



· 综述 ·

从多倍体鲫遗传育种实践谈现代水产育种与水产种业发展*

桂建芳*

(中国科学院水生生物研究所, 中国科学院水产品种创制与高效养殖重点实验室,
湖北洪山实验室, 种子创新研究院, 湖北 武汉 430072)

摘要: 鲫是多倍体鲫属复合种的统称, 包括拥有 100 条染色体的鲫与人工驯养的金鱼以及拥有 150 多条和 200 多条染色体的银鲫。它们不仅是重要养殖鱼类, 而且是稀有的具有不同倍性的脊椎动物, 为研究脊椎动物单性生殖及多倍化机制提供了潜在机会。本文综述了银鲫在遗传进化上的特殊性以及近五年来揭示的基因组演化方面的创新见解, 尤其是在精准育种上取得的相关重要突破, 结合我们育种实践积累的经验, 展望水产育种和水产种业的未来发展。

关键词: 鲫; 多倍体; 育种技术; 水产种业

中图分类号: S 917.4

文献标志码: A

作为 1977 年恢复高考后的第一批大学生, 伴着科学的春天和改革开放的脚步, 我于 1978 年 3 月进入武汉大学生物系; 1982 年考取研究生, 师从武汉大学遗传学导师余先觉教授和周敏教授专攻鱼类细胞遗传学。在分析了 30 多种淡水鱼的染色体组型后, 发现一般鱼类为 50 或 48 条染色体, 而银鲫有 150 多条染色体, 是奇特的多倍体, 我极感兴趣, 顿萌探索之心; 毕业论文答辩时承蒙导师有意安排已在银鲫育种取得突破性成就的中国科学院水生生物研究所蒋一珪先生作为答辩委员, 因而得到蒋一珪先生的赞许, 力邀加入水生生物研究所, 从此结缘银鲫, 结缘水产遗传育种。

银鲫是一种寻常的淡水鱼类, 但有三个奇特的生物学特性。第一是能进行单性雌核生殖, 可产生全雌后代^[1]; 第二是其天然种群中不仅存在

少量雄性, 且从北向南雄鱼比例还有增加趋势^[2-3]; 第三是高倍性的多倍体, 经历了额外的两次基因组加倍^[4-6]。诸多奇特之处隐藏的科学问题也多, 激发了我们迎难而上, 执着拓新的科研之心。

自 20 世纪 70 年代以来的近 50 年中, 水生生物研究所经三代人的不断努力, 解析了鲫 (*Carassius auratus*) 复合种特殊的生殖、性别、生态适应性等基础科学问题, 利用银鲫单性雌核生殖等多重生殖方式的潜能, 培育出了异育银鲫 (*C. gibelio*)^[1]、高体型异育银鲫^[7]、异育银鲫“中科 3 号”^[8]、长丰鲫^[9] 和异育银鲫“中科 5 号”^[10-11] 系列新品种, 形成了水产种业的创新链和价值链, 特别是异育银鲫“中科 3 号”和“中科 5 号”已成为近 10 多年来的主养品种, 带动了鲫产量的快速提升, 在产业中发挥了重大作用, 为中国水产养殖做出了贡献^[8, 12-14]。可以说, 水生生物研究所三代人近

收稿日期: 2023-10-22 修回日期: 2023-10-31

资助项目: 中国科学院学部咨询评议项目“我国养殖业面临的挑战与对策”(2021-SM02-B-010)

通信作者: 桂建芳, 从事水产遗传育种与鱼类发育遗传学研究, E-mail: jfgui@ihb.ac.cn

* 本文由学术秘书张晓娟依据本人近 2 年多次演讲的 PPT 整理并经本人多次修改定稿



50年聚焦银鲫遗传与发育基础和异育银鲫新品种培育及其种业发展,架起了从基础研究到产业应用的桥梁。

1 基因组时代对水产育种生物技术发展的再思考

2018年,在唐启升院士、李钟杰研究员、刘家寿研究员和Sena S. De Silva先生的共同努力下,我们出版了《中国水产养殖-成功的故事和现代趋势》(Aquaculture in China: Success Stories and Modern Trends)^[15]。该书综合了水产遗传育种学、种质资源学和养殖生态学等多学科优势,系统梳理了中国水产养殖成功的典型故事,被国内外同行誉为新时代的水产养殖专著,向世界展示了中国这个卓越水产养殖超级大国的主要活力^[16-18]。

