

DOI: 10.11964/jfc.20231214280

· 综述 ·

中国淡水重要养殖鱼类抗病和抗逆性状育种研究进展

刘永新^{1,2*}, 邵长伟³, 郑先虎⁴

1. 中国水产科学研究院长江水产研究所, 湖北 武汉 430223; 2. 中国水产科学研究院, 北京 100141; 3. 中国水产科学研究院黄海水产研究所, 山东 青岛 266071; 4. 中国水产科学研究院黑龙江水产研究所, 黑龙江 哈尔滨 150076

摘要: 中国淡水鱼类种质资源极为丰富、种类数量繁多, 是水产动物优质蛋白供给的重要组成部分。病害频发与逆境胁迫严重影响了淡水养殖鱼类的生长、发育及繁殖, 限制了淡水养殖业的健康可持续发展。深入开展抗病和抗逆性状的遗传育种研究, 培育具有优异抗性性能的淡水主养鱼类新品种是破解当前双重约束的有效途径。本文综述了淡水重要养殖鱼类抗病和抗逆优良品种培育的基本现状, 总结了1996—2023年具有抗病或抗逆性状淡水主养鱼类新品种审定情况, 介绍了育成的代表性新品种拥有的抗性性能指标、采取的技术路线和实际的育种成效。聚焦抗病、抗寒、耐低氧、耐低温和耐盐碱5类性状, 回顾了其在遗传参数精准评估、性状连锁标记挖掘和分子调控机制解析等方面的主要研究进展, 结合当前我国淡水主要养殖鱼类抗病和抗逆的研究现状与国内外先进典型案例, 提炼了拥有优异抗性性能的新品种培育进程偏缓、表型性状高通量测定技术研发滞后、性状遗传基础和调控机制解析深度不足、兼顾多个性状的品种选育与产业化应用薄弱等目前育种研究存在的突出问题, 提出了开展淡水主养鱼类种质资源高效保存与挖掘利用、抗病抗逆性状的遗传机理与分子调控解析、具有优异抗性性能的新品种培育与种质创制、新品种亲本维持与示范推广等四项研究任务, 以期为我国淡水重要养殖鱼类抗性性状育种研究提供基础资料和借鉴参考。

关键词: 鱼类; 淡水养殖; 抗病; 抗逆; 育种研究

淡水养殖是利用池塘、湖泊、水库、河沟与稻田等内陆水域, 开展饲养和繁殖水产经济动物与水生经济植物的生产过程。作为水产养殖的重要组成部分, 2022年中国淡水养殖产量3 289万t, 占水产养殖产量的59%, 占淡水产品总量的96%^[1]。淡水养殖鱼类是中国水产养殖业良性发展的有机载体和重要支撑。2022年中国水产养殖鱼类产量2 902万t, 其中, 淡水养殖鱼类2 710万t, 占养殖鱼类总产量的93%。淡水养殖鱼类长期以来以相对稳定和低廉的价格为国民提供了大量高效、低价的动物蛋白, 适合普通消费者的承受能力, 为解决城乡居民吃鱼难、保障优质动物蛋白供给和提高全民营养健康水平做出了重要

通信作者: 刘永新, 研究员, 现任中国水产科学研究院国际合作处处长。从事渔业科研管理、水产遗传育种与健康养殖研究。主导农业农村部《“十三五”渔业科技发展规划》等科技规划, 主笔科技部《面向2035年国家中长期科技发展规划-渔业现代化专题战略》等研究报告; 策划重大科技计划与重点专项建议, 参与编制了国家重点研发计划《蓝色粮仓科技创新》《海洋农业与淡水渔业科技创新》等重点专项、《农业生物育种》重大专项的实施方案。编写报告建议60余篇, 发表学术论文40余篇, 主编专著1部、参编专著3部, 获授权专利5项。E-mail: liuyx@cafs.ac.cn



资助项目: 国家现代农业产业技术体系专项(CARS-45); 中国水产科学研究院基本科研业务费(2023TD36)

收稿日期: 2023-08-17
修回日期: 2024-01-08

文章编号:
1000-0615(2025)02-029101-18
中图分类号: S 917.4
文献标志码: A

作者声明本文无利益冲突

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



贡献^[2]。鉴于淡水养殖改变了世界蛋白质供应格局, 具有其他动物养殖业无法比拟的生态效率和资源综合利用效率, 被世界著名生态经济学家“莱斯特·布朗”称为是中国对世界的两大贡献之一。

淡水鱼类种质资源是保障淡水养殖业发展的重要物质基础。据不完全统计, 我国现有淡水鱼类 1 050 种, 隶属于 18 目 52 科 294 属, 涵盖圆口纲 (Cyclostomata)、软骨鱼纲 (Chondrichthyes)、软骨硬鳞亚纲 (Chondrostei) 和硬骨鱼纲 (Osteichthyes)^[3-6]。硬骨鱼类数量最多, 总计 15 目 49 科 1 037 种, 其中, 鲤形目 (Cypriniformes) 6 科 170 属 740 种为最多, 占总数的 71.4%; 其次为鲈形目 (Perciformes) 12 科 51 属 110 种和鲇形目 (Siluriformes) 10 科 27 属 110 种, 合计占总数的 21.2%; 之后为鲑形目 (Salmoniformes) 6 科 17 属 32 种, 占总数的 3.1%; 剩余鲉形目 (Scorpaeniformes) 等共计 11 目 15 科 45 种, 占总数的 4.3%。按主要养殖种类来看, 列入 2023 年中国渔业统计年鉴中的淡水主养鱼类有 25 种^[1], 青鱼 (*Mylopharyngodon piceus*)、草鱼 (*Ctenopharyngodon idella*)、鲢 (*Hypophthalmichthys molitrix*)、鳙 (*H. nobilis*)、鲤 (*Cyprinus carpio*)、鲫 (*Carassius auratus*)、鳊 (*Parabramis*) 和鲂 (*Megalobrama* sp.) 等鲤科鱼类合计产量 2 021 万 t, 占比达到淡水养殖鱼类总产量的四分之三。针对我国淡水主要养殖鱼类, 完成了鲤科鱼类^[7-12]、虹鳟 (*Oncorhynchus mykiss*)^[13]、泥鳅 (*Misgurnus anguillicaudatus*)^[14]、大口黑鲈 (*Micropterus salmoides*)^[15]、奥利亚罗非鱼 (*Oreochromis aureus*)^[16]、尼罗罗非鱼 (*O. niloticus*)^[17]、黄颡鱼 (*Pelteobagrus fulvidraco*)^[18-19]、斑点叉尾鲴 (*Ictalurus punctatus*)^[20-21]、长吻鮠 (*Leiocassis longirostris*)^[22]、黄鳝 (*Monopterus albus*)^[23]、鳊 (*Siniperca chuatsi*)^[24]、乌鳢 (*Channa argus*)^[25]、斑鳢 (*C. maculata*)^[25]、大银鱼 (*Protosalanx yalocranius*)^[26] 和暗纹东方鲀 (*Takifugu obscurus*)^[27] 等目标物种的基因组测序、组装和注释, 为重要经济性状的遗传机制解析和优良新品种培育提供了有力工具。

当前, 伴随着淡水养殖业的蓬勃发展, 病害频发、逆境胁迫和种质退化等因素成为制约其可持续发展的突出问题。以 2021 年为例, 中国因病害和污染造成的水产品经济损失共 20.8

亿元, 受病害和污染影响的养殖面积 130 432 hm²^[1]。抗病和抗逆性状遗传基础研究薄弱和育种新材料匮乏是限制淡水鱼类养殖发展的关键因素^[28-30]。因此, 解析抗性性状遗传基础, 创制具有优良抗性的鱼类新种质, 是破解当前淡水养殖产业困境的有效途径^[31-38]。本文介绍了中国重要淡水养殖鱼类拥有抗病和抗逆性状的品种培育现状, 综述了淡水主养鱼类抗病和抗逆两类性状的遗传基础和调控机制解析主要进展, 提出了今后淡水养殖鱼类抗性性状遗传改良的发展方向与重点任务, 为建立适合我国国情的淡水鱼类抗性良种创制技术体系提供基础科学支撑, 并为摆脱受病害和逆境双重约束的现状提供参考。

1 淡水养殖鱼类抗病和抗逆优良品种培育现状

针对我国主要淡水养殖鱼类对象, 聚焦病害和逆境两类目标性状, 依据不同物种自身特征与生存环境特点, 采用选择和杂交等传统育种技术, 结合分子标记辅助、雌核发育等现代生物技术开展了一系列优良品种的遗传改良研究, 培育出多个抗病或抗逆性状优良, 且兼具生长优势的淡水鱼类新品种, 在养殖生产实践过程中有效验证了生长性能, 创造了良好的经济和社会效益。

自 1996—2023 年水产新品种审定以来, 有 35 个淡水养殖鱼类新品种具有优良的抗病或抗逆性状, 占 283 个育成新品种总数的 12%。其中, 包括选育种 15 个、杂交种 12 个和引进种 8 个。不同年份间, 培育具有抗病或抗逆性状的淡水养殖鱼类新品种数量存在一定差异, 1996 年新品种最多, 为 15 个; 2003 年为 3 个; 1997 年等 12 个年份的数量最少, 为 1~2 个。从育种技术来看, 采用定向选育、混合选育、家系选育和群体选育等 4 项技术育成新品种 10 个, 占抗性新品种总数的 29%; 利用杂交、选择、回交和雌核发育等 4 项技术育成新品种 16 个, 占总数的 46%。异育银鲫 (*C. auratus gibelio*)“中科 5 号”是传统和现代育种技术联合应用的典范, 其为雌核发育、群体选育和分子标记辅助等 3 项技术相结合而育成。

淡水养殖鱼类抗性育种目标性状遗传改良

覆盖抗病、抗寒、耐低氧、耐低温和耐盐等 5 类性状。1996—2008 年培育品种拥有的抗性性状少有具体指标, 多为抗病和抗逆性强概括性描述。仅有 3 个品种具有细化参数, 如采用黑龙江鲤 (*C. carpio haematopterus*) 和荷包红鲤 (*C. carpio* var. *wuyuanensis*) 杂交产生的 F₁ 自交, 从分离的 F₅ 中获得一个携带抗寒因子、红色体色、全鳞的荷包红鲤, 再通过二代强化选育, 培育成的荷包红鲤抗寒品系其抗寒能力提高到 95%。在引进的德国镜鲤 (*C. carpio* var. *specularis germanensis*) 原种的基础上, 采用混合选育和家系选育形成的德国镜鲤选育系抗病力提高 25.6%, 抗寒力达到 96.3%^[39]。以原产于西非的萨罗罗非鱼 (*Sarotherodon melanotheron*) 为父本、“新吉富”罗非鱼 (GIFT, *O. niloticus*) 为母本, 经杂交获得 F₁ 再自交产生 F₂ 即为“吉丽”罗非鱼, 其耐盐性较好, 适合在 15~25 盐度水体中养殖。

