



· 综述 ·

我国鲫鱼种群遗传多样性及起源进化研究进展

董传举^{1,2}, 李学军^{1*}, 孙效文^{2*}

(1. 河南师范大学水产学院, 河南 新乡 453007;

2. 中国水产科学研究院黑龙江水产研究所, 黑龙江 哈尔滨 150070)

摘要: 鲫分为指名亚种和银鲫亚种, 是我国重要的淡水养殖对象, 具有较高的经济价值。鲫适应性较强、分布地区广泛、遗传背景复杂且具有不同的形态和倍型。目前, 众多学者运用多种方法对不同鲫的遗传多样性及起源、进化进行了大量研究。但研究方法、研究对象和标准之间的差异, 使得结果之间存在较大分歧。本文对我国的鲫资源、遗传多样性及不同鲫的起源进化进行归纳总结, 发现我国野生鲫种质资源丰富, 不同野生鲫地方群体的遗传变异度较大, 遗传多样性处于比较丰富的状态, 具有较大的育种潜力。银鲫同一雌核发育系表现出高度的遗传同质性, 但不同发育系之间存在丰富的遗传变异, 表现出较高的遗传多样性。而按照人类自身喜好选育而成的金鱼, 群体遗传多样性则远低于野生鲫群体。本文对于银鲫、彭泽鲫、其他鲫及金鱼的起源与进化也进行了探讨。银鲫的起源虽然存在争议, 但大多数的研究结果还是支持“银鲫与鲫属于一级亲缘关系, 应归于同一个种, 三倍体银鲫是在特殊环境下从鲫中分化出来的种群”这一观点。彭泽鲫可能是从养殖银鲫的池塘中逃逸而进入天然水域的外源鱼, 也可能是起源于具有明显生长优势的野生鲫, 并因其优良性状而被选育出来。彭泽鲫不同雌核发育系的发现, 使得彭泽鲫与银鲫和野生鲫的亲缘关系更加复杂, 对于三者的关系, 仍需要进一步比较研究。我国大多数地区三倍体野生鲫具有独立起源的可能性较大, 在某地形成后扩散到其他水系形成独立群体的可能性较小, 但也不排除一些鲫地理群体是由于早年养鱼历史造成的外来鲫入侵。金鱼可能起源于我国长江中下游的野生鲫, 首先形成草系, 然后分化出文种品系和龙种品系, 随着时间的推移和人工选择, 文种品系又分化出水泡系, 龙种品系则分化出蛋系。虽然金鱼品种过多, 但从线粒体的角度分析, 均为同一母系起源。本文通过对我国鲫相关研究的梳理, 分析和探讨了我国鲫种质资源现状、存在问题及未来的研究重点, 旨在为鲫种质资源的合理开发、利用和保护提供理论依据, 进而促进鲫产业又好又快地发展。

关键词: 鲫; 分类; 遗传多样性; 起源; 进化

中图分类号: S 917.4

文献标志码: A

鲫属鱼类属于硬骨鱼纲(Osteichthyes)、鲤形目(Cypriniformes)、鲤科(Cyprinidae)、鲫属(*Carassius*)。鲫属鱼类从形态学上可分为欧鲫(*C.*

carassius)、白鲫(*C. cuvieri*)和鲫(*C. auratus*)。鲫又可分为指名亚种(*C. auratus auratus*)和银鲫亚种(*C. auratus gibelio*)^[1-2]。欧鲫主要分布在欧洲及我国

收稿日期: 2019-08-29 修回日期: 2019-10-23

资助项目: 国家自然科学基金(31801032); 河南省科技攻关项目(182102210081, 182102110164); 河南省高等学校重点科研项目计划(18A240002); 河南师范大学博士启动课题(qd16159)

通信作者: 李学军, E-mail: xjli@htu.edu.cn; 孙效文, E-mail: sunxw2002@163.com

新疆境内的额尔齐斯河等水系,白鲫原产于日本。鲫广泛分布在从北欧到西伯利亚至亚洲各地,在我国广为分布。而银鲫分布于欧亚大陆的温带水域,我国盛产于新疆地区和东北的黑龙江流域,但在其他地区也时有发现^[3]。

鲫肉质鲜美、营养丰富,是我国主要的淡水养殖对象之一,具有较高的经济价值。鲫的变种金鱼是我国主要的观赏鱼养殖品种,其体态多样、色彩绚丽,深受人们喜爱。除食用和观赏价值外,鲫还具有重要的研究价值:鲫多倍化现象比较普遍,且银鲫具有独特的单性和拟两性生殖方式^[4],这些特性使其成为研究进化遗传学、分子生物学以及分类学的重要物种^[5-8]。

鲫适应环境能力强,分布广泛,具有众多的地方群体,不同地理分布的群体在形态、倍性等方面也有明显差异^[9]。传统形态学方法对鲫进行分析所获得的信息较少,且容易受环境影响,具有较大的局限性。随着细胞标记、生化标记、分子标记等技术的发展和应用,对于鲫的遗传多样性及起源进化研究也越来越多,但相关内容大多针对部分水域或少数群体,缺乏全面和系统的研究。因此,出现了众多不同,甚至互相矛盾的研究结果。这给鲫资源保护、增殖放流、遗传育种以及水产养殖等领域的发展带来了一定阻碍^[10]。本文通过对我国的鲫资源进行归纳总结,在厘清鲫不同地理群体遗传多样性和起源进化的同时,对存在的问题进行了分析和展望,目的在于保护鲫种质,促进鲫养殖产业的高效、可持续发展。

1 鲫的一般特征及生活习性

1.1 鲫属鲫种

鲫呈灰黑色,体高而侧扁,腹部圆形,背鳍最后1枚鳍棘较强,尾鳍深叉形,其生长缓慢,个体偏小,普通鲫为2倍体($2N=100$)^[11]。银鲫与普通鲫在外形上很难区分,但较鲫生长更快,身体比普通鲫显著的高且宽。银鲫具有特殊的雌核发育生殖方式,以不同精子刺激卵子则后代产生不同的雌雄比例^[12]。银鲫染色体数目及组型的研究结果多为 $3N=156$ 或 $3N=162$ ^[13]。

