



董在杰, 二级研究员, 博士生导师。百千万人才工程国家级人选, 国家有突出贡献中青年专家, 享受国务院政府特殊津贴专家, 全国农业科研杰出人才; 兼任联合国粮农组织项目顾问, 全国水产原种和良种审定委员会委员, 国家大宗淡水鱼产业技术体系岗位科学家, 江苏省遗传学会常务理事。长期从事水产遗传育种、繁殖及分子生物学研究, 在水产动物的遗传学基础、育种技术、扩繁技术和养殖示范推广上开展了系统性和创新性的研发, 取得显著成果, 培育福瑞鲤、福瑞鲤2号等国家审定水产新品种6个, 获得包括2项国家科技进步二等奖在内的各类奖励26项, 授权国家发明专利22件、实用新型专利11件、计算机软件著作权3件, 在国内、外学术刊物上发表论著200余篇。

· 综述 ·

中国鲤育种的主要方法、遗传解析及展望

董在杰*, 罗明坤

(中国水产科学研究院淡水渔业研究中心, 农业农村部淡水渔业与种质资源利用重点实验室, 江苏 无锡 214081)

摘要: 水产种业是水产养殖业发展的基础, 是渔业战略性、基础性核心产业, 也是保障未来养殖业绿色、健康发展的核心竞争力。随着水产业全球化、市场化的发展, 我国种业正面临着前所未有的机遇与挑战。特别是随着生物技术的快速发展, 水产育种也由传统的选择育种和杂交育种, 发展至细胞工程育种、分子标记辅助育种、全基因组选择育种、分子设计育种和基因组编辑等精准设计育种。水产动物重要经济性状的基础研究及其遗传改良技术的创建驱动着我国水产种业的蓬勃发展, 截止 2022 年, 通过全国水产原种和良种审定委员会审定并由农业农村部公告的水产新品种就有 266 个, 其中鲤新品种数量最多, 为 31 个, 表明鲤育种工作卓有成效。本文重点回顾了我国鲤的种质和基因组资源现状, 鲤的主要品种及其育种方法; 简要介绍了鲤生长、抗病、体色、饲料转化率等经济性状关联的遗传研究进展, 并由此提出了新时代背景下鲤种业的发展方向和措施建议, 以期为我国鱼类育种提供借鉴。

关键词: 鲤; 育种; 种质资源; 遗传解析; 展望

中图分类号: S 965

文献标志码: A

水产种业作为水产养殖产业链的源头, 是水产养殖业战略性、基础性核心产业, 也是决定现代养殖业发展的关键要素^[1]。自 20 世纪 80 年代以来, 我国水产养殖产量持续增长, 2021 年水产养殖产量达到 5 394.41 万 t, 渔业经济总产值达 2.96

万亿元, 养殖产量连续 33 年居世界首位, 约占世界产量的 60%, 已成为推动我国渔业持续稳定发展的主要力量, 在保障供给、稳定市场、促进贸易发展等方面都发挥了重要作用^[2]。经过几十年的努力, 我国水产种业初步形成了由保、育、测、

收稿日期: 2022-11-06 修回日期: 2022-11-27

资助项目: 国家自然科学基金(32202924); 国家现代农业产业技术体系建设专项(CARS-45-05); 江苏省农业科技自主创新专项[CX(21)2029]; 江苏省自然科学基金(BK20220227)

通信作者: 董在杰, 从事水产遗传育种研究, E-mail: dongzj@ffrc.cn

繁、推和进出口各环节组成的水产种业生产、技术和管理体系^[3]。2021年中央一号文件在农业现代化部分, 提出要打好种业“翻身仗”, 破解种源“卡脖子”问题, 为我国水产种业发展提供了前所未有的重大机遇。加快水产种业体系建设与发展, 对于提高水产良种覆盖率、推进渔业现代化进程、转变渔业发展方式、实现渔业增效、渔民增收都具有重要作用^[4]。

鲤 (*Cyprinus carpio*) 是淡水养殖中最常见的优良鱼类之一, 也是世界鱼类育种工作中最有成效的种类。在我国, 鲤的养殖历史悠久, 早在 2400 多年前, 越国大夫范蠡就有叙述养鲤法的第一本专著——《养鱼经》, 其中记述了鱼池构建、配对繁殖、放养密度及鱼鳖混养等养殖要素。近年来, Nakajima 等^[5]通过将中国河南省新石器时代早期贾湖遗址化石中的鱼体长分布、物种构成比例, 与东南亚现有水产养殖地调查结果比较, 证明贾湖存在有人为管理的鲤养殖, 其历史可追溯至公元前 6200—5700 年。近二十年, 中国的鲤育种工作卓见成效, 通过选择育种、杂交育种与细胞工程育种、分子标记辅助育种等技术结合, 获得了如荷包红鲤 (*C. carpio* var. *wuyuanensis*)、松浦鲤、易捕鲤和福瑞鲤 2 号等众多品种, 对世界水产养殖业产生了重要影响^[6-7]。同时, 不同基因组资源和遗传工具的开发也加快了鲤遗传改良和育

种进程, 如发育、生长、饲料转化率、抗病及体色等与性状密切关联的分子标记、遗传图谱、转录组测序、全基因组物理图谱绘制及基因编辑等工作已陆续开展, 有利地促进了鲤遗传调控机制的基础性研究, 为深入开展鲤分子育种工作奠定了扎实的理论基础^[8-9]。本文主要对我国鲤的种质资源、关键育种技术、不同经济性性状遗传解析及分子育种相关基础研究进行了归纳, 并对未来我国鲤种业在全基因组选择、基因编辑育种等方向的发展进行了展望, 以期为我国鱼类育种提供借鉴。

1 鲤资源研究现状

1.1 种质资源

鲤具有适应性强、生长速率快等特点, 东起中国和西伯利亚, 西至多瑙河, 均发现有鲤的分布^[10]。2020 年全球鲤养殖产量为 423.6 万 t, 约占水产养殖总产量的 8.6% (FAO, 2022)。2021 年我国鲤养殖总产量约 283.18 万 t, 占全国淡水鱼类养殖产量的 10.73% (表 1)。据中国渔业统计年鉴显示, 除西藏外, 在黑龙江、黄河、长江、珠江、闽江等诸多流域的各省份中均有养殖, 其中辽宁、黑龙江、山东、四川、河南等省份为主养区域 (图 1)。我国重要的地方品种有黄河鲤 (*C. carpio haematopterus* Temminck et Schlegel)、黑龙江鲤 (*C. carpio haematopterus*)、荷包红鲤、兴国红鲤

表 1 2021 年全国水产养殖产量^[1]

Tab. 1 Production of aquaculture in China in 2021

指标 index	养殖产量/万t aquaculture production	淡水养殖 freshwater aquaculture		海水养殖 mariculture	
		产量/万t production	较2020年增幅/% increase compared to 2020	产量/万t production	较2020年增幅/% increase compared to 2020
总计 total	5 394.41	3 183.27	3.06	2 211.14	3.55
鱼类 fishes	2 824.66	2 640.28	2.08	184.38	5.37
鲤 <i>C. carpio</i>	283.18	283.18	-2.24%	—	—

注: “—”表示未有统计数据
Notes: “—” indicates no statistics

(*C. carpio* var. *xingguonensis*) 以及瓯江彩鲤 (*C. carpio* var. *color*) 等, 为人工育种提供了丰富的遗传材料^[11]。

自 1996 年首次进行水产原良种审定以来, 截止 2022 年, 共有 266 个水产品种 (包括鱼类、虾蟹、贝类、棘皮类、藻类、两栖类和爬行类等) 获得水产新品种证书, 其中鲤有 31 个不同品种 (表 2)。除了 1996 年审定的德国镜鲤 (*C. carpio*

var. *specularis germanensis*)、散鳞镜鲤 (*C. carpio* var. *specularis amurensis*) 和 2005 年审定的乌克兰鳞鲤 3 个品种为引进种外, 其余的 28 个品种均为改良品种, 包括 20 个选育种和 8 个杂交种。可见, 鲤是获得水产新品种证书最多的养殖品种, 这与鲤育种方面长期的遗传改良工作密切相关。现阶段, 黑龙江水产研究所培育的松浦镜鲤、松荷鲤, 淡水渔业研究中心培育的福瑞鲤 2 号, 天津市换

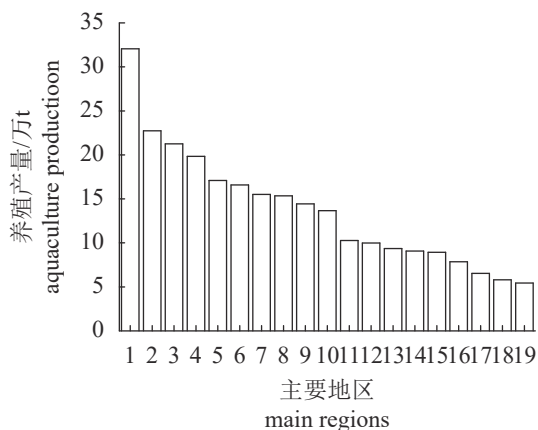


图1 部分地区鲤养殖产量分布^[2]

1. 辽宁, 2. 黑龙江, 3. 山东, 4. 四川, 5. 河南, 6. 湖南, 7. 广西, 8. 江苏, 9. 江西, 10. 云南, 11. 河北, 12. 湖北, 13. 广东, 14. 贵州, 15. 安徽, 16. 天津, 17. 宁夏, 18. 福建, 19. 吉林

Fig. 1 Distribution of *C. carpio* aquaculture production in main regions

1. Liaoning, 2. Heilongjiang, 3. Shandong, 4. Sichuan, 5. Henan, 6. Hunan, 7. Guangxi, 8. Jiangsu, 9. Jiangxi, 10. Yunnan, 11. Hebei, 12. Hubei, 13. Guangdong, 14. Guizhou, 15. Anhui, 16. Tianjin, 17. Ningxia, 18. Fujian, 19. Jilin

