

## 尼罗罗非鱼人工驯养、选育群体遗传多样性及瓶颈效应

唐首杰, 杨洁, 赵金良\*, 王成辉, 李思发

(上海海洋大学农业部淡水水产种质资源重点实验室, 上海 201306)

**摘要:** 人工驯养和选育是家养动物适应性进化的主要动力之一, 中国大陆尼罗罗非鱼引进群体经历了长期的人工驯养和选育, 是研究鱼类在驯养、选育条件下适应性进化的良好材料。本实验以尼罗罗非鱼1个埃及土著群体为对照组, 以中国大陆具有代表性的尼罗罗非鱼5个驯养群体和4个选育群体为实验组, 采用12个多态性微卫星位点分析了驯养群体和选育群体的遗传多样性和瓶颈效应。结果显示, 土著群体、驯养群体和选育群体平均每个位点的有效等位基因数( $A_E$ )分别为5.433、5.113~6.515和3.239~6.734, 期望杂合度( $H_E$ )分别为0.812、0.796~0.859和0.657~0.858, 多态信息含量( $PIC$ )分别为0.768、0.753~0.819和0.601~0.818, 近交系数( $F_{IS}$ )分别为0.323、0.166~0.342和0.249~0.314。LSD- $t$ 检验结果显示, 受人工选择的群体(驯养群体、选育群体)与土著群体间遗传多样性水平( $A_E$ 和 $H_E$ )无差异, 3个驯养群体(EGY群体、WY群体和GD群体)的遗传多样性水平( $H_E$ )显著高于1个选育群体(XJF群体)。瓶颈效应分析显示, 尼罗罗非鱼土著群体、驯养群体和选育群体在历史上都曾发生过群体缩小的现象。其中, 土著群体、2个驯养群体(WY、EGY)、2个选育群体(JNM、XJF)在近期可能经历过遗传瓶颈, 其他群体在新的突变和基因流的作用下, 群体规模可能已恢复。有效群体大小分析显示, 土著群体、驯养群体和选育群体的有效群体数量分别为177、29~117(平均值为57.4)和84~123(平均值为102.8)。本研究结果不仅为尼罗罗非鱼驯养群体的持续利用和选育群体的进一步遗传改良提供了有价值的信息, 而且为鱼类在驯养和选育条件下群体遗传结构和种群动态研究提供了新的参考依据。

**关键词:** 尼罗罗非鱼; 驯养群体; 选育群体; 遗传多样性; 遗传瓶颈

**中图分类号:** S 965

**文献标志码:** A

突变、遗传漂变和选择是影响自然界生物进化过程的主要因素, 而对于经历了漫长驯化历史的家养动物和培育植物而言, 人工选择是推动其进化的主要动力之一。驯化是人工选择作用下的快速进化过程, 是研究物种快速进化的范例。一般认为, 家养动、植物在长期驯化过程中经历了近交、遗传漂变和选择<sup>[1]</sup>。在驯化过程中由于瓶颈效应和选择的共同作用将会导致家养动植物遗传多样性降低, 对家猪(*Sus scrofa domestica*)<sup>[2-3]</sup>、家蚕(*Bombyx mori*)<sup>[4]</sup>、玉米

(*Zea mays*)<sup>[5]</sup>和水稻(*Oryza sativa*)<sup>[6]</sup>等驯化历史的研究显示: 在这些动物和植物的家养化过程中, 通常都伴随着瓶颈效应和奠基者效应, 并且表现出比其野生群体显著降低的遗传多样性。因此, 通过观察家养动物群体遗传多样性水平, 可以为在驯化过程中这些进化事件的发生提供证据。

与陆生家养动物相比, 鱼类驯养的历史非常短暂, 尽管有证据表明鱼类养殖可追溯到约3500年前<sup>[7-8]</sup>。大多数鱼类养殖其实开始于20世纪<sup>[9]</sup>。

收稿日期: 2016-01-01 修回日期: 2016-07-07

资助项目: 国家现代农业产业技术体系建设专项(CARS-49); 水产动物遗传育种中心上海市协同创新中心(ZF1206); 上海高校青年教师培养资助计划(ZZhy12004)

通信作者: 赵金良, E-mail: jlzhao@shou.edu.cn

因此, 鱼类是研究驯化早期瓶颈效应和选择作用的良好材料。尼罗罗非鱼(*Oreochromis niloticus*)是世界性主要养殖鱼类之一, 1978年以来, 我国曾多次通过不同渠道引入不同品种(系)尼罗罗非鱼群体<sup>[10]</sup>, 这些引进群体随后经历了长期的以养殖生产为目的的人工驯养和以遗传改良为目的的人工选育, 产生了一系列的人工驯养群体(如被国内多家罗非鱼良种场及养殖企业作为保种和繁育的群体)和人工选育群体(如“吉富”品系<sup>[11]</sup>、“新吉富”品系<sup>[12]</sup>)。因此, 尼罗罗非鱼可作为研究鱼类在驯养、选育条件下遗传多样性和瓶颈效应的独特材料。

已有的研究表明, 鱼类驯养或选育群体的遗传多样性低于它们的野生祖先群体<sup>[13-14]</sup>。这些研究均以检测驯养或选育群体的遗传多样性为主要目标, 未涉及驯养或选育过程中的瓶颈效应分析, 随着分子遗传标记技术的更新和分析手段的进步, 基于微卫星标记的多种遗传分析方法<sup>[15-17]</sup>已被用于鱼类种群历史动态和瓶颈效应分析<sup>[18-19]</sup>。

本研究以尼罗罗非鱼埃及土著群体为对照组, 采用12个多态性微卫星标记来分析中国大陆有代表性的尼罗罗非鱼5个驯养群体和4个选育群体的遗传变异, 旨在了解长期驯养和选育对尼罗罗非鱼群体遗传结构和种群动态的影响, 为鱼类在驯化早期受人工选择的遗传机制研究提供基础资料。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验材料

本实验采用的尼罗罗非鱼土著群体、引进后驯养群体(以下简称“驯养群体”)、引进后选育群体(以下简称“选育群体”)的来源和采样情况如表1所示。其中, GD群体是2002年广西国家级罗非鱼良种场从广东三高省级罗非鱼良种场引进; 2002年广西国家级罗非鱼良种场转引的群体有EGY群体和USA群体, 其中EGY群体是1999年淡水渔业研究中心从埃及农业和农垦部水产研究中心实验室引进并繁育至今, USA群体是1992年淡水渔业研究中心从美国奥本大学引进并繁育至今; GLD群体为2008年广西国家级罗非鱼良种场从美国关岛大学引进。JNM、BL、LY群体均于2009年采自海南。其中JNM、BL群体均以吉富(“GIFT”)品系尼罗罗非鱼为基础选育而来, LY群体以1993年从台湾引进的台湾品系尼罗罗非鱼为基础选育而来。WY群体于2013年采自国家级伟业罗非鱼良种场, 为该场2008年从苏丹境内白尼罗河与青尼罗河交汇处引入的尼罗罗非鱼群体。XJF群体为上海海洋大学于2013年选育的“新吉富”罗非鱼选育系F<sub>17</sub>。EW群体为埃及土著群体, 采自埃及水产养殖中心。采集每个群体样本30尾, 剪取每尾样本的鳍条, 于95%酒精中保存固定。运回实验室, 用于下一步的基因组DNA提取。

表1 尼罗罗非鱼土著群体、驯养群体和选育群体来源和采样情况

Tab. 1 Sampling information and origination of native population, domesticated population, selective breeding population of *O. niloticus*

| 代号<br>code | 性质<br>property | 群体名称<br>population name  | 采集地<br>collection location | 样本数/尾<br>sample size |
|------------|----------------|--------------------------|----------------------------|----------------------|
| GD         | 驯养群体           | 广东群体                     | 广西南宁国家级罗非鱼良种场              | 30                   |
| EGY        |                | 埃及群体                     |                            | 30                   |
| USA        |                | 美国群体                     |                            | 30                   |
| GLD        |                | 吉拉达群体                    |                            | 30                   |
| WY         |                | 伟业苏丹群体                   | 广东伟业国家级罗非鱼良种场              | 30                   |
| JNM        | 选育群体           | 吉诺玛群体                    | 海南新吉水产科技有限公司               | 30                   |
| BL         |                | 宝路群体                     |                            | 30                   |
| LY         |                | 鹭业群体                     |                            | 30                   |
| XJF        |                | 新吉富选育系F <sub>17</sub> 群体 | 上海海洋大学鱼类种质研究试验站            | 30                   |
| EW         | 土著群体           | 埃及野生群体                   | 埃及水产养殖中心(埃及开罗)             | 30                   |

## 1.2 基因组DNA提取

基因组DNA提取采用常规的“酚—氯仿”方法进行<sup>[20]</sup>。

## 1.3 微卫星引物的筛选和多态性引物的PCR扩增

本实验所使用的微卫星位点均来自NCBI (National Center for Biotechnology Information, <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>)数据库, 利用SSR Hunter软件从NCBI数据库中搜索尼罗罗非鱼基因组中含有三核苷酸和四核苷酸核心序列的微卫星位点, 然后利用引物设计软件Primer 5.0设计引物, 共设计引物24对, 所有引物由上海生物工程技术有限公司合成。

对24对引物进行PCR扩增, PCR产物经8.0%非变性聚丙烯酰胺凝胶电泳, 银染法检测<sup>[20]</sup>。根据电泳结果中多态性的有无和扩增条带的清晰度来筛选引物, 筛选其中多态性高且扩增清晰稳定的引物作为后续实验的引物。

经过筛选得到12对高度多态的微卫星引物(表2), 其中, 11对引物(OMO013、OMO040、OMO043、OMO049、OMO050、OMO092、OMO100、OMO114、OMO129、OMO232和OMO361)分别来自罗非鱼的10个连锁群<sup>[21]</sup>, 另外一对引物(UNH993)来自Carleton等<sup>[22]</sup>。以所有群体的基因组DNA为模板, 对这12对微卫星引物进行PCR扩增, PCR扩增反应体积为10  $\mu$ L, 包括: 正向引物0.5  $\mu$ L(5  $\mu$ mol/L), 反向引物0.5  $\mu$ L(5  $\mu$ mol/L), 2 $\times$ PCR Reagent 5  $\mu$ L, DNA模板1  $\mu$ L, 无菌水3  $\mu$ L。PCR反应程序: 94  $^{\circ}$ C预变性5 min, 35个循环, 每个循环包括94  $^{\circ}$ C变性30 s, 退火45 s(表2), 72  $^{\circ}$ C延伸1 min; 最后一次循环结束后在72  $^{\circ}$ C延伸10 min。