1.2 鲫不同地理群

不同地域分布的鲫在形态上已出现明显差异,形成了一些独特的地方品系:云南滇池高

背鲫、广东缩骨鲫、江西彭泽鲫、河南淇河鲫、黑龙江方正银鲫等^[5-7,14]。滇池高背鲫自发现以来种群数量不断扩增,目前成为滇池的主要渔业对象,其体较高、体色银灰,头部尖。广东缩骨鲫典型的特征是体后部脊椎呈萎缩状、躯体较短。彭泽鲫原产于彭泽县丁家湖、芳湖和太白湖等自然水体,后经江西省水产研究所对其进行驯养选育,具有了生长快、个体大、抗病性和适应性强等优点,是当时农业部向全国重点推广的五种淡水鱼类之一。淇河鲫分布于河南省淇河流域,其肉质鲜美,背色浅褐、腹部银色、脊背宽厚,体型丰满,又称“双脊鲫”^[15]。方正银鲫产于黑龙江省方正县双凤水库,是一个天然雌核发育种群,因而所产生的后代与母本相似。与日本银鲫和东欧银鲫不同的是,在自然群体中方正银鲫雄鱼约占15%,而日本银鲫和东欧银鲫却没有雄性个体^[16-18]。

1.3 金鱼

金鱼体色绚丽,形态各异,是我国主要的观赏鱼类之一。金鱼与鲫同属一种,但在形态、体色上较鲫发生了很大变化,如水泡眼、珍珠鳞、狮头、球形体型等^[19]。目前,依据形态学特征主要有三种分类方法:三分法(草系、蛋系、文系)、四分法(草系、蛋系、文系、龙系)和五分法(草系、蛋系、文系、龙系、龙背系)等^[20]。

1.4 引进种及新品种

白鲫又称大阪鲫,原产于日本琵琶湖,我国在1976年引进该物种,因其体色银白且食性与鲢(*Hypophthalmichthys molitrix*)相近,所以称为白鲫^[21]。白鲫体型大,背部隆起明显,似驼背,其性成熟早、繁殖率高、生长速率较快。近年研究发现雌核发育的白鲫全为雌性,比普通白鲫长得更快,抗病能力更强^[22]。除了人工引种外,我国科研工作者也对鲫进行了遗传育种改良研究,选育出一批优良品种,如湘云鲫、湘云鲫2号、黄金鲫、异育银鲫、异育银鲫“中科3号”、异育银鲫“中科5号”、兴淮鲫、杂交鲫、丰产鲫、长丰鲫等。这些鲫品种都具有一定的养殖优势,推动了我国淡水养殖业的快速发展^[23]。例如,在红鲫(♀)×湘江野鲤(*Cyprinus carpio*)(♂)的杂交后代中发现两性可育的异源四倍体鲫鲤,不同倍性四倍体鲫鲤与雌性二倍体白鲫交配产生了具有多种优势的不育三倍体湘云鲫^[24]。异育银鲫是

我国重要的大宗淡水养殖鱼类之一，它是利用方正银鲫为母本，兴国红鲤为父本，经人工授精后选育的子代。“丰产鲫”是华南师范大学与肇庆学院水产研究所合作利用尖鳍鲤(*C. acutidorsalis*)的精子异精激发彭泽鲫雌核发育产生的子一代^[25]。“长丰鲫”以异育银鲫D系(方正银鲫为母本，兴国红鲤为父本经人工授精得到的雌核发育系)为母本，鲤鲫移核鱼为父本进行雌核生殖发育，并选育出性状稳定、生长性能优良的异育银鲫新品系。该品系为四倍体类型，但保留了典型的三倍体银鲫的可数和可量性状。截至2019年8月，共有17个鲫新品种通过全国水产原良种审定委员会审定，其中二倍体鲫品种7个，为红白长尾鲫、蓝花长尾鲫、萍乡红鲫、鲤鲫杂交种黄金鲫、芙蓉鲤鲫、赣昌鲤鲫和合方鲫；三倍体鲫品种9个，分别为彭泽鲫、松浦银鲫、异育银鲫、湘云鲫、异育银鲫“中科3号”、湘云鲫2号、津新乌鲫、白金丰产鲫以及异育银鲫“中科5号”；四倍体鲫品种1个，即长丰鲫^[26-27](表1)。这些鲫品种和杂交种的成功培育和推广应用对

我国鲫产量的提高作出了重大贡献，全国鲫产量已从1983年的4.8万t增至2018年的277.2万t^[28]。

2 鲫种群遗传多样性研究

遗传多样性的丰富程度反映了物种的适应能力和进化潜力，物种的遗传多样性越丰富，其对环境的适应能力越强，育种和遗传改良潜力也越大^[29-30]。我国幅员辽阔，广域的地理分布、复杂的气候特征、多样的生态环境，孕育了鲫丰富的遗传多样性。鲫分布广泛，遗传背景复杂，通过对其遗传多样性的分析可以了解我国鲫资源的现状，对合理的开发保护和优良品种选育都具有重要意义。

2.1 不同倍型鲫遗传多样性比较

我国鲫地方种群众多，且多倍化现象普遍，很多水域都是不同种、不同倍性的鲫相互混杂。例如在洞庭湖中就报道了二倍体、三倍体和四倍体鲫的稳定共生现象^[31]。目前，对于鲫不同地理群之间遗传多样性的比较研究较多。张辉等^[32]

表1 我国审定通过的鲫新品种

Tab. 1 Certified new varieties of *C. auratus* in China(1996—2019)

序号 no.	品种名称 breed name	年份 year	登记号 register number	类别 category	亲本来源 parental origin
1	彭泽鲫	1996	GS-01-003-1996	选育种	野生彭泽鲫
2	松浦银鲫	1996	GS-01-005-1996	选育种	方正银鲫
3	异育银鲫	1996	GS-02-009-1996	杂交种	方正银鲫(♀)×兴国红鲤(♂)
4	湘云鲫	2001	GS-02-002-2001	杂交种	日本白鲫(♀)×改良四倍体鲫鲤(♂)
5	红白长尾鲫	2002	GS-02-001-2002	杂交种	红鲫、白鲫
6	蓝花长尾鲫	2002	GS-02-002-2002	杂交种	金鱼、彩鲫
7	萍乡红鲫	2007	GS-01-001-2007	选育种	红鲫
8	异育银鲫“中科3号”	2007	GS-01-002-2007	选育种	异育银鲫
9	杂交黄金鲫	2007	GS-02-001-2007	杂交种	散鳞镜鲤(♀)×红鲫(♂)
10	湘云鲫2号	2008	GS-02-001-2008	杂交种	改良二倍体红鲫(♀)×改良四倍体鲫鲤(♂)
11	芙蓉鲤鲫	2009	GS-02-001-2009	杂交种	芙蓉鲤(♀)×红鲫(♂)
12	津新乌鲫	2013	GS-02-002-2013	杂交种	红鲫(♀)×(白化红鲫♀×墨龙鲤♂)F ₂ 筛选可育四倍体(♂)
13	白金丰产鲫	2015	GS-01-001-2015	选育种	彭泽鲫、野生尖鳍鲤
14	赣昌鲤鲫	2015	GS-02-001-2015	杂交种	日本白鲫(♀)×兴国红鲤(♂)
15	长丰鲫	2015	GS-04-001-2015	其他种	异育银鲫D系、鲤鲫移核鱼
16	合方鲫	2016	GS-02-001-2016	杂交种	日本白鲫(♀)×红鲫(♂)
17	异育银鲫“中科5号”	2017	GS-01-001-2017	杂交种	银鲫E系、团头鲂、兴国红鲤