近年来,水产养殖在保障全球食品安全中的作用再次引发了世界的高度关注。最新研究表明,生产单位水产品所排出的温室气体和所占用的土地,远少于家畜和家禽生产,是一种低碳排放、环境友好的动物蛋白生产方式^[19-20]。且水产品作为“蓝色食品”可以提供人类赖以生存而自身难以合成的营养元素,可提升国民营养健康水平^[21]。因此,水产养殖已被普遍认为是保障全球粮食安全、减少营养不良的作用,是绿色可持续发展的生产方式^[13],到2050年,人类对于鱼类等水产品的需求可能会再翻一番^[22]。

伴随着基因组时代和后基因组时代的到来,国际上已孕育出一批新生代的遗传育种专家,如何驾驭基因组学进入水产养殖遗传改良的快车道已成热点^[23-27]。基于这一发展趋势,2022年我们发表了《在基因组资源快速增长和粮食安全日益强化的挑战时代鱼类生物学和生物技术再思考》,文中以1/3的篇幅描述了鱼类及其他水产动物遗传育种及其种业的发展蓝图^[28]。实际上,我国水产遗传育种及其种业的发展主要经历了3个阶段,第一个阶段是传统育种阶段,对应作物育种的1.0时代选择育种和2.0时代杂交育种。在这一时期,育种学家们主要是收集和发掘足够的和优质的种质资源,通过群体或家系选育,或者进行种内或种间杂交,从而得到优良品种。第二个阶段是表型与基因型因果关系鉴定的遗传改良育种阶段,对应作物育种中的3.0时代。其主要是通过表型(如颜色、性别大小和生长)和基因型(如微卫星、扩增片段长度多态性(AFLP)、QTL和全基

因组)来鉴定与目标性状相对应的遗传标记或优势基因(或等位基因),由此发展出分子标记辅助的选择育种和基于全基因组分型的选择育种。第三个阶段是精准育种阶段,对应作物育种中的4.0时代。近5年来,遗传和发育的基础研究已取得了大量的重要突破,由此发展起来一批有重大潜力的精准育种技术路径。基于这些突破进展,我们总结出了鱼类精准育种的5条生物技术路径,如基于基因编辑技术路径导入有益基因或移除不利基因、基于性别特异标记技术路径培育单性群体、基于可控原始生殖细胞开关技术路径生产不育子代、基于借腹怀胎技术路径提升育种效率、基于基因组整合及有性生殖重获路径创制基因组重构的合成多倍体^[28]。

2 育种生物技术新突破为水产新品种的精准定制提供可能

充分解析物种的遗传背景和生物学特性是培育重大突破品种的前提^[13,28-29]。为了进行精准育种,我们团队前后耗费10多年时间比较解析了100条染色体的鲫和150多条染色体的银鲫的基因组^[5],不仅揭示了鲫和银鲫的演化机制,而且发现鲫是双二倍体,银鲫是双三倍体,为其精准育种提供了理论和技术支撑。在此基础上,开拓出针对性强的育种生物技术,取得了5个精准育种的新突破。

