

团头鲂种质资源及遗传改良研究进展

高泽霞^{1,2} 王卫民^{1,2} 蒋恩明³ 陈柏湘³

1. 华中农业大学水产学院/农业动物遗传育种与繁殖教育部重点实验室/

农业部淡水生物繁育重点实验室, 武汉 430070;

2. 淡水水产健康养殖湖北省协同创新中心, 武汉 430070; 3. 湖北百容水产良种有限公司, 黄冈 438800

摘要 团头鲂作为中国特有的优良草食性鱼类, 现已成为主要淡水水产养殖品种之一。然而多年来的人工繁殖、过度捕捞、环境污染等因素, 导致团头鲂种质资源出现混杂并受到衰退的威胁, 开展团头鲂种质资源保护和遗传改良研究势在必行。本文总结了团头鲂形态学、细胞遗传学、分子群体遗传学和基因组等种质资源研究方面的成果, 并简要概括了杂交育种、选择育种、雌核发育等方法在团头鲂遗传改良方面所取得的进展, 以期为团头鲂种业的可持续发展提供基础资料。

关键词 团头鲂; 种质资源; 遗传改良; 种业; 发展

中图分类号 S 917 **文献标识码** A **文章编号** 1000-2421(2014)03-0138-07

团头鲂(*Megalobrama amblycephala* Yih), 隶属于鲤形目(Cypriniformes)鲤科(Cyprinidae)鲂属(*Megalobrama*), 俗称武昌鱼, 具有食性广、养殖成本低、生长快、成活率高、易捕捞, 能在池塘中产卵繁殖, 且具有味美、头小、含肉率高、体形好、规格适中等优点, 因而在 20 世纪 60 年代就被作为优良的草食性鱼种在中国普遍推广。据 FAO 最新统计数据, 团头鲂产量从 1980 年的 4.5 万 t 增至 2011 年的 67.8 万 t; 其产值从 1984 年的 1.2 亿美元增到 2011 年的 11.2 亿美元, 约合人民币 72.8 亿元(www.fao.org), 现已成为中国主要淡水水产养殖对象之一。然而, 30 多年来, 受围湖造田、过度捕捞及环境污染等因素的影响, 团头鲂的天然种质资源已遭到严重的破坏, 主要表现在种群生物量锐减、个体小型化等; 另一方面, 人工繁殖技术的推广, 虽然有利于团头鲂种质资源的开发利用, 但人工繁殖过程中没有有效地防止近亲交配, 不可避免地会对团头鲂种质资源造成了不良影响。鉴于此, 本文综述了团头鲂种质资源保护和遗传改良研究进展, 以期为团头鲂种业的可持续发展提供基础资料。

1 种质资源研究现状

1.1 形态学

形态学标记研究主要是根据生物体外部形态特征的差异进行物种的划分, 是分类学常用的标准。不同地理群体的团头鲂由于长时间的地理隔离和进化关系, 可能在形态上出现了一定程度的差异。李思发等^[1]分别利用传统测定法和框架测定法分析了湖北省淤泥湖、牛山湖、南湖以及江苏省邳江的团头鲂群体间的形态差异, 发现 4 个群体团头鲂的形态在总体水平上有显著差异, 在用判别函数分析方法鉴别鱼的来源方面, 单独使用传统测量法的参数时, 平均判别率为 48.1, 单独使用框架测量法的参数时, 平均判别率为 63.5%。此外, 判别分析显示, 淤泥湖、牛山湖及南湖 3 种群体关系较近, 邳江群体与其他群体关系稍远。曾聪等^[2]对来自梁子湖、鄱阳湖以及淤泥湖的团头鲂群体的可量性状和可数性状进行了单因素方差分析、单因素协方差分析、聚类分析、判别分析和主成分分析。主成分分析、判别分析和聚类分析结果显示 3 个湖泊的团头鲂趋于同一群

收稿日期: 2013-10-22

基金项目: 国家自然科学基金项目(31201988)、国家大宗淡水鱼类产业技术体系建设项目(CARS-46-05)、中央高校基本科研业务费专项(2011PY023 和 2013PY066)和海大集团团头鲂育种专项

高泽霞, 博士, 副教授, 研究方向: 鱼类遗传育种。E-mail: gaozx@mail.hzau.edu.cn

通信作者: 王卫民, 博士, 教授, 研究方向: 鱼类增殖与遗传育种。E-mail: wangwm@mail.hzau.edu.cn

体。通过计算差异系数,根据 Mayr 等^[3]提出的 75% 规则,认为它们的形态差异仍然是种内不同地理种群的差异,差异还达不到亚种水平。此外,通过比较发现梁子湖和鄱阳湖的地理种群相比较淤泥湖的而言在形态上更为相似。屈长义等^[4]报道了伊河团头鲂的主要形态学特征,显示其外部形态与淤泥湖、梁子湖团头鲂无明显差异。