对3个三倍体鲫及野生鲫线粒体DNA进行RFLP分析, 发现银鲫的核苷酸多样性高于彭泽鲫, 但野生鲫的核苷酸多样性最为丰富。这与刘良国等^[33]采用RAPD技术对洞庭湖的彭泽鲫及野生鲫的遗传多样性分析结论一致。田焱^[29]对野生鲫、彭泽鲫、红鲫、金鲫、高背鲫和黑龙睛6种鲫和金鱼进行微卫星的遗传多样性分析, 得出野生鲫的平均多态性信息含量最高, 而彭泽鲫的平均多态性信息含量最低。莫赛军等^[34]对野生鲫和方正银鲫的生长激素 I (*GHI*) 基因的内含子2进行单倍型分析, 发现野生鲫有15种单倍型, 而方正银鲫只有4种, 野生鲫的遗传多样性明显高于方正银鲫。邓朝阳^[35]通过线粒体D-loop序列分析长江水系不同鲫的遗传多样性, 发现分布于长江水系的野生鲫遗传多样性同样较高, 下游群体的遗传多样性明显高于上游群体, 推测水利工程的大量开发为导致这一现象的重要原因。匡天旭等^[36]利用CO I 基因研究了珠江水系干流之一的西江8个鲫地理群体的遗传多样性和群体结构, 结果同样表明野生鲫的遗传多样性水平相对较高。

通过对贵州喀斯特山区两地理群体鲫线粒体D-loop序列分析发现, 普安鲫及其指名亚种群体遗传多样性水平中等, 草海鲫及其指名亚种群体遗传多样性水平偏低, 普安的银鲫群体遗传多样性水平极低。普安的银鲫个体间同质化严重、单倍型多态性贫乏、群体遗传多样性较低等现象的出现, 可能是其亲体数量较少, 造成的繁育中瓶颈效应和遗传漂变等原因导致^[37]。通过对河南鹤壁淇河鲫原种场、安阳金堤河、济源沁河的鲫的遗传多样性进行ISSR分析, 发现金堤河鲫和沁河鲫两野生群体遗传多样性更为丰富, 淇河鲫相对于两野生群体鲫有一定的遗传分化, 遗传多样性的丰富度降低, 形成了趋于稳定的、较独立的遗传结构^[38]。

鲁翠云等^[39]连续2年对黑龙江双龙水库的鲫采样并进行微卫星分析, 得出的结果都是二倍体鲫的平均杂合度要高于三倍体银鲫。因此, 在同一水域生活的鲫混合群体中, 二倍体比三倍体的遗传多样性要丰富^[40], 且三倍体的雄性和雌性之间具有相同的遗传背景^[41]。但贾智英等^[42]通过对黑龙江方正县双风水库、呼伦湖、乌苏里江抓吉江段、松花江哈尔滨江段、嫩江新荒泡和月亮湾两个支流的不同倍型鲫进行微卫

星分析发现, 同水体二倍体与多倍体两种鲫遗传结构相似性高, 群体遗传多样性均比较丰富, 群体内2种倍性鲫和各采集群体间的遗传多样性虽有差异, 但不显著。通过线粒体DNA和转铁蛋白基因对全国26个鲫地理种群进行遗传多样性分析, 同样发现三倍体银鲫具有较高的遗传多样性, 且与二倍体鲫不相上下^[43]。

上述研究表明我国野生鲫种质资源丰富, 不同野生鲫地方群的遗传变异度较大, 遗传多样性处于比较丰富的状态, 具有较大的育种潜力。在大多数研究中, 二倍体野生鲫的遗传多样性远高于三倍体银鲫和人工养殖群体, 可能原因是二倍体野生鲫主要为两性生殖方式, 增加了基因重组的概率, 银鲫主要为雌核发育即单性生殖方式, 精子起到刺激卵子发育的作用, 大部分遗传物质来源于母本, 表现出遗传同质性。而养殖群体由于瓶颈作用、近亲繁殖、原始构建种群小等原因导致遗传多样性进一步降低^[44-45]。

2.2 银鲫间的遗传多样性比较

银鲫拥有2套生殖方式: 雌核发育生殖和拟两性融合生殖^[46-47], 在经历了连续的两轮多倍化历程后, 目前正处在二倍化进程之中^[48], 且生殖方式也正在由单性雌核生殖向两性有性生殖转变^[49]。目前银鲫中已鉴别出5个野生雌核发育系(A、B、C、D、E系)并获得一个人工雌核发育系F系^[50]。朱蓝菲等^[51-52]利用血清蛋白区分出A、B、C、D系4个雌核发育系, 且各系间在体型和生长性能上存在差异, 之后又通过组织移植进一步证明不同雌核发育系的存在。组织移植只有在基因型相同的个体之间进行才能存活, 不同雌核发育系具有遗传异质性, 因而出现排异现象。Yang等^[53]利用转铁蛋白和同工酶来区分银鲫的不同发育系, 发现同一系内表现出高度均一性, 而不同系间则表现出丰富的遗传异质性。周莉等^[50, 54]运用RAPD技术鉴定出88个可区分A、D、E、F、P系(彭泽鲫)的分子标记, 不同雌核发育系表现出遗传异质性, 而同一雌核发育系表现出遗传同质性, 随后运用微卫星标记也得到了同样的结果。但用F系做母本, D系做父本, 并对子代及亲本进行RAPD分析, 发现FD子代中存在丰富的DNA多态片段, 远远高于异精刺激子代间的遗传距离, 且FD中新表型的产生来自两

性生殖的重组,并证明银鲫在同源精子刺激时行两性生殖^[55]。

周秋白等^[56]和杨林^[57]分别对西北地区野生鲫进行倍型及转铁蛋白多态性分析,发现新疆伊犁河现存野生鲫均为三倍体银鲫两性种群,具有两性融合生殖能力且有丰富的遗传多样性,而天山养殖场人工养殖群体中也发现有雄性个体,但却表现出单态型。新疆伊犁河鲫三倍化可能是多次历史事件演化的结果,三倍体鲫是其对该地区特殊寒冷环境的一种适应结果^[58]。李风波^[59]从4个银鲫养殖场选取有代表性的样品用于线粒体D-loop序列分析,发现遗传多样性水平在不同群体之间呈现显著差异,武汉群体和彭泽群体几乎没有遗传变异,而方正群体和淇河群体的遗传多样性水平最高。但蒋芳芳^[43]通过对全国26个鲫地理种群研究,发现银鲫各地种群间没有明显的遗传结构差异,表明它们之间的基因交流比较频繁。