2.1 基因编辑技术创制无肌间刺银鲫突变体

在银鲫基因组解析和成熟基因编辑技术建立的基础上,我们开始关注鲫给食用者带来不少麻烦的肌间刺。在华中农业大学高泽霞教授团队从斑马鱼(*Danio rerio*)中鉴定出调控肌间刺发育的关键基因*runx2b*^[30]的基础上,我们与高泽霞教授合作,在银鲫中发现有*runx2b* 2个部分同源基因*runx2b-A*或*runx2b-B*及其6个等位基因。研究发现,在银鲫中单独敲除*runx2b-A*或*runx2b-B*不影响肌间刺发育和形成,只有同时敲除*runx2b-A*和*runx2b-B*这2个部分同源基因及其6个等位基因,才能创制出无肌间刺的银鲫突变体^[31-32]。该研究为在双三倍体银鲫中培育无肌间刺异育银鲫新品种奠定了基础,是基因编辑技术剔除不利基因的功能创制更优水产新品种的范例,其应用潜力很大。

2.2 基因组重构技术合成银鲫新多倍体

回顾1980年代,我们发现整入含有鲤(*Cyp-*

rinus carpio) 基因组少数高倍性个体^[33]的基础上, 将鲫精子替代鲤精子, 获得了批量的整入有鲫双单倍体基因组的双四倍体, 发现双四倍体形成时重新获得了性染色体系统与有性生殖能力^[34]。我们将恢复了有性生殖的双四倍体雄鱼与双二倍体鲫雌鱼回交获得了新双三倍体群体 (NA3n), 新双三倍体具有高度的遗传多样性, 进而通过基因组重测序和染色体分型来辨别新双三倍体的染色体来源。基因组重测序和染色体分型揭示新双三倍体群体中存在着大量基因组变化, 包括银鲫和鲫同源染色体间的重组, 以及非同源染色体间的自由组合, 这些变化导致新双三倍体群体具有高度的基因组多样性。之后通过探究新双三倍体的育性、性别决定系统、卵母细胞发育的细胞学过程以及卵子的受精行为, 发现新双三倍体群体中约 80% 的雌鱼恢复了单性雌核生殖能力。有趣的是, 新三倍体产生了两类不同发育命运的卵母细胞。I 型卵母细胞先产生, 但由于其 3 条同源染色体无法同时联会以及未联会染色体上的 DNA 双链断裂无法修复, 从而发生凋亡; 而后产生的 II 型卵母细胞与银鲫的一样, 意味着新双三倍体采用与银鲫相同的无减数分裂途径形成未减数的卵子。为从表型上观察到差异, 选择一尾透明彩鲫与双四倍体交配, 产生的双三倍体在体色、鳞式、体型和大小上显示出明显差异。随机选一尾进行连续两代雌核生殖, 产生了形态和遗传一致的雌核生殖双三倍体和克隆双三倍体。以上结果表明, 倍性变化, 包括从双三倍体到双四倍体, 然后从双四倍体到新双三倍体, 驱动了从单性到有性和从有性到单性的生殖转换, 从而导致了多倍体鲫复合种的遗传和克隆多样性^[35]。这些发现揭示出单性动物产生大量克隆系的有效策略, 由此可避免基因组衰退、增加进化潜力, 回答了其如何获得遗传多样性这一长期困扰进化遗传学家的难题, 拓宽了我们对单性物种遗传多样性起源和保持的理解。基于这些发现, 开拓出由倍性改变及生殖方式转换创制基因组重构的合成多倍体新技术。

2.3 无减数融合生殖方式的发现与不育异源多倍体的高效合成

在上述研究的基础上, 我们还发现少数新双三倍体雌性获得了一种定义为“无减数融合生殖”的独特生殖方式, 这种方式不仅从雌核生殖银鲫遗传了无减数分裂产生不减数卵子的能力, 还从

有性生殖鲫遗传了卵核与精核融合形成受精卵的能力。将这种新双三倍体与二倍体团头鲂进行交配, 直接创制了一个合成的异源七倍体群体, 它们含有来自其母本新双三倍体鲫的全套染色体组和来自父本二倍体团头鲂 (*Megalobrama amblycephala*) 的一套染色体组。之后追踪了异源七倍体生殖细胞在减数分裂过程中的染色体行为, 揭示了它们的不育机制: 在减数分裂前期 I, 染色体联会异常以及 DNA 双链断裂无法被完全修复, 导致初级卵母细胞严重凋亡。有意思的是, 当用 UV 辐射的鲤精子来激活上述新双三倍体的卵子, 其产生的后代没有整入精子的基因组, 由此建立了一个可持续的具有无减数融合生殖能力的新双三倍体克隆系。将这个可持续大规模生产无减数融合生殖能力的新双三倍体克隆系与不同鲤科 (Cyprinidae) 鱼类进行交配, 可快速创制合成出多种不育的异源多倍体群体^[36]。这一研究的重要意义不仅是发现了一种独特的无减数融合生殖方式, 而且创建了一条合成不育异源多倍体的高效路径^[36]。

