengze crucian carp (II)[J]. Scientific Fish Farming, 2012, 34(6): 19-20 (in Chinese).
- [63] 丁立云, 饶毅, 陈文静, 等. 投喂频率对彭泽鲫幼鱼生长性能、形体指标和肌肉品质的影响 [J]. 江苏农业科学, 2017, 45(19): 228-231.
- Ding L Y, Rao Y, Chen W J, *et al.* Effects of feeding frequency on growth performance, body index and muscle quality of juvenile Pengze crucian carp[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2017, 45(19): 228-231 (in Chinese).
- [64] 蔡春芳, 陈立桥, 叶元土, 等. 增加投喂频率改善彭泽鲫对饲料糖的利用 [J]. 华东师范大学学报 (自然科学版), 2009(2): 88-95,104.
- Cai C F, Chen L Q, Ye Y T, *et al.* High feeding frequency improves the carbohydrate utilization by *Carassius auratus pengzeensis*[J]. Journal of East China Normal University (Natural Science), 2009(2): 88-95,104 (in Chinese).
- [65] 许洪玉. 南美白对虾与彭泽鲫、青蟹的混养技术 [J]. 福建农业, 2003(11): 27.
- Xu H Y. Mixed culture of Pengze crucian carp, blue crab and *Penaeus vannamei*[J]. Fujian Agriculture, 2003(11): 27 (in Chinese).
- [66] 付义龙, 戴银根. 彭泽鲫健康养殖技术 (下)[J]. 科学养鱼, 2012, 34(7): 19-21.
- Fu Y L, Dai Y G. Healthy culture technology of Pengze crucian carp (III)[J]. Scientific Fish Farming, 2012, 34(7): 19-21 (in Chinese).
- [67] 徐金根, 王建民, 曹烈, 等. 彭泽鲫苗种培育新技术 [J]. 水产养殖, 2018, 39(2): 34-36.
- Xu J G, Wang J M, Cao L, *et al.* A new technique for seedling breeding of Pengze crucian carp[J]. *Journal of Aquaculture*, 2018, 39(2): 34-36 (in Chinese).
- [68] 邓吉河, 冯国君, 孔令杰. 北方地区彭泽鲫成鱼池塘养殖技术 [J]. 黑龙江水产, 2022, 41(6): 78-80.
- Deng J H, Feng G J, Kong L J. Pond culture technology of adult fish *Carassius auratus var. Pengzeensis* in northern[J]. *Northern Chinese Fisheries*, 2022, 41(6): 78-80 (in Chinese).
- [69] 罗秋宏. 北方地区彭泽鲫鱼种池塘培育技术 [J]. 黑龙江水产, 2022, 41(5): 59-61.
- Luo Q H. Cultivation technology of *Carassius auratus variety Pengze* pond in northern-region[J]. *Northern Chinese Fisheries*, 2022, 41(5): 59-61 (in Chinese).
- [70] 汪留全, 胡王. 我国的鲫鱼品种 (系) 资源及其生产性能的初步分析 [J]. 安徽农业科学, 1997(3): 96-98.
- Wang L Q, Hu W. Preliminary analysis of crucian carp species (lines) resources and production performance in China[J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 1997(3): 96-98 (in Chinese).
- [71] 张颂, 曹烈, 徐金根, 等. 彭泽鲫营养需求和饵料添加剂研究进展 [J]. 饲料研究, 2022, 45(7): 148-151.
- Zhang S, Cao L, Xu J G, *et al.* Research progress on nutritional requirements and feed additives of *Carassius auratus var. Pengze*[J]. Feed Research, 2022, 45(7): 148-151 (in Chinese).

- [72] 刘颖. 饲料蛋白水平及蛋白质质量对彭泽鲫养殖全期生长的影响 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2008.
Liu Y. Long-term effects of dietary protein levels and protein quality on growth performance on crucian carp (*Carassius auratus*, Pengze): two-year study[D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2008 (in Chinese).