银鲫具有雌核发育单性和两性两种生殖方式,在单性生殖过程中,异源精子起到刺激卵子的作用,子代不发生性状分离,故银鲫同一雌核发育系表现出高度的遗传同质性。两性生殖方式使其群体产生了丰富的遗传变异,从而表现出较高的遗传多样性,这种变异也有利于银鲫适应环境的变化,而三倍体银鲫恰是对自然环境的一种特殊适应结果,所以大多数银鲫能够在新的生存环境中迅速繁殖。研究银鲫的遗传多样性对于银鲫的进一步育种具有重要意义:可以利用同源精子使银鲫进行两性生殖来获得优良性状的重组,再通过异源精子刺激雌核发育使优良性状能够在子代中稳定遗传,进而获得具有稳定优良性状的养殖新品种。

2.3 不同品种金鱼的遗传多样性研究

经过长期的自然演化及人工选育,金鱼的新品种越来越多,对于金鱼的遗传多样性研究也越来越多。陈桢^[60]记载了金鱼外部形态上的10种变异,并和梁前进等^[61]根据金鱼的17个外部形态差异来区分金鱼的不同品种,发现金鱼不同品种差异显著。王长城等^[62]对3种珍珠金鱼(五花珍珠、透明珍珠和青珍珠)的肌浆蛋白和血清蛋白进行分析,发现各自都有特异的条带。牟希东等^[63]对天津塘沽、江苏苏州和福建福州的金鱼养殖群体进行RAPD分析,发现3个群体内遗传

多样性偏低,且群体间遗传分化程度不高。之后又运用RAPD技术对5个金鱼代表种(草金、红龙睛、鹤顶红、水泡、黑寿)进行遗传多样性分析,发现所有金鱼代表种的遗传多样性都偏低^[64]。吴滢等^[65]对红白龙睛蝶尾、狮头、黑龙睛、红白高头珍珠鳞4个品种进行RAPD分析,发现4个群体的平均遗传距离为0.078 4-0.220 9,已达到种群的分化标准。目前,我国金鱼品种已达数百种,且外部形态差异较大,因此不能仅以形态标记来研究品种间的遗传分化水平。遗传标记的开发在充分利用和改造金鱼遗传变异的同时,可以培育出具有优良形态和体色性状的金鱼新品种。在金鱼的选育中,人类为了追求更好的品质,如观赏价值和经济价值等,往往会出现瓶颈效应和建群者效应,进而导致群体间的基因交流能力降低、基因缺失,使其遗传多样性降低^[20,66]。

3 鲫的起源与进化

起源与进化指的是一个类群的形成和发展过程。鱼类的起源与进化研究方法主要有形态学比较、化石记录、分子生物学技术三个方面,特别是分子生物学技术的兴起,使得起源与进化分析更加准确可靠。鲫起源与进化研究的开展,对于其亲缘关系和演化历史的了解,具有十分重要的意义。

3.1 银鲫的起源与进化

银鲫由于其独特的遗传背景和生殖方式而广受关注,对于多倍体的起源进化(同源起源或异源起源)一直存在分歧,且银鲫与普通鲫的遗传交流和银鲫的起源进化也有关。鲁翠云等^[39]用微卫星标记2年测定的结果显示,三倍体银鲫与二倍体鲫的遗传相似系数均在0.6以上,二者的遗传距离较近。在所扩增的大部分微卫星位点上基因型相同或相似,银鲫与鲫属于一级亲缘关系,应归于同一个种,其差异为种内差异,三倍体银鲫是鲫的一个特殊种群,在进化上三倍体银鲫可能是为了适应特殊环境分化而来。贾智英等^[42]通过对黑龙江省不同倍型鲫研究发现,同一水体二倍体与三倍体两种鲫遗传结构相似性高,且遗传多样性丰富程度与水体类型和多倍体所占比例有关,推测多倍体银鲫极有可能先经过二倍体鲫异源多倍化再同源加倍而来。

孙效文等^[67]发现银鲫与普通鲫之间存在明显的遗传物质交流, 而较高的遗传相似性也与传统的银鲫起源于普通鲫的观点一致。同一水体二倍体与三倍体之间的遗传关系更为密切, 与沈俊宝等^[13]研究结论一致, 即三倍体银鲫可能是由二倍体普通鲫种内杂交或自身加倍化形成。但Ojima等^[68]通过两性鲫和鲤杂交获得了人工雌核发育三倍体, 之后方正银鲫被认为是由二倍体鲫和鲤杂交所得, 有科学家通过鲫与鲤杂交再经多代回交也得到雌核发育鲫。另外, 银鲫与普通鲫遗传相似性极高的原因更可能的解释是银鲫子代可以从雄性银鲫(普通雄性鲫也有机会)中经常性地获得遗传物质。Yuan^[69]通过对*Hox*基因研究, 也证实银鲫的起源有可能是鲫和鲤的杂交且鲤与鲫、鲫与银鲫物种的形成可能发生在8.1~11.4百万年前和2.3~3.0百万年前之间。而有学者认为银鲫含有特异的线粒体DNA基因型, 并非由二倍体鲤鲫杂交而成^[70-72]。李因传^[73]在研究银鲫和普通鲫的遗传多态性时, 发现银鲫和鲫在核DNA和线粒体D-loop区都表现出高度的交叉相似性, 并且银鲫不存在与鲫有差异而与鲤相似的DNA片段, 故认为银鲫由普通鲫自身加倍或种内杂交得到。Wang等^[45]还发现了一些多倍体银鲫的克隆系是核—质杂交, 因为克隆系A为母本, 克隆系D为父本进行有性生殖得到的后代, 包含来自父系克隆A的完整核基因组以及来自母系克隆D的全部线粒体DNA。推测是通过雄核发育, 抑制第一次有丝分裂, 使得多倍体加倍。上述研究结果表明, 银鲫的起源虽然存在争议, 但大多数人的研究结果还是支持“银鲫与鲫属于一级亲缘关系, 应归于同一个种, 三倍体银鲫是在特殊环境下从鲫中分化出来的种群”这一观点。

3.2 彭泽鲫的起源与进化

彭泽鲫, 原产于江西省彭泽县丁家湖、太泊湖、芳湖、芸湖等天然水域, 由江西省水产研究所和九江市水产研究所自1983年起经7年多、6代的精心选育得到, 选育后的彭泽鲫生长速率较选育前快50%, 较普通鲫快249.8%。推测彭泽鲫可能是从养殖银鲫的池塘中逃逸而进入天然水域的外源鱼, 也可能是起源于具有明显生长优势的野生鲫, 并因为其明显的优良形状而被选育出来。例如, 李名友等^[74]对彭泽鲫和A系银鲫进行转铁蛋白、RAPD分析, 发现二者具有高