新水产良种场培育的津新鲤2号等为主要养殖品种; 这些品种在不同程度上都具有生长速率快、抗逆性强等特征, 适宜在北方及全国各地养殖^[6]。

1.2 基因组资源

长期以来, 关于鲤的起源问题一直是科学家关注的热点。早在1967年, 进化生物学界泰斗Ohno Susumu就发现鲤染色体数目是其他大多数鲤科(Cyprinidae)鱼类的2倍, 并且其减数分裂中是形成50个二倍体, 而非25个四倍体^[12]。在其1970年出版的专著《Evolution by Gene Duplication》中, 又提出“基因组复制驱动进化”理论^[13]。自此, 学者们通过一系列拷贝基因的研究, 预测鲤四倍体起源大约发生在1600—5800万年前^[14]。但是, 直至2003年, David等^[15]通过59个微卫星位点估计鲤异源四倍体化大约发生在1200万年前, 才开始利用分子标记来解析鲤的四倍体起源问题。随后, 研究人员进一步利用二代测序的鲤转录组数据, 推测出其特有的第四轮基因组复制(4R WGD)时间约560—1130万年前^[16]。然而, 由于当时测序数据和分析方法的不足, 有关鲤4R WGD事件的预测时间仍存在较大差异。2014年, Xu等^[17]基于Roche454、Illumina和SOLID测序平台, 完成了雌核发育鲤的基因组深度测序、精细图谱绘制和基因组注释, 其基因组由16.9亿碱

基组成, 含52 610个功能基因; 与斑马鱼(*Danio rerio*)进行比较基因组分析, 发现二者基因组呈现出明显的“2:1”染色体共线性关系; 分子钟推测鲤基因组四倍体化大约发生在820万年前, 是迄今在脊椎动物中发现最近的全基因组倍增事件。同时, 还对全球10个代表性品系(种群)33尾鲤进行基因组重测序研究, 首次绘制了全球鲤的单碱基分辨率基因组遗传变异图谱。但由于测序技术和组装算法的限制, 只有52%的基因组支架被锚定在50条染色体上, 对后续的研究造成了一定困难。

随后, 其课题组于2019年完成了黄河鲤、荷包红鲤和德国镜鲤3个鲤品种的全基因组测序, 并利用鲤高密度SNP分型芯片完成了3个品种的高密度遗传连锁图谱绘制^[18]。通过对上百种近缘四倍体和二倍体鲤亚科鱼类精细的分子系统学研究, 确定了潜在的祖先二倍体类群, 通过全基因组测序和基因组相似性比较, 鉴定出“吻孔鲃(*Poropuntius*)—小鲃(*Puntius*)—裂峡鲃(*Hampala*)”为最可能的鲤祖先二倍体类群之一, 初步完成了异源四倍体鲤的二倍体祖先溯源, 并将鲤异源四倍体起源定位距今1200万年前中新世中期的东亚地区, 时间上与青藏高原东部剧烈隆升驱动的气候变化事件高度重叠^[18]。在上述基础上, 利用鲤同源染色体序列与近缘二倍体祖先基因组序列的相似性差异, 首次成功将异源四倍体鲤基因组拆分为两个各由25条染色体组成的亚基因组, 进而评估了鲤亚基因组水平的结构变异、基因和转座元件组成、同源基因表达分化和表观修饰水平分化。结果表明, 鲤异源四倍体基因组仍然保留了完整的两套二倍体亚基因组, 并未发现在多倍体基因组中常见的基因丢失和重新二倍化(rediploidization)现象, 却观察到大量同源基因不对称表达分化和表观修饰差异, 揭示了鲤基因组通过精细调整两套基因的表达水平而非基因突变和丢失来维持正常生命功能的基因组倍性演化模式^[18]。这些关键科学问题的回答, 为深入认识鲤科鱼类多倍体起源演化和探索多倍体鱼类的适应性潜能提供了新的见解, 也为在四倍体背景下开展重要经济性状遗传解析, 进行基因组选择育种技术创新提供了新的视野。

2 鲤的主要育种方法

2.1 杂交育种

杂交育种通过选择不同父、母本进行交配, 形成具有杂种优势的杂交后代群体。具有杂种优

表 2 获得水产新品种证书的鲤品种

Tab. 2 *C. carpio* varieties authorized with certificate of aquatic new breed

序号 sn	品种名称 name	品种登记号 registration ID	亲本来源 source of parental fish	特征 characteristics	育种单位 breeding organization
1	兴国红鲤	GS-01-001-1996	野生兴国红鲤	生长快, 食性广	兴国县红鲤鱼繁殖场
2	荷包红鲤	GS-01-002-1996	野生荷包红鲤	体色鲜红, 耐低氧, 似荷包	婺源县荷包红鲤研究所
3	建鲤	GS-01-004-1996	荷包红鲤×元江鲤	生长快, 抗病力强	中国水产科学研究院淡水渔业研究中心
4	荷包红鲤抗寒品系	GS-01-006-1996	黑龙江野鲤×荷包红鲤	生长快, 抗寒力强	中国水产科学研究院黑龙江水产研究所
5	德国镜鲤选育系	GS-01-007-1996	德国镜鲤	抗病、抗寒力强, 成活率高	中国水产科学研究院黑龙江水产研究所
6	颖鲤	GS-02-003-1996	散鳞镜鲤(♀)×鲤移核鱼(♂)	含肉率高, 肉质好	中国水产科学研究院长江水产研究所
7	丰鲤	GS-02-004-1996	兴国红鲤(♀)×散鳞镜鲤(♂)	生长快, 体型好	中科院水生生物研究所
8	荷元鲤	GS-02-005-1996	荷包红鲤(♀)×元江鲤(♂)	生长快, 出肉率高	中国水产科学研究院长江水产研究所
9	岳鲤	GS-02-006-1996	荷包红鲤(♀)×湘江野鲤(♂)	生长快	湖南师范学院生物系
10	三杂交鲤	GS-02-007-1996	荷元鲤(♀)×散鳞镜鲤(♂)	生长快, 易起捕, 抗病力强	中国水产科学研究院长江水产研究所
11	芙蓉鲤	GS-02-008-1996	散鳞镜鲤(♀)×兴国红鲤(♂)	生长快, 出肉率高	湖南省水产研究所
12	德国镜鲤	GS-03-009-1996	1984年从德国引进	生长快, 耐低温, 易起捕	中国水产科学研究院黑龙江水产研究所
13	散鳞镜鲤	GS-03-010-1996	1958年从前苏联引进	抗寒性强	中国水产科学研究院黑龙江水产研究所
14	松浦鲤	GS-01-002-1997	黑龙江野鲤、荷包红鲤、德国镜鲤、散鳞镜鲤	生长快, 成活率高	中国水产科学研究院黑龙江水产研究所
15	万安玻璃红鲤	GS-01-002-2000	野生玻璃红鲤	生长快, 体透明, 适应性强	江西省万安玻璃红鲤良种场
16	湘云鲤	GS-02-001-2001	鲫鲤杂交四倍体鱼(♀)×丰鲤(♂)	抗病力强, 成活率高	湖南师范大学
17	松荷鲤	GS-01-002-2003	黑龙江鲤、荷包红鲤、散鳞镜鲤	生长快, 抗寒力强	中国水产科学研究院黑龙江水产研究所
18	墨龙鲤	GS-01-004-2003	锦鲤	体色遗传稳定, 抗病力强	天津市换新水产良种场
19	豫选黄河鲤	GS-01-001-2004	野生黄河鲤	生长快, 饵料系数低	河南省水产科学研究院
20	乌克兰鳞鲤	GS-03-001-2005	1998年从俄罗斯引进	成活率高	全国水产技术推广总站引进
21	津新鲤	GS-01-003-2006	建鲤	抗旱力强, 生长快, 易起捕	天津市换新水产良种场
22	松浦镜鲤	GS-01-001-2008	德国镜鲤选育系F ₄	生长快, 成活率高	中国水产科学研究院黑龙江水产研究所
23	福瑞鲤	GS-01-003-2010	建鲤和野生黄河鲤	生长快, 体型好, 成活率高	中国水产科学研究院淡水渔业研究中心
24	松浦红镜鲤	GS-01-001-2011	荷包红鲤抗寒品系和散鳞镜鲤	体色橘红, 生长快	中国水产科学研究院黑龙江水产研究所
25	瓯江彩鲤“龙申1号”	GS-01-002-2011	浙江省瓯江流域鲤养殖群体	体色多样, 肉质嫩, 易饲养	上海海洋大学
26	易捕鲤	GS-01-002-2014	大头鲤、黑龙江鲤和散鳞镜鲤	高起捕率, 抗寒性强	中国水产科学研究院黑龙江水产研究所
27	津新鲤2号	GS-02-006-2014	乌克兰鳞鲤♀×津新鲤♂	生长快, 成活率高	天津市换新水产良种场
28	福瑞鲤2号	GS-01-003-2017	建鲤、黄河鲤和黑龙江野鲤野生群体	生长快, 体型好, 成活率高	中国水产科学研究院淡水渔业研究中心
29	津新红镜鲤	GS-01-002-2018	德国镜鲤养殖群体	抗病力强, 体色金红	天津市换新水产良种场
30	建鲤2号	GS-01-004-2021	建鲤养殖群体	生长快, 体型好	中国水产科学研究院淡水渔业研究中心
31	镜鲤“龙科11号”	GS-01-001-2022	德国镜鲤选育系	成活率高, 无鳞比例高	中国水产科学研究院黑龙江水产研究所

注: 品种登记号中, “GS”为“国审”拼音的首字母, 表示国家审定通过的品种; “01”、“02”、“03”分别表示选育、杂交和引进品种; “001”、“002”等为当年审定通过的品种顺序号; 最后4位数字表示审定通过的年份。表中所列的育种单位为第一完成单位
Notes: “GS” denotes the initial letters of Chinese for “approved by the state”. “01”, “02” and “03” stand for selected, hybridized and introduced varieties, respectively. “001”, “002” ... are the serial numbers of varieties approved in that year. The last four digits indicate the year of approval. Only the first organizations completing the breeding are shown in the column of the breeding organization

势的群体既可以直接利用, 也可通过进一步选育, 获得具有父母本的优良性状, 且不带有父母本中不良性状的新品种。在鲤的育种工程中, 杂交育种是最基本的手段之一, 通过将亲本群体的优良特性(如抗寒、抗病、生长速率及品质等)集中到子代群体上, 可获得具有杂种优势的子一代^[19]。