## 1.4 毛细管电泳分析

采用QIAxcel全自动毛细管核酸分析系统(QIAGEN公司)对所有样本的PCR产物进行毛细管电泳分析, 分析参数设置参照仪器使用说明

表2 本研究使用12个尼罗罗非鱼微卫星位点的特性

Tab. 2 Characteristics of the 12 microsatellite markers for *O. niloticus*

| 位点<br>locus | 核心序列<br>repeat motif                     | 引物序列(5'~3')<br>primer sequence(5'~3')               | 退火温度/ $^{\circ}$ C<br>annealing temperature | 等位基因大小/bp<br>allele size range | 序列号<br>GenBank accession no. |
|-------------|--|---|---|--------------------------------|------------------------------|
| OMO013      | (TTTC) <sub>14</sub>                     | F: TCCCTGCGTATTATCTTT<br>R: ATCCCTGGGCTAACTTCA      | 48  | 106~162                        | JX204845.1                   |
| OMO040      | (CAT) <sub>13</sub>                      | F: GATGAACACTAAACTGTCCCTG<br>R: TGTGCTGCTTCTCGCTCT  | 50  | 298~346                        | JX204855.1                   |
| OMO043      | (TTTG) <sub>8</sub> ...(AC) <sub>5</sub> | F: CATTTCGGTTTATTGGTTATTGC<br>R: TCATGCCTTCACCCCTCC | 50  | 298~340                        | JX204857.1                   |
| OMO049      | (AGGA) <sub>10</sub>                     | F: TACTGCTGCCGTCTTTA<br>R: AACTGCCTGTGAGTGTCT       | 50  | 361~421                        | JX204860.1                   |
| OMO050      | (TGA) <sub>13</sub>                      | F: TTAAGTGCCAGTTTGTT<br>R: CATTCCCTCTGATTACGA       | 49  | 108~141                        | JX204861.1                   |
| OMO092      | (TTC) <sub>8</sub> TTT(TC) <sub>5</sub>  | F: TATTGAGGCTTAGTTGGG<br>R: GAAATGTAAGTGCCAGAT      | 50.4  | 135~174                        | JX204890.1                   |
| OMO100      | (TAT) <sub>18</sub>                      | F: GGCACCTGCTAAGCCCTAC<br>R: ACATAAACAGCCGACGAG     | 52.8  | 206~248                        | JX204895.1                   |
| OMO114      | (GTT) <sub>11</sub>                      | F: CAGTGGAAAGACGCCRAGT<br>R: TGRGACCAGCTCAGAGGC     | 51.7  | 238~280                        | JX204905.1                   |
| OMO129      | (CCAT) <sub>9</sub>                      | F: GATCACTACTTTGTAGCTGGAT<br>R: GAGCGAATGGTTGTCTGT  | 51.7  | 185~305                        | JX204914.1                   |
| OMO232      | (AGAA) <sub>9</sub>                      | F: TTACATTCCCTGTCTTTAC<br>R: GTTGTCTGGTGCTTAT       | 49  | 200~256                        | JX204976.1                   |
| OMO361      | (TTC) <sub>9</sub> TG(CTT) <sub>7</sub>  | F: GTATGACAGCGAGCCAGAA<br>R: AGCCCATCACTAAAGAAAGC   | 50  | 305~380                        | JX205069.1                   |
| UNH993      | (CA) <sub>12</sub> (CACG) <sub>5</sub>   | F: TAAATGAAGGCAGGAGTA<br>R: GGTGCGTAAGACGGTGGT      | 48  | 207~315                        | G68272.1                     |

书。利用2种DNA分子量标准,分别为pBR322 DNA/MspI和Alignment Marker(15和500 bp),对PCR产物进行分子量估算。

## 1.5 数据统计

首先,将所有群体每个样本在12个微卫星位点上的基因型数据(等位基因片段)按CREATE软件<sup>[23]</sup>可识别的格式输入Microsoft Excel文件中,再用CREATE软件将此文件分别转换为本研究所使用的各种软件可识别的格式文件。

应用MICROCHECKER Version 2.2.3软件<sup>[24]</sup>估计每个群体每个位点的基因分型错误率,包括出现无效等位基因和等位基因大片段丢失的概率。采用FSTAT Version 2.9.3软件<sup>[25]</sup>对所有位点进行连锁不平衡(linkage disequilibrium, LD)检验,去除高度连锁的位点。

利用POPGENE(VERSION 1.31)软件包<sup>[26]</sup>计算不同位点的等位基因数(number of alleles,  $A$ )、有效等位基因数(effective number of alleles,  $A_E$ )<sup>[27]</sup>、观测杂合度(observed heterozygosity,  $H_O$ )和期望杂合度(expected heterozygosity,  $H_E$ )<sup>[28]</sup>;采用LSD- $t$ 检验比较群体间遗传多样性参数( $A_E$ 和 $H_E$ ), Bonferroni校正 $P$ 值<sup>[29]</sup>, 检验水准定为 $\alpha=0.05$ , 在SPSS 19.0软件上完成运算。特有等位基因数(private alleles,  $P_A$ )在软件GenAlEx6.2<sup>[30]</sup>中计算得到。利用Cervus 3.0软件<sup>[31]</sup>计算每个位点的多态信息含量(polymorphism information content,  $PIC$ )<sup>[32]</sup>。采用GENEPOP version4.0软件<sup>[33]</sup>计算各位点、各群体的近交系数( $F_{IS}$ )<sup>[34]</sup>, 并进行显著性检验, 以连续Bonferroni法校正 $P$ 值<sup>[29]</sup>

采用马尔科夫链方法(Markov chain method)估算精确检验(exact test) $P$ 值<sup>[35]</sup>检验各位点、各群体是否符合哈迪—温伯格平衡(Hardy-Weinberg equilibrium, HWE), 参数设置: dememorization=10 000; batches=5000; iterations per batch=5000, 相关运算在GENEPOP version4.0软件<sup>[33]</sup>上完成, 以连续Bonferroni校正法(sequential Bonferroni correction)<sup>[29]</sup>校正后的 $P$ 值用于多重比较的检验。

瓶颈效应(bottle neck effect)是指当群体中个体数量有较大的减少时, 会导致等位基因的丢失和群体杂合度的过量或缺失。

根据各位点的等位基因频率, 用2种不同的方法来检测土著群体、驯养群体和选育群体近期是否经历遗传瓶颈效应。第一种方法为基于

双相突变模型(two-phase model of mutation, TPM)和逐步突变模型(stepwise mutation model, SMM)的杂合度过剩检验(heterozygosity excess test), 即Wilcoxon符号秩次检验(Wilcoxon sign-rank test)<sup>[15]</sup>; 检验参数: TPM方差为10%, SMM所占TPM的比例为5%, 重复数为1000次, 检验水准定为 $\alpha=0.05$ , 通过分析群体突变—漂移平衡来估计群体数量动态变化。第二种方法为模式迁移(mode-shift)的图形表示法<sup>[16]</sup>。这2种方法均由Bottleneck v1.2.02分析软件(<http://www.ensam.inra.fr/URLB>)运行得出<sup>[36]</sup>。

以上2种分析方法都是检测物种近期是否经历过遗传瓶颈效应, 并且微弱的群体收缩等无法检测出来, 本研究通过ARLEQUIN Version 3.5.2.2软件<sup>[37]</sup>计算G-W值(Garza-Williamson index), 又称为 $M$ 比率( $M$ -ratio)<sup>[38]</sup>, 该值可以反映更早时期群体数量是否有减少, 计算公式:  $G-W=K/(R+1)$ , 式中,  $K$ 为待分析群体的某个位点的等位基因数目,  $R$ 为该位点等位基因大小跨度。该指数可以衡量小群体是否发生瓶颈效应。当某个群体数目减少时, 等位基因减少( $K$ )的速率会快于等位基因大小( $R$ )的范围, 对应G-W指数会减少。当微卫星位点至少有7个时, 如果该指数小于0.68, 说明群体大小下降; 若大于0.68, 说明该群体是一个稳定的群体, 即0.68是一个临界值<sup>[17]</sup>。

使用软件NeEstimator(Version 2.01)<sup>[39]</sup>, 采用连锁不平衡方法<sup>[40]</sup>估算有效群体的大小(effective population size,  $N_E$ )。

## 2 结果

### 2.1 群体内遗传多样性分析

采用MICRO-CHECKER Version 2.2.3软件对10个群体的每个微卫星位点进行无效等位基因检测, 发现所有位点均不存在无效等位基因。经成对位点间的连锁不平衡检验, 发现各位点间不存在连锁不平衡现象( $P>0.05$ )。说明本实验使用的12个微卫星位点均是独立遗传的, 因此保留所有位点进行后续分析。

12个微卫星位点在10个尼罗罗非鱼群体的300个个体中共检测到220个等位基因, 每个群体在每个位点的等位基因数为4~17个, 10个群体检测到的特有等位基因数为0~6个, GD群体和GLD群体在12个微卫星位点检测到的特有等位基因数最多(6个), BL群体内未检测到特有等位基因(表3)。