2011—2018 年新品种改良的抗病和抗逆性状的遗传改良指标逐步量化与详实。聚焦具体病种的抵抗能力提升, 异育银鲫“中科 5 号”采用雌核生殖纯化、群体选育和分子标记辅助育种技术, 用兴国红鲤 (*C. carpio* var. *xingguonensis*) 精子刺激进行连续 10 代雌核生殖扩群选育而成, 其抗鲫疱疹病毒能力平均提高 12.6%、抗体表粘孢子虫病能力平均提高 21.0%。吉富罗非鱼“中威 1 号”采用家系选育和 BLUP 育种值评价技术, 每代根据估算育种值和家系背景按 1 雄配 2 雌方式设计亲本配对方案, 建立 85~115 个家系, 经连续 5 代选育而成, 该品种对链球菌引起的细菌性疾病敏感性降低, 死亡率比其他吉富罗非鱼降低约 14.0%。罗非鱼“壮罗 1 号”采用家系选育技术, 经连续 4 代选育而成, 在相同养殖条件下, 与普通吉富罗非鱼相比, 抗无乳链球菌 (*Streptococcus agalactiae*) 感染能力平均提高 25.6%, 养殖成活率平均提高 19.2%。锚定抗逆性状改良的指标进一步细化, 芦台鲂鲂的母本是经 6 代群体选育的团头鲂 (*M. amblycephala*) 后代, 父本为翘嘴红鲂 (*Erythroculter ilishaeformis*), 杂交获得的 F₁ 即为该品种, 水温 22~29 °C 时, 其临界窒息点含氧量为 0.36~0.48 mg/L, 比父母本均低。松浦红镜鲤以荷包红鲤抗寒品系 (♀) 和散鳞镜鲤 (*C. carpio* var. *specularis amurensis*, ♂) 杂交子 1 代自交后分离出来的橘红色个体为基础群, 经连续 6 代

群体选育而成, 与荷包红鲤抗寒品系相比, 该品种 1 龄鱼、2 龄鱼平均越冬成活率分别提高 9.27% 和 8.55%。

2 淡水主养鱼类抗病和抗逆性状遗传解析

中国淡水养殖鱼类抗病和抗逆性状主要分为抗病、抗寒、耐低氧、耐低温和耐盐等 5 类性状, 在相关性状的遗传参数评估和分子调控机制解析等方面具有良好的研究进展 (表 1)。

2.1 淡水主养鱼类抗病和抗逆性状遗传参数评估

在抗病毒性状遗传参数估计方面, 聚焦虹鳟传染性造血器官坏死病毒 (infectious haematopoidtic necrosis virus, IHNV) 抗病力的遗传参数估计, 利用 60 个全同胞家系采取贝叶斯动物阈模型和吉布斯抽样方法估计虹鳟 IHNV 抗病遗传力为 0.34, 以此为基础, 获得感染此病毒 90 日龄存活率超过 50% 的家系 8 个, 用于开展抗病品种培育^[40]。检测对虹鳟传染性胰腺坏死症 (infectious pancreatic necrosis, IPN) 的抵抗力, 将 58 个家系的 2278 尾个体进行人工感染, 对其中 488 尾抗性个体和 280 尾易感个体进行基因分型, 以死亡时间和二元生存率作为全基因组关联分析的表型, 采用贝叶斯 C 估计死亡时间和二元生存率的遗传力分别为 0.53 和 0.82, 表明整合基因组信息进行选择育种是加速 IPN 遗传改良有效的方式^[41]。对于抗鲤疱疹病毒选育, 利用黑龙江鲤不相关的亲本构建 1 龄的实验群体 2 个, 群体 1 的 1 500 尾个体和群体 2 的 1 200 尾个体用于感染疱疹病毒并测试抵抗力。群体 1 采用系谱、中密度和低密度 SNP 集合来估计遗传力、基于系谱的育种值和基因组育种值, 群体 2 利用系谱或低密度 SNP 集合获得上述 3 个遗传参数的估计值。2 个群体对于鲤疱疹病毒的遗传力估计值较高, 其范围为 0.42~0.96。与传统的基于系谱育种的效果相比, 群体 2 利用低密度 SNP 集合进行抗鲤疱疹病毒选育的预测准确率可提高 7%^[42]。针对草鱼呼肠孤病毒 (grass carp reovirus, GCRV), 选取 19 个母本和 22 个父本随机交配群体的 10 000 尾子代进行人工感染, 来自 128 个家系的 1311 尾子代存活, 选择其中 78 个全同胞家系的个体

表 1 不同年份代表性淡水养殖鱼类拥有抗性性状的新品种培育

Tab. 1 Cultivation of new variety for typical cultured freshwater fish possessed resistant traits in different year

| 年份 year | 序号 serial number | 品种 variety | 目标性状 objective trait | 类别 category | 育种技术 breeding technology |
|------------|---------------------|---------------|-------------------------|----------------|-----------------------------|
| 1996 | 1 | 兴国红鲤 | 抗逆性强 | 选育种 | 群体选育 |
| | 2 | 荷包红鲤 | | | |
| | 3 | 彭泽鲫 | | | |
| | 4 | 建鲤 | | | |
| | 5 | 荷包红鲤抗寒品系 | 抗寒 | | 杂交和群体选育 |
| | 6 | 德国镜鲤选育系 | 抗病、抗寒 | | 混合选育和家系选育 |
| | 7 | 福寿鱼 | 抗寒 | 杂交种 | 杂交 |
| | 8 | 丰鲤 | 抗病 | | |
| | 9 | 芙蓉鲤 | 耐低温 | | |
| | 10 | 尼罗罗非鱼 | 耐低氧 | 引进种 | |
| | 11 | 奥利亚罗非鱼 | | | |
| | 12 | 短盖巨脂鲤 | | | |
| | 13 | 道纳尔逊氏虹鳟 | 适盐性广 | | |
| | 14 | 德国镜鲤 | 耐低温 | | |
| | 15 | 散鳞镜鲤 | 抗病 | | |
| 1997 | 16 | 松浦鲤 | 抗寒 | 选育种 | 杂交、回交和雌核发育 |
| | 17 | 吉富品系尼罗罗非鱼 | 耐低氧 | 引进种 | |
| 2001 | 18 | 湘云鲤 | 抗病、耐低温和低氧 | 杂交种 | 杂交 杂交和定向选育 |
| | 19 | 湘云鲫 | | | |
| 2002 | 20 | 红白长尾鲫 | 耐低氧 | | |
| | 21 | 蓝花长尾鲫 | | | |
| 2003 | 22 | 松荷鲤 | 抗寒 | 选育种 | 杂交、雌核发育 |
| | 23 | 墨龙鲤 | 耐低氧 | | 选择 |
| 2005 | 24 | 乌克兰鳞鲤 | 耐低氧 | 引进种 | |
| 2006 | 25 | 津新鲤 | 抗寒 | 选育种 | 群体选育 |
| 2007 | 26 | 异育银鲫“中科3号” | 抗碘泡虫 | | 雌核生殖 |
| | 27 | 杂交黄金鲫 | 抗病力强 | 杂交种 | 远缘杂交 |
| 2008 | 28 | 松浦镜鲤 | 抗寒 | 选育种 | 混合选择 |
| 2009 | 29 | “吉丽”罗非鱼 | 耐盐 | 杂交种 | 杂交 |
| 2011 | 30 | 松浦红镜鲤 | 抗寒 | 选育种 | 群体选育 |
| 2012 | 31 | 芦台鲂鮈 | 耐低氧 | 杂交种 | 群体选育和杂交 |
| 2013 | 32 | 津新乌鲫 | 抗逆性强 | 杂交种 | 红细胞测量、流式细胞仪检测和杂交 |
| 2014 | 33 | 吉富罗非鱼“中威1号” | 抗细菌性疾病 | 选育种 | 家系选育和BLUP育种值评价 |
| 2017 | 34 | 异育银鲫“中科5号” | 抗鲫疱疹病毒 | 选育种 | 雌核生殖纯化、群体选育和分子标记辅助育种 |
| 2018 | 35 | 罗非鱼“壮罗1号” | 抗无乳链球菌 | | 家系选育 |

为对象, 采用动物模型估计草鱼抗 GCRV 的遗传力为 0.63 ± 0.11 , 属于高遗传力范畴; 卡方独立性检验表明, 11 个家系的 GCRV 抵抗力显著高于群体的平均水平, 结果证实开展草鱼抗 GCRV 的品种培育拥有较好的遗传基础^[43]。

在抗细菌病性状遗传参数估计方面, 以吉富罗非鱼抗病 F_5 的 42 个家系为材料人工注射感染无乳链球菌, 36 个和 22 个家系成活率高于对照组 F_0 和奥尼罗非鱼, 采用 BLUP 方法预测 42 个家系的抗病育种值范围为 $-0.158 \sim 0.086$,

有 20 个家系的抗病育种值低于 0.001, 表明吉富罗非鱼抗无乳链球菌选育需要多个世代方可取得遗传进展^[44]。对于嗜水气单胞菌 (*Aeromonas hydrophila*), 以团头鲂 27 个家系的 834 尾个体为实验材料进行感染, 将嗜水气单胞菌抵抗力作为一个二元性状, 即感染后 2 d 内死亡的个体标记为 0 而存活超过 2 d 的个体标记为 1, 利用 2 个域模型估计团头鲂抗嗜水气单胞菌的遗传力为 0.31 和 0.33, 属中等遗传力范畴; 而使用线性模型估计的遗传力则接近于 0, 不同分析模型获得的同一性状遗传力估计值差异化明显^[45]。利用长江水系 48 尾草鱼亲本进行繁殖产生的 1 200 尾 4 月龄个体, 在胸鳍基部人工注射嗜水气单胞菌攻毒 180 h, 存活时间按照小时计算, 采用约束极大似然法结合动物模型估计草鱼抗病存活时间遗传力为 0.059 7, 鉴于抗嗜水气单胞菌性状的低遗传力, 应当采用间接选育或分子标记辅助育种方式进行遗传改良^[46]。检测尼罗罗非鱼抗海豚链球菌 (*S. iniae*) 的能力, 将 143 个全同胞和父本半同胞家系分成 2 个群体, 平均每个家系 9 尾个体。群体 1 腹腔注射海豚链球菌进行感染后与群体 2 同池饲养, 经 45 d 养殖实验后, 感染群体 1 的累积死亡率达到 60% 而共栖群体 2 则为 6.4%。利用线形动物模型和父母本域模型获得群体 1 生存率的遗传力估计值分别为 0.42 ± 0.07 和 0.58 ± 0.09 , 表明可以通过选择育种的方式提升尼罗罗非鱼抗海豚链球菌能力。作为养殖过程的管理策略, 可以增加具有抗海豚链球菌性能的亲本数量从而降低因病害造成的生产损失^[47]。

此外, 利用鲤 92 个全同胞家系, 采用多元阈值模型联合分析抗嗜水气单胞菌、抗疱疹病毒和池塘生存率, 3 个性状的遗传力估计值分别为 0.04 ± 0.03 、 0.79 ± 0.14 和 0.34 ± 0.09 , 抗嗜水气单胞菌和抗疱疹病毒之间的遗传相关为 0.61 ± 0.29 , 池塘生存率与 2 个抗病性状之间的遗传相关水平较低。根据抗嗜水气单胞菌和池塘生存率的遗传力估计值, 鲤的 2 种抗病性状可以通过选择育种获得较好效果^[48]。