我国自 1958 年开展鱼类杂交工作以来, 对淡水经济鱼类先后进行了近百个杂交组合试验, 其中获得了如丰鲤、荷元鲤、岳鲤、芙蓉鲤等效果较好的养殖新品种。通过杂交育种, 后代在生长、抗病、出肉率等经济性性状方面得到显著提升。如丰鲤是通过母本兴国红鲤和父本散鳞镜鲤杂交而获得的杂种子一代, 其鱼种阶段生长速率为亲本 1 倍以上, 成鱼阶段为母本的 1.32 倍, 成鱼含肉率也高于母本^[20]。荷元鲤是母本荷包红鲤与父本元江鲤杂交的子一代, 个体增重比荷包红鲤高 41.8%~62.8%, 比元江鲤高 25.9%~30.2%, 群体产量比荷包红鲤高 50.3%~92.0%, 比元江鲤高 30.0%~55.2%^[21]。芙蓉鲤为丰鲤的反交组合, 即以散鳞镜鲤为母本、兴国红鲤为父本杂交获得, 其杂种优势体现在生长快、出肉率高且肉味鲜美; 在相同饲养条件下, 芙蓉鲤的生长速率比散鳞镜鲤快 40%, 比兴国红鲤快 50%, 比普通野鲤快约 1 倍^[22]。其他常见的鲤杂交组合有: 岳鲤为荷包红鲤(♀)×湘江野鲤(♂)的杂交子一代, 津新鲤 2 号为乌克兰鳞鲤(♀)×津新鲤(♂)的杂交子一代, 湘云鲤为鲫鲤杂交四倍体鱼(♀)×丰鲤(♂)的杂交后代, 颖鲤为散鳞镜鲤(♀)×鲤鲫移核鱼(♂)的杂交后代, 三杂交鲤则为荷元鲤(♀)×散鳞镜鲤(♂)的杂交后代。

杂交亲本的选择是获得具有杂种优势子代的关键, 通过遗传学分析亲本间的遗传距离以及亲本与子代的亲缘关系^[23-24], 可以预测杂交优势组合, 因为在一定范围内, 遗传距离越大的两个亲本可产生更强的杂种优势后代。同时, 也有一些简单实用的指标可以预测杂种优势组合, 如亲本在外形或生理上存在的较大差异、亲本种群的栖息地相距较远等都可产生较强的杂种优势^[25]。然而, 杂交育种也存在一定的缺点, 如获得的杂种优势在后代中会逐渐出现性状分离; 并且苗种生产过程较复杂, 亲本配对时, 不同品种的雌鱼和雄鱼要严格区分, 一旦不能完全达到要求, 后代的苗种质量就会受到影响。

2.2 选择育种

选择育种是人类最古老的育种手段, 是根据

育种目标, 在现有品种或育种材料出现的自然变异类型中, 经比较鉴定, 通过多种方法选优去劣, 选育出优良的变异个体或群体进而培育新品种的方法^[26]。选择育种的方法包括自然选择和人工选择, 后者又包括群体(个体)选择、家系选择、后裔鉴定、综合选择和多性状选择等^[26]。

在鲤中, 选择育种也是对遗传改良最直接有效的手段。欧洲国家通过选择育种的方式, 已培育出镜鲤、革鲤等鳞片稀少, 生长迅速的优良品种^[27]。20 世纪 60 年代, 前苏联学者 Kirpichnikov 等^[28]开始对鲤进行选育, 经过 9 代连续的群体选育, 获得了抗病力强、生长快的克拉斯诺达尔鲤新品种。在我国, 水产科研工作者经过连续多代的定向选育, 培育了兴国红鲤、荷包红鲤、玻璃红鲤、德国镜鲤等新品种, 并利用这些品种生长速率快、抗寒力强、独特的体型体色等特征, 作为其他鲤品种选育的亲本材料^[29]。如荷包红鲤是婺源县荷包红鲤研究所在 1958 年各地搜集的 19 尾体型较好的全红和金黄色亲鱼基础上, 从 1969—1979 年经过连续 10 年的提纯选育后, 获得的性状相对稳定的第 6 代鱼, 并于 1980 年确定为良好养殖品种^[30]。兴国红鲤是兴国县红鲤鱼繁殖场与江西大学从 1972 年开始定向选育, 经过连续 6 代选育, 于 1985 年通过成果鉴定, 而获得的继荷包红鲤后的又一个鲤品种。其生长速率比选育前提高 10% 以上, 红色个体数占群体总数的 86.6%, 体形遗传稳定性达到 98.6%^[31]。但早期国内开展的选育都是采用群体选育方式, 并且基础群体的亲本数有限, 虽然这样有利于群体的提纯, 但近亲交配无法有效控制。随着选育代数的增加, 尤其是在推广过程中若不注重亲本选配, 近交衰退现象日益严重。目前, 这两种红鲤均出现明显的性状衰退, 如生长减缓、体型和体色变异等。

群体选育过程中, 基础群体的大小会决定选育的效果及近交程度。为解决这一问题, 可以采用先杂交再选育的方式, 通过增加基础群体的遗传多样性, 来提高选育进展及有效控制近亲交配。很多鲤品种都是在此基础上选育获得的, 如松浦鲤的原始基础群体包括黑龙江野鲤、荷包红鲤、德国镜鲤和散鳞镜鲤; 松荷鲤的基础群体为黑龙江鲤、荷包红鲤和散鳞镜鲤; 福瑞鲤的基础群体为建鲤和黄河鲤; 易捕鲤则是以大头鲤为起始亲本, 用黑龙江鲤增加抗寒性, 用散鳞镜鲤增加生长性能, 再用大头鲤稳固易捕特性。具体培育过

程: 首先进行复合杂交, 用散鳞镜鲤作为桥梁分别与大头鲤和黑龙江鲤杂交, 两杂交代杂交后, 子代再与大头鲤回交获得选育子一代, 保留高起捕特性, 稳定性状至 F_6 , 最终育成易捕鲤新品种 (图 2) [32]。

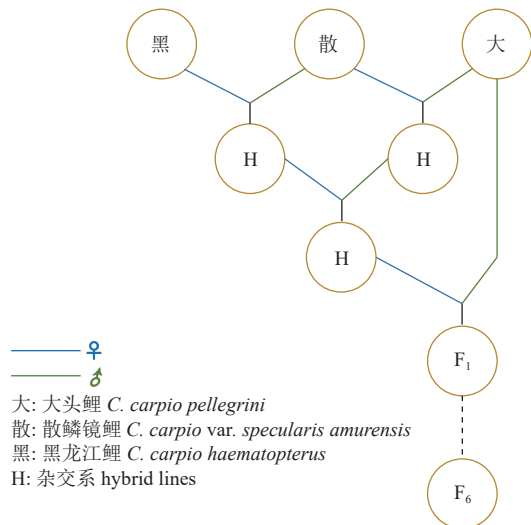


图 2 易捕鲤的选育流程图 [32]

Fig. 2 Breeding flow chart of easy-caught *C. carpio*

相对于群体选育时, 群体内各个体之间的亲缘关系无法确定, 家系选育则能提供清晰的系谱资料, 明确亲本之间的亲缘关系, 从而实现培育纯系或有效控制近亲交配。例如, 建鲤是以荷包红鲤和元江鲤 4 个杂交家系作为育种基础群, 经过 2 代家系内自交及 2 代雌核发育, 获得多个具有优良性状的纯系; 再通过横交固定优良性状, 这样经 6 代定向选育获得我国第一个遗传性状稳定的人工改良品种 (图 3)。它具有生长速率快、饲料转化率高、适应性强、抗逆性强等优势, 适合在全国各地养殖 [33]。然而, 建鲤的育种过程中, 近交程度很高, 从而存在 2 方面的缺陷: ①无法进行长期选育, ②在后续的扩繁推广过程中, 极易出现近交衰退。目前许多地方的建鲤都出现生长速率降低、体型偏荷包红鲤的团型等衰退性状, 影响了生产和销售。

然而, 通过建立多个家系, 采用家系间配对繁殖的方式, 可以有效控制近亲交配, 实现长期的选育。福瑞鲤 2 号以建鲤、黄河鲤和黑龙江鲤为原始亲本, 通过完全双列杂交建立自交和正、反交家系构成选育基础群体, 以生长性状和成活率为主要指标, 采用数量遗传学 BLUP (best linear unbiased prediction, 最佳线性无偏预测) 分析结合

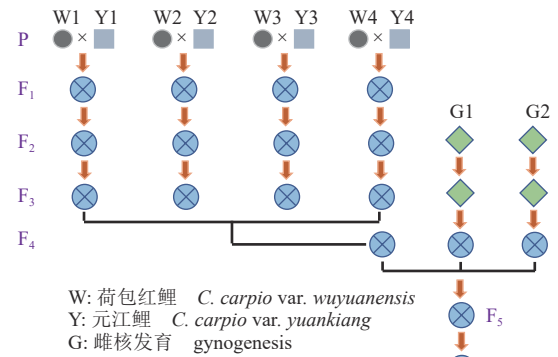


图 3 建鲤培育中所采用的技术路线 [33]

Fig. 3 Technical route used in the breeding process of *C. carpio* var. jian

家系选育的综合选育技术, 开展多性状复合选育, 每代建立 90~100 个选育家系和 20 个对照家系, 经连续 5 代选育而成 (图 4)。福瑞鲤 2 号具长速快、成活率高、体型好、抗寒性能强等优点 [34-35]。

2.3 细胞工程育种

随着生物技术的不断发展, 细胞工程技术也开始应用于鲤的选育过程。细胞工程技术是在细胞和染色体水平上开展品种遗传改良的技术, 主要包括多倍体育种、雌 (雄) 核发育、核质杂交 (核移植) 和生殖细胞移植技术等。多倍体是通过保留卵子的第二极体或抑制受精卵早期有丝分裂, 导致细胞内染色体加倍而形成的 [36]。在对鲤的研究中, Vasil'ev 等 [37] 通过种间杂交获得少量异源的三倍体鲤。Ojima 等 [38] 通过低温诱导的方法, 成功获得三倍体鲤。湖南师范大学通过细胞工程和杂交相结合的技术手段, 成功培育出不育的三倍体鲤 (湘云鲤), 其具有生长快、肉质好和抗病力强等特征, 受到养殖户的广泛欢迎 [39]。中国科学院水生生物研究所鲤的囊胚细胞为供体, 鲫的去核卵为受体, 进行不同属间的细胞核移植, 获得了鲤鲫核质杂种鱼; 将鲫的囊胚细胞核移入鲤的去核卵后, 也能得到鲫鲤核质杂种鱼。无论是“鲤鲫”, 还是“鲫鲤”核质杂种鱼, 都能正常发育且能繁殖, 这为养殖鱼类新品种培育提供了新的种质资源 [40]。潘光碧 [41] 以鲤鲫核质杂种鱼 F_2 为父本, 散鳞镜鲤为母本, 通过有性杂交获得的杂交后代具有生长速率快、肌肉蛋白质含量高、抗病力强等生产性状, 被命名为“颢鲤”。