度的遗传同质性, 推测彭泽鲫可能是逃逸到天然水体中的银鲫养殖群体。张辉等^[32]通过对银鲫、彭泽鲫、缩骨鲫和野生鲫的线粒体DNA研究证明, 彭泽鲫属于银鲫的一个地方品系, 李风波^[59]的研究也支持了上述观点。周莉等^[50, 75]对几种鲫进行了RAPD和微卫星分析, 也认为彭泽鲫是从养殖银鲫的池塘中逃逸到彭泽湖的外源鱼。田焱^[29]通过分析线粒体Cyt *b*基因证实彭泽鲫与高背鲫亲缘关系极近。而高背鲫是由方正银鲫雌核发育D系为母本, 兴国红鲤为父本繁育的后代。故推断彭泽鲫与高背鲫可能具有共同的起源——养殖的银鲫。而鲁双庆等^[76]采用微卫星技术对普通鲫、红鲫、白鲫和彭泽鲫群体进行亲缘关系分析, 结果显示红鲫与白鲫亲缘关系较近, 普通鲫与彭泽鲫亲缘关系较近。崔森等^[77]运用同工酶对野生鲫、彭泽鲫、银鲫D系进行比较分析, 发现彭泽鲫与银鲫D系在生化水平上分化明显, 推测它们具有独立的起源, 由不同地区的不同祖先演化而来。刘良国等^[9, 78]在彭泽鲫中发现了两个雌核发育系H和L, L与银鲫D系亲缘关系很近, 而H可能起源于野生鲫, 故推测彭泽鲫的原始单一群体可能与银鲫A系相似, 但是在两性生殖过程中发生重组和交换, 从而产生不同的雌核发育系。姚纪花等^[79]在研究鲫6个地方群的亲缘关系时, 发现彭泽鲫为相对独立的一支, 方正银鲫与彭泽鲫亲缘关系最远。彭泽鲫不同雌核发育系的发现, 使得彭泽鲫与银鲫和野鲫的亲缘关系更加复杂, 对于三者的关系, 仍需要对不同克隆群体进一步比较研究。

3.3 其他鲫的起源与进化

除银鲫和彭泽鲫之外, 其他地方群体也出现了三倍体, 对于这些不同地理分布鲫的起源进化研究也颇多。有研究通过对不同鲫地理群进行RAPD分析, 发现缩骨鲫可能起源于野生鲫, 而张辉等^[32]也认为缩骨鲫为野生鲫的一个地理群, 其单倍型属于野生鲫的常见型。有研究认为高背鲫是由经人工选育的方正银鲫雌核发育D系为母本、兴国红鲤为父本繁育的后代, 但黄生民等^[80]却发现方正银鲫和高背鲫在生化水平上已有明显分化, 可能具有独立的起源。罗静等^[70]和黄生民等^[80]通过RFLP技术分析了多种鲫的线粒体DNA, 发现高背鲫具有独特的单倍型, 并非二倍体低背鲫自身加倍形成。俞豪祥等^[81]认为普安鲫是在长期封闭的贵州高原环境下形成的一个

新类型,与银鲫、高背鲫来源不同。而安苗等^[37]发现普安银鲫与黑龙江银鲫及其品系有很高的同源性(99%~100%),依据我国银鲫自然分布于黑龙江水系和额尔齐斯河水系,出现在南方水体中的银鲫已证实系北方起源,再结合其雌核生殖和线粒体DNA母性遗传特点,可推断普安银鲫为北方银鲫起源,迁入可能性极大。另外,部分亚类群中的鲫与淇河鲫同源性达100%,结合草海的人工养鱼历史,推测为侵入对象。还有部分鲫从亚类群中分离后,在草海封闭水体中有长期独自进化的历程。

Li等^[15]通过分析方正银鲫和淇河鲫的克隆系发现,2个群体共享了6个克隆系。通过对线粒体D-loop序列研究,发现方正银鲫和淇河鲫表现出较大的差异性,因此推测方正银鲫和淇河鲫可能来自于不同的母系。淇河鲫的一个样本具有的单倍型与广泛养殖的方正银鲫所具有的单倍型一致,说明淇河鲫可能是方正银鲫从养殖池塘逃到淇河的。方正银鲫4个样本与淇河鲫的大多数样本聚在一起,说明淇河鲫与方正银鲫之间在历史上具有一定的基因交流。另外,研究结果还表明武汉银鲫也来自于方正银鲫,这与武汉群体从方正水库引种的事实一致。蒋芳芳^[43]研究认为,三倍体银鲫与二倍体鲫之间共同出现在每个进化支,并非单独成支,这可能表明三倍体银鲫在不同地方具有古老的多次独立起源,也在不断的反复形成中。肖俊^[8]认为不同地理分布的三倍体群体之间在外形上具有明显差异,不太可能是其他地方的鲫入侵,生化水平的显著分化也表明它们大多有独立的起源。银鲫的双重生殖方式及异精雌核效应是群体内丰富遗传多样性及多次独立起源的原因。另外,银鲫各地理种群间没有明显的遗传结构差异,表明它们之间的基因交流广泛。从转铁蛋白等位基因的系统进化树,可以判断中国大陆的银鲫至少起源于5个不同的杂交事件,且起源于多个亲缘关系较近的谱系^[43]。

上述研究表明我国大多数地区的三倍体野生鲫可能具有独立的起源,而非在某地形成后,扩散到其他水系形成独立群体。但对于一些鲫地理群而言,则有可能是由于早年的养鱼历史造成其他地区鲫的入侵。因为进化速率存在差异,且长期的地理隔离、生殖隔离和基因交流缺失所造成的遗传漂变等原因,使得不同地区

的三倍体野生鲫的基因型和单倍型呈明显地理分布格局,各群体间遗传分化严重^[37]。

姚纪花等^[79]通过线粒体DNA多态性对鲫6个地方群体的亲缘关系进行研究时,发现黑龙江方正群体和安徽滁州群体聚为一支,再和淇河群体聚为一支;云南滇池和贵州草海群体聚为一支。结果表明,云南与贵州群体的亲缘关系最近,归为一个群体;黑龙江与安徽群体之间的亲缘关系最近,归为一个群体;河南群体相对独立,与黑龙江和安徽群体的亲缘关系较近;江西群体与各群体间的亲缘关系最远。匡天旭等^[36]通过AMOVA分析、遗传分化系数以及特有单倍型估算西江鲫8群体之间存在显著的遗传分化。通过对来自于鹤壁的淇河鲫、金堤河鲫、沁河鲫进行研究,发现群体内的遗传变异较大,群体间的遗传变异较小。金堤河鲫、沁河鲫群体间的遗传分化较小,淇河鲫与上述两野生鲫群体间的遗传分化较大。沁河和金堤河均为黄河的支流,故推测两野生鲫可能起源于共同祖先^[14];淇河属于海河水系,故淇河鲫可能与两野生鲫有着不同的起源^[82]。研究表明距离较近的群体遗传分化值往往小于距离远的群体,即群体之间遗传分化随着地理距离增大而显著增加。环境和气候等会导致不同水域的鲫受到不同的自然选择压力,进而出现遗传演化方向的差别,以至于群体间的遗传差异性日益明显。因此,鲫种群的遗传多样性现状和群体结构,显示地理距离、环境与气候差异以及独特的生活史均可能促进鲫的遗传分化^[20,83]。而部分距离较近的群体之间存在显著的遗传分化现象,说明自身的生活习性可能也是群体间遗传分化的一个原因^[84]。