- [73] Yu R H, Cao H Z, Huang Y Y, *et al.* The effects of partial replacement of fishmeal protein by hydrolysed feather meal protein in the diet with high inclusion of plant protein on growth performance, fillet quality and physiological parameters of Pengze crucian carp (*Carassius auratus* var. *Pengze*)[J]. *Aquaculture Research*, 2020, 51(2): 636-647.
- [74] 陈任孝, 李洪琴, 罗莉, 等. 血粉复合发酵蛋白替代鱼粉对彭泽鲫的生长性能和肝脏功能的影响 [J]. *淡水渔业*, 2013, 43(2): 54-59.
Chen R X, Li H Q, Luo L, *et al.* Effects of replacing fish meal with fermented blood meal protein in the diet for Pengze crucian carp (*Carassius auratus*) on growth performance and liver function[J]. *Freshwater Fisheries*, 2013, 43(2): 54-59 (in Chinese).
- [75] 付辉云, 万国媛, 傅义龙, 等. 饲料脂肪水平对彭泽鲫免疫、抗氧化和肠道消化酶活性的影响 [J]. *饲料研究*, 2020, 43(1): 14-17.
Fu H Y, Wan G Y, Fu Y L, *et al.* Effect of dietary lipid levels on immune, antioxidant function and digestive enzyme activities of juvenile Pengze crucian carp (*Carassius auratus* var. *Pengze*)[J]. *Feed Research*, 2020, 43(1): 14-17 (in Chinese).
- [76] Ding L Y, Chen W J, Fu H Y, *et al.* Estimation of the optimum dietary protein to lipid ratio in juvenile Pengze crucian carp (*Carassius auratus* var. *Pengze*)[J]. *Aquaculture Nutrition*, 2022, 2022: 2485134.
- [77] 丁立云, 陈文静, 贺凤兰, 等. 不同脂肪源饲料对养成期彭泽鲫生长、体组成和血清生化指标的影响 [J]. *中国饲料*, 2021, 1(5): 62-66.
Ding L Y, Chen W J, He F L, *et al.* Effects of different lipid sources on growth performance, body composition and serum biochemical indices in grow-up *Carassius auratus* var. *Pengze*[J]. *China Feed*, 2021, 1(5): 62-66 (in Chinese).
- [78] 丁立云, 陈文静, 贺凤兰, 等. 饲料碳水化合物水平对养成期彭泽鲫生长性能、抗氧化及血清生化指标的影响 [J]. *水产学杂志*, 2022, 35(1): 16-22.
Ding L Y, Chen W J, He F L, *et al.* Effects of dietary carbohydrate level on growth performance, antioxidation and serum biochemical indices of Pengze crucian carp *Carassius auratus* var. *Pengze*[J]. *Chinese Journal of Fisheries*, 2022, 35(1): 16-22 (in Chinese).
- [79] 蔡春芳, 陈立桥, 叶元士, 等. 饲料糖对彭泽鲫生长和生理机能的影响 [J]. *水生生物学报*, 2010, 34(1): 170-176.
Cai C F, Chen L Q, Ye Y T, *et al.* The response of growth performance and physiological functions to dietary carbohydrate in *Carassius auratus* var. *Pengze*[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2010, 34(1): 170-176 (in Chinese).
- [80] Zheng C C, Wu J W, Jin Z H, *et al.* Exogenous enzymes as functional additives in finfish aquaculture[J]. *Aquaculture Nutrition*, 2020, 26(2): 213-224.
- [81] 刘华忠, 罗萍, 刘定忠. 复方中草药对彭泽鲫促生长作用的研究 [J]. *饲料研究*, 2003(9): 8-9.
Liu H Z, Luo P, Liu D Z. Study of compound Chinese herbal medicine on growth of Pengze crucian carp[J]. *Feed Research*, 2003(9): 8-9 (in Chinese).