表 3 尼罗罗非鱼土著群体、驯养群体和选育群体在 12 个微卫星位点的遗传多样性参数  
 Tab. 3 Genetic diversity parameters of native, domesticated and selective breeding populations of *O. niloticus* on 12 microsatellite loci

| 位点<br>locus | 遗传参数<br>genetic parameters | 驯养群体<br>domesticated populations |                      |                      |                      |                       | 选育群体<br>selective breeding populations |                      |                      |                      | 土著群体<br>native population |
|-------------|----------------------------|----------------------------------|----------------------|----------------------|----------------------|-----------------------|--|----------------------|----------------------|----------------------|---------------------------|
|             |                            | WY                               | GD                   | EGY                  | USA                  | GLD                   | JNM                                    | BL                   | LY                   | XJF                  | EW                        |
| OMO013      | $A$                        | 5                                | 8                    | 6                    | 4                    | 7                     | 8                                      | 6                    | 6                    | 5                    | 5                         |
|             | $A_E$                      | 4.301                            | 4.189                | 4.211                | 2.122                | 4.706                 | 5.882                                  | 2.640                | 3.347                | 2.417                | 3.922                     |
|             | $P_A$                      | 0                                | 0                    | 0                    | 0                    | 0                     | 0                                      | 0                    | 0                    | 0                    | 0                         |
|             | $H_O$                      | 0.200                            | 0.650                | 0.600                | 0.650                | 1.000                 | 0.750                                  | 0.350                | 0.300                | 0.250                | 0.500                     |
|             | $H_E$                      | 0.787                            | 0.781                | 0.782                | 0.542                | 0.808                 | 0.851                                  | 0.637                | 0.719                | 0.601                | 0.764                     |
|             | $PIC$                      | 0.730                            | 0.738                | 0.729                | 0.465                | 0.756                 | 0.809                                  | 0.555                | 0.657                | 0.503                | 0.708                     |
|             | $F_{IS}$                   | 0.751 <sup>***</sup>             | 0.171 <sup>***</sup> | 0.237 <sup>***</sup> | -0.205 <sup>*</sup>  | -0.246 <sup>***</sup> | 0.122 <sup>***</sup>                   | 0.457 <sup>***</sup> | 0.589 <sup>***</sup> | 0.591 <sup>***</sup> | 0.352 <sup>***</sup>      |
|             | $P_{HWE}$                  | 0.000                            | 0.000                | 0.001                | 0.015                | 0.000                 | 0.000                                  | 0.000                | 0.000                | 0.000                | 0.000                     |
| OMO040      | $A$                        | 14                               | 10                   | 10                   | 12                   | 8                     | 12                                     | 9                    | 9                    | 8                    | 14                        |
|             | $A_E$                      | 7.080                            | 7.547                | 7.273                | 7.921                | 4.082                 | 8.000                                  | 5.839                | 6.897                | 3.347                | 9.524                     |
|             | $P_A$                      | 0                                | 0                    | 0                    | 0                    | 0                     | 0                                      | 0                    | 0                    | 0                    | 0                         |
|             | $H_O$                      | 0.600                            | 0.700                | 0.750                | 0.950                | 0.850                 | 0.800                                  | 0.800                | 0.700                | 0.650                | 0.950                     |
|             | $H_E$                      | 0.881                            | 0.890                | 0.885                | 0.896                | 0.774                 | 0.897                                  | 0.850                | 0.877                | 0.719                | 0.918                     |
|             | $PIC$                      | 0.846                            | 0.853                | 0.847                | 0.862                | 0.721                 | 0.863                                  | 0.806                | 0.839                | 0.675                | 0.886                     |
|             | $F_{IS}$                   | 0.324 <sup>***</sup>             | 0.218 <sup>***</sup> | 0.156 <sup>***</sup> | -0.062               | -0.101 <sup>**</sup>  | 0.111 <sup>**</sup>                    | 0.060 <sup>**</sup>  | 0.206 <sup>**</sup>  | 0.099 <sup>**</sup>  | -0.036                    |
|             | $P_{HWE}$                  | 0.000                            | 0.001                | 0.000                | 0.069                | 0.002                 | 0.001                                  | 0.003                | 0.001                | 0.010                | 0.327                     |
| OMO043      | $A$                        | 14                               | 10                   | 10                   | 9                    | 9                     | 10                                     | 10                   | 9                    | 5                    | 9                         |
|             | $A_E$                      | 10.390                           | 4.278                | 7.547                | 4.706                | 5.755                 | 8.511                                  | 5.556                | 4.420                | 2.089                | 4.706                     |
|             | $P_A$                      | 1                                | 0                    | 1                    | 0                    | 0                     | 0                                      | 0                    | 0                    | 0                    | 0                         |
|             | $H_O$                      | 0.650                            | 0.500                | 0.750                | 0.550                | 0.500                 | 0.600                                  | 0.400                | 0.300                | 0.050                | 0.350                     |
|             | $H_E$                      | 0.927                            | 0.786                | 0.890                | 0.808                | 0.847                 | 0.905                                  | 0.841                | 0.794                | 0.535                | 0.808                     |
|             | $PIC$                      | 0.896                            | 0.740                | 0.854                | 0.761                | 0.804                 | 0.871                                  | 0.801                | 0.745                | 0.473                | 0.769                     |
|             | $F_{IS}$                   | 0.304 <sup>***</sup>             | 0.370 <sup>***</sup> | 0.161 <sup>**</sup>  | 0.325 <sup>***</sup> | 0.416 <sup>***</sup>  | 0.343 <sup>***</sup>                   | 0.531 <sup>***</sup> | 0.628 <sup>***</sup> | 0.909 <sup>***</sup> | 0.573 <sup>***</sup>      |
|             | $P_{HWE}$                  | 0.000                            | 0.000                | 0.002                | 0.000                | 0.000                 | 0.000                                  | 0.000                | 0.000                | 0.000                | 0.000                     |
| OMO049      | $A$                        | 9                                | 10                   | 12                   | 10                   | 9                     | 10                                     | 7                    | 6                    | 7                    | 9                         |
|             | $A_E$                      | 6.557                            | 4.651                | 7.143                | 5.195                | 5.128                 | 5.755                                  | 4.878                | 3.213                | 3.922                | 5.031                     |
|             | $P_A$                      | 0                                | 1                    | 1                    | 0                    | 0                     | 0                                      | 0                    | 0                    | 0                    | 0                         |
|             | $H_O$                      | 0.700                            | 0.700                | 0.700                | 0.800                | 0.700                 | 0.750                                  | 0.600                | 0.700                | 0.850                | 0.700                     |
|             | $H_E$                      | 0.869                            | 0.805                | 0.882                | 0.828                | 0.826                 | 0.847                                  | 0.815                | 0.706                | 0.764                | 0.822                     |
|             | $PIC$                      | 0.829                            | 0.761                | 0.847                | 0.787                | 0.783                 | 0.807                                  | 0.765                | 0.656                | 0.715                | 0.778                     |
|             | $F_{IS}$                   | 0.199 <sup>*</sup>               | 0.134                | 0.211 <sup>*</sup>   | 0.035 <sup>***</sup> | 0.156                 | 0.118                                  | 0.269                | 0.009 <sup>*</sup>   | -0.116 <sup>*</sup>  | 0.152                     |
|             | $P_{HWE}$                  | 0.033                            | 0.141                | 0.010                | 0.000                | 0.095                 | 0.069                                  | 0.098                | 0.027                | 0.044                | 0.170                     |

· 续表3 ·

| 位点<br>locus | 遗传参数<br>genetic parameters | 驯养群体<br>domesticated populations |          |          |          |          | 选育群体<br>selective breeding populations |          |           |          | 土著群体<br>native population |
|-------------|----------------------------|----------------------------------|----------|----------|----------|----------|--|----------|-----------|----------|---------------------------|
|             |                            | WY                               | GD       | EGY      | USA      | GLD      | JNM                                    | BL       | LY        | XJF      | EW                        |
| OMO050      | <i>A</i>                   | 8                                | 8        | 6        | 10       | 6        | 8                                      | 8        | 8         | 4        | 7                         |
|             | <i>A<sub>E</sub></i>       | 3.846                            | 3.980    | 4.189    | 5.594    | 4.396    | 4.546                                  | 3.265    | 4.969     | 2.036    | 2.985                     |
|             | <i>P<sub>A</sub></i>       | 0                                | 0        | 0        | 0        | 0        | 0                                      | 0        | 0         | 0        | 0                         |
|             | <i>H<sub>O</sub></i>       | 0.550                            | 0.400    | 0.600    | 0.500    | 0.550    | 0.750                                  | 0.800    | 0.950     | 0.200    | 0.400                     |
|             | <i>H<sub>E</sub></i>       | 0.759                            | 0.768    | 0.781    | 0.842    | 0.792    | 0.800                                  | 0.712    | 0.819     | 0.522    | 0.682                     |
|             | <i>PIC</i>                 | 0.708                            | 0.708    | 0.727    | 0.800    | 0.743    | 0.754                                  | 0.655    | 0.769     | 0.450    | 0.631                     |
|             | <i>F<sub>IS</sub></i>      | 0.281***                         | 0.486*** | 0.236*   | 0.413**  | 0.311*   | 0.064                                  | -0.128*  | -0.165*** | 0.623*** | 0.420***                  |
|             | <i>P<sub>HWE</sub></i>     | 0.001                            | 0.000    | 0.027    | 0.002    | 0.013    | 0.151                                  | 0.017    | 0.000     | 0.000    | 0.000                     |
| OMO092      | <i>A</i>                   | 7                                | 7        | 10       | 8        | 6        | 8                                      | 6        | 7         | 4        | 6                         |
|             | <i>A<sub>E</sub></i>       | 3.587                            | 4.189    | 6.349    | 3.792    | 3.089    | 3.670                                  | 1.732    | 4.444     | 1.368    | 3.306                     |
|             | <i>P<sub>A</sub></i>       | 0                                | 0        | 1        | 1        | 0        | 1                                      | 0        | 0         | 0        | 0                         |
|             | <i>H<sub>O</sub></i>       | 0.600                            | 0.750    | 0.800    | 0.650    | 0.400    | 0.500                                  | 0.350    | 0.850     | 0.150    | 0.500                     |
|             | <i>H<sub>E</sub></i>       | 0.740                            | 0.781    | 0.864    | 0.755    | 0.694    | 0.746                                  | 0.433    | 0.795     | 0.276    | 0.715                     |
|             | <i>PIC</i>                 | 0.687                            | 0.732    | 0.825    | 0.709    | 0.624    | 0.687                                  | 0.406    | 0.742     | 0.256    | 0.652                     |
|             | <i>F<sub>IS</sub></i>      | 0.193*                           | 0.040**  | 0.076*** | 0.142*   | 0.430*** | 0.336***                               | 0.196    | -0.071*   | 0.462**  | 0.307**                   |
|             | <i>P<sub>HWE</sub></i>     | 0.029                            | 0.005    | 0.001    | 0.011    | 0.000    | 0.000                                  | 0.071    | 0.040     | 0.006    | 0.003                     |
| OMO100      | <i>A</i>                   | 11                               | 8        | 9        | 8        | 9        | 10                                     | 6        | 4         | 7        | 7                         |
|             | <i>A<sub>E</sub></i>       | 6.061                            | 3.524    | 5.128    | 4.762    | 4.678    | 5.755                                  | 3.239    | 2.266     | 3.065    | 4.040                     |
|             | <i>P<sub>A</sub></i>       | 0                                | 0        | 0        | 0        | 1        | 0                                      | 0        | 0         | 0        | 0                         |
|             | <i>H<sub>O</sub></i>       | 0.400                            | 0.450    | 0.550    | 0.750    | 0.850    | 0.500                                  | 0.350    | 0.050     | 0.300    | 0.300                     |
|             | <i>H<sub>E</sub></i>       | 0.856                            | 0.735    | 0.826    | 0.810    | 0.806    | 0.847                                  | 0.709    | 0.573     | 0.691    | 0.772                     |
|             | <i>PIC</i>                 | 0.820                            | 0.688    | 0.778    | 0.767    | 0.762    | 0.806                                  | 0.651    | 0.518     | 0.644    | 0.714                     |
|             | <i>F<sub>IS</sub></i>      | 0.539***                         | 0.394*** | 0.340*** | 0.076**  | -0.056   | 0.416***                               | 0.513*** | 0.915***  | 0.572*** | 0.617***                  |
|             | <i>P<sub>HWE</sub></i>     | 0.000                            | 0.000    | 0.001    | 0.004    | 0.196    | 0.000                                  | 0.000    | 0.000     | 0.000    | 0.000                     |
| OMO114      | <i>A</i>                   | 10                               | 10       | 11       | 9        | 9        | 10                                     | 9        | 9         | 4        | 10                        |
|             | <i>A<sub>E</sub></i>       | 4.878                            | 6.897    | 8.163    | 4.233    | 5.970    | 5.000                                  | 4.571    | 4.396     | 2.788    | 7.339                     |
|             | <i>P<sub>A</sub></i>       | 1                                | 0        | 0        | 0        | 0        | 1                                      | 0        | 0         | 0        | 0                         |
|             | <i>H<sub>O</sub></i>       | 0.450                            | 0.800    | 0.500    | 0.200    | 0.600    | 0.150                                  | 0.300    | 0.600     | 0.150    | 0.250                     |
|             | <i>H<sub>E</sub></i>       | 0.815                            | 0.877    | 0.900    | 0.783    | 0.854    | 0.821                                  | 0.801    | 0.792     | 0.658    | 0.886                     |
|             | <i>PIC</i>                 | 0.779                            | 0.841    | 0.866    | 0.736    | 0.814    | 0.781                                  | 0.756    | 0.748     | 0.592    | 0.850                     |
|             | <i>F<sub>IS</sub></i>      | 0.455***                         | 0.090**  | 0.451*** | 0.750*** | 0.303*** | 0.821***                               | 0.632*** | 0.248***  | 0.776*** | 0.723***                  |
|             | <i>P<sub>HWE</sub></i>     | 0.000                            | 0.007    | 0.000    | 0.000    | 0.000    | 0.000                                  | 0.000    | 0.001     | 0.000    | 0.000                     |
| OMO129      | <i>A</i>                   | 9                                | 9        | 9        | 8        | 9        | 11                                     | 8        | 7         | 6        | 10                        |
|             | <i>A<sub>E</sub></i>       | 6.504                            | 5.031    | 6.452    | 2.778    | 3.306    | 7.921                                  | 5.000    | 3.636     | 4.324    | 5.714                     |
|             | <i>P<sub>A</sub></i>       | 1                                | 0        | 0        | 0        | 1        | 0                                      | 0        | 1         | 0        | 0                         |