雌核发育 (gynogenesis) 在我国水产动物中的研究始于 20 世纪 70 年代, 通过该技术, 可以快

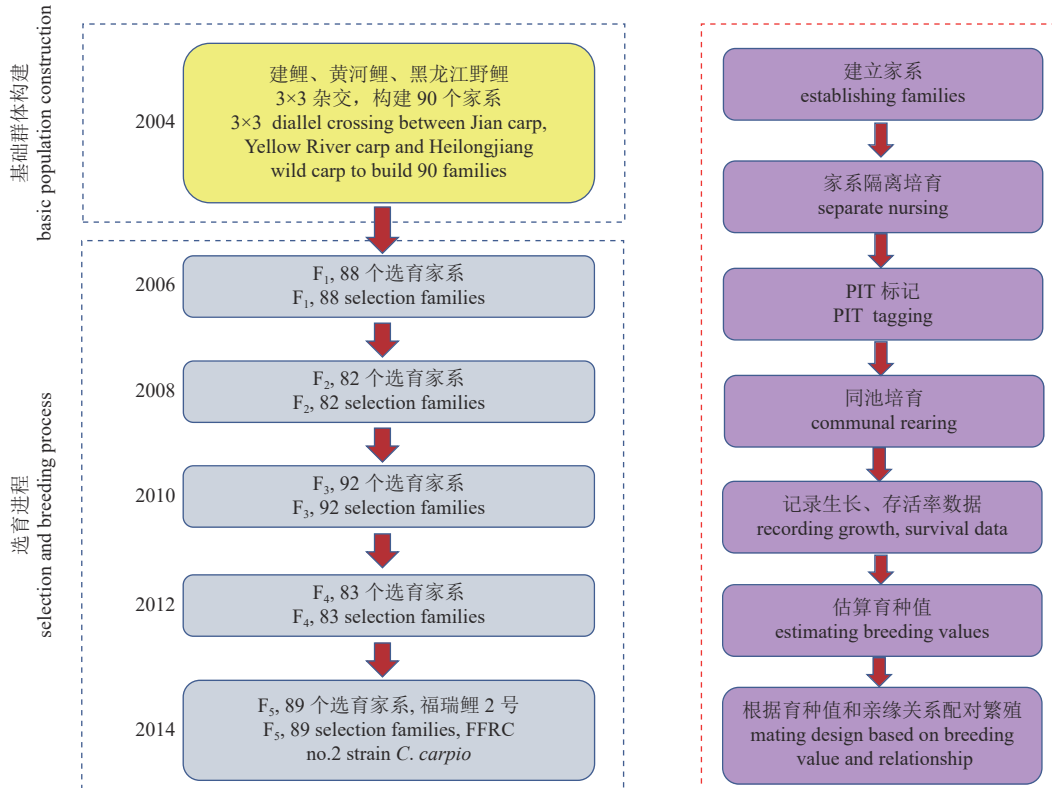


图4 福瑞鲤2号育种技术路线和选育过程

Fig. 4 Breeding route and selection process of FFRC no.2 strain *C. carpio*

速建立纯系, 稳定杂种优势和提高选择效率。我国科研工作者通过将鲤的雌核发育与其他选育技术结合, 培育了红鲤品系、松浦鲤和建鲤等优良品种^[42]。沈俊宝等^[43]通过三元杂交, 即用黑龙江鲤与荷包红鲤正反交, 子代再分别与德国镜鲤和散鳞镜鲤正反交; 与散鳞镜鲤杂交分支为选育主干, 后代兼顾抗寒和生长特性, 选择荷包型黑色全鳞个体, 稳定性状至 F_3 , 然后择优进行雌核发育保种扩繁; 与德国镜鲤杂交分支的杂交后代与黑龙江鲤正反交, 后代再与雌核发育系杂交获得子一代, 再经选育, 稳定性状至 F_3 (累计第7代), 最终培育出松浦鲤新品种 (图5)。吴清江等^[44-45]在鲤中率先成功创建出雌核发育与性逆转相结合生产全雌鱼的性控育种技术, 其核心是在获得“散鳞镜鲤”人工雌核发育后代的基础上, 人工转性为“生理雄性”个体, 然后用该个体再与经过两代雌核发育纯化的“兴国红鲤”纯系交配, 进而产生全雌性后代鲤, 在水产养殖中效益显著, 其成果“全雌鲤的培育及推广”曾获国家科技进步三等奖。

2.4 分子育种

分子育种就是将分子生物学技术应用于育种

工作中, 在分子水平上进行育种, 包括分子标记辅助育种、分子模块设计育种、全基因组选择定向育种等^[46]。随着分子生物学技术的快速发展, 以基于分子标记技术的水产生物群体遗传学解析、遗传连锁图谱构建、不同经济性状 QTL 定位以及基因编辑为手段, 对一个或多个决定优良性状的基因进行高效、特异的靶向精细操作成为目前研究的热点^[47]。在鲤的分子育种中, 研究者们通过分子标记信息可跟踪和追溯鲤的源头, 了解鲤种质资源的混杂程度, 评估遗传多样性, 为育种方法的选择和保种提供信息; 同时可获得与选育性状相关联的分子标记, 以期加快选育进展^[48]。

转基因和基因编辑定向育种是对水产生物有目的、有根据、有预见性地快速分子设计和遗传改良。中国科学院水生生物研究所将鲤的 β 肌动蛋白基因 (β -actin) 的启动子与草鱼 (*Ctenopharyngodon idella*) 的生长激素基因重组, 构建世界上第一批转基因元件全部来自鱼类自身的“全鱼”GH 基因, 采用显微注射法导入黄河鲤后, 经过多年选育, 筛选出生长速率快、饵料转化效率高的 TG2 家系, 将其命名为“冠鲤”(图6)^[49]。研究者又从分子、个体、种群和群落等不同水平, 通过人

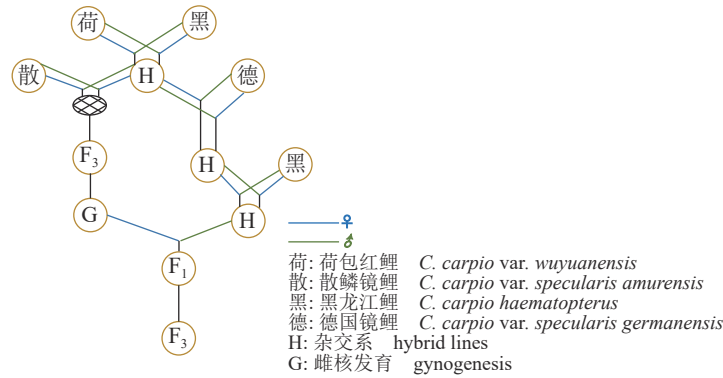


图 5 松浦鲤选育流程图^[43]

Fig. 5 Breeding flow chart of Songpu *C. carpio*

工模拟湖泊的试验系统, 全面系统地评价了“冠鲤”释放或逃逸到自然水体后对生态环境的可能影响, 结果发现在自然分布水域, “冠鲤”对水生态系统的压力远低于普通鲤^[50]。当然, 生态学研究的确结论还需要更大空间和更长时间。因此, 研究者们进一步与湖南师范大学合作, 采用倍间杂交方法, 将二倍体“冠鲤”与鲤鲫异源四倍体杂交, 培育出三倍体转基因鱼——“吉鲤”, 其兼具生长

速率快、饵料转化效率高的优势, 且没有生态安全之忧^[51]。

基因组编辑是利用序列特异核酸酶在基因组特异位点产生 DNA 双链断裂, 进而激活细胞自身修复机制——非同源末端连接或同源重组, 实现基因敲除、染色体重组及基因定点插入或替换等; 主要包含锌指核酸酶 (zinc finger nucleases, ZFNs)、转录激活因子样效应物核酸酶 (transcription activator-like effector nucleases, TALENs) 和 CRISPR/Cas9 系统。

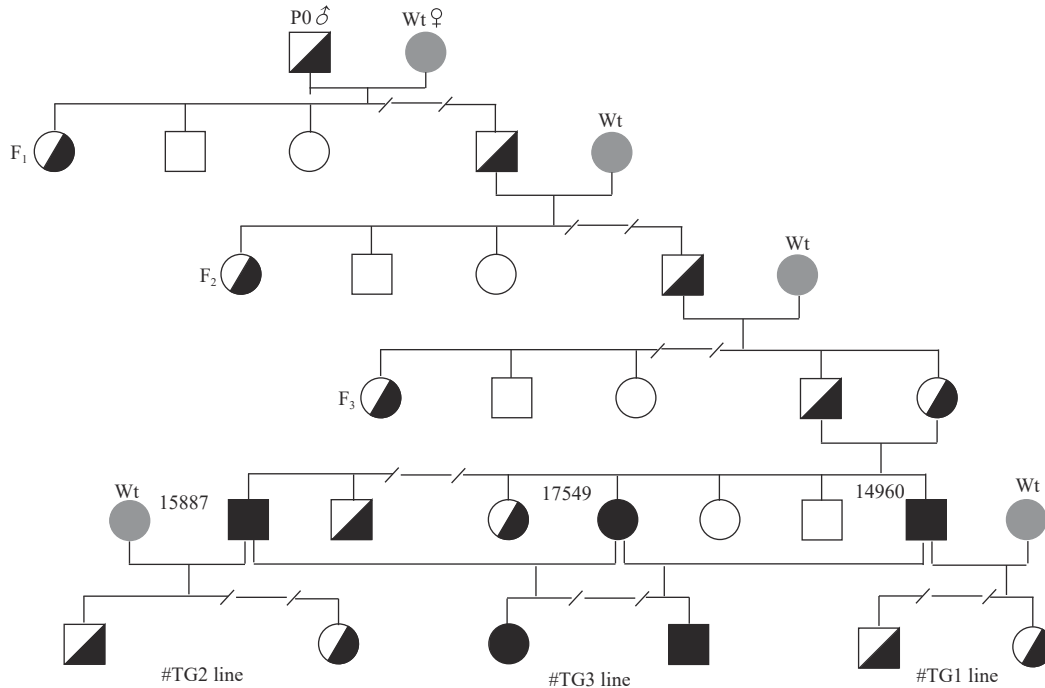


图 6 转“全鱼”GH 基因黄河鲤家系^[49]