1.2 细胞遗传学

染色体组型的研究是细胞遗传学的基础,是分类和系统发生研究较为有力的遗传学证据。团头鲂细胞遗传学的研究主要集中在染色体组型和细胞核 DNA 含量方面。团头鲂是鲤科中分类和进化位置比较经典的种类,关于团头鲂的核型及其细胞核的 DNA 含量已有一些报道,但所报道的结果有所差异。在染色体组型方面,管瑞光等^[5]和李渝成等^[6]报道的团头鲂核型公式均为 $2n = 48 = 20m + 24sm + 4st$,而尹洪滨等^[7]报道的核型模式为 $2n = 48 = 26m + 18sm + 4st$ 。Zhu 等^[8]采用鳍条组织细胞培养后,鉴定团头鲂的核型为 $2n = 48 = 26m + 18sm + 4st$ 。以上差异是因人为操作造成的,还是因采集地不同或团头鲂存在种群差异而产生的,有待进一步研究确认。目前普遍认同其核型为 $2n = 48 = 26m + 18sm + 4st$ 。有关团头鲂的 DNA 含量,李渝成等^[6]和尹洪滨等^[7]先后进行过报道,结果一致表明,团头鲂二倍体细胞的 DNA 含量明显高于已知 $2n = 48$ 的其他鲤科鱼类的含量。

1.3 分子群体遗传学

20 世纪 80 年代以来,用于研究群体遗传多样性、物种亲缘关系和系统进化、构建分子遗传连锁图谱、种质鉴定等的各种分子标记方法发展迅速,主要有 RFLP、微卫星、mtDNA、RAPD、AFLP 等。进入 21 世纪以后,一方面由于团头鲂人工驯养群体退化现象十分普遍,且日趋严重,另一方面由于过度捕捞和水域污染等情况日益恶化,导致团头鲂天然种质资源也面临严重的威胁,鉴于此,许多研究者开始利用 RAPD、mtDNA、微卫星等分子标记来调查和评估团头鲂野生群体和养殖群体的遗传多样性现状。

张德春^[9]利用 RAPD 技术对淤泥湖和梁子湖的团头鲂野生群体进行了遗传结构分析,结果表明淤泥湖和梁子湖团头鲂个体间的遗传相似度在 0.939 5~0.961 4 之间,平均值为 0.954 1,淤泥湖和梁子湖野生群体的遗传多样性水平较低。李弘

华^[10]测定了淤泥湖、梁子湖及鄱阳湖团头鲂共 53 尾样本的线粒体 DNA 控制区序列,结果显示,在获得的 411 bp 长度的控制区序列中,仅检测到 3 个突变位点、5 种单倍型,表明这 3 个种群的遗传多样性水平比较低,且淤泥湖种群最低。李杨^[11]采用微卫星方法分析了 3 个团头鲂天然群体(梁子湖、鄱阳湖、淤泥湖)的遗传多样性,结果显示 3 个地理群体团头鲂之间遗传分化均很小,表明团头鲂之间地理隔绝造成的种内分化不明显。其中,梁子湖和鄱阳湖之间的遗传分化水平($F_{st} = 0.037\ 6$)极低,而梁子湖与淤泥湖之间的遗传分化水平相对较高($F_{st} = 0.073\ 3$)。关于团头鲂人工繁殖群体遗传多样性的报道方面,边春媛等^[12]采用 mtDNA-loop 区段的 PCR-RFLP 方法对采自天津市蓟县、宁河县以及山西省太原市的 3 个人工繁殖群体共 136 尾团头鲂进行遗传多样性分析,结果显示蓟县和太原 2 个群体所有个体间没有差异,只有 1 种单倍型,宁河县群体 46 尾鱼中也仅存 2 种单倍型,说明这 3 个人工繁殖群体的遗传多样性很低。唐首杰等^[13]采用线粒体 DNA 控制区和 COI 基因序列的联合分析,研究了团头鲂 3 类遗传生态群体(包含 4 个野生群体、2 个驯养群体和 1 个选育良种“浦江 1 号”群体)的遗传多样性和遗传分化情况,选育群体较低的遗传多样性表明人工选择对种群遗传结构影响巨大。