在抗逆性状遗传参数估计方面, 锚定耐低氧性状, 采用虹鳟 5 个父本和 5 个母本完全双列杂交构建 25 个全同胞家系, 在 252 和 254 日龄进行低氧耐受力试验, 采用编码法和反正弦变化法估计虹鳟耐低氧性状的遗传力为

0.35~0.50, 表明虹鳟的低氧耐受能力具有较高的遗传变异^[49]。在同一物种上, 采用 90 个母本和 98 个伪雄鱼父本产生的 1 320 尾子代用于低氧测试和 SNP 分型, 利用最优线性无偏预测、基因组最优线性无偏预测和贝叶斯模型获得虹鳟耐低氧的遗传力估计值范围为 0.22~0.28, 对于低氧耐受能力预测基因组选择准确性比系谱选择能够提高 11%^[50]。在其他物种, 通过低氧环境营造筛选出团头鲂低氧耐受力强和耐受性能差的系各 5 个, 每个家系 40 尾个体构建实验群体, 采用组内半同胞方差分析方法估计团头鲂耐低氧性状的遗传力为 0.31^[51]。以斑点叉尾鲂 15 个全同胞和半同胞家系的 1~2 月龄仔鱼为材料进行低氧耐受力测试, 获得耐低氧性状的父系组分和母系组分的遗传力估计值分别为 0.75 和 0.56^[52]。相关研究表明, 目标物种、采用模型、低氧处理时间和强度的不同均对耐低氧性状的遗传力估计值产生显著的影响。对于耐热性状, 利用长江水系草鱼 32 尾雌性和 23 尾雄性个体为亲本群体, 选择繁育子代 60 日龄幼鱼 800 尾用于 1~2 °C/12 h 的升温胁迫实验, 将耐热性作为耐高温性状的评定指标, 建立简化动物模型估计耐热性遗传力为 0.106, 属于低遗传力范畴^[53]。锁定同一性状, 以虹鳟 3 代 118 个混合半同胞家系 5 752 尾个体为材料开展由 10.0 °C 升温至 25.7 °C 的胁迫实验, 利用包含品系起源和混杂效应的扩展动物模型, 获得耐热性遗传力估计值为 0.41 ± 0.07 , 属于高遗传力范畴^[54]。研究对象与分析模型不同, 对于耐热性的遗传力估计值呈显著的差异化。对于耐低温性能, 利用尼罗罗非鱼 1 个父本同 2 个母本配组制备 80 个母系半同胞家系, 孵化后养殖 41~91 d 的仔鱼用于低温胁迫实验, 温度降低过程为 48 h 内由 16 °C 降至 11 °C, 再 1 °C/d 由 11 °C 降至 8 °C。以死亡温度和耐低温时长作为反映抗寒能力的性状, 利用动物模型估计两个性状的遗传力分别为 0.09 ± 0.19 和 0.08 ± 0.17 。此外, 死亡温度和耐低温时长的共同环境效应估计值为 0.33 ± 0.10 和 0.27 ± 0.09 。由此可见, 尼罗罗非鱼耐低温性能的遗传参数估计应当同时包含直接加性效应和共同环境效应^[55]。

2.2 淡水主养鱼类抗病性状遗传分析

在抗病毒分子标记连锁分析方面, 以草鱼为主通过鉴定维甲酸诱导基因蛋白 I (retinoic

acid-inducible gene- I , *RIG- I*) 5'空白区、内含子和单核苷酸多态性 (single nucleotide polymorphisms, SNPs) 结构特征, 通过感染实验鉴定与 GCRV 抗性/敏感紧密连锁的 SNP, 发现 -780 C/T、4731 C/T、4945 A/G、8461 C/T 和单倍型 3428A-3432G 与性状表型显著相关。验证实验表明, -780 基因型 CC、4731 基因型 CC 和 4945 基因型 AA 个体的累积死亡率显著低于 -780 基因型 TT、4731 基因型 TT 和 4945 基因型 GG 个体^[56]。针对同一个基因, 在启动子和内含子区域 8 共发现 5 个插入-缺失突变, 通过攻毒实验发现 -740 和 6804 插入-缺失突变与 GCRV 的抗性/易感性状紧密相关, 进一步实验分析表明, -740 位点的插入/插入基因型个体的累积死亡率 (43.75%) 显著低于插入/缺失 (72.09%) 和缺失/缺失基因型 (74.19%), 单倍型 (6610 插入和 -6804 插入) 对于 GCRV 容易感染, 单倍型 (6610 插入和 -6804 缺失) 对于 GCRV 具有抵抗力^[57]。此外, 为确定 *Mx2* 基因组结构中 5 个 SNPs 与 GCRV 的相关性, 采取 PCR-RFLP 检测其在抗性和敏感群体中的基因型和等位基因分布, 发现 1191 C/A 和 1205 G/A 位点与 GCRV 紧密连锁。通过进一步验证, 1191 C/A 位点 CC 基因型个体的致死率 (0%) 显著低于 AA (61.11%) 和 AC (71.17%) 基因型, 而在 1205 G/A 位点, AG 基因型个体的致死率 (53.6%) 显著低于 GG (90.48%) 基因型^[58]。类似寻找不同基因中的 SNP, 检测其在 GCRV 抗性和易感群体的遗传差异从而确认相关性的研究结果还有: 样受体 3 (toll-like receptors, *TLRs3*) 中的 -764 G/T 位点和单倍型 GTTT^[59], *LGP2* (laboratory of genetics and physiology 2) 启动子区的 -1392 C/G、内含子区的 494 A/T 和外显子区的 4403 C/T 位点^[60], 干扰素- β 启动子刺激物 1 (interferon- β promoter stimulator 1, *IPS-1*) 内含子区 1 的 -3741 C/T、编码序列的 1933 G/C 和最后内含子区 2299 G/T 位点^[61], 这些筛选出的 SNP 均可以作为开展草鱼抗 GCRV 分子选育的候选标记。

在抗细菌病分子标记连锁分析方面, 为确定 C6 基因的 SNPs 用于评估其与草鱼抗嗜水气单胞菌的关联性, 由 186 个易感个体和 191 个抗性个体构建资源群体。利用草鱼多样性丰富

群体进行了 C6 基因 9 744 bp 的测序, 筛选出 8 个多态性 SNPs 在资源群体中进行基因分型。分析结果表明, 任何个体的单个 SNP 与草鱼对嗜水气单胞菌的抗性之间均无关联, 4 个 SNPs 1214 G>A、1380 G>C、2095 A>C 和 2167 T>C 连锁在一起, 其产生的单倍型 GCCC 与草鱼对嗜水气单胞菌的抗性呈现微相关^[62]。鉴定尼罗罗非鱼肥大细胞蛋白酶-8 (mast cell protease 8, *MCP-8*) 与抗无乳链球菌的相关性, 通过感染实验发现该基因在肠道、肾脏、脾脏和肝脏中的表达量显著下降, 并筛选出 5 个多态性 SNPs, 其中 SNP1 和 SNP2 的基因型分布和等位基因频率在易感和抗性群体中呈现显著差异, 而 SNP3 仅有基因型分布在 2 个群体中的差异达到显著^[63]。通过 20 个亲本家系 39 尾尼罗罗非鱼, 筛选核苷酸结合和寡聚化结构域 1 (nucleotide binding and oligomerization domain 1, *NOD1*) 基因, 测序序列中得到 44 个高多态性 SNPs, 采用 SNaPshot 方法将其在无乳链球菌抗性群体和敏感群体中进行基因分型, 获得 SNP5、SNP5 和 SNP12 等 3 个 SNP 位点以及单倍型 H4-2 (AC) 与无乳链球菌抗性/敏感性状显著相关^[64]。利用 P₀ 尼罗罗非鱼获得 β 2-微球蛋白 (β 2-microglobulin, *β 2m*) 基因 30 个 SNPs, 经与无乳链球菌抗性和敏感群体的关联分析, 发现 24 个 SNPs 的基因型和等位基因频率与抗无乳链球菌表型性状显著相关, 并寻找到与无乳链球菌抗性和易感性状紧密连锁的单倍型各 4 个^[65]。采取直接测序法从尼罗罗非鱼亲本锌指蛋白类转录因子 (*Ikaros*) 基因 5'调控区筛选出 5 个 SNPs, 将其在无乳链球菌抗性和易感群体中进行连锁分析, 发现 SNP2、SNP3、SNP4 和 SNP5 的基因型和等位基因频率在 2 个实验群体中差异显著, 并鉴定出单倍型 GGCTT 与抗性性状显著相关, 单倍型 GGTCT 和 GTCCC 与敏感性状显著相关^[66]。上述获得的与无乳链球菌相关的标记或单倍型, 对于开展尼罗罗非鱼抗病分子标记辅助育种研究具有实用价值。

对于淡水主养鱼类抗病性状的调控机制进行研究, 聚焦抗细菌病, 发现了尼罗罗非鱼模式识别受体 TLR5 可以识别嗜水气单胞菌的鞭毛蛋白, 并与 TLR3 一起与 Myd88 互作, 并激活 NF- κ B 信号通路, 实现抗病毒免疫应答^[67-68]。

针对抗病毒病, 发现鲫 *FTRCA1* 基因同时具有 RNA 结合活性和 E3 泛素连接酶活性, 可与信号分子 STING 和 IRF7 mRNA 结合, 也可直接结合 TBK1 蛋白, 通过 RNA 诱导沉默复合体或溶酶体途径使其降解, 在 RNA 和蛋白水平 2 个层面负调控鱼类干扰素抗病毒反应^[69]。鳊 eEF1A 可与鳊弹状病毒 (*Siniperca chuatsi* rhabdovirus, SCR) N 蛋白互作, 阻碍 N 蛋白-P 蛋白功能复合体的形成, 显著抑制 SCR 基因组的早期转录及病毒感染^[70]。通过疱疹病毒感染镜鲤成活和死亡个体的转录组和蛋白质组关联分析, 鉴定出 *Nramp*、*PAI*、*TLX3*、*ITGα6* 和 *CcITGβ1* 具有重要抗病育种价值的关键基因或调控元件, 解析了其结构及在病毒不同感染阶段的表达调控网络与分子作用机理^[71-73]。同样, 以疱疹病毒感染异育银鲫 3 个雌核发育克隆系, 通过比较转录组学分析, 发现 3 个克隆系共有的差异表达独特基因展现出对于病毒传染的共同防御路径, 其中克隆系 H 在免疫相关调控途径如“趋化因子信号通路”“样受体信号通路”的差异表达独特基因数量显著高于其他 2 个克隆系, 并得出 *Mx1*、*viperin*、*PKR* 等 8 个干扰素 (interferon, IFN) 相关基因在抗性和易感克隆系中的表达具有显著差异^[74-75]。此外, 利用模式生物斑马鱼 (*Danio rerio*) 揭示了关键免疫因子 PLAAT1 在调节宿主细胞抗病毒反应中的新作用, 通过促进 IRF3 和 IRF7 的降解从而抑制 I 型 IFN 的产生, 且这种降解作用可被自噬体抑制剂 3-甲基腺嘌呤衰减^[76]。