Fig. 6 Pedigree of GH-transgenic *C. carpio* lines

15887 和 14960 分别代表 2 条生长速率快的同型转基因雄鲤, 17549 代表 1 条同型转基因雌鲤。#TG1 line、#TG2 line 和 #TG3 line 为 GH 转基因鲤不同杂交组合后代, 其中白色、黑白和黑色符号分别表示转基因阴性、同型和半同型鲤, 野生型雌鲤显示为灰色

Two fast-growing homozygous male fish (no. 15887 and no. 14960) and one homozygous female fish (no. 17549) for breeding. Pedigree of GH-transgenic common carp lines are shown as #TG1, #TG2 and #TG3. White, black and white, and black symbols correspond to transgenic negative, homozygous and hemizygous common carp, respectively. Wild-type female common carp used as parental fish are shown in gray

ator-like effector nucleases, TALENs) 和成簇规律间隔回文重复系统 (clustered regularly interspaced short palindromic repeats, CRISPR/Cas) 三种工具^[52]。现阶段, 国内外学者已先后成功实现黄颡鱼 (*Pelteobagrus fulvidraco*)、尼罗罗非鱼 (*Oreochromis niloticus*)、鲤、黄鳝 (*Monopterus albus*)、半滑舌鳎 (*Cynoglossus semilaevis*)、鲫 (*Carassius auratus*)、脊尾白虾 (*Exopalaemon carinicauda*)、长牡蛎 (*Crassostrea gigas*) 等 10 多种水产动物的基因组编辑^[53]。其中, 基因组编辑在鲤的报道中主要应用于体色分化形成、变异以及生长等性状相关基因发掘方

面 (表 3)。如 Zhong 等^[54] 通过 TALEN 和 CRISPR/Cas9 基因组编辑技术, 对鲤的 *sp7* 和 *mstnba* 基因进行了定点突变, 进而研究了鲤肌间刺的形成机制。陈红林^[63] 对 4 种体色瓯江彩鲤、兴国红鲤、荷包红鲤及野鲤进行基因组重测序, 挖掘到鲤的体色相关基因 (如 *asip*、*tyrp1*、*mpha* 等), 并通过 CRISPR/Cas9 基因编辑技术, 验证了这些基因的功能。可以预见, 基因编辑技术对于解析水产动物经济性状基因的功能至关重要, 在后续培育高产优质、抗病抗逆、繁殖高效的分子精准设计育种中发挥不可替代的作用。

表 3 基因组编辑技术在鲤中的应用

Tab. 3 Application of genome editing in *C. carpio*

特征 characteristics	靶向基因 target genes	新的表型 new phenotypes	参考文献 references
生长 growth	<i>sp7a/sp7b/mstn</i>	肌肉发育	[54]
	<i>asip1/asip2</i>	黑色素聚集	[55]
	<i>mc1r</i>	黑斑减少	[56]
	<i>tyr1/tyr2</i>	黑斑减少	[57]
色素沉着分化 pigmentation and differentiation	<i>tyrp1</i>	黑色素含量降低	[58]
	<i>slc24a5</i>	黑色素细胞减少	[59]
	<i>oca2</i>	红色表型变异	[60]
	<i>cyp17a1</i>	全雌比例增加	[61]
抗病 disease resistance	<i>tk/dp</i>	CyHV-3病毒复制能力降低	[62]

3 鲤重要经济性状的遗传解析

近 20 年来, 研究人员采用分子标记开发、遗传图谱构建、组学测序及全基因组关联分析 (GWAS) 等多种手段, 围绕鲤生长、食物转化率、抗病、体色、性别决定及肌肉质量等性状进行了深度遗传解析, 尤其是鲤的首张遗传连锁图谱构建以来, 陆续利用多个鲤群体和家系构建了多张连锁图谱, 开展了大量 QTL 的定位研究^[9]。随着分子生物学和基因组学的快速发展, 分子标记辅助育种 (MAS) 和基因组选择育种 (GS) 势必成为未来的趋势, 而二者都需要确定目标性状的遗传结构。近年来, 我国学者通过使用候选位点的 MAS 或使用全基因组标记的 GS 方法, 已经对目的性状 (如生长、抗性、肌肉质量和性别) 的遗传结构和潜在分子机制进行了大量分析 (表 4), 以便后续进行遗传改良工作^[79-80]。如郑先虎^[66] 用一个含有 190 个个体的镜鲤全同胞家系定位了 5 个与体质量、3 个与生长相关的 QTL 区间。Zhang 等^[74]

在对大头鲤和荷包红鲤抗寒品系重组自交系群体的分析中, 构建了一个含有 307 个微卫星和 SNP 标记的图谱, 定位了 15 个体长、头长、体高、体厚和尾长性状的候选 QTL, 解释表型性状 10.7%~17.4% 的变异, 5 个显著 QTL 可解释 20% 以上的表型变异。Lu 等^[81] 通过 SNP、SSR 和 EST-SSR 标记构建的遗传连锁图谱, 在 68 个镜鲤和 92 个杂交种个体中鉴定到影响饵料转化效率的大量 QTLs。在黄河鲤中, Peng 等^[70] 在一个全同胞家族中进行了 QTL 分析, 并在 *3ksr* (3-ketosphinganine reductase) 和 *dmrt2b* (double-sex and mab-3 related transcription factor 2b) 的侧翼区域检测到显著的性别相关 SNPs。

全基因组关联分析 (GWAS) 也是筛选经济性状相关 SNP 位点的重要手段, 是进行 QTL 精确定位的重要工具, 通过对大规模的群体 DNA 样本进行全基因组高密度遗传标记分型, 寻找与性状相关的遗传因素^[82]。在鲤中, Zheng 等^[83] 利用 SNP 芯片开展了鲤品质性状 GWAS 研究, 发现 18 个

表 4 鲤经济性状相关的部分 QTL 信息

Tab. 4 Selected QTL information related to economic traits of *C. carpio*

品种 species	标记 markers	性状 trait	QTL数量 QTL number	参考文献 references
鲤 <i>C. carpio</i>	SNP/SSR	头长/体高/体厚	22	[64]
		眼径/眼间距	19	[65]
	SSR	脂肪酶活性	5	[66]
		碱性/酸性磷酸酶	7	[67]
		超氧化物歧化酶	18	[68]
SNP/SSR/EST-SSR	饲料转化率	345/174/41	[69]	
黄河鲤 <i>C. carpio haematopterus</i> Temminck et Schlegel	250K-assay/SNP	体长/体质量/性别	29	[70]
	250K-assay/SNP	头长/眼间距/眼径	18	[71]
	2b-RAD/SSR	总长/体长/体厚	14	[72]
	GWAS	多不饱和脂肪酸含量/DHA/二十碳五烯酸	9	[73]
杂交鲤 <i>C. carpio</i>	SNP/SSR	体长/头长/体高/体厚	15	[74]
	SSR	肌肉横纤维密度	5	[75]
鲤 <i>C. carpio</i>	SSR	抗寒	1	[76]
锦鲤 <i>C. carpio</i> var. <i>koi</i>	GWAS	抗病	1	[77]
长江鲤 <i>C. carpio</i>	2b-RAD/SSR	总长/体长/体厚/体高	24	[78]

SNP 与肌肉脂肪含量、腹部脂肪质量和腹脂率性状显著相关, 与鲤基因组注释信息比对后发现 10 个候选基因, 进一步对 5 个脂肪含量性状的候选基因进行验证, 其中 4 个基因 (*ankrd10a*、*tanc2*、*jx1* 和 *chka*) 的表达量与脂肪含量呈显著相关。Chen 等^[71]对鲤的头部尺寸相关性状进行了 GWAS 分析, 发现了 12 个 SNPs 与头部大小呈显著相关, 并确定了 18 个 QTLs 和头部尺寸性状关联的候选基因 (如 *srpk2*、*fsrp5*、*igf1*、*igf3*、*grb10* 等)。Jia 等^[84]对受到鲤疱疹病毒-3 (CyHV-3) 胁迫的全同胞鲤家族进行了 QTL 和 GWAS 分析, 发现 mTOR、单纯疱疹感染途径和同源表达分歧可能在全同胞鲤的免疫反应中发挥重要作用。同时, Chen 等^[9]在对鲤基因组学和遗传改良的综述中, 对相关经济性状的遗传基础工作进展进行了全面归纳, 可供读者参考。此外, 基于高通量测序技术, 围绕鲤生长^[85]、体色^[86]、配子发生^[87]等过程的转录组学研究也陆续开展, 这些研究阐明了相关调控机理和协同机制, 使我国在鲤的研究中跃居国际先进水平, 为培育高产、抗病或优质表型的鲤新品种提供了基因资源和理论基础。

4 鲤分子育种的展望

现阶段, 我国在围绕鲤分子育种的研究中取

得了一系列成果, 但仍然存在如功能基因组学研究滞后、重要经济性状遗传机制解析薄弱、基因组育种技术不够成熟等问题。因此, 建议在后续的研究中可重点关注以下几点。

①伴随着环境保护和生态文明建设, 水产养殖模式必将发生重大变革, 应培育适合集约化工厂养殖或适合“稻渔综合种养”等生态化养殖的鲤新品种。在全基因组数据基础上, 进一步解析鲤生长、体色、肉质等重要经济性状的遗传基础, 挖掘相关分子遗传标记、功能基因、调控元件和优异等位基因。此外, 还应以生长、发育、抗病和品质等重要经济性状为目标性状, 通过甲基化、组蛋白修饰及非编码 RNA 调控等技术解析环境因素介导的重要经济性状形成的表观遗传调控机制; 建立甲基化修饰因子在鲤中的检测技术体系, 筛选与重要经济性状相关的表观分子标记。

②建立以种质数据和基因组数据为核心、多组学结合的大数据平台, 充分全面地了解抗病、抗逆、生长、发育、性别等性状形成的生理机制和遗传基础, 通过数据的加工和大数据分析, 为生物技术的研发、遗传育种、病害防治和资源保护等提供必要的的数据支撑。