3.4 金鱼的起源与进化

金鱼的起源争议颇多,据史料记载,金鱼起源于我国的野生鲫,后来很多研究人员从不同方面也验证了该结论。例如庄远红等^[85]对金鱼的7个代表品种(红龙睛、红帽子、虎头、琉金、墨龙睛、水泡眼、珍珠)及红鲫、野鲫、日本白鲫、银鲫、鲤的线粒体DNA Cyt *b*序列进行比较分析,结果显示这7个金鱼品种之间的同源性都很高,为99.5%~100%。7种金鱼和红鲫的同源性最高,为99.5%~99.8%,与野鲫的同源性为96.8%~97.2%,与日本白鲫、银鲫的同源性为93.1%~94.3%。并通过不同品种金鱼和鲫的系统

发育树的构建,证实金鱼起源于野生鲫。陈桢^[60]对金鱼和鲫进行的杂交实验以及Ojima的染色体组型及C-带反应实验,说明金鱼和中国鲫亲缘关系很近。朱雪莲等^[86]对4个品种金鱼(草金、文种、蛋种、龙种)和鲫6个地理群的线粒体D-loop区分析,发现金鱼属于鲫的一支,银鲫单独一支,且金鱼与长江流域的鲫亲缘关系最近,4个金鱼品种序列完全一致,为同一母系起源。Wang等^[87]通过对多种金鱼的线粒体D-loop和Cyt *b*研究也发现,中国金鱼的母系起源于中国南方的野生鲫,很可能是长江下游的野生鲫,这也与历史记载一致。但Komiyama等^[88]通过研究来自中国和日本的多个鲫和金鱼品系(地方种群)的线粒体DNA,发现日本的金鱼与日本鲫的亲缘关系较远,反而与中国银鲫亲缘关系更近,故推测金鱼可能起源于银鲫。Balon^[89]通过对不同地区的金鱼线粒体Cyt *b*基因研究发现,金鱼的单系谱系被证明是银鲫的姐妹系,而非起源于银鲫,这一结论进一步支持了野生鲫种群在金鱼谱系中的基础地位。长江流域的野生金鱼是所有家养金鱼的基础,金鱼的驯化被认为是宋初时期(公元960—1279年),从长江流域的江兴、南京和杭州开始的。野生鱼类的黄斑畸变在所谓的“慈济池”中保存下来进行养殖,这标志着金鱼选择驯化的开始,大约在公元1500年,金鱼被引进到日本,受到广泛欢迎。上述研究对于金鱼的起源还有争议,但我们更倾向于金鱼起源于野生鲫的说法,因为除了上述大量研究证实以外,银鲫与金鱼并没有地理分布上的大量交叉。

牟希东等^[64,90]研究发现不同金鱼品种(草系、红龙睛、鹤顶红、水泡、黑寿)与鲫Cyt *b*序列同源性高达97.9%,处在同一种的水平,且5个金鱼品种序列完全一致,起源于同一祖先。之后又对这5种金鱼进行系统发育分析,结果表明,鹤顶红和黑寿系统发育关系较近,草金、红龙金、水泡亲缘关系较近。李濮^[91]和王春元等^[92]认为草系金鱼形成之后,向不同方向演化形成文系、蛋系和龙系。而王晓梅等^[93]用RAPD技术分析4种金鱼和野生鲫的基因组DNA多态性,证实金鱼起源于野生鲫,系统发育关系结果表明草系最先形成,然后演化为文系,文系再演化出蛋系和龙系。梁前进等^[94]对野生鲫和金鲫、草金鱼、红文鱼、红龙睛、红头蛋鱼的肌肉蛋白和血清进行了分析,从蛋白质水平证明了野生鲫经过

金鲫演化为金鱼其他品种的推测。王姝妍^[20]对金鱼和中国八大水系的鲫进行系统发育分析,发现金鱼和长江中下游的鲫有最强的基因流,草系金鱼与鲫的遗传分化指数最低,草系金鱼可能为最早驯化的品系,并推测双尾鳍文系金鱼出现在没有背鳍的蛋系金鱼之前,以此来弥补失去背鳍导致的失衡。Rylková等^[95]的分析也发现草金鱼比蛋系金鱼和文种具有更高的遗传多样性。草金鱼与南方的野生鲫的差异比蛋系金鱼和文种的还要低,这可能预示着草金鱼是第一个被驯化的中国金鱼品种。背鳍的状况(丢失或保留)区分了蛋种和文种。在生物力学上,背鳍在游泳时有保持平衡的功能。没有背鳍,大多数鱼不能直立。双尾翼的获得,弥补了损失背鳍带来的平衡困局。因此,蛋系金鱼(没有背鳍)可能出现在双尾鳍金鱼之后^[96]。

因此,推断金鱼可能起源于我国长江中下游的野生鲫,首先形成草系。鲫演变成草金鱼后,又分化出文种和龙种,随着时间的推移和人工选择,文种品系又分化出水泡系,龙种品系则分化出蛋系。虽然金鱼品种过多,但从线粒体DNA的角度分析,它们均为同一母系起源。

4 存在的问题及展望

4.1 鲫遗传多样性降低

近几年的遗传变异研究发现,地理隔离、人工选择、近亲繁殖是造成鲫遗传多样性明显降低的主要原因。地理隔离会导致群体间基因交流困难,基因丰富度降低,单一化现象严重。而养殖群体在人工养殖过程中,生存环境更加单一,其遗传多样性较野生群体更低。另外,在人工选择的过程中,人类长期有目的地选择某些优良基因,使鲫向人类期望的方向发展(如金鱼的演变),也会导致某些基因的缺失,进而使其遗传多样性降低。人工选择也对鲫遗传分化有很大影响。人工选择为了更好地追求生活品质,如观赏价值和经济价值等,往往会导致瓶颈效应和建群者效应,群体间的基因交流能力降低,导致基因缺失,使其遗传多样性降低^[20,66]。