· 续表3 ·

| 位点<br>locus | 遗传参数<br>genetic<br>parameters | 驯养群体<br>domesticated populations |          |          |         |          | 选育群体<br>selective breeding populations |         |           |          | 土著群体<br>native population |
|-------------|-------------------------------|----------------------------------|----------|----------|---------|----------|--|---------|-----------|----------|---------------------------|
|             |                               | WY                               | GD       | EGY      | USA     | GLD      | JNM                                    | BL      | LY        | XJF      | EW                        |
| OMO232      | $H_O$                         | 0.650                            | 0.700    | 0.650    | 0.550   | 0.700    | 0.700                                  | 0.750   | 0.600     | 0.700    | 0.800                     |
|             | $H_E$                         | 0.868                            | 0.822    | 0.867    | 0.656   | 0.715    | 0.896                                  | 0.821   | 0.744     | 0.789    | 0.846                     |
|             | $PIC$                         | 0.828                            | 0.776    | 0.826    | 0.620   | 0.655    | 0.861                                  | 0.777   | 0.692     | 0.735    | 0.807                     |
|             | $F_{IS}$                      | 0.256 **                         | 0.152*   | 0.255    | 0.166   | 0.022    | 0.223*                                 | 0.088*  | 0.197 *** | 0.115*   | 0.056                     |
|             | $P_{HWE}$                     | 0.003                            | 0.035    | 0.097    | 0.085   | 0.112    | 0.017                                  | 0.011   | 0.000     | 0.025    | 0.096                     |
|             | $A$                           | 9                                | 11       | 9        | 8       | 11       | 12                                     | 6       | 8         | 5        | 7                         |
|             | $A_E$                         | 6.612                            | 6.400    | 6.452    | 6.299   | 6.107    | 6.723                                  | 3.187   | 4.444     | 3.187    | 4.000                     |
|             | $P_A$                         | 0                                | 1        | 0        | 0       | 0        | 0                                      | 0       | 0         | 0        | 0                         |
|             | $H_O$                         | 0.750                            | 0.750    | 0.950    | 0.750   | 0.900    | 0.850                                  | 0.650   | 0.800     | 0.950    | 0.550                     |
|             | $H_E$                         | 0.871                            | 0.865    | 0.867    | 0.863   | 0.858    | 0.873                                  | 0.704   | 0.795     | 0.704    | 0.769                     |
| OMO361      | $PIC$                         | 0.830                            | 0.826    | 0.827    | 0.821   | 0.819    | 0.836                                  | 0.652   | 0.745     | 0.625    | 0.721                     |
|             | $F_{IS}$                      | 0.142**                          | 0.136**  | -0.099   | 0.134** | -0.051*  | 0.027                                  | 0.078*  | -0.007**  | -0.362*  | 0.290**                   |
|             | $P_{HWE}$                     | 0.003                            | 0.007    | 0.635    | 0.001   | 0.048    | 0.054                                  | 0.015   | 0.010     | 0.014    | 0.005                     |
|             | $A$                           | 11                               | 14       | 11       | 13      | 14       | 9                                      | 14      | 7         | 11       | 11                        |
|             | $A_E$                         | 6.061                            | 6.838    | 6.107    | 7.921   | 6.299    | 6.349                                  | 8.421   | 5.556     | 6.400    | 6.299                     |
|             | $P_A$                         | 1                                | 2        | 0        | 0       | 1        | 2                                      | 0       | 0         | 1        | 1                         |
|             | $H_O$                         | 0.600                            | 0.700    | 0.450    | 0.750   | 0.750    | 0.400                                  | 0.850   | 0.400     | 0.700    | 0.750                     |
|             | $H_E$                         | 0.856                            | 0.876    | 0.858    | 0.896   | 0.863    | 0.864                                  | 0.904   | 0.841     | 0.865    | 0.863                     |
|             | $PIC$                         | 0.818                            | 0.841    | 0.819    | 0.863   | 0.828    | 0.824                                  | 0.872   | 0.797     | 0.827    | 0.825                     |
|             | $F_{IS}$                      | 0.305***                         | 0.205*** | 0.482*** | 0.167   | 0.134**  | 0.544***                               | 0.061*  | 0.531***  | 0.195*** | 0.134**                   |
| UNH993      | $P_{HWE}$                     | 0.000                            | 0.000    | 0.000    | 0.185   | 0.008    | 0.000                                  | 0.039   | 0.000     | 0.000    | 0.002                     |
|             | $A$                           | 17                               | 10       | 14       | 14      | 14       | 17                                     | 11      | 8         | 8        | 13                        |
|             | $A_E$                         | 12.308                           | 6.349    | 8.989    | 6.838   | 7.843    | 12.698                                 | 8.081   | 4.444     | 3.922    | 8.333                     |
|             | $P_A$                         | 1                                | 2        | 0        | 0       | 3        | 0                                      | 0       | 3         | 0        | 0                         |
|             | $H_O$                         | 0.600                            | 0.450    | 0.550    | 0.750   | 0.350    | 0.750                                  | 0.700   | 0.150     | 0.700    | 0.600                     |
|             | $H_E$                         | 0.942                            | 0.864    | 0.912    | 0.876   | 0.895    | 0.945                                  | 0.899   | 0.795     | 0.764    | 0.903                     |
|             | $PIC$                         | 0.913                            | 0.825    | 0.880    | 0.841   | 0.861    | 0.916                                  | 0.864   | 0.747     | 0.722    | 0.869                     |
|             | $F_{IS}$                      | 0.369***                         | 0.486*** | 0.403*** | 0.147*  | 0.615*** | 0.211*                                 | 0.226** | 0.815***  | 0.086    | 0.341***                  |
|             | $P_{HWE}$                     | 0.000                            | 0.000    | 0.000    | 0.015   | 0.000    | 0.010                                  | 0.002   | 0.000*    | 0.408    | 0.000                     |

注:  $A$ : 等位基因数;  $A_E$ : 有效等位基因数;  $P_A$ : 特有等位基因数;  $H_O$ : 观测杂合度;  $H_E$ : 期望杂合度;  $PIC$ : 多态信息含量;  $F_{IS}$ : 近交系数;  $P_{HWE}$ : 哈迪—温伯格平衡检验  $P$  值; \* $P < 0.05$ , \*\* $P < 0.01$ , \*\*\* $P < 0.001$ , 下同

Notes:  $A$ : number of alleles;  $A_E$ : effective number of alleles;  $P_A$ : number of private alleles;  $H_O$ : observed heterozygosity;  $H_E$ : expected heterozygosity;  $PIC$ : polymorphism information content;  $F_{IS}$ : inbreeding coefficient;  $P_{HWE}$ :  $P$  value of significant tests for departure from Hardy-Weinberg equilibrium (HWE); \* $P < 0.05$ , \*\* $P < 0.01$ , \*\*\* $P < 0.001$ , the same below