③大力发展基因组选择育种手段, 开展适用于鲤的全基因组选择和基因组编辑育种, 如根据大量的 GWAS 研究, 家系 QTL 定位及功能基因

注释获得目标性状关联的 SNP 位点, 并利用基因编辑技术使有益位点快速在繁殖群体中稳定, 进而在此基础上实施基因组选择; 同时, 可集成和创新选择育种、倍性育种、性控育种、分子标记

辅助育种等方法, 培育出高产、优质的新品种, 进行种业技术集成和示范 (图 7)。

(作者声明本文无实际或潜在的利益冲突)

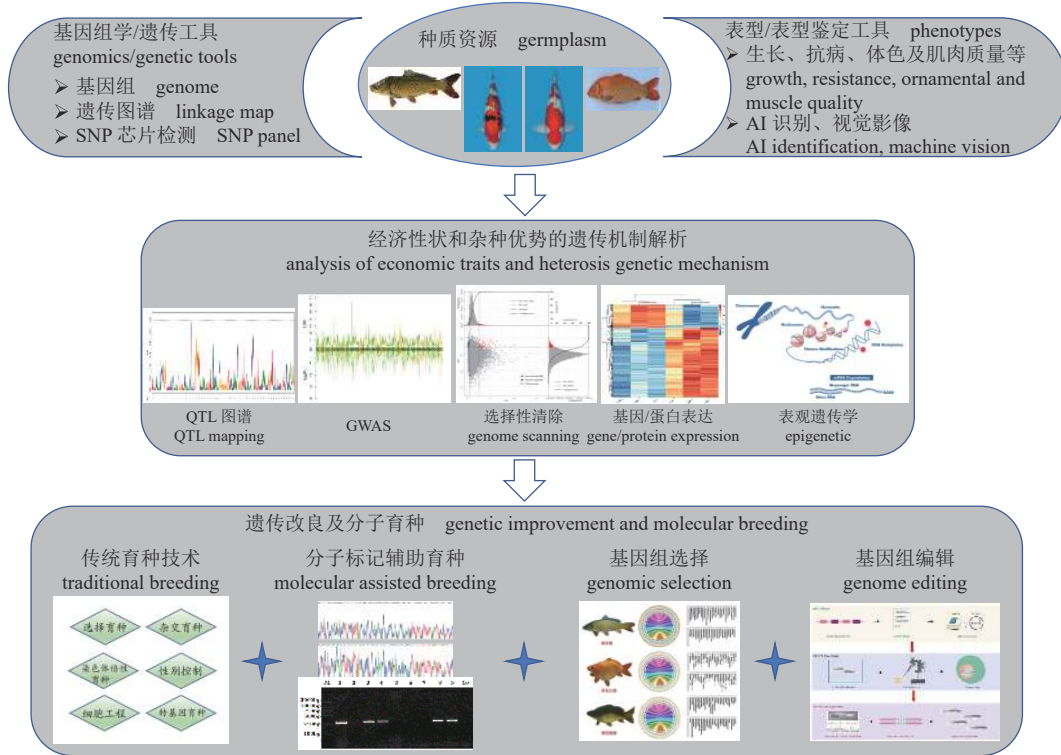


图 7 鲤分子育种技术路线的展望^[9]

Fig. 7 Perspectives on molecular breeding technology routes for *C. carpio*

参考文献 (References):

[1] 刘永新, 邵长伟, 王书, 等. 简述我国水产种业发展现状、问题与展望[J]. 中国农村科技, 2021(6): 62-65.
Liu Y X, Shao C W, Wang S, et al. Briefly describe the development of China's aquatic breed industry status, problems and prospects[J]. China Rural Science & Technology, 2021(6): 62-65 (in Chinese).

[2] 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. 中国渔业统计年鉴 2022[M]. 北京: 中国农业出版社, 2022.
Bureau of Fisheries, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, National Fisheries Technology Extension Center, China Society of Fisheries. China fishery statistical yearbook 2022[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2022 (in Chinese).

[3] 桂建芳, 包振民, 张晓娟. 水产遗传育种与水产种业发展战略研究[J]. 中国工程科学, 2016, 18(3): 8-14.
Gui J F, Bao Z M, Zhang X J. Development strategy for aquaculture genetic breeding and seed industry[J]. Strategic Study of CAE, 2016, 18(3): 8-14 (in Chinese).

[4] 杨子江. 2021年中央一号文件的渔业政策解读[J]. 中国渔业经济, 2021, 39(2): 1-8.
Yang Z J. Interpretation of fisheries policy of the 2021 No. 1 central document[J]. Chinese Fisheries Economics, 2021, 39(2): 1-8 (in Chinese).

[5] Nakajima T, Hudson M J, Uchiyama J, et al. Common carp aquaculture in Neolithic China dates back 8, 000 years[J]. Nature Ecology & Evolution, 2019, 3(10): 1415-1418.

[6] 石连玉, 李池陶, 葛彦龙, 等. 黑龙江水产研究所鲤育种概要[J]. 水产学杂志, 2016, 29(3): 1-8.
Shi L Y, Li C T, Ge Y L, et al. A review: common carp breeding in Heilongjiang Fisheries Research Institute[J]. Chinese Journal of Fisheries, 2016, 29(3): 1-8 (in Chinese).

[7] Gui J F, Tang Q S, Li Z J, et al. Aquaculture in China:

- success stories and modern trends[M]. London: John Wiley & Sons, 2018.
- [8] 董金苟, 孙效文. 鱼类经济性状遗传解析及分子育种应用研究[J]. 中国科学:生命科学, 2014, 44(12): 1262-1271.
- Tong J G, Sun X W. Genetic and genomic analyses for economic traits and their applications in molecular breeding of aquaculture fish[J]. Science China Life Science, 2014, 44(12): 1262-1271 (in Chinese).
- [9] Chen L, Xu J, Sun X W, *et al.* Research advances and future perspectives of genomics and genetic improvement in allotetraploid common carp[J]. *Reviews in Aquaculture*, 2022, 14(2): 957-978.
- [10] Balon E K. Origin and domestication of the wild carp, *Cyprinus carpio*: from Roman gourmets to the swimming flowers[J]. *Aquaculture*, 1995, 129(1-4): 3-48.
- [11] 孙小异, 张建森, 施永红, 等. 建鲤遗传特性的研究[J]. 水产学报, 1994, 18(3): 205-213.
- Sun X Y, Zhang J S, Shi Y H, *et al.* Studies on the hereditary property of Jian carp[J]. Journal of Fisheries of China, 1994, 18(3): 205-213 (in Chinese).
- [12] Ohno S, Muramoto J, Christian L, *et al.* Diploid-tetraploid relationship among old-world members of the fish family Cyprinidae[J]. *Chromosoma*, 1967, 23(1): 1-9.
- [13] Ohno S. Evolution by Gene Duplication[M]. Berlin, Heidelberg: Springer, 1970.
- [14] Zhang H, Okamoto N, Ikeda Y. Two *c-myc* genes from a tetraploid fish, the common carp (*Cyprinus carpio*)[J]. *Gene*, 1995, 153(2): 231-236.
- [15] David L, Blum S, Feldman M W, *et al.* Recent duplication of the common carp (*Cyprinus carpio* L.) genome as revealed by analyses of microsatellite loci[J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2003, 20(9): 1425-1434.
- [16] Wang J T, Li J T, Zhang X F, *et al.* Transcriptome analysis reveals the time of the fourth round of genome duplication in common carp (*Cyprinus carpio*)[J]. *BMC Genomics*, 2012, 13: 96.
- [17] Xu P, Zhang X F, Wang X M, *et al.* Genome sequence and genetic diversity of the common carp, *Cyprinus carpio*[J]. *Nature Genetics*, 2014, 46(11): 1212-1219.
- [18] Xu P, Xu J, Liu G J, *et al.* The allotetraploid origin and asymmetrical genome evolution of the common carp *Cyprinus carpio*[J]. *Nature Communications*, 2019, 10(1): 4625.
- [19] 刘念. 我国 6 个鲤群体遗传变异分析 [D]. 上海: 上海海洋大学, 2016.
- Liu N. Genetic variation analysis of six common carp populations in China[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2016 (in Chinese).
- [20] 叶玉珍. 丰鲤的应用推广及其经济效益[J]. 水利渔业, 1988, 9(1): 22-24.
- Ye Y Z. Application promotion of abundant carp and its economic benefits[J]. Water and Fisheries, 1988, 9(1): 22-24 (in Chinese).
- [21] 马仲波, 张兴忠, 仇潜如, 等. 元江鲤与荷包红鲤的生态类型及其杂交后代(荷元鲤)经济性状的分析[J]. 水产学报, 1981, 5(3): 187-198.
- Ma Z B, Zhang X Z, Qiu Q R, *et al.* The analysis of the economical characteristics of a hybrid from two ecological types of carps[J]. Journal of Fisheries of China, 1981, 5(3): 187-198 (in Chinese).
- [22] 李传武. 芙蓉鲤[J]. 内陆水产, 1994, 19(10): 29-30.
- Li C W. Hibiscus carp[J]. Inland Fisheries, 1994, 19(10): 29-30 (in Chinese).
- [23] Dong Z, Zhou E. Application of the random amplified polymorphic DNA technique in a study of heterosis in common carp, *Cyprinus carpio* L.[J]. *Aquaculture Research*, 1998, 29(8): 595-600.
- [24] 董在杰, 夏德全, 吴婷婷, 等. 兴国红鲤和散鳞镜鲤杂种优势的RAPD分析[J]. 上海水产大学学报, 1999, 8(1): 31-36.
- Dong Z J, Xia D Q, Wu T T, *et al.* RAPD analysis of heterosis between Xingguo red carp and scattered mirror carp[J]. Journal of Shanghai Fisheries University, 1999, 8(1): 31-36 (in Chinese).
- [25] Dong Z J, Yuan X H. The utilizations of heterosis in common carp in China[J]. *Aquaculture Asia*, 2002, 7(2): 14-15.
- [26] 李小兵, 黎雪梅, 郑宗林. 选择育种在水产养殖中对满足人类未来所需动物蛋白的重要性[J]. 饲料与畜牧, 2013(8): 33-37.
- Li X B, Li X M, Zheng Z L. The importance of selective breeding in aquaculture to meet future human needs for animal protein[J]. Feed & Livestock, 2013(8): 33-37 (in Chinese).
- [27] 葛国昌. 国外鱼类育种简况[J]. 水产科技情报, 1983, 10(1): 24-27.
- 葛国昌. 国外鱼类育种简况[J]. 水产科技情报, 1983, 10(1): 24-27.