1.4 基因组学

21 世纪,第二代高通量测序技术的发展为基因组学研究带来了革命性的变化,主要表现在功能基因资源发掘方面。Gao 等^[14]采用新一代高通量测序技术 454 GS FLX Titanium 对团头鲂不同群体家系中不同生长表现性状个体混合组织样本的转录组进行了测序,获得团头鲂 unigenes 共 100 477 条,包括 26 802 个 contigs 和 73 675 条 singlets。通过与斑马鱼的蛋白质组序列比对,获得了团头鲂 unigenes 的 GO 分类信息,有 266 486 条归入分子功能,140 785 条归入生物学过程,130 135 条归入细胞内定位。根据 KEGG 注释结果,可将 unigenes 划分为 150 种信号通路。这些转录组资源为团头鲂功能基因的研究奠定了良好基础。基于获得的基因资源,团头鲂一系列功能基因的 cDNA 全长序列被克隆获得,包括生长性状相关基因,如生长激素受体(growth hormone receptor, *GHR1* 和 *GHR2*),胰岛素样生长因子(insulin-like growth factor, *IGF-I* 和

IGF-II), 肌肉生长抑制素(myostatin, *MSTN a* 和 *MSTN b*)等^[15]; 免疫相关基因, 如热激蛋白 90 基因(heat shock protein 90, *Hsp90α* 和 *Hsp90β*)^[16], 主要组织相容性复合体(major histocompatibility complex, *MHC IIA* 和 *MHC IIB*)^[17], 肝脏表达抗菌肽(liver-expressed antimicrobial peptide, *LEAP-1* 和 *LEAP-2*)^[18], 趋化因子受体(chemokine receptor, *CXCR4b*)^[19], β 防御素(β -defensin)^[20]等; 摄食相关基因, 如生长激素释放肽(ghrelin), 胆囊收缩素(cholecystokinin, CCK), 神经肽 Y (neuropeptide Y, NPY)等^[21]; 繁殖相关基因, 如 *Kiss* 基因(Kisspeptin)及其受体 *Kissr* 基因(Kiss receptor)^[22], 精子发生相关 4 基因(spermatogenesis associated 4, *SPATA4*)^[23]等; 以及调节心肌肌肉收缩的心肌肌钙蛋白 T (cardiac troponin T)^[24]、过氧化物酶体增殖物激活受体(peroxisome proliferator-activated receptor r, *PPARr*)^[25]等基因。研究学者也进一步通过基因定量表达分析了以上基因在团头鲂生长、繁殖、抗病抗逆等性状方面的调控作用^[15-25]。

随着分子生物学技术的发展, 21 世纪常用的分子标记主要包括 AFLP、SSR 和 SNP 标记。在团头鲂分子标记研究方面, Rao 等^[26]采用 64 对 AFLP 引物组合, 扫描了梁子湖、鄱阳湖和淤泥湖 3 个团头鲂群体的雌雄基因池, 共获得了 4 789 条扩增片段, 遗憾的是没有筛选到雌雄特异性的标记。Li 等^[27]和 Tang 等^[28]分别采用构建微卫星富集文库法和 PCR 扫描法筛选出 9 个和 10 个多态性的 SSR 标记。Gao 等^[14]采用 454 高通量测序方法, 获得 4 952 条微卫星序列, 开发出 116 个多态性的 SSR 标记, 并获得高质量的 cSNP 位点 25 697 个, indels 位点 23 287 个。这些标记为团头鲂分子育种奠定了良好基础。

2 遗传改良研究

2.1 杂交育种

杂交(hybridization)是被广泛采用的育种手段。杂交的主要目的在于获得杂种优势, 并通过杂交选育新品种或新品系。目前, 有关团头鲂杂交育种的报道包括种间杂交、属间杂交和亚科间杂交。

在种间杂交方面, 已有的研究主要针对对鲂属团头鲂、三角鲂(*M. terminalis*)和广东鲂(*M. hoff-*

manni)这 3 个种之间的杂交, 但尚未得到杂种优势明显的杂交子代。谢刚等^[29]研究了杂交鲂(广东鲂♀×团头鲂♂)及其亲本的主要形态性状, 发现杂交鲂第一代的形态性状大多数介于父母本之间, 主要可数性状和可量性状有些偏近父本, 有些偏近母本, 而有些则介于父母本之间。进一步的实践表明, 杂交鲂第一代的成活率偏高, 且可育, 其肉质近似广东鲂, 某些生理特性如耐低氧、耐操作和运输等均优于广东鲂, 但从生长对比试验结果初步看出杂交一代的生长速度还慢于团头鲂, 期望的杂种生长优势不大明显。杨怀宇等^[30]采用聚类分析、主成分分析和判别分析对团头鲂、三角鲂及其正反杂交 F_1 的比例性状和框架参数进行分析, 探讨了亲本形态性状在子代中的遗传传递情况。结果显示, 正反杂交 F_1 形态都表现出较多的母性遗传特征, 但三角鲂母本对杂交 F_1 遗传特征的影响强于团头鲂母本。