2.4 育性可控的合成异源多倍体

基于高效合成不育异源多倍体的发现, 结合基因编辑, 我们还创建了一条育性可控的合成异源多倍体的路径。通过基因编辑技术在“无减数融合”生殖能力的新双三倍体克隆系 ($A^{+/+}B^{+/+}$) 中敲除银鲫部分同源基因及其等位基因, 获得带有理想性状的目标基因突变体 ($A^{-/-}B^{-/-}$), 突变体继续通过灭活精子刺激进行雌核生殖扩群; 同时, 在另一鲤科鱼类中构建目标基因编辑的突变体 (XX); 二者交配可大批量产生目标基因敲除的不育七倍体突变体 ($A^{-}B^{-}X$)。这种育性可控的合成路径产生的不育异源多倍体不仅可避免其养殖过程中逃逸的生态风险, 而且有利于种业经营者的品种权益保护。

2.5 金鱼表型因果基因鉴定再造更优更美金鱼

金鱼是我国发现、驯养、选育、世界知名的第一类观赏鱼, 拥有眼睛、头瘤、鳞片、体型、鳍条等多种表型突变的 300 多个品种, 实质上是基因突变经人工选育的结果。导致这些众多观赏性状的因果基因可否鉴定、其性状可否再造一直是鱼类遗传学家关注的重要科学问题^[14, 28, 37]。

为此, 我们团队建立了基于高效繁育+基因编辑+人工雌核生殖+温控性反转的金鱼精准育种

技术,极大地缩短了金鱼繁育时间,其中产卵次数最多的金鱼获得了福布斯世界纪录。首先,我们揭示金鱼龙睛性状与脂质代谢异常有关^[38],先后鉴定出龙睛和白化两个性状的因果基因^[39];通过编辑龙睛和白化性状的因果基因 *lrp2aB* 和 *oca2*,快速再造出适合侧视观赏的龙睛百褶裙狮子头金鱼“龙狮”、金色红眼百褶裙狮子头金鱼“金兔”、碧玉红眼百褶裙狮子头金鱼“玉兔”、以及“金狮”和“虎纹”等 10 多个金鱼新品系^[39]。

3 现代水产育种与水产种业发展展望

以上 5 个突破仅仅是近年来水产精准育种的沧海一粟,实际上中国和世界的很多实验室都取得了重大进步,期待未来几年水产育种能象主粮作物一样,产出更精准的技术和更优的品种。

从 1991—2022 年,中国已通过国家审定的水产新品种共 283 个,其中自主选育品种 253 个。未来水产遗传育种一是要针对消费市场对不饱和脂肪酸含量高、生长速率快、宜加工的重大需求,培育具有高不饱和脂肪酸、无肌间刺、生长快、耐低氧等性状的水产养殖新品种,满足人们对优质水产品的需求;二是针对集约化、设施化养殖等新型技术模式和高质量发展的迫切需求,发掘出适合高密度和育性可控的优异种质和基因资源,创建并集成全基因组选择、基因编辑、基因组重构、性别与育性可控、生殖干细胞移植等种质创制与新品种培育的精准生物技术,解析主养鱼类适应高密度养殖、雌雄生长差异的分子机制,培育适应集约化养殖的高产新品种,为工厂化等现代养殖模式提供优异新品种,推动水产集约化养殖高质量发展;三是针对主要大宗鱼类如草鱼 (*Ctenopharyngodon idella*) 和鲫等出血病等重大疫病频发、亟需高抗新品种的迫切需求,建立抗病等性能评价技术体系,集成传统育种和现代精准育种技术,培育抗病、抗逆、成活率高的新品种,进一步提高大宗养殖鱼类的良种覆盖率。