大部分位点表现出显著 ( $P < 0.05$ ) 或极显著 ( $P < 0.01$ ) 的杂合子缺失 ( $F_{IS} > 0$ ) 状态, 其中, WY 群体在所有 12 个微卫星位点均表现出显著或极显著

的杂合子缺失, GLD 群体只在 6 个微卫星位点表现出显著或极显著的杂合子缺失, 其他群体表现出显著或极显著杂合子缺失的位点数在 8~11 个。

对各群体进行哈迪—温伯格平衡检验并用 Bonferroni 校正后发现, 在 0.05 置信水平上, 各群体在大部分位点表现为偏离哈迪—温伯格平衡。其中, WY 群体和 LY 群体在所有 12 个微卫星位点均显著 ( $P_{HWE} < 0.05$ ) 或极显著 ( $P_{HWE} < 0.01$ ) 偏离哈迪—温伯格平衡, 其他群体处于哈迪—温伯格平衡的位点数在 1~3 个。

土著群体、驯养群体和选育群体平均每个位点的等位基因数 ( $A$ ) 分别为 9.000、9.250~10.333、6.167~10.417, 有效等位基因数 ( $A_E$ ) 分别为 5.433、5.113~6.515、3.239~6.734, 观测杂合度 ( $H_O$ ) 分别为 0.554、0.563~0.679、0.471~0.625, 期

望杂合度 ( $H_E$ ) 分别为 0.812、0.796~0.859、0.657~0.858, 多态信息含量 ( $PIC$ ) 分别为 0.768、0.753~0.819、0.601~0.818, 近交系数 ( $F_{IS}$ ) 分别为 0.323、0.166~0.342、0.249~0.314 (表 4)。XJF 群体的有效等位基因数最少, 期望杂合度和多态信息含量最低, JNM 群体的有效等位基因数最多, EGY 群体的期望杂合度和多态信息含量最高。期望杂合度 ( $H_E$ ) 和多态信息含量 ( $PIC$ ) 在群体间的变化趋势一致, 即从高到低依次为 EGY>JNM>WY>GD>EW>GLD>USA>LY>BL>XJF。WY 群体的近交系数最高 ( $F_{IS}=0.342$ ), GLD 群体的近交系数最低 ( $F_{IS}=0.166$ )。

表 4 尼罗罗非鱼土著群体、驯养群体和选育群体的遗传多样性统计结果

Tab. 4 Statistical results of genetic diversity in native, domesticated and selective breeding populations of *O. niloticus*

| 群体<br>populations                   |     | 参数 parameters |             |             |             |             |          |
|-------------------------------------|-----|---------------|-------------|-------------|-------------|-------------|----------|
|                                     |     | $A$           | $A_E$       | $H_O$       | $H_E$       | $PIC$       | $F_{IS}$ |
| 驯养群体 domesticated populations       | WY  | 10.333±3.339  | 6.515±2.569 | 0.563±0.149 | 0.848±0.062 | 0.807±0.070 | 0.342    |
|                                     | GD  | 9.583±1.832   | 5.323±1.387 | 0.629±0.139 | 0.821±0.052 | 0.777±0.058 | 0.238    |
|                                     | EGY | 9.750±2.261   | 6.500±1.468 | 0.654±0.142 | 0.859±0.043 | 0.819±0.050 | 0.243    |
|                                     | USA | 9.417±2.679   | 5.180±1.847 | 0.654±0.190 | 0.796±0.105 | 0.753±0.114 | 0.182    |
|                                     | GLD | 9.250±2.633   | 5.113±1.358 | 0.679±0.204 | 0.811±0.060 | 0.764±0.071 | 0.166    |
| 选育群体 selective breeding populations | JNM | 10.417±2.503  | 6.734±2.369 | 0.625±0.204 | 0.858±0.053 | 0.818±0.060 | 0.277    |
|                                     | BL  | 8.333±2.462   | 4.701±2.067 | 0.575±0.211 | 0.761±0.132 | 0.713±0.136 | 0.249    |
|                                     | LY  | 7.333±1.498   | 4.336±1.187 | 0.533±0.289 | 0.771±0.079 | 0.721±0.083 | 0.314    |
|                                     | XJF | 6.167±2.125   | 3.239±1.325 | 0.471±0.316 | 0.657±0.157 | 0.601±0.157 | 0.289    |
| 土著群体 native population              | EW  | 9.000±2.763   | 5.433±2.069 | 0.554±0.215 | 0.812±0.074 | 0.768±0.084 | 0.323    |

WY 群体、EGY 群体和 JNM 群体的有效等位基因数显著 ( $P=0\sim 0.024$ ) 大于 XJF 群体, 其余群体间有效等位基因数无显著差异; EGY 群体、JNM 群体、WY 群体和 GD 群体的期望杂合度显著 ( $P=0.001\sim 0.028$ ) 大于 XJF 群体, 其余群体间期望杂合度差异不显著 (表 5)。

总体而言, 受人工选择的群体 (驯养群体、选育群体) 与土著群体间遗传多样性水平 ( $A_E$  和  $H_E$ ) 无显著差异 ( $P > 0.05$ ), 3 个驯养群体 (EGY 群体、WY 群体和 GD 群体) 的遗传多样性水平 ( $H_E$ ) 显著地 ( $P=0.001\sim 0.028$ ) 高于 1 个选育群体 (XJF 群体)。

## 2.2 遗传瓶颈检测与有效群体估计

尼罗罗非鱼土著群体、选育群体和驯养群

体在 TPM 和 SMM 突变模型假设下的 Wilcoxon 符号秩次检验的结果如表 6 所示, 表中  $P$  值表示该群体在相应模型下偏离突变—漂移平衡的显著性。在 TPM 模型下, Wilcoxon 符号秩次检验显示, 除 WY、EGY、JNM、XJF、EW 群体显著偏离突变—漂移平衡外, 其余群体都不显著偏离突变—漂移平衡。在 SMM 模型下, Wilcoxon 符号秩次检验显示, 所有群体均未偏离突变—漂移平衡。

所有群体均符合标准的 L-型分布 (表 6), 其中, 埃及土著群体的模式迁移图如图 1 所示。

利用 Arlequin 软件计算每个群体的 G-W 值 (表 6), 结果显示每个群体的值为 0.222~0.275, 全都明显小于临界值 0.68, 暗示尼罗罗非鱼土著群体、



表5 尼罗罗非鱼土著群体、驯养群体和选育群体间期望杂合度显著性检验 $P$ 值(对角线上)和有效等位基因数显著性检验 $P$ 值(对角线下)

Tab. 5  $P$ -values of significant tests from expected heterozygosity (above diagonal) and effective number of alleles (below diagonal) between native, domesticated and selective breeding populations of *O. niloticus*

| 群体<br>populations                   | 驯养群体<br>domesticated populations |              |       |              |       | 选育群体<br>selective breeding populations |              |       |              | 土著群体<br>native population |
|-------------------------------------|----------------------------------|--------------|-------|--------------|-------|--|--------------|-------|--------------|---------------------------|
|                                     | WY                               | GD           | EGY   | USA          | GLD   | JNM                                    | BL           | LY    | XJF          | EW                        |
| 驯养群体 domesticated populations       | WY                               | 1.000        | 1.000 | 1.000        | 1.000 | 1.000                                  | 1.000        | 1.000 | <b>0.003</b> | 1.000                     |
|                                     | GD                               | 1.000        | 1.000 | 1.000        | 1.000 | 1.000                                  | 1.000        | 1.000 | <b>0.028</b> | 1.000                     |
|                                     | EGY                              | 1.000        | 1.000 | 1.000        | 1.000 | 1.000                                  | 1.000        | 1.000 | <b>0.001</b> | 1.000                     |
|                                     | USA                              | 1.000        | 1.000 | 1.000        | 1.000 | 1.000                                  | 1.000        | 1.000 | 0.173        | 1.000                     |
|                                     | GLD                              | 1.000        | 1.000 | 1.000        | 1.000 | 1.000                                  | 1.000        | 1.000 | 0.059        | 1.000                     |
| 选育群体 selective breeding populations | JNM                              | 1.000        | 1.000 | 1.000        | 1.000 | 1.000                                  | 1.000        | 1.000 | <b>0.001</b> | 1.000                     |
|                                     | BL                               | 1.000        | 1.000 | 1.000        | 1.000 | 1.000                                  | 0.445        | 1.000 | 1.000        | 1.000                     |
|                                     | LY                               | 0.242        | 1.000 | 0.259        | 1.000 | 1.000                                  | 0.092        | 1.000 | 0.939        | 1.000                     |
|                                     | XJF                              | <b>0.001</b> | 0.362 | <b>0.001</b> | 0.642 | 0.832                                  | <b>0.000</b> | 1.000 | 1.000        | 0.053                     |
| 土著群体 native population              | EW                               | 1.000        | 1.000 | 1.000        | 1.000 | 1.000                                  | 1.000        | 1.000 | 0.227        | 1.000                     |

注: 加粗的数字为显著或极显著 $P$ 值

Notes: significant or very significant  $P$  values are in bold

表6 尼罗罗非鱼土著群体、驯养群体和选育群体遗传瓶颈检测结果

Tab. 6 Results of genetic bottleneck test in native, domesticated and selective breeding populations of *O. niloticus*

| 检测指标<br>detection Indicator   | 驯养群体<br>domesticated populations |       |       |       |       | 选育群体<br>selective breeding populations |       |       |       | 土著群体<br>native population |
|---|----------------------------------|-------|-------|-------|-------|--|-------|-------|-------|---------------------------|
|   | WY                               | GD    | EGY   | USA   | GLD   | JNM                                    | BL    | LY    | XJF   | EW                        |
| Wilcoxon 符号 TPM   | 0.046                            | 0.455 | 0.000 | 0.485 | 0.367 | 0.007                                  | 0.285 | 0.575 | 0.005 | 0.007                     |
| 秩次检验 $P$ 值<br>$P$ values of<br>Wilcoxon's sign-<br>rank test            | 0.924                            | 0.998 | 0.396 | 0.999 | 0.997 | 0.867                                  | 0.998 | 0.999 | 0.954 | 0.974                     |
| 模式迁移图形指示<br>the graphical representation of the<br>mode-shift indicator | L-型分布                            | L-型分布 | L-型分布 | L-型分布 | L-型分布 | L-型分布                                  | L-型分布 | L-型分布 | L-型分布 | L-型分布                     |
| G-W   | 0.260                            | 0.249 | 0.267 | 0.239 | 0.243 | 0.275                                  | 0.222 | 0.260 | 0.237 | 0.265                     |