- [82] 刘华忠, 刘定忠, 姚茂忠, 等. 螺旋藻对彭泽鲫生长性能的影响 [J]. *江西水产科技*, 2004(3): 15-16,25.
Liu H Z, Liu D Z, Yao M Z, *et al.* Effect of *Spirulina platensis* on the growth performance of *Carassius auratus*[J]. *Jiangxi Fishery Science and Technology*, 2004(3): 15-16,25 (in Chinese).
- [83] 谢少林, 陈平原, 吕子君, 等. 饲料中添加螺旋藻对彭泽鲫生长和肌肉营养品质的影响 [J]. *饲料工业*, 2015, 36(10): 26-29.
Xie S L, Chen P Y, Lü Z J, *et al.* Effects of *Spirulina platensis* on flesh quality and growth of *Carassius auratus*[J]. *Feed Industry*, 2015, 36(10): 26-29 (in Chinese).
- [84] 罗萍, 张锦华, 刘定忠. L-肉碱对彭泽鲫生长发育的影响 [J]. *饲料研究*, 2006(2): 39-40.
Luo P, Zhang J H, Liu D Z. Effect of L-carnitine on growth of *Carassius auratus* var. *Pengze*[J]. *Feed Research*, 2006(2): 39-40 (in Chinese).
- [85] 熊六凤, 刘晓兰, 伍海拔. 喹烯酮对彭泽鲫生长性能的影响 [J]. *水利渔业*, 2007, 27(5): 55-56.
Xiong L F, Liu X L, Wu H B. Effects of quinoxaline on the growth performance of the Pengze gold fish[J]. *Journal of Hydroecology*, 2007, 27(5): 55-56 (in Chinese).
- [86] Wang S D, Xie S L, Zhou A G, *et al.* Effects of mixed antimicrobial peptide on the growth performance, antioxidant and immune responses and disease resistance of Pengze crucian carp (*Carassius auratus* var. *Pengze*)[J]. *Fish & Shellfish Immunology*, 2021, 114: 112-118.
- [87] 于瑞河. 益生菌蜡样芽孢杆菌对彭泽鲫生长、营养代谢、抗氧化性及炎症反应的影响 [D]. 南昌: 南昌大学, 2020.
Yu R H. Effects of probiotic *Bacillus cereus* on growth, nutri-

- ent metabolism, antioxidant and inflammatory response of crucian carp[D]. Nanchang: Nanchang University, 2020 (in Chinese).
- [88] 罗莎, 姜永杰, 赵丽梅, 等. 不同种属芽孢杆菌对彭泽鲫生长性能、背肌营养成分、肠道结构及消化酶活的影响 [J]. 中国饲料, 2021(13): 73-79.
- Luo S, Jiang Y J, Zhao L M, *et al.* Effects of different *Bacillus* sp. on growth performance, muscle nutrient composition, intestinal structure and digestive enzyme activities of Pengze[J]. *China Feed*, 2021(13): 73-79 (in Chinese).
- [89] Cao H Z, Yu R H, Zhang Y Y, *et al.* Effects of dietary supplementation with β -glucan and *Bacillus subtilis* on growth, fillet quality, immune capacity, and antioxidant status of Pengze crucian carp (*Carassius auratus* var. *Pengze*)[J]. *Aquaculture*, 2019, 508: 106-112.
- [90] Yang G, Cao H Z, Jiang W H, *et al.* Dietary supplementation of *Bacillus cereus* as probiotics in Pengze crucian carp (*Carassius auratus* var. *Pengze*): effects on growth performance, fillet quality, serum biochemical parameters and intestinal histology[J]. *Aquaculture Research*, 2019, 50(8): 2207-2217.