2.3 淡水主养鱼类抗逆性状遗传分析

在抗寒性状方面, 以鲤为研究对象构建了包含 268 个标记的遗传连锁图谱, 通过关联分析发现 5N1451c、10C900c、10C1300c 和 19C1200c 等 4 个 RAPD 标记与鲤抗寒性状潜在相关, 其中仅将 5N1451c 标记定位在了 5 号连锁群上^[77]。选取 80 个引物进行耐寒的黑龙江鲤、不耐寒的柏式鲤 (*C. pellegrini*) 及越冬成活的杂交 F₁ 群体进行 RAPD 分析, S1043、S1052、S1066 分别扩增出与鲤耐寒性状相关的特征带, 为紧密连锁标记^[78]。以黑龙江鲤、万安玻璃红鲤抗寒品系 (*C. carpio* var. *wananensis*)、荷包红鲤、柏氏鲤以及荷包红鲤抗寒品系和柏氏鲤的杂交 F₂ 为实验材料, 通过 200 个随机引物筛选获得 1 个

具有特异性片段的 RAG20 标记, 经过 F₂ 分离个体验证了该 RAPD 分子标记与抗寒性状的有效性^[79]。利用 142 个微卫星标记, 进行荷包红鲤抗寒品系、柏氏鲤及杂交 F₂ 中抗寒与不抗寒个体的连锁分析, 筛选出 HLJ578 和 HLJ580 与鲤抗寒性状显著相关的微卫星标记, 进一步将 2 个标记进行 12 尾抗寒与 15 尾不抗寒 F₂ 个体的验证, 结果显示 50% 的抗寒个体拥有 HLJ578 标记的特征带, 41% 的抗寒个体拥有 HLJ580 标记的特征带^[80]。在抗寒性状分子调控机制研究方面, 对尼罗罗非鱼抗寒能力不同的个体进行组织切片、生化分析和基因表达检测, 验证了低温胁迫条件下线粒体结构和功能的稳定性是决定尼罗罗非鱼抗寒能力的关键因素, 低温胁迫导致尼罗罗非鱼线粒体结构异常和功能障碍, 进而激活细胞凋亡信号通路, 引起严重的细胞凋亡和组织损伤, 最终导致器官衰竭^[81]。以 3 个品系的鲤为对象进行低温处理和转录组学比较分析, 鉴定出 RNA 结合蛋白基因 (*cirbpa*、*cirbpb*)、高迁移率族蛋白家族基因 (*hmgb1b*、*hmgb3a*、*hmgb3b*)、硬脂酰辅酶 A 去饱和酶基因 *scd* 等, 为发挥核心作用的低温诱发基因; RNA 结合基序蛋白基因 (*rbmx*、*rmb5*)、热激蛋白基因 (*hsa5*、*hsa8* 和 *hsp90aa1.2*) 则是主要的低温抑制基因。基因功能注释分析结果表明, RNA 结合蛋白和转录调控因子为上调表达的核心低温响应基因, RNA 结合蛋白和代谢物转化酶为重要的低温响应基因^[82]。

在耐低氧性状方面, 以团头鲂耐低氧选育品系 F₅ 为对象, 在 *Egln2* 基因外显子区的 397 和 715 位置发现 2 个紧密连锁的 SNP, 经过耐低氧品系转录组分析鉴定出单倍型 C³⁹⁷G⁷¹⁵ 和 T³⁹⁷T⁷¹⁵, 其中单倍型 C³⁹⁷G⁷¹⁵ 主要出现在低氧敏感的对照组中, 而单倍型 T³⁹⁷T⁷¹⁵ 则在耐低氧品系中占据主体。此外, 拥有双倍型 T³⁹⁷T³⁹⁷T⁷¹⁵T⁷¹⁵ 的团头鲂, 其低氧耐受能力相关的 CAT、SOD 和 Na⁺K⁺-ATP 酶活性显著高于其他的遗传组合^[83]。基于团头鲂敏感和低氧耐受群体的转录组数据筛选出 52 623 个 SNPs, 采取 PCR-RFLP 技术进行 5 个非同义 SNPs 的性状关联分析, 鉴定出 Hif-3α-A2917G 来自低氧诱导因子 (hypoxia inducible factor-3α, *hif-3α*), Plin2-A1157G 来自脂滴表面蛋白 (*perilipin2*, *Plin2*), 这 2 个 SNP 标记在团头鲂亲本群体中与耐低氧

能力显著相关,但在子代群体中相关性不显著^[84]。以团头鲂耐低氧敏感和耐受群体为材料,在 HIF-1 抑制因子 (factor inhibiting HIF-1, *fh-1*) 基因的 cDNA 和启动子序列中发现-402T/A、-106G/T 和+1557C/T 等 3 个 SNP 标记与耐低氧性状显著相关,TT 基因型个体比 GG 基因型个体在低氧耐受群体中的等位基因频率高 24%,TT 基因型个体中 *fh-1* 的表达水平也明显高于 GG 基因型^[85]。以尼罗罗非鱼 F₁ 中 459 尾个体为材料进行低氧胁迫实验,将存活时间作为反应耐受力的目标性状,发现位于 LG3 连锁群上的 SSR2 标记具有 BC 和 BA 两种基因型,其中 64% 的 BC 基因型个体属于低氧耐受群体,位于 LG14 连锁群上的 SSR11 标记具有 AA、AB 和 AC 这 3 种基因型,其中 77.27% 的 AA 基因型个体属于低氧耐受群体,70.37% 的 AB 基因型个体属于低氧敏感群体^[86]。此外,在 GPR123 基因第一外显子区鉴定到 5 个 SNPs 与耐低氧性状显著相关,其中 chrLG3_3701444 标记的为 CC 和 TT 基因型,其余 4 个标记 (chrLG3_3701533、chrLG3_3701699、chrLG3_3701708 和 chrLG3_3701738) 的 AA 和 AG 基因型频率在低氧耐受和敏感 2 个极端群体中呈现出显著差异,chrLG3_3701444 标记的 CC 基因型个体存活时间为 (490.5±178.6) min,显著高于 TT 基因型个体的 (255.4±206.6) min,位列所有基因型个体首位^[87]。这些与耐低氧性状紧密相关的基因,均能够作为研究团头鲂和尼罗罗非鱼耐低氧性状分子机制的候选基因。在相关的低氧耐受能力调控机理解析方面,从组织学、生理生化和分子水平分析了鲢低氧胁迫下的响应机制,挖掘出具有实用育种价值的耐低氧关键基因 NCOA4、ZIP8 和小 RNA miR-17a-5p,发现了 PI3K-Akt、Fox0 和 JAK-STAT 是低氧胁迫下显著富集的代谢通路,miR-17a-5p 的靶基因在不同低氧胁迫程度下以及不同组织中的表达趋势不同,在肝脏组织中表现最为显著^[88-89]。通过抑制消减杂交,在鲫囊胚细胞中鉴定出 ERO1-L、MKP2 等 11 个低氧诱导基因^[90],转录组分析发现这些低氧诱导基因与糖酵解/糖异生相关^[91]。此外,低氧耐受力的关键是复氧过程中减少氧化自由基的损失^[92]。例如,鲫的防御分子组成表达仅在缺氧或复氧的过程中增加^[93],而其抗氧化酶活性在缺氧情况下提高^[94];鲤经历数小时的极限缺氧后,肝脏、脑和鳃的超氧化物歧化酶活

性方才增高^[95]。

在耐盐碱性状方面,利用 39 对多态性标记对不同自然水域中瓦氏雅罗鱼 (*Leuciscus waleckii*) 杂交的 F₂ 及父母本群体进行 SSR-PCR 扩增,发现了与耐碱性状显著相关的 HLJYLe289、HLJYL100 等 2 个微卫星标记,其中 HLJYLe289 分别与团头鲂低氧诱导因子 *HIF-3a* 基因、草鱼低氧诱导因子 *HIF-4a* 基因高度同源,推测 2 个基因对于调控瓦氏雅罗鱼在碱性水域环境中的适应过程具有功能^[96]。通过对高盐碱湖泊达里湖和松花江流域瓦氏雅罗鱼种群进行基因组重测序比较,得出 325 个 InDels 位点与盐碱适应性相关,关联基因 176 个,富集分析结果显示,这些基因主要参与调节机体的酸碱平衡、离子转运和炎症免疫反应等功能。在 176 个关联基因中选择 *abcc1*、*atp2b1*、*slc4a4*、*slc7a2*、*aqp4* 等 5 个与盐碱适应过程调控相关的候选基因开展进化分析并检测选择压力,表明净化选择能够对候选基因发挥主导作用^[97]。针对尼罗罗非鱼耐盐性状,以一个全同胞家系的 500 尾个体进行高盐度胁迫实验,采用 QTL 测序和全基因组关联分析的策略,鉴定出显著关联的 chrLG4 和 chrLG18 等 2 个 QTL 区间。在 chrLG18 区间,有 5 个微卫星标记和 12 个 SNP 标记与耐盐性状显著相关,该区间范围内的 QTL 峰值位于 23.0 Mb,其解释的表型变异达到 79%,LOD 值为 95;在 chrLG4 区间,有 3 个微卫星标记多态性与耐盐性状显著相关,其中 SSR428 标记与性状的关联度最高^[98]。聚焦 chrLG18 上调控尼罗罗非鱼耐盐性能的 QTL 区间进一步研究,利用吉富品系通过全基因组关联分析,确定一个显著的主效 QTL 区间位于 17.4~20.7 Mb,在此区间选取 11 个微卫星标记进行 212 尾红罗非鱼全同胞家系低氧耐受实验的基因分型,发现 6 个微卫星标记与耐盐性状显著相关,其中,微卫星标记 SSR825、SSR452 标记的纯合 n/n 基因型个体在高盐环境下的存活时长均显著高于杂合 n/p 基因型^[99]。类似研究,利用尼罗罗非鱼吉富品系经过 3 个不同盐度环境耐受实验,通过 RNA 测序在 3 个比对群体中分别检测出 61、1303 和 87 个差异化表达基因,依据基因表达的 QTL 区间共定位分析,发现烟酰胺核苷激酶 2 (nicotinamide riboside kinase 2, *nmrk2*)、鸟嘌呤核苷酸交换因子 18 (rho guanine nucleotide exchange factor 18, *arhgef18*) 和蛋白酪氨

酸磷酸酶受体 F 型 (protein tyrosine phosphatase receptor type F, *ptprf*) 等 3 个差异表达基因位于一个 QTL 区间范围内。以红罗非鱼全同胞家系的盐度耐受和敏感群体为对象, 筛选出 *ptprf* 基因中与耐盐性能显著相关的 3 个 SNP 标记, 在这些位点中, 杂合基因型个体对盐度的耐受能力明显高于纯合基因型个体, 如高盐环境下, SNP chrLG18_23 422 749 标记基因型 C/C 个体的存活时间高于基因型 T/C^[100]。此外, 锁定转铁蛋白 (*transferrin*) 基因, 通过基因组测序和功能研究分析其与尼罗罗非鱼盐度耐受能力的相关性, 发现与该基因紧密连锁的 2 个微卫星标记基因分型在高盐环境下的存活和死亡群体间存在显著差异; 该基因内发现 34 个多态性 SNPs, 其中 22 个 SNPs 位于外显子 7、8、14、15 和 16 区并引起了 15 区中氨基酸的变化, 组成的 2 种单倍型中, 单倍型 2 的个体对于盐度更具耐受性^[101] (表 2)。