注: G-W. Garza-Williamson指数

Notes: G-W. Garza-Williamson index

选育群体和驯养群体在历史上都曾发生过群体缩小的现象。其中, WY、EGY、JNM、XJF、EW群体在近期可能经历过遗传瓶颈, 其他群体在新的突变和基因流的作用下, 群体规模可能已恢复。

采用连锁不平衡方法计算的各群体有效群体大小如表7所示, EW群体的有效群体数量最大, 为177; EGY群体的有效群体数量最小, 仅为29。各群体有效群体数量从多到少依次为EW>BL>WY>XJF>LY>JNM>GLD>GD>USA>EGY。4个选育群体的有效群体数量为84~123, 平均值

为102.8。5个驯养群体的有效群体数量为29~117, 平均值为57.4。埃及土著群体的有效群体数量为177。总体而言, 土著群体的有效群体数量最大, 选育群体的有效群体数量大于驯养群体。

### 3 讨论

#### 3.1 尼罗罗非鱼驯养群体、选育群体和土著群体的遗传多样性

遗传多样性是天然群体、驯养群体和选育群体适应性进化的基础, 评价群体遗传多样性

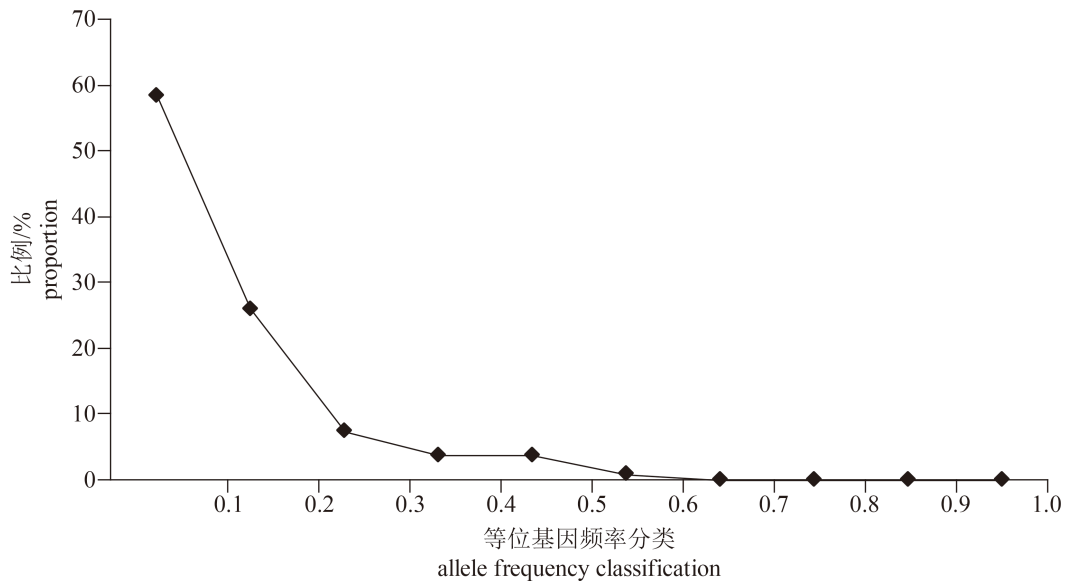


图 1 埃及土著群体遗传瓶颈效应分析的模式迁移图

Fig. 1 Mode-shift analysis for test of genetic bottleneck in Egypt native population

表 7 依据连锁不平衡方法计算的各群体大小

Tab. 7 Estimation of effective population size for each population based on linkage disequilibrium method

| 参数<br>parameter                  | 驯养群体<br>domesticated populations |       |       |       | 选育群体<br>selective breeding populations |        |      |         | 土著群体<br>native population |      |
|----------------------------------|----------------------------------|-------|-------|-------|--|--------|------|---------|---------------------------|------|
|                                  | WY                               | GD    | EGY   | USA   | GLD                                    | JNM    | BL   | LY      | XJF                       | EW   |
| 有效群体大小 effective population size | 117                              | 45    | 29    | 41    | 55                                     | 84     | 123  | 91      | 113.3                     | 177  |
| 95%置信区间 95% confidence interval  | 54~∞                             | 32~75 | 22~39 | 29~65 | 36~107                                 | 51~220 | 55~∞ | 44~2138 | 38.8~∞                    | 69~∞ |

的指标包括有效等位基因数( $A_E$ )、观测杂合度( $H_O$ )、期望杂合度( $H_E$ )、多态信息含量(PIC)等, 其中, 期望杂合度( $H_E$ )又称为基因多样性, 是指当给定等位基因的频率符合哈迪—温伯格平衡的条件下随机种群所能够达到的杂合度值<sup>[27]</sup>, 是度量群体遗传变异的一个最适参数。期望杂合度大小近似地反映出遗传变异程度的高低<sup>[41]</sup>。

本实验利用12个多态性微卫星位点获得的期望杂合度( $H_E$ )在群体间的变化趋势为EGY>JNM>WY>GD>EW>GLD>USA>LY>BL>XJF。显著性检验结果显示, EGY群体、JNM群体、WY群体和GD群体的期望杂合度显著( $P=0.001\sim 0.028$ )大于XJF群体, 其余群体间期望杂合度差异不显著。与土著群体相比, 驯养群体、选育群体的遗传多样性水平未发生显著的降低, 这与其他家养动、植物遗传变异研究的结果有所不同。例如, Guo等<sup>[4]</sup>通过对家蚕和野蚕9个核基因的多态性分析发现, 在驯化过程中, 家蚕的多态性明显降低: 家蚕每个位点的平均核苷酸

差异数为0.011 66, 野蚕为0.017 41。与野蚕相比, 家蚕的核苷酸多态性丢失了33%~49%, 二者的多态性差异显著。Xu等<sup>[42]</sup>通过重测序技术对水稻基因组范围内的遗传变异情况进行分析, 发现野生稻的核苷酸多样性为 $7.7\times 10^{-3}$ , 栽培稻为 $5.4\times 10^{-3}$ , 野生稻的遗传多样性显著高于栽培稻。一般认为, 动、植物在家养化过程中, 由于瓶颈效应、人工选择以及选择性清除(selective sweep)等原因, 驯养群体基因组的多样性相对野生群体显著降低。在本研究中, 驯养群体与土著群体间的遗传多样性不存在显著差异, 其原因可能是多方面的, 首先, 本研究中的5个驯养群体均为引进后养殖的群体, 最初引种时的基础群体可能比较大, 这些群体具有较为丰富的遗传变异; 其次, 与大多数家养动物上千年的驯养历史相比, 尼罗罗非鱼驯养群体被引进养殖的历史非常短, 最早引进的USA群体的驯养时间也不过21年, 短暂的人工驯养尚未使驯养群体基因组多样性发生剧烈的变化; 再次, 5个驯养

群体自引进后就分别保存在国内科研院所和国家级罗非鱼良种场,并被繁育至今,科学的苗种繁育措施为这些驯养群体遗传多样性的保持提供了保障。

在本研究中,3个驯养群体(EGY群体、WY群体和GD群体)的遗传多样性显著高于XJF选育群体,究其原因,可能与驯养群体和选育群体受到的人工选择方式和强度有关。已有研究表明,育种过程中的选择作用往往会造成受选择的靶基因及其连锁区域遗传多样性的降低<sup>[43-44]</sup>。驯养过程包含着有意或无意的人工选择,驯养群体受到的人工选择是随机的,低强度的。选育是有预期目标、有计划的人工选择,选育群体受到的人工选择是定向的,高强度的。例如,XJF选育群体经历了17年(17代)以生长、体型和尾鳍条纹整齐度等为目标的高强度(6%选留率)人工选择<sup>[45]</sup>。

### 3.2 遗传瓶颈分析

物种驯养是发生在一个相对短的时间内剧烈的环境变化引起的迅速的适应性进化,其主要“推动力”是瓶颈效应。本研究利用3种方法,即杂合度过剩检验<sup>[15]</sup>、模式迁移图形表示法<sup>[16]</sup>和 $M$ -比率检验<sup>[38]</sup>对土著群体、驯养群体和选育群体进行瓶颈效应分析。杂合度过剩检验可以检测到群体近期发生的瓶颈效应<sup>[46-47]</sup>, $M$ -比率检验可以检测到年代较久远的瓶颈效应<sup>[48-50]</sup>。研究结果表明,尼罗罗非鱼土著群体、选育群体和驯养群体在历史上都曾发生过群体缩小的现象。其中,2个驯养群体(WY、EGY)、2个选育群体(JNM、XJF)和土著群体(EW)在近期可能经历过遗传瓶颈,其他群体在新的突变和基因流的作用下,群体规模可能已恢复。这一结果与许多家养动物所经历的瓶颈效应略有不同,一些家养动物(如猪、牛、山羊等)经历了漫长(千年以上)的驯养过程<sup>[1]</sup>,在此过程中,他们与其野生祖先之间可能或多或少存在着基因交流(杂交)<sup>[51-53]</sup>。尼罗罗非鱼是典型的引进种,受初始引种规模的制约,引进群体通常容易受到奠基者效应和遗传漂变的影响,而引进群体在随后的驯养或选育过程中又受到了人工选择的作用,因此,尽管引进驯养和选育的历史很短,但驯养群体和选育群体在历史上均已经历过瓶颈效应。值得注意的是,2个选育群体(JNM、XJF)近期可能

经历了遗传瓶颈,这一现象必须引起足够的重视,选育是有目的、有计划的、高强度的人工定向选择,一方面,选育群体的经济性状(如生长、体型等)得到了显著的改良,另一方面,高强度的人工选择可能引发强烈的遗传瓶颈效应,增加近交衰退(inbreeding depression)的可能性<sup>[54]</sup>,致使选育群体的生长性能、繁殖性能、以及抗逆或抗病性能下降,这在许多动物选育群体中曾经发生过<sup>[55-57]</sup>。因此,在今后的育种工作中应该采取保留足够的有效群体数量、扩大繁育亲本数量,从而避免或降低瓶颈效应。