- [91] Yang G, Shen K K, Yu R H, *et al.* Probiotic (*Bacillus cereus*) enhanced growth of Pengze crucian carp concurrent with modulating the antioxidant defense response and exerting beneficial impacts on inflammatory response via Nrf2 activation[J]. *Aquaculture*, 2020, 529: 735691.
- [92] Cao H P, Xia W W, Zhang S Q, *et al.* Saprolegnia pathogen from Pengze crucian carp (*Carassius auratus* var. *Pengze*) eggs and its control with traditional Chinese herb[J]. *Israeli Journal of Aquaculture - Bamidgeh*, 2012, 64(1): 1-7.
- [93] 夏文伟, 曹海鹏, 王浩, 等. 彭泽鲫卵源致病性水霉的鉴定及其生物学特性 [J]. 微生物学通报, 2011, 38(1): 57-62.
- Xia W W, Cao H P, Wang H, *et al.* Identification and biological characteristics of a pathogenic *Saprolegnia* sp. from the egg of Pengze crucian carp (*Carassius auratus pengzeensis*)[J]. *Microbiology China*, 2011, 38(1): 57-62 (in Chinese).
- [94] 许国焕, 吴月嫦, 陶家发. 两种多聚糖对彭泽鲫生长影响及免疫促进作用的初步研究 [J]. 水利渔业, 2002, 22(4): 49-51.
- Xu G H, Wu Y C, Tao J F. Effects of two kinds of polycarbohydrates on the growth and immunity of the Pengze crussian carp[J]. *Journal of Hydroecology*, 2002, 22(4): 49-51 (in Chinese).
- [95] 郭玉娟, 陈学年. $A_{3\alpha}$ 肽聚糖对受免彭泽鲫免疫应答影响的研究 [J]. 中国预防兽医学报, 2006, 28(5): 562-565.
- Guo Y J, Chen X N. The effect of $A_{3\alpha}$ -peptidoglycan on immune response of *Carassius auratus varpengze* inoculated with *Aeromonas hydrophila bacterin*[J]. *Chinese Journal of Preventive Veterinary Medicine*, 2006, 28(5): 562-565 (in Chinese).
- [96] 郭玉娟, 陈学年. $A_{3\alpha}$ 肽聚糖对彭泽鲫生长及非特异免疫机能的影响 [J]. 水产科学, 2006, 25(2): 65-68.
- Guo Y J, Chen X N. Effects of $A_{3\alpha}$ -peptidoglycan on non-specific immunity and growth in crucian carp *Carassius auratus* var. *pengze*[J]. *Fisheries Science*, 2006, 25(2): 65-68 (in Chinese).
- [97] 李海燕, 李桂峰, 刘俊. 饲料中添加酵母多糖对丰产鲫的影响研究 [J]. 广州大学学报 (自然科学版), 2004, 3(2): 122-125.
- Li H Y, Li G F, Liu J. Effects of the Yeast glucan in feed on growing and disease resistance of fertility crucian[J]. *Journal of Guangzhou University (Natural Science Edition)*, 2004, 3(2): 122-125 (in Chinese).
- [98] Yang G, Yu R H, Qiu H M, *et al.* Beneficial effects of emodin and curcumin supplementation on antioxidant defence response, inflammatory response and intestinal barrier of Pengze crucian carp (*Carassius auratus* var. *Pengze*)[J]. *Aquaculture Nutrition*, 2020, 26(6): 1958-1969.
- [99] Liu W S, Guo X Z, Chen Y L, *et al.* Carvacrol promotes intestinal health in Pengze crucian carp, enhancing resistance to *Aeromonas hydrophila*[J]. *Aquaculture Reports*, 2020, 17: 100325.
- [100] 刘建平, 郭雄昌, 涂越, 等. 二十八烷醇对彭泽鲫生长性能、血液指标、耐缺氧能力以及养殖水体环境因子的影响 [J]. 动物营养学报, 2021, 33(3): 1747-1754.