2021 年,我与周莉、殷战、胡炜、童金荷、孙永华、肖武汉共 7 位研究员共同编著的《水产遗传育种学》,不仅是我个人从多倍体鲫鱼种实践中的深切感悟,更是综合了鱼、虾、贝、蟹、参、藻等水产新品种培育过程中众多专家的智慧^[40]。当前世界范围内已进入“生物技术+人工智能+大数据”为特征的分子设计或精准育种时代,可进一步加快水产生物的遗传改良^[23-25, 27-28]。因此,在鱼类

和其他水产养殖动物中进行多组学研究和开发更为精准的遗传方法,并能够设计创建更精准的育种技术体系将是未来重要的发展方向^[13, 28]。

(作者声明本文无实际或潜在的利益冲突)

参考文献 (References):

- [1] 蒋一珪,梁绍昌,陈本德,等. 异源精子在银鲫雌核发育子代中的生物学效应 [J]. 水生生物学集刊, 1983, 8(1): 1-13.
Jiang Y G, Liang S C, Chen B D, et al. Biological effect of heterologous sperm on gynogenetic offspring in *Carassius auratus gibelio*[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 1983, 8(1): 1-13 (in Chinese).
- [2] Liu X L, Jiang F F, Wang Z W, et al. Wider geographic distribution and higher diversity of hexaploids than tetraploids in *Carassius* species complex reveal recurrent polyploidy effects on adaptive evolution[J]. Scientific Reports, 2017, 7(1): 5395.
- [3] Liu X L, Li X Y, Jiang F F, et al. Numerous mitochondrial DNA haplotypes reveal multiple independent polyploidy origins of hexaploids in *Carassius* species complex[J]. Ecology and Evolution, 2017, 7(24): 10604-10615.
- [4] Li X Y, Zhang X J, Li Z, et al. Evolutionary history of two divergent *Dmrt1* genes reveals two rounds of polyploidy origins in gibel carp[J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2014, 78: 96-104.
- [5] Wang Y, Li X Y, Xu W J, et al. Comparative genome anatomy reveals evolutionary insights into a unique amphitriploid fish[J]. Nature Ecology and Evolution, 2022, 6: 1354-1366.
- [6] Lin Q H, Mei J. Genomic characterization of an amphitriploid fish and insights into the evolutionary mechanisms of unisexual reproduction success[J]. *Water Biology and Security*, 2022, 1(4): 100066.
- [7] 朱蓝菲,蒋一珪. 银鲫不同雌核发育系的生物学特性比较研究 [J]. 水生生物学报, 1993, 17(2): 112-120.
Zhu L F, Jiang Y G. A comparative study of the biological characters of gynogenetic clones of silver crucian carp (*Carassius auratus gibelio*)[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 1993, 17(2): 112-120. (in Chinese).
- [8] Wang Z W, Zhu H P, Wang D, et al. A novel nucleocytoplasmic hybrid clone formed via androgenesis in polyploid gibel carp[J]. BMC Notes, 2011, 4(82): 1-13.