### 3.3 有效群体大小分析

有效群体大小(effective population size,  $N_E$ )是指在随机遗传漂变情况下与研究种群具有相同的基因频率分布或者近交率的理想种群大小<sup>[58]</sup>。在驯养群体或选育群体中,亲本数量的有限性经常会导致世代间基因频率的随机漂变<sup>[59]</sup>。有效群体大小( $N_E$ )是反映这种遗传改变的重要指标。 $N_E$ 的降低会增加近交和遗传漂变的比率<sup>[60]</sup>,也会降低选择反应的效果<sup>[61]</sup>,因此无论在驯养群体或者选育群体中,避免 $N_E$ 降低,对于维持群体的遗传多样性以及提高选择的效率具有重要意义。本研究基于单世代样品的微卫星数据,采用连锁不平衡法来估算 $N_E$ <sup>[40]</sup>。结果显示,5个驯养群体的有效群体数量为29~117,平均值为57.4。埃及土著群体的有效群体数量为177。土著群体的有效群体数量大于驯养群体,这与在其他水产动物中的研究结果类似。例如,Senanan等<sup>[62]</sup>利用微卫星数据估算的尖吻鲈(*Lates calcarifer*)驯养群体与野生群体的有效群体数量分别为69.03和87.47。Rhode等<sup>[63]</sup>利用微卫星标记估算的鲍(*Haliotis midae*)的野生群体的有效群体数量( $N_E=476.93$ )大于驯养群体( $N_E=134.6$ )。为避免尼罗罗非鱼驯养群体有效群体数量的进一步降低,降低近交率,建议国内的保种单位可采取互相交换亲本或再次从原产地引进野生群体的保种措施。这在其他驯养鱼类[如尖吻鲈、五彩搏鱼(*Betta splendens*)、革胡鲶(*Clarias lazera*)、低眼无齿鲃(*Pangasianodon hypophthalmus*)等]的养殖生产和保种工作中已取得一定的效果<sup>[62, 64-65]</sup>。

对于选育群体而言,有效群体大小与选育品种的遗传性状密切相关,如果保留的有效群体过大,虽保持了选育群体的遗传多样性,但

会造成资源浪费; 反之, 如果保留的有效群体过小, 会使群体遗传多样性丢失, 近交程度上升, 进而导致种质退化。本研究中, 4个选育群体的有效群体数量在84~123, 平均值为102.8。这与石连玉等<sup>[66]</sup>在松荷鲤(*Cyprinus carpio*)选育群体( $N_E=133$ )以及赵新春等<sup>[18]</sup>在鲤优质性状选育群体 $F_3(N_E=82.9)$ 中的研究结果相近。研究表明, 当群体数量保持在有效群体大小的4~10倍时, 可保持群体的遗传稳定性<sup>[67]</sup>。因此, 本实验中的4个选育群体的数量应该至少在336~492尾, 数量越大, 其经济性状和遗传多样性将越稳定。

#### 参考文献:

- [1] Mignon-Grasteau S, Boissy A, Bouix J, *et al.* Genetics of adaptation and domestication in livestock[J]. *Livestock Production Science*, 2005, 93(1): 3-14.
- [2] Li J, Yang H, Li J R, *et al.* Artificial selection of the melanocortin receptor 1 gene in Chinese domestic pigs during domestication[J]. *Heredity*, 2010, 105(3): 274-281.
- [3] Ji Y Q, Wu D D, Wu G S, *et al.* Multi-locus analysis reveals a different pattern of genetic diversity for mitochondrial and nuclear DNA between wild and domestic pigs in East Asia[J]. *PLoS One*, 2011, 6(10): e26416.
- [4] Guo Y, Shen Y H, Sun W, *et al.* Nucleotide diversity and selection signature in the domesticated silkworm, *Bombyx mori*, and wild silkworm, *Bombyx mandarina*[J]. *Journal of Insect Science*, 2011, 11(1): 155.
- [5] Wang R L, Stec A, Hey J, *et al.* The limits of selection during maize domestication[J]. *Nature*, 1999, 398(6724): 236-239.
- [6] Olsen K M, Caicedo A L, Polato N, *et al.* Selection under domestication: evidence for a sweep in the rice waxy genomic region[J]. *Genetics*, 2006, 173(2): 975-983.
- [7] Liao I C, Huang Y S. Methodological approach used for the domestication of potential candidates for aquaculture[J]. *Cahiers Options Méditerranéennes*, 2000, 49(24): 2572-2574.
- [8] Balon E K. About the oldest domesticates among fishes[J]. *Journal of Fish Biology*, 2004, 65(S1): 1-27.
- [9] Teletchea F, Fontaine P. Levels of domestication in fish: Implications for the sustainable future of aquaculture[J]. *Fish and Fisheries*, 2014, 15(2): 181-195.
- [10] 李家乐, 李思发. 中国大陆尼罗罗非鱼引进及其研究进展[J]. *水产学报*, 2001, 25(1): 90-95.
- Li J L, Li S F. Introduction and research advances of *Oreochromis niloticus* in China Mainland[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2001, 25(1): 90-95 (in Chinese).
- [11] 李思发, 李家乐. 养殖新品种简介—吉富品系尼罗罗非鱼[J]. *中国水产*, 1998(4): 36, 27.
- Li S F, Li J L. Brief introduction to a new breed—GIFT strain Nile tilapia[J]. *China Fisheries*, 1998(4): 36, 27 (in Chinese).
- [12] 李思发, 蔡完其. 全国水产原良种审定委员会审定品种—“新吉富”罗非鱼品种特点和养成技术要点[J]. *科学养鱼*, 2008(5): 21-22.
- Li S F, Cai W Q. New breed approved by national Committee of stock and fine breed approval—characteristics and breeding techniques of New GIFT tilapia[J]. *Scientific Fish Farming*, 2008(5): 21-22 (in Chinese).
- [13] Porta J, Porta J M, Cañavate P, *et al.* Substantial loss of genetic variation in a single generation of Senegalese sole (*Solea senegalensis*) culture: implications in the domestication process[J]. *Journal of Fish Biology*, 2007, 71(SB): 223-234.
- [14] Danancher D, Garcia-Vazquez E. Genetic population structure in flatfishes and potential impact of aquaculture and stock enhancement on wild populations in Europe[J]. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 2011, 21(3): 441-462.
- [15] Cornuet J M, Luikart G. Description and power analysis of two tests for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data[J]. *Genetics*, 1996, 144(4): 2001-2014.
- [16] Luikart G, Allendorf F W, Cornuet J M, *et al.* Distortion of allele frequency distributions provides a test for recent population bottlenecks[J]. *Journal of Heredity*, 1998, 89(3): 238-247.
- [17] Garza J C, Williamson E G. Detection of reduction in population size using data from microsatellite loci[J]. *Molecular Ecology*, 2001, 10(2): 305-318.
- [18] 赵新春, 贾智英, 李池陶, 等. 鲤优质性状选育群体 $F_3$ 遗传结构的研究[J]. *基因组学与应用生物学*, 2015, 34(1): 90-95.

- Zhao X C, Jia Z Y, Li C T, *et al.* Study on the genetic structure of F3 common carp in the quality breeding population[J]. *Genomics and Applied Biology*, 2015, 34(1): 90-95 (in Chinese).
- [19] Harris L N, Howland K L, Kowalchuk M W, *et al.* Microsatellite and mtDNA analysis of lake trout, *Salvelinus namaycush*, from Great Bear Lake, Northwest Territories: impacts of historical and contemporary evolutionary forces on Arctic ecosystems[J]. *Ecology and Evolution*, 2013, 3(1): 145-161.
- [20] Sambrook J, Russell D W. *Molecular Cloning: A Laboratory Manual*[M]. 3rd ed. New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 2001.
- [21] Liu F, Sun F, Li J, *et al.* A microsatellite-based linkage map of salt tolerant tilapia (*Oreochromis mossambicus* × *Oreochromis* spp.) and mapping of sex-determining loci[J]. *BMC Genomics*, 2013, 14: 58.
- [22] Carleton K L, Streebman J T, Lee B Y, *et al.* Rapid isolation of CA microsatellites from the tilapia genome[J]. *Animal Genetics*, 2002, 33(2): 140-144.
- [23] Coombs J A, Letcher B H, Nislow K H. CREATE: A software to create input files from diploid genotypic data for 52 genetic software programs[J]. *Molecular Ecology Resources*, 2008, 8(3): 578-580.
- [24] Van Oosterhout C, Hutchinson W F, Wills D P M, *et al.* MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data[J]. *Molecular Ecology Resources*, 2004, 4(3): 535-538.
- [25] Goudet J. FSTAT: A program to estimate and test gene diversities and fixation indices (version 2.9.3)[EB/OL]. Department of Ecology and Evolution, University of Lausanne, Switzerland. <http://www2.unil.ch/popgen/softwares/fstat.htm>. 2002.
- [26] Yeh F C, Yang R C, Boyle T B J, *et al.* PopGene, the User-Friendly Shareware for Population Genetic Analysis[EB/OL]. Molecular Biology and Biotechnology Center, University of Alberta, Canada. [https://sites.ualberta.ca/~fyeh/popgene\\_download.html](https://sites.ualberta.ca/~fyeh/popgene_download.html). 1997.
- [27] Hartl D L, Clark A G. *Principles of Population Genetics*[M]. 4th ed. Massachusetts: Sinauer Associates, 2007.
- [28] Levene H. On a matching problem arising in genetics[J]. *The Annals of Mathematical Statistics*, 1949, 20(1): 91-94.
- [29] Rice W R. Analyzing tables of statistical tests[J]. *Evolution*, 1989, 43(1): 223-225.
- [30] Peakall R, Smouse P E. GENALEX 6: genetic analysis in excel. Population genetic software for teaching and research[J]. *Molecular Ecology Resources*, 2006, 6(1): 288-295.
- [31] Kalinowski S T, Taper M L, Marshall T C. Revising how the computer program CERVUS accommodates genotyping error increases success in paternity assignment[J]. *Molecular Ecology*, 2007, 16(5): 1099-1106.
- [32] Botstein D, White R L, Skolnick M, *et al.* Construction of a genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphisms[J]. *American Journal of Human Genetics*, 1980, 32(3): 314-331.
- [33] Raymond M, Rousset F. GENEPOP (version 1.2): Population genetics software for exact tests and ecumenicism[J]. *Journal of Heredity*, 1995, 86(3): 248-249.
- [34] Weir B S, Cockerham C C. Estimating F-statistics for the analysis of population structure[J]. *Evolution*, 1984, 38(6): 1358-1370.
- [35] Guo S W, Thompson E A. Performing the exact test of Hardy-Weinberg proportion for multiple alleles[J]. *Biometrics*, 1992, 48(2): 361-372.
- [36] Piry S, Luikart G, Cornuet J M. Bottleneck: a computer program for detecting recent reductions in the effective population size using allele frequency data[J]. *Journal of Heredity*, 1999, 90(4): 502-503.
- [37] Excoffier L, Lischer H E L. Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows[J]. *Molecular Ecology Resources*, 2010, 10(3): 564-567.
- [38] Williamson-Natesan E G. Comparison of methods for detecting bottlenecks from microsatellite loci[J]. *Conservation Genetics*, 2005, 6(4): 551-562.
- [39] Do C, Waples R S, Peel D, *et al.* NeEstimator V2: re-implementation of software for the estimation of contemporary effective population size ( $N_e$ ) from genetic data[J]. *Molecular Ecology Resources*, 2014, 14(1): 209-214.
- [40] Waples R S, Do C. LDNE: A program for estimating effective population size from data on linkage disequilibrium[J]. *Molecular Ecology Resources*, 2008,