- Liu J P, Guo X C, Tu Y, *et al.* Effects of octacosanol on growth performance, blood indexes, hypoxia tolerance of *Pengze* crucian carp and environmental factors of aquaculture water[J]. *Chinese Journal of Animal Nutrition*, 2021, 33(3): 1747-1754 (in Chinese).
- [101] Fang L, Wang Q, Guo X Z, *et al.* Effects of dietary sodium butyrate on growth performance, antioxidant capacity, intestinal histomorphology and immune response in juvenile Pengze crucian carp (*Carassius auratus Pengze*)[J]. *Aquaculture Reports*, 2021, 21: 100828.
- [102] 齐欣, 魏雪生, 陈颖, 等. 益生菌对彭泽鲫生长性能及水体环境的影响 [J]. 中国饲料, 2007(17): 27-29.
- Qi X, Wei X S, Chen Y, *et al.* Effect of probiotics on growth performance of *Carassius auratus* var. *Pengze* and water quality[J]. *China Feed*, 2007(17): 27-29 (in Chinese).
- [103] 叶本祥. 彭泽鲫的养殖现状和存在的主要问题 [J]. 渔业致

- 富指南, 2015(3): 15-16.
- Ye B X. The current situation and main problems of Pengze crucian carp culture[J]. *Fishery Guide to be Rich*, 2015(3): 15-16 (in Chinese).
- [104] 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 [J]. *中国水产科学*, 2006, 13(1): 151-158.
- Lou Y D, Li X Q. Distant hybridization of fish and its application in aquaculture in China[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2006, 13(1): 151-158 (in Chinese).
- [105] 郭玉娟, 陈学年. 彭泽鲫与兴国红鲤杂交试验 [J]. *西江大学学报*, 1996(3-4): 44-47.
- Guo Y J, Chen X N. Hybridization experiment between Pengze *Carassius auratus*×Xingguo (*Cyprinus carpio*)[J]. *Journal of Zhaoqing University*, 1996(3-4): 44-47 (in Chinese).
- [106] 陈学年, 郭玉娟. 彭泽鲫与兴国红鲤杂交优势的研究与利用 [J]. *淡水渔业*, 2000, 30(9): 14-16.
- Chen X N, Guo Y J. Study and utilization of hybrid (Pengze *Carassius auratus*×Xingguo (*Cyprinus carpio*))[J]. *Freshwater Fisheries*, 2000, 30(9): 14-16 (in Chinese).
- [107] 李丽, 庆宁, 赵俊, 等. 异精激发彭泽鲫子代及其双亲消化器官蛋白酶活性的比较 [J]. *华南师范大学学报 (自然科学版)*, 2004, 36(3): 104-108.
- Li L, Qing N, Zhao J, *et al.* Comparison of protease activity in digestive organs between offspring developed from *Carassius auratus* Pengze eggs activated by sperms of *Cyprinus acutidorsalis* wang and its parents[J]. *Journal of South China Normal University (Natural Science Edition)*, 2004, 36(3): 104-108 (in Chinese).
- [108] 舒斌, 张海发, 陈湘彝, 等. 异精激发彭泽鲫雌核发育后代的比较研究 [J]. *中山大学学报论丛*, 2001, 21(3): 5-10.
- Shu H, Zhang H F, Chen X L, *et al.* Comparison on the gynogenesis offsprings of crucian (*Carassius auratus*) of Pengze produced by heterologous sperm[J]. *Supplement to the Journal of Sun Yatsen University*, 2001, 21(3): 5-10 (in Chinese).
- [109] 唐虹, 徐彦山, 胡国宏, 等. 彭泽鲫(♀)与黑龙江野鲤(♂)的杂交利用研究 [J]. *水产学杂志*, 2004, 17(1): 14-20.
- Tang H, Xu Y S, Hu G H, *et al.* Hybridization technique of goldfish (*Carassius auratus*) with common carp (*Cyprinus carpio*)[J]. *Chinese Journal of Fisheries*, 2004, 17(1): 14-20 (in Chinese).