- [9] Li Z, Liang H W, Wang Z W, *et al.* A novel allotetraploid gibel carp strain with maternal body type and growth superiority[J]. *Aquaculture*, 2016, 458: 55-63.
- [10] 李志, 周莉, 王忠卫, 等. 异育银鲫A+系和F系肌间骨的比较分析[J]. *水生生物学报*, 2017, 41 (4) : 860-869.
Li Z, Zhou L, Wang Z W, *et al.* Comparative analysis of intermuscular bones between clone A+ and clone F strains of allogynogenetic gibel carp[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2017, 41 (4) : 860-869 (in Chinese).
- [11] Chen D, Zhang Q, Tang W, *et al.* The evolutionary origin and domestication history of goldfish (*Carassius auratus*) [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2020, 117(47): 29775-29785.
- [12] Gui J F, Zhou L. Genetic basis and breeding application of clonal diversity and dual reproduction modes in polyploid *Carassius auratus gibelio*[J]. *Science China-life Sciences*, 2010, 53(4): 409-415.
- [13] 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]. *Scientia Sinica Vitae*, 2019, 49(11), 1409-1429 (in Chinese).
- [14] Chen F, Li X Y, Zhou L, *et al.* Stable genome incorporation of sperm-derived DNA fragments in gynogenetic clone of gibel carp[J]. *Marine biotechnology (NY)*, 2020, 22(1): 54-66.
- [15] Gui J F, Tang Q S, Li Z J, *et al.* *Aquaculture in China: success stories and modern trends*[M]. Oxford: John Wiley & Sons Ltd., 2018.
- [16] Huang S L. Book review: *aquaculture in China: success stories and modern trends*[J]. *Aquaculture and Fisheries*. 2018, 3(4): 174-175.
- [17] Guo C B, Gozlan R E. Treatise on aquaculture in the modern era[J]. *Fish and Fisheries*, 2019, 20(6): 1260-1261.
- [18] Hargreaves J A. Book review: *aquaculture in China*[J]. *World Aquaculture*, 2018, 9: 15-16.
- [19] Poore J , Nemecek T. Reducing food's environmental impacts through producers and consumers[J]. *Science*, 2018, 360(6392): 987-999.
- [20] Gephart J A, Henriksson P J G, Parker R W R, *et al.* Environmental performance of blue foods[J]. *Nature*, 2021, 597(7876): 360-365.
- [21] Golden C D, Koehn J Z, Shepon A, *et al.* Aquatic foods to nourish nations[J]. *Nature*, 2021, 598(7880): 315-320.
- [22] Naylor R L, Kishore A, Sumaila U R, *et al.* Blue food demand across geographic and temporal scales[J]. *Nature Communications*, 2021, 12(1): 5413.
- [23] Gratacap R L, Wargelius A, Edvardsen R B, *et al.* Potential of genome editing to improve aquaculture breeding and production[J]. *Trends In Genetics*, 2019, 35(9): 672-684.
- [24] Clark E L, Archibald A L, Daetwyler H D, *et al.* From FAANG to fork: application of highly annotated genomes to improve farmed animal production[J]. *Genome Biology*, 2020, 21(1): 285.
- [25] Houston R D, Bean T P, Macqueen D J, *et al.* Harnessing genomics to fast-track genetic improvement in aquaculture[J]. *Nature Reviews Genetics*, 2020, 21(7): 389-409.
- [26] Chuang Y F, Phipps A J, Lin F L, *et al.* Approach for *in vivo* delivery of CRISPR/Cas system: a recent update and future prospect[J]. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 2021, 78(6): 2683-2708.
- [27] Regan T, Bean T P, Ellis T, *et al.* Genetic improvement technologies to support the sustainable growth of UK aquaculture[J]. *Reviews in Aquaculture*, 2021, 13(4): 1958-1985.
- [28] Gui J F, Zhou L, Li X Y. Rethinking fish biology and biotechnologies in the challenge era for burgeoning genome resources and strengthening food security[J]. *Water Biology and Security*, 2022, 1(1): 100002.
- [29] 桂建芳. 鱼类生物学和生物技术是水产养殖可持续发展的源泉 [J]. *中国科学: 生命科学*, 2014, 44(12): 1195-1197.
Gui J F. Fish biology and biotechnology is the source for sustainable aquaculture[J]. *Science China-life Sciences*, 2014, 44(12): 1195-1197 (in Chinese).
- [30] Nie C H, Wan S M, Chen Y L, *et al.* Single-cell transcriptomes and *runx2b*^(-/-) mutants reveal the genetic signatures of intermuscular bone formation in zebrafish[J]. *National Science Review*, 2022, 9(11): 152.
- [31] Gan R H, Zhou L, Gui J F. Efficiently editing multiple duplicated homeologs and alleles for recurrent polyploids[M]// Van de Peer Y. *Polyploidy: methods and protocols*, New York: Springer US, 2023: 491-512.
- [32] Gan R H, Li Z, Wang Z W, *et al.* Creation of intermuscular bone-free mutants in amphitriploid gibel carp by editing two duplicated homeologs[J]. *Aquaculture*, 2023,