在属间杂交方面, 顾志敏等^[31]开展了翘嘴红鲌(*Erythroculter ilishaeformis*)(♀)×和团头鲂(♂)杂种 F_1 的形态和遗传分析, 结果表明, 翘嘴红鲌(♀)和团头鲂(♂)间具有良好的亲和力, 杂交受精率、孵化率均达到 90% 以上; 翘嘴红鲌(♀)和团头鲂(♂)杂种 F_1 的多数可数可量性状表现为中间型; 进一步对框架参数的聚类 and 判别分析显示, 杂种 F_1 的染色体数(2n)为 48, 核型公式为 $18m + 26sm + 4st$ (NF=92), 杂种 F_1 大部分 RAPD 扩增条带能在亲本中找到, 有的仅来自父本, 有的仅来自于母本, 说明杂种 F_1 为二倍体杂种; 杂种 F_1 与母本的相对遗传距离为 0.432 7, 而与父本的遗传距离为 0.231 2, 前者大于后者, 表明杂种 F_1 与两亲本的遗传差异不是对等的, 而是偏向父本一方。金万昆等^[32]对团头鲂(♀)和翘嘴红鲌(♂)杂种 F_1 的含肉率、肌肉营养成分以及蛋白质的 18 种氨基酸进行了测定分析, 结果表明该杂种的含肉率、蛋白质含量、脂肪含量、氨基酸含量等许多指标明显高于作为对比的几种经济鱼类。因此杂种 F_1 可考虑作为一个新的养殖对象进行开发。

在亚科间杂交方面, 目前已在框鳞镜鲤(*Cyprinus carpio* var. *specularis*)(♀)与团头鲂(♂)、散鳞镜鲤(*C. carpio* L. *mirror*)(♀)与团头鲂(♂)以及丁鲮(*Tinca tinca*)(♀)与团头鲂(♂)这 3 个杂交组合获得了杂种 F_1 ^[33-36], 但杂交种的养殖潜力尚需要进一步的研究才能确认。

2.2 选择育种

选择育种是育种工作的一个最基本的手段。在鱼类生长发育的各个阶段,可以有目的地选择具有优良性状的个体,淘汰品质不良的个体,这种方法可以避免由于鱼类人工繁殖所产生的近亲交配而引起的退化现象。

团头鲂选择育种研究可追溯至20世纪80年代中期,以李思发教授为核心的上海水产大学水产种质资源研究室科研团队,从1985年开始,以湖北省公安县淤泥湖野生团头鲂为基础群体,采用群体选育与生物技术相结合方法,历经16 a(6代)的高强度选育,育成世界上首例草食性鱼类良种——团头鲂“浦江1号”,该良种生长速度比原种提高了30%,体形优美,遗传性状十分稳定^[37]。2000年,经中国水产原、良种审定委员会审定,农业部审核公布为适宜推广的优良品种。

以分子标记为核心的现代分子育种技术大幅提升了育种的效率和准确性。在提高选择效率、改善品质、增强品种抗逆性方面,分子育种发挥了重要作用。从2008年开始,以现代农业产业技术体系—国家大宗淡水鱼类产业技术体系团头鲂种质资源与育种岗位为依托,岗位专家王卫民教授成立了团头鲂种质资源与育种研究团队,以团头鲂天然分布群体梁子湖、淤泥湖和鄱阳湖野生亲本作为基础选育群体,开展团头鲂分子育种技术体系及高产抗逆优良品种的培育和推广研究。首次在团头鲂建立了微卫星家系亲子鉴定技术,采用50个母系和42个父系半同胞家系,评估出团头鲂20月龄时体质量、体长、全长和体高的遗传力分别为0.65,0.53,0.53,0.50,各生长性状之间都具有较高的遗传相关性^[38]。采用3个群体自交及群体间杂交的方式,评估了团头鲂天然群体间的生长性状杂种优势,发现淤泥湖团头鲂♀与鄱阳湖团头鲂♂的杂交子代具有明显的生长优势,并采用微卫星标记评估了亲本群体遗传多样性与子代生长性状的相关性,发现存在显著的正相关($P<0.05$)^[39]。以3个种群的团头鲂为亲本,用完全双列杂交方法建立全同胞家系,通过配合力和微卫星分子标记分析,初步预测子代生长性状最佳的组合为梁子湖团头鲂作为父本和淤泥湖团头鲂作为母本^[40],并采用混合家系遗传参数估计法对6月龄团头鲂体长和体质量的遗传参数和育种值进行估计^[41]。目前,研究团队已选育出生长