- Ge G C. A brief overview of foreign fish breeding[J]. *Fisheries Science and Technology Information*, 1983, 10(1): 24-27 (in Chinese).
- [28] Kirpichnikov V S, Ilyasov J I, Shart L A, *et al.* Selection of Krasnodar common carp (*Cyprinus carpio* L.) for resistance to dropsy: principal results and prospects[M]//Gall G A E, Chen H X. Genetics in aquaculture. Amsterdam: Elsevier, 1993: 7-20.
- [29] 孙效文, 石连玉, 董在杰, 等. 构建鲤现代种业的核心技术[J]. *水产学杂志*, 2013, 26(5): 1-5.
Sun X W, Shi L Y, Dong Z J, *et al.* Development of the core technologies of modern seed industry for common carp[J]. *Chinese Journal of Fisheries*, 2013, 26(5): 1-5 (in Chinese).
- [30] 邓宗觉. 江西婺源荷包红鲤提纯选优[J]. *淡水渔业*, 1982, 12(1): 29-31.
Deng Z J. Jiangxi Wuyuan *Cyprinus carpio* red var. *vuyuanensis* purification and selection[J]. *Freshwater Fisheries*, 1982, 12(1): 29-31 (in Chinese).
- [31] 楼允东. 兴国与兴国红鲤[J]. *科学养鱼*, 2009(10): 71.
Lou Y D. Xingguo and Xingguo red carp[J]. *Scientific Fish Farming*, 2009(10): 71 (in Chinese).
- [32] 石连玉, 李池陶. 易捕鲤[J]. *中国水产*, 2015(8): 50-54.
Shi L Y, Li C T. Easy-caught carp[J]. *China Fisheries*, 2015(8): 50-54 (in Chinese).
- [33] 张建森, 孙小昇. 建鲤生物工程育种技术及其品种特性[J]. *现代渔业信息*, 1997, 12(3): 20-24.
Zhang J S, Sun X Y. Bio-engineering breeding technique and the variety characteristics of Jian carp, *Cyprinus carpio* var. *jian*[J]. *Modern Fisheries Information*, 1997, 12(3): 20-24 (in Chinese).
- [34] Dong Z J. Development of an improved common carp strain and its dissemination in China[M]//Miao W, Lal K K. Sustainable intensification of aquaculture in the Asia-Pacific region: documentation of successful practices. Bangkok, Thailand: FAO, 2016: 18-27.
- [35] 董在杰. “福瑞鲤2号”新品种育种技术[J]. *科学养鱼*, 2018(4): 9-10.
Dong Z J. Breeding technology of the new variety "FFRC No. 2 stain common carp"[J]. *Scientific Fish Farming*, 2018(4): 9-10 (in Chinese).
- [36] 王延晖. 鱼类人工多倍体育种及其在水产养殖中的应用[J]. *河南水产*, 2017(6): 3-5.
Wang Y H. Artificial polyploidy breeding of fishes and its application in aquaculture[J]. *Henan Fisheries*, 2017(6): 3-5 (in Chinese).
- [37] Vasil'ev V P, Makeeva A P, Riabov I N. Triploidy in hybrids of carp with other representatives of the Cyprinidae family[J]. *Genetika*, 1975, 11(8): 49-56.
- [38] Ojima Y, Makino S. Triploidy induced by cold shock in fertilized eggs of the carp: a preliminary study[J]. *Proceedings of the Japan Academy, Series B*, 1978, 54(7): 359-362.
- [39] Liu S J, Liu Y, Zhou G J, *et al.* The formation of tetraploid stocks of red crucian carp × common carp hybrids as an effect of interspecific hybridization[J]. *Aquaculture*, 2001, 192(2-4): 171-186.
- [40] 严绍颐, 陆德裕, 杜森, 等. 硬骨鱼类的细胞核移植——鲫鱼细胞核和鲤鱼细胞质配合的杂种鱼[J]. *中国科学*, 1984, 14(8): 729-732.
Yan S Y, Lu D Y, Du M, *et al.* Nuclear transplantation in teleosts. Hybrid fish from the nucleus of crucian and the cytoplasm of carp[J]. *Scientia Sinica*, 1984, 14(8): 729-732 (in Chinese).
- [41] 潘光碧. 鲤鲫移核鱼的遗传改良及其后代性状遗传的研究[J]. *遗传*, 1990, 12(5): 10-14.
Pan G B. Genetic improvement of CyCn hybrid fish and hereditary study its progeny characters[J]. *Heredity*, 1990, 12(5): 10-14 (in Chinese).
- [42] 吴清江, 陈荣德, 叶玉珍, 等. 鲤鱼人工雌核发育及其作为建立近交系新途径的研究[J]. *遗传学报*, 1981, 8(1): 50-55.
Wu Q J, Chen R D, Ye Y Z, *et al.* Investigation on the carp gynogenesis with reference to establishing a pure line[J]. *Acta Genetica Sinica*, 1981, 8(1): 50-55 (in Chinese).
- [43] 沈俊宝, 刘明华, 白庆利, 等. 鲤鱼当家品种的培育[J]. *黑龙江水产*, 1996, 15(3): 15-22.
Shen J B, Liu M H, Bai Q L, *et al.* Breeding of carp dominant species[J]. *Northern Chinese Fisheries*, 1996, 15(3): 15-22 (in Chinese).
- [44] Wu C J, Chen R D, Ye Y Z, *et al.* Production of all-female carp and its applications in fish cultivation[J]. *Aquaculture*, 1990, 85(1-4): 327.
- [45] 桂建芳, 周莉, 吴清江, 等. 鱼类性别和生殖的遗传基础及其人工控制 [M]. 北京: 科学出版社, 2007: 247.
Gui J F, Zhou L, Wu Q J, *et al.* Genetic basis and artificial control of sexuality and reproduction in fish[M].

- Beijing: Science Press, 2007: 247 (in Chinese).
- [46] 孙效文. 几种简单的鱼类分子育种操作方案[J]. *水产学杂志*, 2015, 28(6): 1-5.
Sun X W. Several simple molecular breeding programs in fish[J]. *Chinese Journal of Fisheries*, 2015, 28(6): 1-5 (in Chinese).
- [47] 张晓娟, 周莉, 桂建芳. 遗传育种生物技术创新与水产养殖绿色发展[J]. *中国科学: 生命科学*, 2019, 49(11): 1409-1429.
Zhang X J, Zhou L, Gui J F. Biotechnological innovation in genetic breeding and sustainable green development in Chinese aquaculture[J]. *Science China Life Sciences*, 2019, 49(11): 1409-1429 (in Chinese).
- [48] 鲁翠云. 鲤生长性状主效 QTL 育种潜力评估及其在染色体上的定位 [D]. 上海: 上海海洋大学, 2014.
Lu C Y. Breeding potentials and chromosome locations of the major QTLs affecting growth traits in common carp (*Cyprinus carpio* L.) [D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2014 (in Chinese).
- [49] Zhong C R, Song Y L, Wang Y P, *et al.* Growth hormone transgene effects on growth performance are inconsistent among offspring derived from different homozygous transgenic common carp (*Cyprinus carpio* L.) [J]. *Aquaculture*, 2012, 356-357: 404-411.
- [50] 胡炜, 汪亚平, 朱作言. 转基因鱼生态风险评估及其对策研究进展[J]. *中国科学: 生命科学*, 2007, 50(5): 573-579.
Hu W, Wang Y P, Zhu Z Y. Progress in the evaluation of transgenic fish for possible ecological risk and its containment strategies[J]. *Science China Life Sciences*, 2007, 50(5): 573-579 (in Chinese).
- [51] 于凡, 肖俊, 梁向阳, 等. 转生长激素基因三倍体鲤鱼的快速生长与不育特性[J]. *科学通报*, 2011, 56(16): 1679-1684.
Yu F, Xiao J, Liang X Y, *et al.* Rapid growth and sterility of growth hormone gene transgenic triploid carp[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2011, 56(16): 1679-1684 (in Chinese).
- [52] Khalil A M. The genome editing revolution: review[J]. *Journal of Genetic Engineering and Biotechnology*, 2020, 18(1): 68.
- [53] Yang Z T, Yu Y P, Tay Y X, *et al.* Genome editing and its applications in genetic improvement in aquaculture[J]. *Reviews in Aquaculture*, 2022, 14(1): 178-191.
- [54] Zhong Z M, Niu P F, Wang M Y, *et al.* Targeted disruption of *sp7* and *myostatin* with CRISPR-Cas9 results in severe bone defects and more muscular cells in common carp[J]. *Scientific Reports*, 2016, 6: 22953.
- [55] Chen H L, Wang J, Du J X, *et al.* *ASIP* disruption via CRISPR/Cas9 system induces black patches dispersion in Oujiang color common carp[J]. *Aquaculture*, 2019, 498: 230-235.
- [56] Mandal B K, Chen H L, Si Z X, *et al.* Shrunken and scattered black spots turn out due to *MC1R* knockout in a white-black Oujiang color common carp (*Cyprinus carpio* var. *color*) [J]. *Aquaculture*, 2020, 518: 734822.
- [57] Xu X D, Chen H L, Mandal B K, *et al.* Duplicated *Tyr* disruption using CRISPR/Cas9 reveals melanophore formation in Oujiang color common carp (*Cyprinus carpio* var. *color*) [J]. *Reproduction and Breeding*, 2022, 2(2): 37-45.
- [58] Chen H, Wang J, Du J, *et al.* Analysis of recently duplicated *TYRP1* genes and their effect on the formation of black patches in Oujiang-color common carp (*Cyprinus carpio* var. *color*) [J]. *Animal Genetics*, 2021, 52(4): 451-460.
- [59] Yu L W, Chen H L, Hu X W, *et al.* *SLC24A5* plays fundamental roles in regulating melanophore development in Cyprinidae fish [J]. *Reproduction and Breeding*, 2021, 1(3): 167-173.
- [60] Jiang Y L, Li B J, Yu M H, *et al.* Genome-wide association study and gene editing reveals the causal gene responsible for abnormal red skin color in Yellow River carp [J]. *Aquaculture*, 2022, 560: 738530.
- [61] Zhai G, Shu T T, Chen K X, *et al.* Successful production of an all-female common carp (*Cyprinus carpio* L.) population using *cyp17a1*-deficient neomale carp [J]. *Engineering*, 2022, 8: 181-189.
- [62] Zhao Y C, Wang T D, Yu Z, *et al.* Inhibiting cyprinid herpesvirus-3 replication with CRISPR/Cas9 [J]. *Biotechnology Letters*, 2016, 38(4): 573-578.
- [63] 陈红林. 基于基因组重测序和基因编辑技术的瓯江彩鲤黑斑体色遗传机制研究 [D]. 上海: 上海海洋大学, 2019.
Chen H L. Genetic mechanism of black coloration in Oujiang color common carp based on genome resequencing and CRISPR/Cas9 system [D]. Shanghai: Shanghai China Water Culture Society sponsored by China Society of Fisheries