- 8(4): 753-756.
- [41] Ott J. Analysis of Human Genetic Linkage[M]. Rev ed. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 1991.
- [42] Xu X, Liu X, Ge S, *et al.* Resequencing 50 accessions of cultivated and wild rice yields markers for identifying agronomically important genes[J]. Nature Biotechnology, 2011, 30(1): 105-111.
- [43] Palaisa K, Morgante M, Tingey S, *et al.* Long-range patterns of diversity and linkage disequilibrium surrounding the maize *Y1* gene are indicative of an asymmetric selective sweep[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2004, 101(26): 9885-9890.
- [44] Clark R M, Linton E, Messing J, *et al.* Pattern of diversity in the genomic region near the maize domestication gene *tb1*[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2004, 101(3): 700-707.
- [45] Li S F, He X J, Hu G C, *et al.* Improving growth performance and caudal fin stripe pattern in selected  $F_6$ - $F_8$  generations of GIFT Nile tilapia (*Oreochromis niloticus* L.) using mass selection[J]. Aquaculture Research, 2006, 37(12): 1165-1171.
- [46] Funk W C, Forsman E D, Johnson M, *et al.* Evidence for recent population bottlenecks in northern spotted owls (*Strix occidentalis caurina*)[J]. Conservation Genetics, 2010, 11(3): 1013-1021.
- [47] Hundertmark K J, Van Daele L J. Founder effect and bottleneck signatures in an introduced, insular population of elk[J]. Conservation Genetics, 2010, 11(1): 139-147.
- [48] Spear S F, Peterson C R, Matocq M D, *et al.* Molecular evidence for historical and recent population size reductions of tiger salamanders (*Ambystoma tigrinum*) in Yellowstone National Park[J]. Conservation Genetics, 2006, 7(4): 605-611.
- [49] Henry P, Miquelle D, Sugimoto T, *et al.* *In situ* population structure and ex situ representation of the endangered Amur tiger[J]. Molecular Ecology, 2009, 18(15): 3173-3184.
- [50] Marshall J C J, Kingsbury B A, Minchella D J. Microsatellite variation, population structure, and bottlenecks in the threatened copperbelly water snake[J]. Conservation Genetics, 2009, 10(2): 465-476.
- [51] Amills M, Clop A, Ramirez O, *et al.* Origin and genetic diversity of pig breeds[M]//Encyclopedia of Life Sciences (ELS). Chichester: John Wiley & Sons, Ltd, 2010.
- [52] Stock F, Gifford-Gonzalez D. Genetics and African cattle domestication[J]. African Archaeological Review, 2013, 30(1): 51-72.
- [53] Dong Y, Zhang X L, Xie M, *et al.* Reference genome of wild goat (*Capra aegagrus*) and sequencing of goat breeds provide insight into genic basis of goat domestication[J]. BMC Genomics, 2015, 16: 431.
- [54] Heber S, Briskie J V. Population bottlenecks and increased hatching failure in endangered birds[J]. Conservation Biology, 2010, 24(6): 1674-1678.
- [55] Santana M L J, Oliveira P S, Pedrosa V B, *et al.* Effect of inbreeding on growth and reproductive traits of Nellore cattle in Brazil[J]. Livestock Science, 2010, 131(2-3): 212-217.
- [56] Panetto J C C, Gutiérrez J P, Ferraz J B S, *et al.* Assessment of inbreeding depression in a Guzerat dairy herd: effects of individual increase in inbreeding coefficients on production and reproduction[J]. Journal of Dairy Science, 2010, 93(10): 4902-4912.
- [57] Luo K, Kong J, Luan S, *et al.* Effect of inbreeding on survival, WSSV tolerance and growth at the postlarval stage of experimental full-sibling inbred populations of the Chinese shrimp *Fenneropenaeus chinensis*[J]. Aquaculture, 2014, 420-421: 32-37.
- [58] Wright S. Evolution in Mendelian populations[J]. Genetics, 1931, 16(2): 97-159.
- [59] Hedgecock D, Sly F. Genetic drift and effective population sizes of hatchery-propagated stocks of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*[J]. Aquaculture, 1990, 88(1): 21-38.
- [60] Falconer D S. Introduction to Quantitative Genetics[M]. 3rd ed. London: Longman, 1989.
- [61] Caballero A. Developments in the prediction of effective population size[J]. Heredity, 1994, 73(6): 657-679.
- [62] Senanan W, Pechsiri J, Sonkaew S, *et al.* Genetic relatedness and differentiation of hatchery populations of Asian seabass (*Lates calcarifer*) (Bloch, 1790) broodstock in Thailand inferred from microsatellite genetic markers[J]. Aquaculture Research, 2015, 46(12): 2897-2912.
- [63] Rhode C, Hepple J, Jansen S, *et al.* A population genetic

- analysis of abalone domestication events in South Africa: implications for the management of the abalone resource[J]. *Aquaculture*, 2012, 356-357: 235-242.
- [64] Meejui O, Sukmanomon S, Na-Nakorn U. Allozyme revealed substantial genetic diversity between hatchery stocks of Siamese fighting fish, *Betta splendens*, in the province of Nakornpathom, Thailand[J]. *Aquaculture*, 2005, 250(1-2): 110-119.
- [65] Na-Nakorn U, Moeikum T. Genetic diversity of domesticated stocks of striped catfish, *Pangasianodon hypophthalmus* (Sauvage 1978) in Thailand: relevance to broodstock management regimes[J]. *Aquaculture*, 2009, 297(1-4): 70-77.
- [66] 石连玉, 李飞, 贾智英, 等. 选育品种松荷鲤遗传结构研究[J]. *海洋湖沼通报*, 2012(4): 104-112.
- Shi L Y, Li F, Jia Z Y, *et al.* Study on genetic diversity and structure in Songhe carp[J]. *Transactions of Oceanology and Limnology*, 2012(4): 104-112 (in Chinese).
- [67] Nei M, Chakraborty R, Fuerst P A. Infinite allele model with varying mutation rate[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1976, 73(11): 4164-4168.

## Analysis of genetic diversity and genetic bottleneck in *Oreochromis niloticus* populations under domestication and selective breeding

TANG Shoujie, YANG Jie, ZHAO Jinliang\*, WANG Chenghui, LI Sifa

(Key Laboratory of Freshwater Fishery Germplasm Resources, Ministry of Agriculture,  
Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China)

**Abstract:** Domestication and selective breeding become one of the main driving force of adaptive evolution for domestic animals. The introduced populations of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) in China mainland have experienced a long-term domestication and selective breeding, which provide a unique opportunity to study adaptive evolution of fish species under domestication and selective breeding. In this study, we screened 12 polymorphic microsatellite loci in nine independent-reared strains (four of which were used for selective breeding and five for ranching) and their wild progenitor population of Nile tilapia to assess genetic diversity and genetic bottleneck across native, domesticated and selective breeding populations. The parameters of genetic variability in native, domesticated and selective breeding populations were summarized as follows: the average number of effective alleles ( $A_E$ ) was 5.433, 5.113–6.515, 3.239–6.734; the value of average expected heterozygosity ( $H_E$ ) was 0.812, 0.796–0.859, 0.657–0.858; the value of average polymorphism information content ( $PIC$ ) was 0.768, 0.753–0.819, 0.601–0.818; the value of average Wright's inbreeding coefficient ( $F_{IS}$ ) was 0.323, 0.166–0.342, 0.249–0.314. *LSD-t* test showed that no significant differences were detected between native population and populations under artificial selection (domesticated and selective breeding populations) in terms of  $A_E$  and  $H_E$ . The  $H_E$  values in three domesticated populations (EGY, WY and GD) were significantly higher than that in one selective breeding population (XJF). Analysis of bottleneck revealed that all populations have experienced a historical population bottleneck. Moreover, recent genetic population bottleneck was detected in native population, two domesticated populations (WY and EGY) and two selective breeding populations (JNM and XJF). The size of other historically bottlenecked populations may have been restored through new mutations and gene flow. The effective population sizes ( $N_E$ ) of native, domesticated and selective breeding populations were 177, 29–117 (an average of 57.4), 84–123 (an average of 102.8), respectively. The results of this study provided valuable information not only for the sustainable use of domesticated populations, but also for further genetic improvement of selective breeding populations of Nile tilapia. More importantly, the findings of this study provided a new reference basis for population structure and population dynamics of fish species under domestication and selective breeding.

**Key words:** *Oreochromis niloticus*; domesticated population; selective breeding population; genetic diversity; genetic bottleneck

**Corresponding author:** ZHAO Jinliang. E-mail: jlzhao@shou.edu.cn

**Funding projects:** China Agriculture Research System (CARS-49); Shanghai Collaborative Innovation for Aquatic Animal Genetics and Breeding (ZF1206); Funding Scheme for Training Young Teachers in Colleges and Universities in Shanghai (ZZhy12004)