一系列淡水重要养殖鱼类抗病与抗逆性状的遗传参数评估、性状连锁的分子标记挖掘、调控机理及其形成的分子机制解析, 促进了传统分子标记连锁分析和功能基因定位的基础进一步深化, 为淡水主养鱼类抗性性状的遗传改良和优良新品种 (系) 的培育提供了必备的理论支撑。

3 淡水主养鱼类抗病和抗逆性状育种面临的问题

虽然我国淡水重要养殖鱼类育种研究取得了一系列的科研进展, 对于助力淡水养殖产业升级发挥了一定的推动作用, 但在优良新品种培育、表型性状精准测定、遗传基础深度解析、品种选育及产业化应用等方面依然存在需要解决的卡点和堵点。

3.1 拥有优异抗病抗逆性状的新品种培育进程偏缓

从育成品种所占比例来看, 拥有抗病或抗逆性状的淡水鱼类新品种仅占总数 10% 左右, 整体占比偏低, 多数新品种的选育目标依然是以提高生长速率为主。从育种技术来讲, 选育、杂交和雌核发育等常规育种技术依然是淡水主养鱼类抗性品种培育的主要技术手段, 占新品种总数的 75%, 全基因组选择、基因编辑、分

子设计等现代生物育种技术在淡水主养鱼类抗性品种培育过程中未见使用。2018 年至今, 淡水主养鱼类抗性品种培育进程趋缓, 没有新品种通过全国水产原种和良种审定委员会的审定, 而现实产业中病害和逆境对于淡水养殖鱼类的影响则持续存在。

3.2 表型性状的高通量测定和维持技术研发滞后

目前, 对于淡水养殖鱼类抗病和抗逆性状的表型测定基本以存活时长或存活个体数量作为反映抵抗能力的指标参数, 抗病害、耐低温、耐低氧、耐盐碱等重要性状的高通量精准测定技术较为缺乏, 拥有优异抗病或抗逆能力个体的性状筛选和维持技术储备不足。既定目标性状的遗传评估需要持续深化, 在遗传参数估计模型的建立和选优, 计算方法的完善和改进, 育种值预测准确性提升和育种潜能进一步挖掘等方面缺乏原创性理论, 在获得性状遗传力的基础上, 匹配适宜的育种技术路线开展抗病或抗逆新种质创制的系统性研究浅尝辄止, 显著的遗传进展和可见的改良效果存在上升空间。

3.3 性状遗传基础和调控机制解析深度有待加强

淡水重要养殖鱼类抗病和抗逆性状的遗传基础研究薄弱是限制产业健康发展的关键因素。抗病和抗逆性状连锁的分子标记挖掘、性状形成的关键基因筛选与调控网络解析的目标物种集中于少数的高产量鲤科鱼类, 在其他淡水主养鱼类的扩展度和辐射面不够, 阐释应对病害、逆境胁迫的基因组结构变化规律及其适应性进化机制较少。已有研究多局限于抗病与抗逆单性状分析的思维, 逆境胁迫介导的重要淡水养殖鱼类病害发生机制及其遗传规律分析、多胁迫因子共同作用下的养殖鱼类应激响应模式查明、淡水主养鱼类逆境响应挖掘与病害发生的遗传关联等相关研究还少有开展。

3.4 兼顾多个性状的品种选育与产业化应用薄弱

病毒性、细菌性等各类病原均与养殖环境条件息息相关, 复杂多样且时常发生变化, 而已知的抗病淡水养殖鱼类新品种只能防控单一

表 2 淡水主养鱼类抗性性状相关标记和基因定位

Tab. 2 Mapping of marker and gene related to resistant traits in main cultured freshwater fish

| 物种 species | 性状 trait | 标记 marker | 数量 number | 候选基因 candidate gene |
|---|---|--------------|--------------|---|
| 草鱼 ^[56-62] <i>Ctenopharyngodon idella</i> | 抗呼肠孤病毒 reovirus resistance | SNP | 6 | <i>RIG-1</i> |
| | | SNP | 2 | <i>Mx2</i> |
| | | SNP | 1 | <i>TLR3</i> |
| | | SNP | 3 | <i>LGP2</i> |
| | | SNP | 3 | <i>IPS-1</i> |
| | | SNP | 6 | <i>MAD5</i> |
| 尼罗罗非鱼 ^[63-66] <i>Oreochromis niloticus</i> | 抗嗜水气单胞菌 <i>A. hydrophila</i> resistance 抗无乳链球菌 <i>S. agalactiae</i> resistance | SNP | 4 | 补体C6 |
| | | SNP | 3 | <i>MCP-8</i> |
| | | SNP | 3 | <i>NOD1</i> |
| | | SNP | 24 | $\beta 2m$ |
| | | SNP | 4 | <i>Ikaros</i> |
| 鲤 ^[77-80] <i>Cyprinus carpio</i> | 抗寒 cold resistance | RAPD | 1 | |
| | | RAPD | 3 | |
| | | RAPD | 1 | |
| | | SSR | 2 | |
| 团头鲂 ^[83-85] <i>Megalobrama amblycephala</i> | 耐低氧 hypoxia tolerance | SNP | 2 | <i>Egln2</i> |
| | | SNP | 1 | <i>hif-3a</i> |
| | | SNP | 1 | <i>Plin2</i> |
| | | SNP | 3 | <i>fh-1</i> |
| 尼罗罗非鱼 ^[86-87] <i>Oreochromis niloticus</i> | 耐低氧 hypoxia tolerance | SSR | 2 | |
| | | SNP | 5 | <i>GPR132</i> |
| 瓦氏雅罗鱼 ^[96-97] <i>Leuciscus waleckii</i> | 耐碱 alkali tolerance | SSR | 1 | |
| | | EST-SSR | 1 | <i>HIF-3a</i> 、 <i>HIF-4a</i> |
| 尼罗罗非鱼 ^[98-99, 101] <i>Oreochromis niloticus</i> | 耐盐碱 saline-alkali tolerance | InDel | 325 | <i>abcc1</i> 、 <i>atp2b1</i> 、 <i>slc4a4</i> 、 <i>slc7a2</i> 、 <i>aqp4</i> |
| | | SSR | 8 | <i>LACTB2</i> 、 <i>KINH</i> 、 <i>NCOA2</i> 、 <i>DIP2C</i> 、 <i>LARP4B</i> 、 <i>PEX5R</i> 、 <i>KCNJ9</i> |
| | | SNP | 12 | |
| | | SSR | 2 | <i>transferrin</i> |
| | | SNP | 34 | <i>transferrin</i> |
| 红罗非鱼 ^[99-100] <i>Oreochromis spp.</i> | 耐盐 saline tolerance | SSR | 6 | |
| | | SNP | 3 | <i>ptprf</i> |

的特定病原，一旦暴发其他类型病害，很容易失去抵抗能力。以养殖产量最高的草鱼为代表，迄今为止尚未培育出草鱼抗病新品种，对于GCRV等重点病害防控依旧利用注射疫苗，而非依靠抗病种质。反观抗逆性状新品种亦然，多为具有抗寒、耐低氧等单种逆境抵抗能力，兼顾多种不良环境条件耐受性的育成新品种还未见。部分育成品种在产业中的示范应用范围

不广，生产苗种的市场占有率不高，品种配套的养殖技术与方法鲜有，养殖新品种经济效益增幅不明显。

4 淡水主养鱼类抗性性状育种研究任务

针对当前淡水主养鱼类抗性育种研究存在的突出问题，利用我国淡水鱼类种质资源的多样性和优势度，结合实用、高效的传统和现代

生物育种技术与方法, 加速具有优异抗性性状的淡水主养鱼类品种培育进程, 是破解病害和逆境双重束缚下淡水鱼类养殖产业中提档升级的有效途径。

4.1 淡水主养鱼类优异种质资源高效保存与挖掘利用

收集重要淡水养殖鱼类优异种质资源, 建立包含种质来源、种群数量、表型性状等关键信息的数据库, 建立生态化亲本活体资源保存模式和种质目标性状维持关键技术, 突破高效低毒的鱼类精子和非渗透性开放式胚胎超低温冷冻保存技术, 构建规模化、生态化和标准化的淡水鱼类种质资源保存与更新体系。利用计算机视觉、近红外光谱、人工智能等技术, 研发表型性状精准快速、无损伤高通量测定技术, 获取高清图像和精确数据。研发水下图像增强技术, 实现对淡水主养鱼类种质资源群体和个体的精准识别, 评估其抗病与抗逆能力。利用远缘杂交、雌核发育和生殖干细胞移植等技术, 创制具有优异抗病或抗逆性状的二倍体与四倍体可育品系, 为培育淡水主养鱼类具有优良抗性能力新品种提供育种素材。

4.2 淡水主养鱼类抗病抗逆性状的遗传机理与调控解析

绘制淡水重要养殖鱼类抗病性状的全基因组结构变异图谱, 解析抗病性状的基因组遗传变异机制, 掌握抗病性状的基因组结构特征及其遗传基础。鉴定淡水鱼类响应病毒感染诱导的免疫反应分子组成, 筛选与病毒感染相关的特定基因、关键因子及调控元件, 解析抗病毒关键基因的调控网络及其影响抗病基因作用功效的分子机制。查明淡水主要养殖鱼类抗寒、耐低氧、耐盐碱等抗逆性状的关键基因和信号网络, 利用 RNAi、细胞学平台等载体开展抗逆关键基因或调控元件功能验证, 阐明淡水鱼类抗逆性状形成的作用机制。深入研究病害发生与逆境响应的基因调控网络, 探明抗病与抗逆性状之间的遗传关联, 夯实淡水重要养殖鱼类抗性新品种培育的理论基础。

4.3 淡水主养鱼类具有优异抗性性能新品种的培育与种质创制

在选择、杂交、雌核发育等传统水产育种

技术的基础上^[102], 更大尺度、更大规模筛选真正与抗性性状紧密连锁的分子标记或功能基因, 充分融合全基因组选择^[103]、基因编辑^[104]、分子模块设计^[105]等现代生物育种技术, 系统构建并逐步完善实用高效、方法先进、成本低价、适宜推广的淡水重要养殖鱼类抗性育种技术体系, 加速具有优异抗病或抗逆性状的新品种培育进程。聚焦生殖干细胞移植、基因组融合重构等前沿育种技术, 建立稳定可持续传代的淡水主养鱼类生殖干细胞系, 研发基因编辑介导的生殖干细胞定向移植技术, 优化完善多倍体基因组融合重构技术, 快速规模化创制抗病或抗逆性能显著的突破性新种质, 不断提升淡水主养鱼类抗性种质挖掘利用的前沿技术应用水平。