- [110] 周淼, 郭青松, 黄家锐, 等. 彭泽鲫异精雌核发育子代生长比较研究 [J]. *中国农学通报*, 2020, 36(36): 125-131.
- Zhou M, Guo Q S, Huang J R, *et al.* *Carassius auratus* var. *pengsenensis* produced by heterologous sperm: growth comparison of offspring[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2020, 36(36): 125-131 (in Chinese).
- [111] 操文杰, 张静蓉, 张庆飞, 等. 鳊和翘嘴鲌精子诱导彭泽鲫雌核发育子代的异精效应研究 [J]. *水产学报*, 2023, 47(1): 019615.
- Cao W J, Zhang J R, Zhang Q F, *et al.* Research on the allogynogenetic biological effects in the second generation gynogenetic of *Carassius auratus* var. *pengsenensis* induced with sperms from *Elopichthys bambusa* and *Culter alburnus*[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2023, 47(1): 019615 (in Chinese).
- [112] 刘良国, 赵俊, 谢文平. 丰产鲫的生物学特性及人工繁养技术 [J]. *淡水渔业*, 2004, 34(2): 49-51.
- Liu L G, Zhao J, Xie W P. Biology of allogynogenetic *Carassius auratus* var. *Pengze* and its artificial propagation and culture[J]. *Freshwater Fisheries*, 2004, 34(2): 49-51 (in Chinese).
- [113] 赵俊, 彭宁东, 梁建辉, 等. 白金丰产鲫 [J]. *中国水产*, 2016(7): 75-77.
- Zhao J, Peng N D, Liang J H, *et al.* Platinum fertility crucian carp[J]. *China Fisheries*, 2016(7): 75-77 (in Chinese).
- [114] 徐承旭. 丰产鲫和工程鲫 [J]. *畜牧兽医科技信息*, 2000(9): 9.
- Xu C X. Fertility crucian carp and engineered crucian carp[J]. *Chinese Journal of Animal Husbandry and Veterinary Medicine*, 2000(9): 9 (in Chinese).
- [115] 丰产鲫 [J]. *农民科技培训*, 2008(10): 29.
- Platinum fertility crucian carp[J]. *Nongmin Keji Peixun*, 2008(10): 29 (in Chinese).
- [116] 白金. 鲫鱼新品种: 白金丰产鲫 [J]. *农村百事通*, 2016(21): 34.
- Bai J. New variety of crucian carp: platinum fertility crucian carp[J]. *Rural Pepsi*, 2016(21): 34 (in Chinese).
- [117] 赵俊, 崔淼, 庆宁, 等. 雌核发育彭泽鲫子代及双亲组织同工酶的比较研究 [J]. *华南师范大学学报 (自然科学版)*, 2004(1): 96-101.
- Zhao J, Cui M, Qing N, *et al.* Comparative studies on serum protein and isozymes of bumper crucian carp (*Carassius auratus* of Pengze♀×*Cyprinus acutidorsalis*♂) and its parents[J]. *Journal of South China Normal University (Natural Science Edition)*, 2004(1): 96-101 (in Chinese).
- [118] 白金丰产鲫 [J]. *海洋与渔业*, 2020(6): 50-51.
- Platinum fertility crucian carp[J]. *Ocean and Fishery*, 2020(6): 50-51 (in Chinese).
- [119] Sahena F, Zaidul I S M, Jinap S, *et al.* PUFAs in fish: extrac-

- tion, fractionation, importance in health[J]. *Comprehensive Reviews in food science and food safety*, 2009, 8(2): 59-74.
- [120] Beukeboom L W. Bewildering Bs: an impression of the 1st B-Chromosome conference[J]. *Heredity*, 1994, 73(3): 328-336.
- [121] Jones N, Houben A. B chromosomes in plants: escapees from the A chromosome genome?[J]. *Trends in plant science*, 2003, 8(9): 417-423.