- 567: 739300.
- [33] 桂建芳, 梁绍昌, 朱蓝菲, 等. 异育银鲫人工繁育群体中复合四倍体的发现及其育种潜力[J]. 科学通报, 1993, 38(4): 327-331.
- Gui J F, Liang S C, Zhu L F, *et al.* Discovery of multiple tetraploids in artificially propagated populations of allogynogenetic silver crucian carp and their breeding potentialities[J]. Chinese Science Bulletin, 1993, 38(4): 327-331 (in Chinese).
- [34] Lu M, Li X Y, Li Z, *et al.* Regain of sex determination system and sexual reproduction ability in a synthetic octoploid male fish[J]. Science China-life Sciences, 2021, 64: 77-87.
- [35] Lu M, Li Z, Zhu Z Y, *et al.* Changes in ploidy drive reproduction transition and genomic diversity in a polyploid fish complex[J]. Molecular Biology and Evolution, 2022: 39(9): 188.
- [36] Lu M, Zhang Q C, Zhu Z Y, *et al.* An efficient approach to synthesize sterile allopolyploids through the combined reproduction mode of ameiotic oogenesis and sperm-egg fusion in the polyploid *Carassius* complex[J]. Science Bulletin, 2023, 68(10): 1038-1050.
- [37] Kon T, Omori Y, Fukuta K, *et al.* The genetic basis of morphological diversity in domesticated goldfish[J]. Current Biology, 2020, 30(12): 2260-2274.
- [38] Yu P, Wang Y, Yang W T, *et al.* Upregulation of the PPAR signaling pathway and accumulation of lipids are related to the morphological and structural transformation of the dragon-eye goldfish eye[J]. Science China-life Sciences, 2021, 64(7): 1031-1049.
- [39] Yu P, Wang Y, Li Z, *et al.* Causal gene identification and desirable trait recreation in goldfish[J]. Science China-life Sciences, 2022, 65(12): 2341-2353.
- [40] 桂建芳, 周莉, 殷战, 等. 水产遗传育种学 [M]. 北京: 科学出版社, 2021.
- Gui J F, Zhou L, Yin Z, *et al.* Genetic breeding in aquaculture[M]. Beijing: Science Press, 2021 (in Chinese).

From improvement practice of polyploid crucian carp to modern trends of aquaculture genetic breeding and seed industry

GUI Jianfang *

(Key Laboratory of Breeding Biotechnology and Sustainable Aquaculture, Hubei Hongshan Laboratory, the Innovative Academy of Seed Design, Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072, China)

Abstract: *Carassius* is a polyploid *Carassius* species complex. It includes sexual *C. auratus* and the domesticated goldfish with 100 chromosomes, as well as unisexual *C. gibelio* with more than 150 or 200 chromosomes. They are not only a kind of important aquaculture fish, but also a rare group of vertebrates with different ploidies, providing a potential opportunity for studying evolutionary mechanisms of unisexual polyploids. This study attempts to review the specificities and innovative insights of unisexual *C. gibelio* in evolutionary genetics and genomic anatomy, especially recent significant breakthroughs in precise breeding, and thereby summarizes the genetic improvement experiences, so as to further explore future development for aquaculture genetic breeding and seed industry.

Key words: *Carassius*; polyploid breeding biotechnology; breeding techniques; seed industry

Corresponding author: GUI Jianfang. E-mail: jfgui@ihb.ac.cn

Funding projects: Consultation and Evaluation Project of the Department of Chinese Academy of Sciences (2021-SM02-B-010)