人工养殖过程中存在的近亲交配问题,也会使得基因丢失,导致物种遗传多样性降低。例如为了提高鲫的抗逆性、生长速率、经济产

量, 研究人员采用细胞工程、雌核发育等技术培育出新的鲫品种, 如湘云鲫、湘云鲫2号、黄金鲫、异育银鲫“中科3号”和异育银鲫“中科5号”等。这些鲫品种具有某些优良性状, 但同时基因缺失现象也较为明显。物种的遗传多样性降低, 会导致有害基因的增加, 并可能丢失其他优良性状, 降低种质资源的丰富度, 不利于种质资源的改良和选育。因此, 需要对鲫的遗传多样性加强保护和研究, 这不仅有利于鲫的遗传育种, 对于种质资源的改良和丰富也具有重要意义^[63, 71]。

4.2 鲫种群混杂现象严重

研究发现近亲繁殖在降低鲫种群的遗传多样性, 对人工繁殖群体有严重影响的同时, 也给我国野生鲫种质资源带来了严重损害。因此为了保护鲫的遗传多样性, 应该尽可能的避免近亲交配, 并选取遗传多样性丰富的亲本来繁育子代。鲫种群混杂的原因很多, 可能是水系混合或不合理的增殖放流等原因导致个别群体逃逸到其他水系造成^[44-45]。二十世纪70—80年代我国大量杂交鲫进入天然水体中, 造成基因渗入和种质混杂。此外, 杂交育成的品种, 如异育银鲫、芙蓉鲤鲫、松浦鲫等, 在回交的过程中也会出现基因渗透现象, 导致鲫品系混杂。在人工养殖过程中, 常存在养殖群体逃逸到天然水系中, 与野生群体杂交, 导致天然基因库混杂的现象。另外, 普通的形态学标记易受环境等外部条件及变异等内在因素的影响, 具有一定的局限性, 无法科学准确地分辨这些杂交混生的鲫群体, 因此亟需应用更加科学准确的分子遗传标记方法对不同鲫进行有效鉴定。减少逃逸现象发生、防止鲫不同群体混杂、明确鉴别不同群体鲫的方法, 对不同群体鲫的分类、种质保护和遗传育种具有重要作用。

4.3 展望

分子标记技术在不同鲫群体的研究中运用广泛, 但大多数研究只限于一种方法, 往往具有一定局限性。因此, 建议将来可结合多种遗传分析方法对鲫遗传多样性和系统发育关系进行研究, 两种或者多种不同研究方法结合使用, 会使得研究结论更加准确, 且更具有说服力。

此外, 在长期人工繁育过程中, 由于养殖环境、近亲繁殖等因素造成鲫的遗传多样性降

低。遗传多样性的降低导致鲫的物种丰富度下降, 不利于我国鲫种质资源的保护。因此在养殖过程中应采用较大的繁殖群体并选择遗传多样性良好的亲本进行育种繁殖, 使后代保持丰富的遗传多样性, 这对我国鲫种质资源的保护和开发利用具有积极作用。考虑到银鲫兼具雌核生殖和两性生殖双重生殖方式, 在育种实践中, 可通过银鲫克隆之间的有性重组来筛选和集中具有优良性状的个体, 并且通过雌核发育的方式将优良性状稳定地遗传下去^[97]。

虽然对鲫起源的研究常有报道, 例如有学者绘制了金鱼的基因组图谱并对全基因组复制后基因的演化进行了分析^[98], 甚至有学者提供了鲫和金鱼可能是鲤(锦鲤)与团头鲂(*Megalobrama amblycephala*)杂交起源的证据^[99]。但鲫究竟起源于什么物种? 不同地区的鲫是否都具有独立的起源? 起源的类型和多倍体产生的机制又是什么? 目前对于这些问题还存在较大分歧。因此, 应当加强不同群体鲫起源与进化的研究, 尤其是对鲫不同地域分布、不同水系和养殖品种(系)进行广泛采集以及详细具体而又统一的系统发育关系研究。上述问题的解决, 可以为鲫的进化历史、品系(群体)划分、优良品种选育等方面研究提供更加科学有效的依据, 进而推动我国鲫产业迈向更高的台阶。

参考文献:

- [1] 汪留全, 胡王. 我国的鲫鱼品种(系)资源及其生产性能的初步分析[J]. 安徽农业科学, 1997, 25(3): 287-289.
Wang L Q, Hu W. Preliminary analysis of the resources and production performance of crucian carp species in China[J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 1997, 25(3): 287-289(in Chinese).
- [2] 伍献文, 曹文宣, 易伯鲁, 等. 中国鲤科鱼类志-下卷[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1982.
Wu X W, Cao W X, Yi B L, et al. Cyprinidae of China(V2)[M]. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 1982.
- [3] 董仕, 王茜, 乔之怡. 应用RAPD和同工酶遗传标记鉴别彭泽鲫中的克隆[J]. 集美大学学报(自然科学版), 2003, 8(3): 208-212.
Dong S, Wang Q, Qiao Z Y. Identification of clone in Pengze crucian carp, *C. auratus pengzesis* using isozyme and RAPD markers[J]. Journal of Jimei University (Natural Science Edition), 2003, 8(3): 208-212.