性状和抗病能力较强的优良家系。刘肖莲^[15]筛选到团头鲂生长性状相关联的微卫星分子标记4个,并获得了生长性状相关的优势基因型和劣势基因型。

2.3 雌核发育育种

雌核发育(gynogenesis)是单倍体育种的主要途径之一,属于“染色体组工程”(chromosome set engineering)的范畴。鱼类雌核发育在水产养殖上具有极其重要的应用价值,在鱼类育种工作和遗传学研究中,诱导雌核发育可用来加快品种、种群等选育系的形成,数量性状遗传分析和基因定位等^[42]。

邹曙明等^[43]对团头鲂选育系三龄鱼和二龄鱼进行了人工雌核发育(抑制第2次成熟分裂)的研究,利用UV照射遗传失活的鲤鱼精子诱导,采用冷休克方法,抑制团头鲂第二极体排出;探索了适合团头鲂二龄及三龄鱼卵的休克温度、起始时间和持续时间,结果发现:二龄鱼和三龄鱼诱导起始时间均在受精后3 min效果最好,而在休克温度和持续时间上稍有差异,其中三龄鱼在0~2℃冷休克处理30 min、二龄鱼在4~6℃冷休克处理20 min效果较佳。张新辉等^[44]采用微卫星标记评估了抑制第二极体雌核发育个体的遗传多样性,表明雌核发育个体的遗传物质均来自母本,没有父本的遗传物质渗入,抑制第二极体并不能互动偶尔纯和性较高的个体,但具有与母本较高的遗传同质性,可作为良好的育种材料。

此外,在多倍体育种、细胞核移植育种和转基因育种方面,学者们都做了一些相关的试验性研究。如在多倍体育种方面,Zou等^[45]通过热休克抑制团头鲂的第一次卵裂,获得了团头鲂人工同源四倍体奠基群体,同源四倍体奠基群体的部分母本和全部父本达到了性成熟,并通过四倍体自繁后与二倍体进行倍间杂交获得了大量的四倍体 F_1 和正反倍间杂交三倍体^[46]。与此同时,采用种间远缘杂交和物理诱导(热休克)相结合的方式,建立了团头鲂♀×三角鲂♂异源四倍体奠基群体^[47],还通过异源四倍体雄鱼与团头鲂二倍体雌鱼交配获得了正常的异源“倍间”交三倍体。在细胞核移植育种方面,严绍颐等^[48]采用细胞核移植的方法,由草鱼(*Ctenopharyngodon idella*)囊胚细胞和团头鲂去核卵配合而成了一种杂种鱼。齐福印等^[49]获得了不同亚科间的鳊(*Hypophthalmichthys nobilis*)细胞核与团头

鲢细胞质配合的核质杂种鱼—鳙团移核鱼。在转基因育种方面,国内外仅有吴婷婷等^[50]报道了人生长激素基因在团头鲂中的整合和表达,采用显微注射方法,将带有小鼠 MT-1 基因启动顺序与人生长激素 hGH 基因顺序重组的线状 DNA 片段,注入团头鲂的受精卵,获得成活的实验鱼。经斑点、Southern 杂交、Northern 杂交、放射免疫和酶联等方法检测,表明外源基因在受体鱼中得到整合、转录、翻译和表达,并具促生长效应。转基因雌鱼和雄鱼有性繁殖所获得的子鱼带有外源基因,表明外源基因能通过性细胞传递给子代,并仍具促生长效应。

3 团头鲂种业发展的思考

3.1 种质资源的保护和合理利用

团头鲂的自然分布区域十分狭窄,因此进行中国团头鲂种质资源的全面调查和监测,掌握种质资源的总体情况,是制定种质保护计划的基础。而从分子群体遗传学的角度,采用可靠的分子遗传标记如 SSR、AFLP、SNP 等对团头鲂天然群体、养殖群体及遗传改良群体的遗传多样性、群体遗传结构及起源分化等进行全面评估,可更好地指导种质资源监测和保护工作。保护团头鲂繁殖、生长和进化的原栖息地,对于已遭到破坏的水域,应采取积极有效的措施进行生态修复,逐渐恢复该水域生态系统的天然特性,同时还应减少对野生资源的经济利用,恢复天然种质资源特性。同时,建立团头鲂人工种质资源库或原种保护基地,并将野生遗传资源异地活体保存于其中,包括活体保存,种质超低温保存,如基因保存、配子保存等,以达到保护种质资源目的。此外,应该建设一批标准化、规模化、集约化、机械化的优势种子生产基地,为全国团头鲂养殖户提供优质苗种,避免养殖户自己无序生产繁殖。