4.4 淡水主养鱼类抗病和抗逆新品种的亲本维持与示范推广

综合利用池塘、稻田、河沟、库湾等多元化的淡水养殖载体^[106], 开展淡水重要养殖鱼类抗性新品种亲本维持研究, 分析不同养殖密度、环境条件下的亲鱼发育特征, 明确新品种亲本的最佳生态化保存条件。定期评估亲本群体留种、选种强度及环境效应等因素对自身优势性状的影响, 适时进行亲本种群的更新和补充, 有效保持淡水主养鱼类抗性新品种的优异生产性能。针对淡水重要养殖鱼类抗性育成品种的性状特征, 更广范确立具有代表性的病害发生或环境胁迫示范场所, 切实验证育成品种所拥有的抗性指标参数的优异性, 配套适宜新品种性能发挥的养殖技术和模式, 推动“优良品种+适养良法”的有机结合, 实现淡水鱼类抗性新品种在非适宜养殖区域和环境条件下的经济效益稳定提升。

参考文献 (References):

- [1] 农业农村部渔业渔政管理局, 全国水产技术推广总站, 中国水产学会. 中国渔业统计年鉴 2023[M]. 北京: 中国农业出版社, 2023.
Edited by China Society of Fisheries, China Aquatic Technology Extension Station, Fisheries Administration Bureau, Ministry of Agriculture and Rural Affairs. China fisheries statistical yearbook 2023[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2023 (in Chinese).
- [2] 刘英杰. 中国淡水生物产业科技创新发展战略研究 [M]. 北

- 京: 科学出版社, 2018.
- Liu Y J. Research on scientific and technological innovation and development strategy of freshwater biological industry in China[M]. Beijing: Science Press, 2014 (in Chinese).
- [3] 成庆泰, 郑葆珊. 中国鱼类系统检索 [M]. 北京: 科学出版社, 1987.
- Cheng Q T, Zheng B S. Systematic retrieval of fish in China[M]. Beijing: Science Press, 1987 (in Chinese).
- [4] 孟庆闻. 鱼类分类学 [M]. 北京: 中国农业出版社, 1996.
- Meng Q W. Systematics of fishes[M]. Beijing: China Agriculture Press, 1996 (in Chinese).
- [5] 朱元鼎, 孟庆闻. 中国动物志 圆口纲 软骨鱼纲 [M]. 北京: 科学出版社, 2001.
- Zhu Y D, Meng Q W. Fauna of China Cyclostomata Chondrichthyes[M]. Beijing: Science Press, 2001 (in Chinese).
- [6] 刘明玉, 解玉浩, 季达明. 中国脊椎动物大全 [M]. 沈阳: 辽宁大学出版社, 2000.
- Liu M Y, Xie Y H, Ji D M. Complete vertebrate of China[M]. Shenyang: Liaoning University Press, 2000 (in Chinese).
- [7] Lu Y, Xia H M, Zhai W Y, *et al.* Genome survey sequence of black carp provides insights into development-related gene duplications[J]. *Journal of the World Aquaculture Society*, 2022, 53(6): 1197-1214.
- [8] Wang Y P, Lu Y, Zhang Y, *et al.* The draft genome of the grass carp (*Ctenopharyngodon idellus*) provides insights into its evolution and vegetarian adaptation[J]. *Nature Genetics*, 2015, 47(6): 625-631.
- [9] Jian J B, Yang L D, Gan X N, *et al.* Whole genome sequencing of silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*) and bighead carp (*Hypophthalmichthys nobilis*) provide novel insights into their evolution and speciation[J]. *Molecular Ecology Resources*, 2021, 21(3): 912-923.
- [10] 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.
- [11] Chen Z L, Omori Y, Koren S, *et al.* De novo assembly of the goldfish (*Carassius auratus*) genome and the evolution of genes after whole-genome duplication[J]. *Science Advances*, 2019, 5(6): eaav0547.
- [12] Liu H, Chen C H, Gao Z X, *et al.* The draft genome of blunt snout bream (*Megalobrama amblycephala*) reveals the development of intermuscular bone and adaptation to herbivorous diet[J]. *GigaScience*, 2017, 6(7): 1-13.
- [13] Berthelot C, Brunet F, Chalopin D, *et al.* The rainbow trout genome provides novel insights into evolution after whole-genome duplication in vertebrates[J]. *Nature Communications*, 2014, 5(1): 3657.
- [14] Shin Y, Noh E S, Jeon J H, *et al.* First draft genome of a mud loach (*Misgurnus mizolepis*) in the family cobitidae[J]. *Frontiers in Marine Science*, 2022, 8: 799148.
- [15] Sun C F, Li J, Dong J J, *et al.* Chromosome-level genome assembly for the largemouth bass *Micropterus salmoides* provides insights into adaptation to fresh and brackish water[J]. *Molecular Ecology Resources*, 2021, 21(1): 301-315.
- [16] Bian C, Li J, Lin X Q, *et al.* Whole genome sequencing of the blue tilapia (*Oreochromis aureus*) provides a valuable genetic resource for biomedical research on tilapias[J]. *Marine Drugs*, 2019, 17(7): 386.
- [17] Conte M A, Gammerdinger W J, Bartie K L, *et al.* A high quality assembly of the Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) genome reveals the structure of two sex determination regions[J]. *BMC Genomics*, 2017, 18(1): 341.
- [18] Zhang S Y, Li J, Qin Q, *et al.* Whole-genome sequencing of Chinese yellow catfish provides a valuable genetic resource for high-throughput identification of toxin genes[J]. *Toxins*, 2018, 10(12): 488.
- [19] Gong G R, Dan C, Xiao S J, *et al.* Chromosomal-level assembly of yellow catfish genome using third-generation DNA sequencing and Hi-C analysis[J]. *GigaScience*, 2018, 7(11): giy120.
- [20] Liu Z J, Liu S K, Yao J, *et al.* The channel catfish genome sequence provides insights into the evolution of scale formation in teleosts[J]. *Nature Communications*, 2016, 7: 11757.
- [21] Chen X H, Zhong L Q, Bian C, *et al.* High-quality genome assembly of channel catfish, *Ictalurus punctatus*[J]. *GigaScience*, 2016, 5(1): 39.
- [22] He W P, Zhou J, Li Z, *et al.* Chromosome-level genome assembly of the Chinese longsnout catfish *Leiocassis longirostris*[J]. *Zoological Research*, 2021, 42(4): 417-422.
- [23] Tian H F, Hu Q M, Li Z. A high-quality de novo genome assembly of one swamp eel (*Monopterus albus*) strain with PacBio and Hi-C sequencing data[J]. *G3 Genes| Genomes| Genetics*, 2021, 11(1): jkaa032.
- [24] Ding W D, Zhang X H, Zhao X M, *et al.* A chromosome-level genome assembly of the mandarin fish (*Siniperca chuatsi*)[J]. *Frontiers in Genetics*, 2021, 12: 671650.

- [25] Ou M, Huang R, Yang C, *et al.* Chromosome-level genome assemblies of *Channa argus* and *Channa maculata* and comparative analysis of their temperature adaptability[J]. *GigaScience*, 2021, 10(10): giab070.
- [26] Liu K, Xu D P, Li J, *et al.* Whole genome sequencing of Chinese clearhead icefish, *Protosalanx hyalocranius*[J]. *GigaScience*, 2017, 6(4): giw012.
- [27] Kang S, Kim J H, Jo E, *et al.* Chromosomal-level assembly of *Takifugu obscurus* (Abe, 1949) genome using third-generation DNA sequencing and Hi-C analysis[J]. *Molecular Ecology Resources*, 2020, 20(2): 520-530.
- [28] 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).
- [29] 郭建丽, 马爱军, 田岳强, 等. 鱼类抗逆性状选育研究进展 [J]. 海洋科学, 2013, 37(10): 148-156.
Guo J L, Ma A J, Tian Y Q, *et al.* Progress of breeding for stress tolerance in fish[J]. *Marine Sciences*, 2013, 37(10): 148-156 (in Chinese).
- [30] 郭红会, 胡振, 张金刚, 等. 鱼类环境耐受性与抗逆性育种研究进展 [J]. 水产学报, 2023, 47(1): 019606.
Guo H H, Hu Z, Zhang J G, *et al.* Advances in environmental tolerance and resistance breeding in fish[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2023, 47(1): 019606 (in Chinese).
- [31] 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).
- [32] 吴仲庆. 水产生物遗传育种学 [M]. 厦门: 厦门大学出版社, 2000.
Wu Z Q. Genetics and breeding in aquaculture[M]. Xiamen: Xiamen University Press, 2000 (in Chinese).
- [33] 范兆廷. 水产动物育种学 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2005.
Fan Z T. Aquatic animal breeding[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2005 (in Chinese).
- [34] 刘永新, 李梦龙, 方辉, 等. 我国水产种业的发展现状与展望 [J]. 水产学杂志, 2018, 31(2): 50-56.
Liu Y X, Li M L, Fang H, *et al.* Advances and prospects on aquaculture seed industry in China[J]. *Chinese Journal of Fisheries*, 2018, 31(2): 50-56 (in Chinese).
- [35] 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.* The aquatic seed industry development present situation, problems and prospects in China[J]. *China Rural Science & Technology*, 2021(6): 62-65 (in Chinese).
- [36] 王帅. 水产种业科技创新与养殖业可持续发展 [M]. 长春: 吉林大学出版社, 2017.
Wang S. Scientific and technological innovation of aquatic seed industry and sustainable development of aquaculture[M]. Changchun: Jilin University Press, 2017 (in Chinese).
- [37] 唐启升. 中国水产种业创新驱动发展战略研究报告 [M]. 北京: 科学出版社, 2014.
Tang Q S. Research report on innovation-driven development strategy of aquatic seed industry in China[M]. Beijing: Science Press, 2014 (in Chinese).
- [38] 相建海. 中国水产种业发展过程回顾、现状与展望 [J]. 中国农业科技导报, 2013, 15(6): 1-7.
Xiang J H. Retrospect, status and prospect of seed industry development of aquaculture in China[J]. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 2013, 15(6): 1-7 (in Chinese).
- [39] 董在杰, 罗明坤. 中国鲤育种的主要方法、遗传解析及展望 [J]. 水产学报, 2023, 47(1): 019604.
Dong Z J, Luo M K. Main methods, genetic analysis and prospect of common carp (*Cyprinus carpio*) breeding in China[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2023, 47(1): 019604 (in Chinese).
- [40] 王炳谦, 姜再胜, 户国, 等. 虹鳟 (*Oncorhynchus mykiss*) 传染性造血器官坏死病 (IHN) 抗病力遗传参数估计及其抗病家系筛选 [J]. 东北农业大学学报, 2013, 44(9): 120-126.
Wang B Q, Jiang Z S, Hu G, *et al.* Estimation of genetic parameters for resistance to infectious hematopoietic necrosis and screening for higher resistance families in rainbow trout (*Oncorhynchus Mykiss*)[J]. *Journal of Northeast Agricultural University*, 2013, 44(9): 120-126 (in Chinese).
- [41] Rodríguez F H, Flores-Mara R, Yoshida G M, *et al.* Genome-wide association analysis for resistance to infectious pancreatic necrosis virus identifies candidate genes involved in viral replication and immune response in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*)[J]. *G3 Genes| Genomes| Genetics*, 2019, 9(9): 2897-2904.
- [42] Prechal M, Palaiokostas C, Gela D, *et al.* Genetic parameters and genomic prediction of resistance to koi herpesvirus dis-