- [122] Banaei-Moghaddam A M, Martis M M, Macas J, *et al.* Genes on B chromosomes: old questions revisited with new tools[J]. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Gene Regulatory Mechanisms*, 2015, 1849(1): 64-70.
- [123] 姜立春, 彭正松. B染色体的研究进展 [J]. 吉林师范大学学报 (自然科学版), 2005, 26(3): 56-59.
- Jiang L C, Peng Z S. The study progress on the B chromosome[J]. *Journal of Jilin Normal University (Natural Science Edition)*, 2005, 26(3): 56-59 (in Chinese).
- [124] Imarazene B, Du K, Beille S, *et al.* A supernumerary “B-sex” chromosome drives male sex determination in the Pachón cavefish, *Astyanax mexicanus*[J]. *Current Biology*, 2021, 31(21): 4800-4809. e9.
- [125] 陈松林, 王德寿, 匡友谊, 等. 中国鱼类基因组编辑育种研究现状及存在问题与展望 [J]. 水产学报, 2023, 47(1): 019102.
- Chen S L, Wang D S, Kuang Y Y, *et al.* Fish genome editing breeding in China: status, problems and prospects[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2023, 47(1): 019102 (in Chinese).
- [126] Nie C H, Wan S M, Chen Y L, *et al.* Loss of scleraxis leads to distinct reduction of mineralized intermuscular bone in zebrafish[J]. *Aquaculture and Fisheries*, 2021, 6(2): 169-177.
- [127] Wang Y, Li X Y, Xu W J, *et al.* Comparative genome anatomy reveals evolutionary insights into a unique amphitriploid fish[J]. *Nature Ecology & Evolution*, 2022, 6(9): 1354-1366.
- [128] Chen Z L, Omori Y, Koren S, *et al.* De novo assembly of the goldfish (*Carassius auratus*) genome and the evolution of genes after whole-genome duplication[J]. *Science Advances*, 2019, 5(6): eaav0547.
- [129] Gan R H, Li Z, Wang Z W, *et al.* Creation of intermuscular bone-free mutants in amphitriploid gibel carp by editing two duplicated *runx2b* homeologs[J]. *Aquaculture*, 2023, 567: 739300.
- [130] Allis C D, Jenuwein T. The molecular hallmarks of epigenetic control[J]. *Nature Reviews Genetics*, 2016, 17(8): 487-500.
- [131] Podgorniak T, Dhanasiri A, Chen X Q, *et al.* Early fish domestication affects methylation of key genes involved in the rapid onset of the farmed phenotype[J]. *Epigenetics*, 2022, 17(10): 1281-1298.
- [132] Liu X S, Wu H, Ji X, *et al.* Editing DNA methylation in the mammalian genome[J]. *Cell*, 2016, 167(1): 233-247. e17.
- [133] Vojta A, Dobrinić P, Tadić V, *et al.* Repurposing the CRISPR-Cas9 system for targeted DNA methylation[J]. *Nucleic Acids Research*, 2016, 44(12): 5615-5628.
- [134] Takahashi Y, Valencia M M, Yu Y, *et al.* Transgenerational inheritance of acquired epigenetic signatures at CpG islands in mice[J]. *Cell*, 2023, 186(4): 715-731. e19.
- [135] Liang F, Dong Z J, Ye J M, *et al.* *In vivo* DNA methylation editing in zebrafish[J]. *Epigenetics*, 2023, 18(1): 2192326.
- [136] 黄品秀, 韦继红. 受精调控机制的研究进展 [J]. 中华妇幼临床医学杂志 (电子版), 2014, 10(1): 116-119.
- Huang P X, Wei J H. Research progress of fertilization regulation mechanism[J]. *Chinese Journal of Obstetrics & Gynecology and Pediatrics (Electronic Edition)*, 2014, 10(1): 116-119 (in Chinese).