3.2 养殖品种的进一步遗传改良

虽然目前已有生长速度优良的浦江 1 号团头鲂养殖品种,但一方面由于养殖环境的恶化,鱼类疾病的危害,养殖户对抗病抗逆的团头鲂养殖品种有了一定需求;另外一方面,随着基因组技术、体细胞核移植和干细胞技术的不断完善以及生殖、性别、生长、抗病、耐寒和耐低氧这些重要经济性状相关基因的鉴定和功能分析,水产动物的遗传改良研究已开始步入分子设计育种研究的新时代^[51],有望通过采用先进的育种技术手段培育更为优良的高产、优

质、抗病抗逆强的团头鲂养殖新品种,为团头鲂种业的可持续发展做出贡献。

参 考 文 献

- [1] 李思发,蔡完其,周碧云. 团头鲂种群间的形态差异和生化遗传差异[J]. 水产学报,1991,15(3):204-211.
- [2] 曾聪,阎里清,高泽霞,等. 梁子湖、鄱阳湖和淤泥湖团头鲂的形态学比较研究[J]. 华中农业大学学报,2011,31(1):88-93.
- [3] MAYR E, LINSLEY E G, USINGER R L. Methods and principles of systematic zoology[M]. New York: McGraw Hill, 1953.
- [4] 屈长义,冯建新,张芹,等. 伊河团头鲂主要形态学性状研究[J]. 河南农业,2013(1):47-48.
- [5] 管瑞光,宋峥. 草鱼、团头鲂染色体组型的分析比较[J]. 遗传学报,1979,6(2):205-211.
- [6] 李渝成,李康,周敦. 中国鲤科鱼类染色体组型的研究 I. 鳊亚科 10 种鱼的染色体组型[J]. 遗传学报,1983,10(3):216-222.
- [7] 尹洪滨,范兆廷,孙中武,等. 团头鲂核型与 DNA 含量分析研究[J]. 水产杂志,1995,8(1):22-26.
- [8] ZHU D M, YANG K, WANG W M, et al. Establishment and characterization of a fin cell line from blunt snout bream, *Megalobrama amblycephala* [J]. Fish Physiology and Biochemistry, 2013, 39(6):1399-1410.
- [9] 张德春. 淤泥湖和梁子湖团头鲂遗传多样性的研究[J]. 三峡大学学报:自然科学版,2001,23(3):282-284.
- [10] 李弘华. 淤泥湖、梁子湖、鄱阳湖团头鲂 mtDNA 序列变异及遗传结构分析[J]. 淡水渔业,2008,38(4):63-65.
- [11] 李杨. 团头鲂三个野生群体的遗传结构分析及遗传图谱的构建[D]. 武汉:华中农业大学图书馆,2010:46-63.
- [12] 边春媛,董仕,谭书贞. 3 个群体团头鲂 mtDNA D-loop 区段的限制性片段长度多态性分析[J]. 大连水产学院学报,2007,22(3):175-179.
- [13] 唐首杰,李思发,蔡完其. 团头鲂野生、驯养、选育 3 类遗传生态群体遗传变异的线粒体 DNA 分析[J]. 中国水产科学,2011,18(3):483-492.
- [14] GAO Z, LUO W, LIU H, et al. Transcriptome analysis and SSR/SNP markers information of the blunt snout bream (*Megalobrama amblycephala*) [J]. PLoS ONE, 2012, 7(8): e42637.
- [15] 刘肖莲. 翘嘴鲌与团头鲂微卫星标记的应用及分子育种基础研究[D]. 武汉:华中农业大学图书馆,2012:59-66.
- [16] DING Z, WU J, SU L, et al. Expression of heat shock protein 90 genes during early development and infection in *Megalobrama amblycephala* and evidence for adaptive evolution in teleost [J]. Developmental & Comparative Immunology, 2013, 41(4): 683-693.
- [17] LUO W, ZHANG J, WEN J, et al. Molecular cloning and expression analysis of major histocompatibility complex class I,