- ease using a low-density SNP panel on two Amur mirror carp populations[J]. *Aquaculture Reports*, 2023, 30: 101582.
- [43] Huang R, Sun J X, Luo Q, *et al.* Genetic variations of body weight and GCRV resistance in a random mating population of grass carp[J]. *Oncotarget*, 2015, 6(34): 35433-35442.
- [44] 沈夏霜, 敖秋槐, 甘西, 等. 吉富罗非鱼抗病品系 F₅ 代抗病性能和生长性能的评估 [J]. *南方水产科学*, 2018, 14(3): 83-90.
- Shen X S, Ao Q W, Gan X, *et al.* Estimation of disease resistance and growth in F₅ generation families of GIFT tilapia[J]. *South China Fisheries Science*, 2018, 14(3): 83-90 (in Chinese).
- [45] Xiong X M, Chen Y L, Liu L F, *et al.* Estimation of genetic parameters for resistance to *Aeromonas hydrophila* in blunt snout bream (*Megalobrama amblycephala*)[J]. *Aquaculture*, 2017, 479: 768-773.
- [46] 孙俊龙. 草鱼生长性状和抗病力遗传参数及 QTL 初步定位分析 [D]. 上海: 上海海洋大学, 2015.
- Sun J L. Analysis of growth traits and disease resistance of grass carp genetic parameters and QTL mapping[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2015 (in Chinese).
- [47] LaFrentz B R, Lozano C A, Shoemaker C A, *et al.* Controlled challenge experiment demonstrates substantial additive genetic variation in resistance of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) to *Streptococcus iniae*[J]. *Aquaculture*, 2016, 458: 134-139.
- [48] Ødegård J, Olesen I, Dixon P, *et al.* Genetic analysis of common carp (*Cyprinus carpio*) strains. II: resistance to koi herpesvirus and *Aeromonas hydrophila* and their relationship with pond survival[J]. *Aquaculture*, 2010, 304(1-4): 7-13.
- [49] Kudo H, Inoguchi N, Kijima A. Estimation of heritability of tolerance to low-oxygen water in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*)[J]. *Aquaculture Science*, 2002, 50(3): 369-374.
- [50] Prchal M, D'Ambrosio J, Lagarde H, *et al.* Genome-wide association study and genomic prediction of tolerance to acute hypoxia in rainbow trout[J]. *Aquaculture*, 2023, 565: 739068.
- [51] 陈柏湘. 团头鲂 (*Megalobrama amblycephala*) 低氧相关分子标记的开发及应用 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2016.
- Chen B X. Identification and application of hypoxia-associated molecular markers in *Megalobrama amblycephala*[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2016 (in Chinese).
- [52] Cadieu G, Williams J C, Dunham R A. Heritabilities and genetic correlations of channel catfish, *Ictalurus punctatus*, for tolerance to lethal levels of dissolved oxygen, ammonia and nitrite[J]. *Aquaculture*, 1995, 137(1-4): 282.
- [53] 张伟. 草鱼耐热性状遗传参数估算及耐热基因筛选 [D]. 上海: 上海海洋大学, 2023.
- Zhang W. Genetic parameters estimation of heat tolerance traits and screening of heat tolerance genes in grass carp (*Ctenopharyngodon idella*)[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2023 (in Chinese).
- [54] Perry G M L, Martyniuk C M, Ferguson M M, *et al.* Genetic parameters for upper thermal tolerance and growth-related traits in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*)[J]. *Aquaculture*, 2005, 250(1-2): 120-128.
- [55] Charo-Karisa H, Rezk M A, Bovenhuis H, *et al.* Heritability of cold tolerance in Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*, juveniles[J]. *Aquaculture*, 2005, 249(1-4): 115-123.
- [56] Wan Q Y, Su J G, Chen X H, *et al.* Genomic sequence comparison, promoter activity, SNP detection of RIG-I gene and association with resistance/susceptibility to grass carp reovirus in grass carp (*Ctenopharyngodon idella*)[J]. *Developmental & Comparative Immunology*, 2013, 39(4): 333-342.
- [57] Wan Q Y, Su J G, Wang L, *et al.* Correlation between grass carp (*Ctenopharyngodon idella*) resistance to grass carp reovirus and the genetic insert-deletion polymorphisms in promoter and intron of RIG-I gene[J]. *Gene*, 2013, 516(2): 320-327.
- [58] Wang L, Su J G, Peng L M, *et al.* Genomic structure of grass carp *Mx2* and the association of its polymorphisms with susceptibility/resistance to grass carp reovirus[J]. *Molecular Immunology*, 2011, 49(1-2): 359-366.
- [59] Heng J F, Su J G, Huang T, *et al.* The polymorphism and haplotype of *TLR3* gene in grass carp (*Ctenopharyngodon idella*) and their associations with susceptibility/resistance to grass carp reovirus[J]. *Fish & Shellfish Immunology*, 2011, 30(1): 45-50.
- [60] Wan Q Y, Wang L, Su J G, *et al.* Genetic structure, polymorphism identification of *LGP2* gene and their relationship with the resistance/susceptibility to GCRV in grass carp, *Ctenopharyngodon idella*[J]. *Gene*, 2013, 521(1): 166-175.
- [61] Wan Q Y, Su J G, Chen X H, *et al.* Gene-based polymorphisms, genomic organization of *interferon-β promoter stimulator 1 (IPS-1)* gene and association study with the natural resistance to grass carp reovirus in grass carp *Ctenopharyngodon idella*[J]. *Developmental & Comparative Immunology*, 2013,

- 41(4): 756-765.
- [62] Shen Y B, Zhang J B, Xu X Y, *et al.* A new haplotype variability in complement C6 is marginally associated with resistance to *Aeromonas hydrophila* in grass carp[J]. *Fish & Shellfish Immunology*, 2013, 34(5): 1360-1365.
- [63] Fu G H, Wan Z Y, Xia J H, *et al.* The MCP-8 gene and its possible association with resistance to *Streptococcus agalactiae* in tilapia[J]. *Fish & Shellfish Immunology*, 2014, 40(1): 331-336.
- [64] 高风英, 卢迈新, 曹建萌, 等. 尼罗罗非鱼 NOD1 基因 SNP 位点和单倍型与抗无乳链球菌感染的关联分析 [J]. *农业生物技术学报*, 2018, 26(11): 1949-1961.
- Gao F Y, Lu M X, Cao J M, *et al.* Association of NOD1 gene SNPs and haplotypes with the resistance to *Streptococcus agalactiae* infection in *Oreochromis niloticus*[J]. *Journal of Agricultural Biotechnology*, 2018, 26(11): 1949-1961 (in Chinese).
- [65] 张栋, 高风英, 卢迈新, 等. 尼罗罗非鱼 β_2m 基因 SNP 位点和单倍型与无乳链球菌抗性的关联分析 [J]. *水生生物学报*, 2018, 42(5): 903-912.
- Zhang D, Gao F Y, Lu M X, *et al.* Association of SNPs and haplotypes of β_2m gene in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) with its resistance to *Streptococcus agalactiae*[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2018, 42(5): 903-912 (in Chinese).
- [66] 陈昆平, 卢迈新, 刘志刚, 等. 吉富尼罗罗非鱼 *Ikaros* 基因 5' 调控区的克隆、序列分析及抗无乳链球菌相关 SNP 位点筛选 [J]. *中国水产科学*, 2018, 25(2): 237-250.
- Chen KP, Gao FY, Lu MX, *et al.* Molecular cloning analysis of the 5' regulatory region of *Ikaros* gene from *Oreochromis niloticus* and screening of its SNP markers for *Streptococcus agalactiae* resistance[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2018, 25(2): 237-250 (in Chinese).
- [67] Gao F Y, Pang J C, Lu M X, *et al.* TLR5 recognizes *Aeromonas hydrophila* flagellin and interacts with MyD88 in Nile tilapia[J]. *Developmental & Comparative Immunology*, 2022, 133: 104409.
- [68] Gao F Y, Zhou X, Lu M X, *et al.* TLR1 in Nile tilapia: the conserved receptor cannot interact with MyD88 and TIRAP but can activate NF- κ B *in vitro*[J]. *Developmental & Comparative Immunology*, 2022, 127: 104300.
- [69] Qu Z L, Li Y L, Gong X Y, *et al.* A finTRIM family protein acquires RNA-binding activity and E3 ligase activity to shape the IFN response in fish[J]. *Journal of Immunology*. 2023, 209(7): 1335-1347.
- [70] Meng X Y, Wang Z H, Yu X D, *et al.* Development and characterization of a skin cell line from Chinese perch (*Siniperca chuatsi*) and its application in aquatic animal viruses[J]. *Journal of Fish Diseases*, 2022, 45(10): 1439-1449.
- [71] Jia Z Y, Wu N, Jiang X N, *et al.* Integrative transcriptomic analysis reveals the immune mechanism for a CyHV-3-resistant common carp strain[J]. *Frontiers in Immunology*, 2021, 12: 687151.
- [72] Ren W R, Jiang X N, Ge Y L, *et al.* Molecular cloning and functional analysis of common carp (*Cyprinus carpio*) integrin $\alpha 6$ and the correlation with the resistance to CyHV-3 infection[J]. *Aquaculture Reports*, 2022, 25: 101255.
- [73] Jiang X N, Sun J X, Li C T, *et al.* Molecular cloning and sequence characterization of common carp (*Cyprinus carpio*) integrin $\beta 1$ (ITG $\beta 1$) and its temporal expression in response to CyHV-3[J]. *Aquaculture International*, 2021, 29(4): 1869-1884.
- [74] Gao F X, Wang Y, Zhang Q Y, *et al.* Distinct herpesvirus resistances and immune responses of three gynogenetic clones of gibel carp revealed by comprehensive transcriptomes[J]. *BMC Genomics*, 2017, 18(1): 561.
- [75] Mou C Y, Wang Y, Zhang Q Y, *et al.* Differential interferon system gene expression profiles in susceptible and resistant gynogenetic clones of gibel carp challenged with herpesvirus CaHV[J]. *Developmental & Comparative Immunology*, 2018, 86: 52-64.
- [76] Zhao X, Huang W J, Shi Y J, *et al.* PLAAT1 inhibits type I interferon response *via* degradation of IRF3 and IRF7 in zebrafish[J]. *Frontiers in Immunology*, 2022, 13: 979919.
- [77] 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.
- [78] 常玉梅, 孙效文, 梁利群. 鲤鱼耐寒性状研究 [J]. *上海水产大学学报*, 2003, 12(2): 102-105.
- Chang Y M, Sun X W, Liang L Q, *et al.* Study on cold tolerant traits for common carp *Cyprinus carpio*[J]. *Journal of Shanghai Fisheries University*, 2003, 12(2): 102-105 (in Chinese).
- [79] 梁利群, 高俊生, 李绍戊, 等. 与鲤鱼抗寒性状相关的 RAPD 分子标记的筛选及其克隆 [J]. *中国水产科学*, 2006, 13(3): 360-364.
- Liang L Q, Gao J S, Li S W, *et al.* Screening and cloning of