- [137] Liu B W, Cao J L, Wang X Y, *et al.* Deciphering the tRNA-derived small RNAs: origin, development, and future[J]. *Cell Death & Disease*, 2021, 13(1): 24.
- [138] Schorn A J, Gutbrod M J, Leblanc C, *et al.* LTR-retrotransposon control by tRNA-derived small RNAs[J]. *Cell*, 2017, 170(1): 61-71. e11.
- [139] Schimmel P. The emerging complexity of the tRNA world: mammalian tRNAs beyond protein synthesis[J]. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 2018, 19(1): 45-58.
- [140] Chen Q, Yan W, Duan E K. Epigenetic inheritance of acquired traits through sperm RNAs and sperm RNA modifications[J]. *Nature Reviews Genetics*, 2016, 17(12): 733-743.
- [141] Sharma U, Conine C C, Shea J M, *et al.* Biogenesis and function of tRNA fragments during sperm maturation and fertilization in mammals[J]. *Science*, 2016, 351(6271): 391-396.
- [142] Rassoulzadegan M, Grandjean V, Gounon P, *et al.* RNA-mediated non-mendelian inheritance of an epigenetic change in the mouse[J]. *Nature*, 2006, 441(7092): 469-474.
- [143] 曹项臣, 贾智英, 鲁翠云, 等. 同源与异源精子对方正银鲫子代存活、生长及性别的影响 [J]. 水产学杂志, 2012, 25(3): 11-14.
- Cao D C, Jia Z Y, Lu C Y, *et al.* Effects of spermatozoa of different species on survival and growth of offsprings in Fangzheng silver crucian carp (*Carassius auratus gibelio*)[J]. *Chinese Journal of Fisheries*, 2012, 25(3): 11-14 (in Chinese).

Research progress and prospects on the genetic characteristics and breeding of Pengze crucian carp

WANG Xuegeng¹, WU Biyu¹, CHEN Qianhui¹, LIANG Fang¹, WANG Junjie¹, LI Chao¹,
DING Liyun², MAI Kangsen^{1,3}, ZHAO Jun^{1*}

1. Guangdong-Macao Joint Laboratory for Aquaculture Breeding Development and Innovation, Guangzhou Key Laboratory of Subtropical Biodiversity and Biomonitoring, Institute of Modern Aquaculture Science and Engineering, College of Life Sciences, South China Normal University, Guangzhou 510631, China;
2. Jiangxi Fisheries Research Institute, Nanchang 330039, China;
3. Fisheries College, Ocean University of China, Qingdao 266003, China

Abstract: The Pengze crucian carp (*Carassius auratus* var. *pengsenensis*) is a subspecies of the crucian carp characterized by natural gynogenesis, rapid growth, large body size, and high adaptability. These traits render it a valuable and economically important aquatic species in China. In recent years, two notable varieties of Pengze crucian carp, the Platinum fertility crucian carp and the Suifeng crucian carp, have generated significant economic benefits. This review summarized research progress on Pengze crucian carp over the past four decades, covering its biological characteristics, breeding technology, and hybridization with other fish species. Additionally, we highlighted efforts to develop the Platinum fertility crucian carp and Suifeng crucian carp. Finally, we discussed key challenges and unresolved issues that must be addressed in the near future and propose potential directions for future research on Pengze crucian carp in aquaculture.

Key words: *Carassius auratus* var. *pengsenensis*; Platinum fertility crucian carp; Suifeng crucian carp; gynogenesis; heterogeneous sperms

Corresponding author: ZHAO Jun. E-mail: zhaojun@scnu.edu.cn

Funding projects: Key Project of Science-technology Basic Condition Platform from the Ministry of Science and Technology of the People's Republic of China (2005DKA21402); National Natural Science Foundation of China (22176066); Key R & D Plan of Jiangxi Province (20203BBF63045)