- IIA and IIB genes of blunt snout bream (*Megalobrama amblycephala*) [J]. Developmental and Comparative Immunology, 2014, 42(4): 169-173.
- [18] LIANG T, JI W, ZHANG G R, et al. Molecular cloning and expression analysis of liver-expressed antimicrobial peptide 1 (*LEAP-1*) and *LEAP-2* genes in the blunt snout bream (*Megalobrama amblycephala*) [J]. Fish Shellfish Immunology, 2013, 35(2): 553-563.
- [19] ZHANG J, WEI X L, CHEN L P, et al. Sequence analysis and expression differentiation of chemokine receptor *CXCR4b* among three populations of *Megalobrama amblycephala* [J]. Developmental and Comparative Immunology, 2013, 40(2): 195-201.
- [20] LIANG T, WANG D D, ZHANG G R, et al. Molecular cloning and expression analysis of two β -defensin genes in the blunt snout bream (*Megalobrama amblycephala*) [J]. Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology, 2013, 166(1): 91-98.
- [21] PING H C, FENG K, ZHANG G R, et al. Ontogeny expression of ghrelin, neuropeptide Y and cholecystokinin in blunt snout bream, *Megalobrama amblycephala* [J]. Journal of Animal Physiology and Animal Nutrition, 2013, DOI: 10.1111/jpn.12084.
- [22] 温久福, 高泽霞, 罗伟, 等. 团头鲂性腺发育不同时期组织学观察及 *Kiss2/Kiss2r* 基因表达分析[J]. 南方水产科学, 2013, 9(3): 44-50.
- [23] 韦新兰, 张杰, 陈丽萍, 等. 团头鲂 SPATA4 基因的分子克隆及表达分析[J]. 华中农业大学学报, 2013, 32(3): 99-104.
- [24] CHEN L P, ZHANG J, WEI X L, et al. *Megalobrama amblycephala* cardiac troponin T variants: molecular cloning, expression and response to nitrite [J]. Gene, 2013, 527(2): 558-564.
- [25] LI S, GU L Y, WANG W, et al. *PPAR γ* , an important gene related to lipid metabolism and immunity in *Megalobrama amblycephala*: cloning, characterization and transcription analysis by GeNorm [J]. Gene, 2013, 512(2): 321-330.
- [26] RAO H, DENG J, WANG W, et al. An AFLP-based approach for the identification of sex-linked markers in blunt snout bream, *Megalobrama amblycephala* (Cyprinidae) [J]. Genetics and Molecular Research, 2012, 11(2): 1027-1031.
- [27] LI W T, LIAO X L, YU X M, et al. Isolation and characterization of polymorphic microsatellite loci in Wuchang bream (*Megalobrama amblycephala*) [J]. Molecular Ecology Notes, 2007, 7(5): 771-773.
- [28] TANG S J, LI S F, CAI W Q. Development of microsatellite markers for blunt snout bream *Megalobrama amblycephala* using 5'-anchored PCR [J]. Molecular Ecology Resources, 2009, 9(3): 971-974.
- [29] 谢刚, 叶星, 庞世勋, 等. 杂交鲂(广东鲂♀ × 团头鲂♂)及其亲本主要遗传性状的比较研究[J]. 湖北农学院学报, 2002, 22(4): 330-332.
- [30] 杨怀宇, 李思发, 邹曙明. 三角鲂与团头鲂正反杂交子一代的遗传性状[J]. 上海水产大学学报, 2002, 11(4): 305-309.
- [31] 顾志敏, 贾永义, 叶金云, 等. 翘嘴红鲌母本 × 团头鲂父本杂种子一代的形态特征及遗传分析[J]. 水产学报, 2008, 32(4): 533-544.
- [32] 金万昆, 杨建新, 高永平, 等. (团头鲂♀ × 翘嘴红鲌♂)杂种 F1 的含肉率、肌肉营养成分及氨基酸含量[J]. 淡水渔业, 2006, 36(1): 50-51.
- [33] 金万昆, 朱振秀, 王春英, 等. 框鳞镜鲤(♀)与团头鲂(♂)杂交及其杂种 F1 的形态特征[J]. 淡水渔业, 2003, 33(5): 16-18.
- [34] 金万昆, 朱振秀, 王春英, 等. 散鳞镜鲤(♀)与团头鲂(♂)亚种间杂交获高成活率杂交后代[J]. 中国水产科学, 2003, 10(2): 159.
- [35] 马波, 金万昆. 散鳞镜鲤团头鲂及其杂交子一代肌肉营养成分的比较[J]. 水产学杂志, 2004, 17(2): 76-78.
- [36] ZOU S, LI S, CAI W, et al. Ploidy polymorphism and morphological variation among reciprocal hybrids by *Megalobrama amblycephala* × *Tinca tinca* [J]. Aquaculture, 2007, 270(1/2/3/4): 574-579.
- [37] LI S, CAI W. Genetic improvement of the herbivorous blunt snout bream (*Megalobrama amblycephala*) [J]. NAGA, 2003, 26(1): 20-23.
- [38] LUO W, ZENG C, DENG W, et al. Genetic parameter estimates for growth-related traits of blunt snout bream (*Megalobrama amblycephala*) using microsatellite-based pedigree [J]. Aquaculture Research, 2013, DOI: 10.1111/are.12133.
- [39] LUO W, ZENG C, YI S, et al. Heterosis and combining ability evaluation for growth traits of blunt snout bream (*Megalobrama amblycephala*) when crossbreeding three strains [J]. Chinese Science Bulletin, 2014, DOI: 10.1007/s11434-014-0115-y.
- [40] 曾聪, 张耀, 曹小娟, 等. 团头鲂 3 个地理种群杂交效果的配合力和微卫星标记预测[J]. 水产学报, 2012, 36(6): 809-814.
- [41] 曾聪. 团头鲂生长相关性状的形态和遗传分析[D]. 武汉: 华中农业大学图书馆, 2012: 45-54.
- [42] 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.
- [43] 邹曙明, 李思发, 蔡完其, 等. 团头鲂良种雌核发育群体的建立及其遗传变异[J]. 水产学报, 2001, 25(4): 311-316.
- [44] 张新辉, 夏新民, 罗伟, 等. 团头鲂雌核发育后代的微卫星标记分析[J]. 华中农业大学学报, 2012, 31(6): 737-743.
- [45] ZOU S, LI S, CAI W, et al. Establishment of fertile tetraploid population of blunt snout bream (*Megalobrama amblycephala*) [J]. Aquaculture, 2004, 238(1/2/3/4): 155-164.
- [46] LI S F, ZOU S M, CAI W Q, et al. Production of interploid triploid by 2n × 4n blunt snout bream (*Megalobrama amblycephala*) and their first performance data [J]. Aquaculture Research, 2006, 37(4): 373-379.
- [47] ZOU S, LI S, CAI W, et al. Induction of interspecific allo-tetra-