- Ocean University, 2019 (in Chinese).
- [64] 王宣朋, 张晓峰, 李文升, 等. 鲤头长、体厚、体高性状的QTL定位及遗传效应分析[J]. 水产学报, 2010, 34(11): 1645-1655.
- Wang X P, Zhang X F, Li W S, *et al.* Mapping and genetic effect analysis of quantitative trait loci related to head length, body height and body thickness of common carp (*Cyprinus carpio* L.) [J]. Journal of Fisheries of China, 2010, 34(11): 1645-1655 (in Chinese).
- [65] Jin S B, Zhang X F, Jia Z Y, *et al.* Genetic linkage mapping and genetic analysis of QTL related to eye cross and eye diameter in common carp (*Cyprinus carpio* L.) using microsatellites and SNPs[J]. *Aquaculture*, 2012, 358-359: 176-182.
- [66] 郑先虎. 鲤连锁图谱及生长、肉质性状 QTL 定位研究 [D]. 上海: 上海海洋大学, 2012.
- Zheng X H. Genetic linkage map and QTL analysis of growth-related and meat quality traits in common carp [D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2012 (in Chinese).
- [67] 尹森, 于倩, 郑先虎, 等. 镜鲤碱性磷酸酶和酸性磷酸酶QTL定位分析[J]. 上海海洋大学学报, 2012, 21(3): 351-357.
- Yin S, Yu Q, Zheng X H, *et al.* Quantitative trait loci analysis for activity of acid phosphatase and alkaline phosphatase in mirror carp [J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2012, 21(3): 351-357 (in Chinese).
- [68] Xu Y L, Zhang X F, Zheng X H, *et al.* Studies on quantitative trait loci related to superoxide dismutase in mirror carp (*Cyprinus carpio* L.) [J]. *Aquaculture Research*, 2013, 44(12): 1860-1871.
- [69] 王宣朋, 张晓峰, 李文升, 等. 鲤饲料转化率性状的QTL定位及遗传效应分析[J]. 水生生物学报, 2012, 36(2): 177-196.
- Wang X P, Zhang X F, Li W S, *et al.* Mapping and genetic effect analysis on quantitative trait loci related to feed conversion ratio of common carp (*Cyprinus carpio* L.) [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2012, 36(2): 177-196 (in Chinese).
- [70] Peng W Z, Xu J, Zhang Y, *et al.* An ultra-high density linkage map and QTL mapping for sex and growth-related traits of common carp (*Cyprinus carpio*) [J]. *Scientific Reports*, 2016, 6: 26693.
- [71] Chen L, Peng W Z, Kong S N, *et al.* Genetic mapping of head size related traits in common carp (*Cyprinus carpio*) [J]. *Frontiers in Genetics*, 2018, 9: 448.
- [72] Wang X H, Fu B D, Yu X M, *et al.* Fine mapping of growth-related quantitative trait loci in Yellow River carp (*Cyprinus carpio haematoperus*) [J]. *Aquaculture*, 2018, 484: 277-285.
- [73] Zhang H Y, Xu P, Jiang Y L, *et al.* Genomic, transcriptomic, and epigenomic features differentiate genes that are relevant for muscular polyunsaturated fatty acids in the common carp [J]. *Frontiers in Genetics*, 2019, 10: 217.
- [74] Zhang Y, Wang S, Li J, *et al.* Primary genome scan for complex body shape-related traits in the common carp *Cyprinus carpio* [J]. *Journal of Fish Biology*, 2013, 82(1): 125-140.
- [75] Zhang Y, Xu P, Lu C Y, *et al.* Genetic linkage mapping and analysis of muscle fiber-related QTLs in common carp (*Cyprinus carpio* L.) [J]. *Marine Biotechnology*, 2011, 13(3): 376-392.
- [76] Sun X W, Liang L Q. A genetic linkage map of common carp (*Cyprinus carpio* L.) and mapping of a locus associated with cold tolerance [J]. *Aquaculture*, 2004, 238(1-4): 165-172.
- [77] Palaikostas C, Robledo D, Vesely T, *et al.* Mapping and sequencing of a significant quantitative trait locus affecting resistance to koi herpesvirus in common carp [J]. *G3 Genes| Genomes| Genetics*, 2018, 8(11): 3507-3513.
- [78] Feng X, Yu X M, Fu B D, *et al.* A high-resolution genetic linkage map and QTL fine mapping for growth-related traits and sex in the Yangtze River common carp (*Cyprinus carpio haematoperus*) [J]. *BMC Genomics*, 2018, 19(1): 230.
- [79] 鲁翠云, 匡友谊, 郑先虎, 等. 水产动物分子标记辅助育种研究进展 [J]. 水产学报, 2019, 43(1): 36-53.
- Lu C Y, Kuang Y Y, Zheng X H, *et al.* Advances of molecular marker-assisted breeding for aquatic species [J]. Journal of Fisheries of China, 2019, 43(1): 36-53 (in Chinese).
- [80] 周欣, 高风英, 卢迈新. 鱼类抗病育种研究进展 [J]. *大连海洋大学学报*, 2021, 36(3): 510-523.
- Zhou X, Gao F Y, Lu M X. Progress on breeding of disease-resistant fishes: a review [J]. *Journal of Dalian Ocean University*, 2021, 36(3): 510-523 (in Chinese).
- [81] Lu C Y, Laghari M Y, Zheng X H, *et al.* Mapping quant-

- itative trait loci and identifying candidate genes affecting feed conversion ratio based onto two linkage maps in common carp (*Cyprinus carpio* L.)[J]. *Aquaculture*, 2017, 468: 585-596.
- [82] You X X, Shan X X, Shi Q. Research advances in the genomics and applications for molecular breeding of aquaculture animals[J]. *Aquaculture*, 2020, 526: 735357.
- [83] Zheng X H, Kuang Y Y, Lv W H, *et al.* Genome-wide association study for muscle fat content and abdominal fat traits in common carp (*Cyprinus carpio*)[J]. *PLoS One*, 2016, 11(12): e0169127.
- [84] Jia Z Y, Chen L, Ge Y L, *et al.* Genetic mapping of koi herpesvirus resistance (KHVR) in mirror carp (*Cyprinus carpio*) revealed genes and molecular mechanisms of disease resistance[J]. *Aquaculture*, 2020, 519: 734850.
- [85] 王兰梅, 朱文彬, 傅建军, 等. 福瑞鲤2号不同生长速率个体肌肉组织转录组分析[J]. 水产学报, 2021, 45(1): 79-87.
- Wang L M, Zhu W B, Fu J J, *et al.* De novo transcriptome analysis and comparison of the FFRC No. 2 strain common carp (*Cyprinus carpio*) associated with its muscle growth[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2021, 45(1): 79-87 (in Chinese).
- [86] Luo M K, Wang L M, Yin H R, *et al.* Integrated analysis of long non-coding RNA and mRNA expression in different colored skin of koi carp[J]. *BMC Genomics*, 2019, 20(1): 515.
- [87] Wang L M, Song F B, Zhu W B, *et al.* The stage-specific long non-coding RNAs and mRNAs identification and analysis during early development of common carp, *Cyprinus carpio*[J]. *Genomics*, 2021, 113(1): 20-28.

Main methods, genetic analysis and prospect of common carp (*Cyprinus carpio*) breeding in China

DONG Zaijie*, LUO Mingkun

(Key Laboratory of Freshwater Fisheries and Germplasm Resources Utilization, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Freshwater Fisheries Research Centre of Chinese Academy of Fishery Sciences, Wuxi 214081, China)

Abstract: The aquatic breeding is the basis for the development of aquaculture, serving as a strategic and fundamental core industry of fisheries, and essential for sustainable, healthy and environmentally friendly aquaculture development. With the development of globalization and marketization of the aquaculture industry, China's aquaculture seed industry is facing unprecedented opportunities and challenges. Along with rapid development of biotechnologies, aquaculture genetic breeding has transformed from traditional selection breeding and hybrid breeding to cell engineering breeding, marker-assisted selection breeding, genome-wide genotyping-based selective breeding, molecular design breeding and genome editing breeding. Advances in basic research and biotechnology of aquaculture genetic breeding have promoted the development of aquaculture seed industry in China. Till 2022, 266 newly bred aquaculture varieties were approved by the National Certification Committee for Aquatic Varieties and announced by the Ministry of Agriculture and Rural Affairs of China. Among them, common carp (*Cyprinus carpio*) occupies the top position with 31 new varieties, indicating great achievements in common carp breeding. In this paper, the current status of common carp breeding in China is summarized, along with its germplasm and genomic resources. Additionally, the foundation of molecular breeding is briefly reviewed, along with the research status of its utilization in common carp growth, disease resistance, body color differentiation, feed conversion ratio and other economic traits. Finally, the development direction and measures of the common carp breeding industry in the new era are proposed, with the purpose of improving fish breeding in China.

Key words: *Cyprinus carpio*; breeding; germplasm resources; genetic analysis; prospect

Corresponding author: DONG Zaijie. E-mail: dongzj@ffrc.cn

Funding projects: National Natural Science Foundation of China (32202924); China Agriculture Research System (CARS-45-05); Jiangsu Provincial Agricultural Science and Technology Independent Innovation Fund Project [CX(21)2029]; Natural Science Foundation of Jiangsu Province (BK20220227)