- RAPD marker interrelated to cold tolerance in common carp[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2006, 13(3): 360-364 (in Chinese).
- [80] 潘贤, 梁利群, 雷清泉. 筛选与鲤鱼抗寒性状相关的微卫星分子标记 [J]. *哈尔滨工业大学学报*, 2008, 40(6): 915-918.
Pan X, Liang L Q, Lei Q Q. Selection of microsatellite molecular markers associated with the character of cold tolerance of common carp[J]. *Journal of Harbin Institute of Technology*, 2008, 40(6): 915-918 (in Chinese).
- [81] Liu R, Liu R Y, Song G L, *et al.* Mitochondria dysfunction and cell apoptosis limit resistance of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) to lethal cold stress[J]. *Animals*, 2022, 12(18): 2382.
- [82] Long Y, Li X X, Li F Y, *et al.* Transcriptional programs underlying cold acclimation of common carp (*Cyprinus carpio* L.) [J]. *Frontiers in Genetics*, 2020, 11: 556418.
- [83] Wang D D, Xu X N, Wu C B, *et al.* Screening of hypoxia-tolerance related SNP in a selectively bred F₅ strain of blunt snout bream (*Megalobrama amblycephala*) [J]. *Aquaculture*, 2020, 519: 734840.
- [84] 陈柏湘, 王伟峰, 王卫民, 等. 团头鲂低氧耐受相关 SNPs 标记的开发 [J]. *华中农业大学学报*, 2019, 38(2): 23-29.
Chen B X, Wang W F, Wang W M, *et al.* Isolation of SNP markers associated with hypoxia tolerance in *Megalobrama amblycephala* [J]. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 2019, 38(2): 23-29 (in Chinese).
- [85] Zhang B, Chen N, Huang C H, *et al.* Molecular response and association analysis of *Megalobrama amblycephala fih-1* with hypoxia [J]. *Molecular Genetics and Genomics*, 2016, 291(4): 1615-1624.
- [86] 李红莲. 罗非鱼低溶氧耐受性状的遗传网络解析 [D]. 广州: 中山大学, 2017.
Li H L. Exploring the genetic basis of hypoxia tolerance trait in tilapia [D]. Guangzhou: Zhongshan University, 2017 (in Chinese).
- [87] Li H L, Gu X H, Li B J, *et al.* Genome-Wide QTL Analysis identified significant associations between hypoxia tolerance and mutations in the GPR132 and ABCG4 genes in Nile tilapia [J]. *Marine Biotechnology*, 2017, 19(5): 441-453.
- [88] Li X H, Li F, Zou G W, *et al.* Physiological responses and molecular strategies in heart of silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*) under hypoxia and reoxygenation [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology-Part D: Genomics and Proteomics*, 2021, 40: 100908.
- [89] Li X H, Ling C, Wang Q X, *et al.* Hypoxia stress induces tissue damage, immune defense, and oxygen transport change in gill of silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*): evaluation on hypoxia by using transcriptomics [J]. *Frontiers in Marine Science*, 2022, 9: 900200.
- [90] Zhong X P, Wang D, Zhang Y B, *et al.* Identification and characterization of hypoxia-induced genes in *Carassius auratus* blastulae embryonic cells using suppression subtractive hybridization [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology-Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 2009, 152(2): 161-170.
- [91] Liao X L, Cheng L, Xu P, *et al.* Transcriptome analysis of crucian carp (*Carassius auratus*), an important aquaculture and hypoxia-tolerant species [J]. *PLoS One*, 2013, 8(4): e62308.
- [92] Xiao W H. The hypoxia signaling pathway and hypoxic adaptation in fishes [J]. *Science China Life Sciences*, 2015, 58(2): 148-155.
- [93] Hermes-Lima M, Zenteno-Savín T. Animal response to drastic changes in oxygen availability and physiological oxidative stress [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology-Part C: Toxicology & Pharmacology*, 2002, 133(4): 537-556.
- [94] Lushchak V I, Lushchak L P, Mota A A, *et al.* Oxidative stress and antioxidant defenses in goldfish *Carassius auratus* during anoxia and reoxygenation [J]. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 2001, 280(1): R100-R107.
- [95] Vig É, Gabrielak T, Leyko W, *et al.* Purification and characterization of Cu, Zn-superoxide dismutase from common carp liver [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology-Part B: Comparative Biochemistry*, 1989, 94(2): 395-397.
- [96] 王楠, 常玉梅, 唐然, 等. 瓦氏雅罗鱼耐碱性状相关分子标记的筛选 [J]. *中国水产科学*, 2015, 22(6): 1105-1114.
Wang N, Chang Y M, Tang R, *et al.* Screening microsatellite markers associated with alkaline tolerance in *Leuciscus waleckii* [J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2015, 22(6): 1105-1114 (in Chinese).
- [97] 王双毅, 梁利群, 常玉梅, 等. 瓦氏雅罗鱼盐碱适应相关 InDels 位点的挖掘与分析 [J]. *中国水产科学*, 2022, 29(2): 184-199.
Wang S Y, Liang L Q, Chang Y M, *et al.* Mining and analysis of InDels in response to alkali-saline stress in Amur ide (*Leuciscus waleckii*) [J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2022, 29(2): 184-199 (in Chinese).

- 2022, 29(2): 184-199 (in Chinese).
- [98] Gu X H, Jiang D L, Huang Y, *et al.* Identifying a major QTL associated with salinity tolerance in Nile tilapia using QTL-Seq[J]. *Marine Biotechnology*, 2018, 20(1): 98-107.
- [99] Jiang D L, Gu X H, Li B J, *et al.* Identifying a long QTL cluster across chrLG18 associated with salt tolerance in tilapia using gwas and QTL-seq[J]. *Marine Biotechnology*, 2019, 21(2): 250-261.
- [100] Qin H, Zhu Z X, Lin H R, *et al.* Exploring candidate genes in a major QTL region associated with salinity tolerance in the skin of Nile tilapia based on transcriptomic analysis[J]. *Aquaculture*, 2020, 526: 735380.
- [101] Rengmark A H, Lingaas F. Genomic structure of the Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) transferrin gene and a haplotype associated with saltwater tolerance[J]. *Aquaculture*, 2007, 272(1-4): 146-155.
- [102] 刘筠. 我国淡水养殖鱼类遗传育种现状和展望 [J]. 水生生物学集刊, 1979, 3(4): 471-483.
- Liu Y. On the present status and future prospect in the genetics and breeding of freshwater cultural fishes in China[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 1979, 3(4): 471-483 (in Chinese).
- [103] 石米娟, 张婉婷, 程莹寅, 等. 基于全基因组分析技术的鱼类育种技术原理与应用 [J]. 中国农业科技导报, 2022, 24(2): 33-41.
- Shi M J, Zhang W T, Cheng Y Y, *et al.* Fish breeding technology based on whole genome analysis and its application[J]. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 2022, 24(2): 33-41(in Chinese).
- [104] 陈松林, 王德寿, 匡友谊, 等. 中国鱼类基因组编辑育种研究现状及存在问题与展望 [J]. 水产学报, 2023, 47(1): 019102.
- Chen S L, Wang D S, Kuang Y Y, *et al.* Fish genome editing breeding in China: status, problems and prospects[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2023, 47(1): 019102 (in Chinese).
- [105] 桂建芳, 周莉, 张晓娟. 鱼类遗传育种发展现状与展望 [J]. 中国科学院院刊, 2018, 33(9): 932-939.
- Gui J F, Zhou L, Zhang X J. Research advances and prospects for fish genetic breeding[J]. *Bulletin of Chinese Academy of Sciences*, 2018, 33(9): 932-939 (in Chinese).
- [106] 莽琦, 徐钢春, 朱健, 等. 中国水产养殖发展现状与前景展望 [J]. *渔业现代化*, 2022, 49(2): 1-9.
- Mang Q, Xu G C, Zhu J, *et al.* Developmental status and prospective vision for China's aquaculture[J]. *Fishery Modernization*, 2022, 49(2): 1-9 (in Chinese).

Research progress of disease resistance and anti-stress breeding in China's important cultured freshwater fish

LIU Yongxin^{1,2*}, SHAO Changwei³, ZHENG Xianhu⁴

1. Yangtze River Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Wuhan 430223, China;

2. Chinese Academy of Fishery Sciences, Beijing 100141, China;

3. Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Qingdao 266071, China;

4. Heilongjiang River Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Harbin 150076, China

Abstract: The germplasm resources of freshwater fish are relatively abundant in China, and the quantity of their species is enormous, which accounts for a vital part of the high-quality protein supply from aquatic animals. However, the growth, development and reproduction of freshwater fish are seriously affected by the frequent occurrence of fish diseases and culture environment stress, which restricts the healthy sustainable development of the freshwater aquaculture industry. The key constraints of limiting the development of freshwater fish culture are the weak study on genetic basis of disease resistance and anti-stress traits as well as inadequate new breeding materials. It is an effective way to conduct further research on genetic improvement and breeding of resistant traits and cultivate new freshwater fish varieties with better resistance abilities to solve these two main challenges. This article comprehensively reviews the fundamental status of breeding improved varieties of freshwater fish with disease resistance and anti-stress, summarizes the review of new varieties of freshwater fish with disease resistance or anti-stress traits from 1996 to 2023, and introduces the resistant performance indicators, adopted technical routes and actual breeding effectiveness of representative breeding new varieties. Focusing on five types of traits, namely disease resistance, cold resistance, hypoxia tolerance, low-temperature tolerance, and saline-alkali tolerance, this article reviews the main research progress in the accurate evaluation of genetic parameters, excavation of trait linkage markers, and analysis of molecular regulatory mechanism. Combined with the current research status of disease resistance and anti-stress of major freshwater aquaculture fish in China and advanced typical cases at home and abroad, this article summarizes the outstanding problems in current breeding research, such as the slow progress of cultivating new varieties with excellent resistance performance, the lag in research and development of high-throughput measurement technology for phenotypic traits, the insufficient depth of analysis of hereditary basis and regulatory mechanism of traits, and the weakness of breeding and industrial application of varieties that take into account multiple traits. With a focus on the outstanding problems faced by the breeding of resistant traits in cultured freshwater fish at present, this paper proposed to carry out research tasks in four aspects, the high-efficiency conservation and utilization of germplasm resources in cultured freshwater fish, the analysis of genetic mechanism and molecular regulatory of disease resistance and anti-stress traits, the cultivation of new varieties and germplasm creation with excellent resistance abilities, and the parental maintenance and popularization of new resistant varieties. In summary, the information of this review can provide references for researches on breeding of resistant traits of major cultured freshwater fish in China.

Key words: fish; freshwater aquaculture; disease resistance; anti-stress; breeding research

Corresponding author: LIU Yongxin. E-mail: liuyx@cafs.ac.cn

Funding projects: China Agriculture Research System (CARS-45); Central Public-interest Scientific Institution Basal Research Fund, CAFS (2023TD36)