ploids of *Megalobrama amblycephala* ♀ × *Megalobrama terminalis* ♂ by heat shock [J]. *Aquaculture Research*, 2008, 39 (12): 1322-1327.

[48] 严绍颐, 陆德裕, 杜森, 等. 硬骨鱼类的细胞核移植—IVa, 不同亚科间的细胞核移植—由草鱼细胞核和团头鲂细胞质配合而成的核质杂种鱼[J]. *生物工程学报*, 1985, 1(4): 15-26.

[49] 齐福印, 许桂珍. 草鱼与青鱼、鳊鱼与团头鲂之间的细胞核移植[J]. *中国兽医学报*, 1994, 14(3): 242-246.

[50] 吴婷婷, 杨弘, 董在杰, 等. 人生长激素基因在团头鲂和鲤中的整合和表达[J]. *水产学报*, 1994, 18(4): 284-289.

[51] 桂建芳, 朱作言. 水产动物重要经济性状的分子基础及其遗传改良[J]. *科学通报*, 2012, 57(19): 1719-1729.

Research advances on germplasm resources and genetic improvement of blunt snout bream (*Megalobrama amblycephala*)

GAO Ze-xia^{1,2} WANG Wei-min^{1,2} JIANG En-ming³ CHEN Bo-xiang¹

1. College of Fisheries/Key Labortary of Agricultural Animal Genetics, Breeding and Reproduction of Ministry of Education/Key Labortary of Freshwater Animal Breeding, Ministry of Agriculture, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China;
2. Freshwater Aquaculture Collaborative Innovation Center of Hubei Province, Wuhan 430070 China;
3. Hubei Bai Rong Improved Aquatic Seed CO., LTD, Huanggang 438800, China

Abstract Blunt snout bream (*Megalobrama amblycephala*) is an herbivorous freshwater fish native to China and has been recognized as a main aquaculture species in the Chinese freshwater polyculture system with high economic value. However, as a consequence of fast domestication, over-fishing and water pollution, germplasm resources of *M. amblycephala* are under threat of recession. It is urgent to study its germplasm resources and genetic improvement. The present paper summarized the major results in studies on morphology, cytogenetics, molecular population genetics and genomics of *M. amblycephala*, as well as the progress on its genetic improvement through hybridization, selective breeding and gynogenesis techniques, which would offer the basic resources for the sustainable development of *M. amblycephala* seed industry.

Key words *Megalobrama amblycephala*; germplasm resources; genetic improvement; seed industry; development

(责任编辑:边书京)