- ural Science Edition), 2003, 8(3): 208-212(in Chinese).
- [4] 桂建芳. 银鲫天然雌核发育机理研究的回顾与展望[J]. 中国科学基金, 1997(1): 11-16.
Gui J F. Retrospects and prospects of studies on the mechanism of natural gynogenesis in silver crucian carp (*Carassius auratus gibelio*)[J]. Bulletin of National Natural Science Foundation of China, 1997(1): 11-16(in Chinese).
- [5] 昝瑞光. 滇池两种类型鲫鱼的性染色体和C-带核型研究[J]. 遗传学报, 1982, 9(1): 32-39.
Zan R G. Studies of sex chromosomes and C-banding karyotypes of two forms of *Carassius auratus* in Kunming Lake[J]. Acta Genetica Sinica, 1982, 9(1): 32-39(in Chinese).
- [6] 俞豪祥, 张海明, 林莲英. 广东雌核发育鲫鱼的生物学及养殖试验的初步研究[J]. 水生生物学报, 1987, 11(3): 287-288.
Yu H X, Zhang H M, Lin L Y. A preliminary study on the biology and culture experiment of the gynogenetic crucian carp *Carassius auratus* of Guangdong[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 1987, 11(3): 287-288(in Chinese).
- [7] 杨兴棋, 陈敏容, 俞小牧, 等. 江西彭泽鲫生殖方式的初步研究[J]. 水生生物学报, 1992, 16(3): 277-280.
Yang X Q, Chen M R, Yu X M, et al. Preliminary studies on the mode of reproduction in crucian carp (*Carassius auratus*) of Pengze[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 1992, 16(3): 277-280(in Chinese).
- [8] 肖俊. 洞庭湖水域不同倍性野生鲫鱼生物学特性及进化关系研究[D]. 长沙: 湖南师范大学, 2010.
Xiao J. Investigation on biological characteristics of the different ploidy crucian carps (*Carassius auratus* L.) in the Dongting Water System and their evolutionary relationship[D]. Changsha: Hunan Normal University, 2010 (in Chinese).
- [9] 刘良国, 赵俊, 陈湘舜. 彭泽鲫两个雌核发育克隆与三个鲫鱼品系的RAPD分析[J]. 淡水渔业, 2005, 35(2): 13-16.
Liu L G, Zhao J, Chen X L. RAPD analysis on two clones of gynogenetic Pengze crucian carp and three strains of *Carassius auratus*[J]. *Freshwater Fisheries*, 2005, 35(2): 13-16(in Chinese).
- [10] 樊冀蓉, 吴仁协, 赵元若, 等. 中国鲴科鱼类分类和系统发育研究进展[J]. 中国水产科学, 2011, 18(2): 472-480.
Fan J R, Wu R X, Zhao Y J, et al. Progresses on taxonomy and phylogeny of family Sparidae from China[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2011, 18(2): 472-480(in Chinese).
- [11] 昝瑞光, 宋峥. 鲤、鲫、鲢、鳙染色体组型的分析比较[J]. 遗传学报, 1980, 7(1): 72-77.
Zan R G, Song Z. Analysis and comparison between the karyotypes of *Cyprinus carpio* and *Carassius auratus* as well as *Aristichthys nobilis* and *Hypophthalmichthys molitrix*[J]. Acta Genetica Sinica, 1980, 7(1): 72-77(in Chinese).
- [12] 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).
- [13] 沈俊宝, 范兆廷, 王国瑞. 黑龙江一种银鲫(方正银鲫)群体三倍体雄鱼的核型研究[J]. 遗传学报, 1983, 10(2): 133-136.
Shen J B, Fan Z T, Wang G R. Karyotype studies of male triploid crucian carp (Fangzheng crucian carp) in Heilongjiang[J]. Acta Genetica Sinica, 1983, 10(2): 133-136(in Chinese).
- [14] 王阅雯. 淇河鲫鱼形态学和RAPD标记遗传多样性研究[D]. 新乡: 河南师范大学, 2010.
Wang Y W. Studies on the morphology and RAPD marker genetic diversity of *Carassius auratus* in Qihe River[D]. Xinxiang: Henan Normal University, 2010 (in Chinese).
- [15] Li F B, Gui J F. Clonal diversity and genealogical relationships of gibel carp in four hatcheries[J]. *Animal Genetics*, 2008, 39(1): 28-33.
- [16] 王永杰, 沈新玉, 候冠军, 等. 淮河鲤鱼的精子在银鲫雌核发育子代中的生物学效应[J]. 安徽农业大学学报, 1997, 24(3): 274-277.
Wang Y J, Shen X Y, Hou G J, et al. The effect of carpro haematopoenus sperm on biological characteristics in allogynogenetic curucian carp[J]. Journal of Anhui Agricultural University, 1997, 24(3): 274-277(in Chinese).
- [17] 蒋一珪, 俞豪祥, 陈本德, 等. 鲫鱼的人工和天然雌核

- 发育[J]. 水生生物学集刊, 1982, 7(4): 471-477.
- Jiang Y G, Yu H X, Chen B D, *et al.* Artificial and natural gynogenesis in crucian carp[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 1982, 7(4): 471-477(in Chinese).
- [18] 周嘉申, 沈俊宝, 刘明华. 黑龙江方正银鲫雌核发育的细胞学初步探讨[J]. *动物学报*, 1983, 29(1): 11-16.
- Zhou J S, Shen J B, Liu M H. A cytological study on the gynogenesis of Fangzheng crucian carp of Heilongjiang Province[J]. *Acta Zoologica Sinica*, 1983, 29(1): 11-16(in Chinese).
- [19] 王晓梅, 郭立. 金鱼起源和系统演化的研究进展[J]. *天津农学院学报*, 1999, 6(1): 27-30.
- Wang X M, Guo L. Progress of studies on the origin and phylogenesis of goldfish[J]. *Journal of Tianjin Agricultural College*, 1999, 6(1): 27-30(in Chinese).
- [20] 王姝妍. 古环境变化和人工选择对鲫属鱼类遗传结构的影响[D]. 合肥: 中国科学技术大学, 2013.
- Wang S Y. The impacts of paleoenvironmental changes and anthropogenic selection on the genetic structure of *Carassius*[D]. Hefei: University of Science and Technology of China, 2013 (in Chinese).
- [21] 陈玉琳, 朱传龙, 宗琴仙, 等. 大阪鲫生物学的研究[J]. *水产学报*, 1986, 10(3): 229-247.
- Chen Y L, Zhu C L, Zong Q X, *et al.* Biological studies on white crucian carp (*Carassius auratus cuvieri*)[J]. *Journal of Fisheries of China*, 1986, 10(3): 229-247(in Chinese).
- [22] 孙远东, 张纯, 刘少军, 等. 人工诱导雌核发育日本白鲫[J]. *遗传学报*, 2006, 33(5): 405-412.
- Sun Y D, Zhang C, Liu S J, *et al.* Induction of gynogenesis in Japanese crucian carp (*Carassius cuvieri*)[J]. *Acta Genetica Sinica*, 2006, 33(5): 405-412(in Chinese).
- [23] 张大中, 黄爱华. 鲫鱼种类及各自的特点[J]. *渔业致富指南*, 2012(7): 29-31.
- Zhang D Z, Hang A H. Species and their characteristics of *Carassius auratus*[J]. *Fishery Guide to be Rich*, 2012(7): 29-31(in Chinese).
- [24] 陶敏, 刘少军, 龙昱, 等. 不同倍性鲫鲤鱼Dmc1基因cDNA的克隆及其表达分析[J]. *中国科学 C辑: 生命科学*, 2007, 37(6): 625-633.
- Tao M, Liu S J, Long Y, *et al.* Cloning and expression analysis of cDNA of Dmc1 gene in *Carassius auratus*[J]. *Science in China Serices C: Life Sciences*, 2007, 37(6): 625-633(in Chinese).
- [25] 刘良国, 赵俊, 谢文平. 丰产鲫的生物学特性及人工繁养技术[J]. *淡水渔业*, 2004, 34(2): 49-51.
- Liu L G, Zhao J, Xie W P. Biology of allogynogenetic *Carassius auratus* var. *pengze* and its artificial propagation and culture[J]. *Freshwater Fisheries*, 2004, 34(2): 49-51(in Chinese).
- [26] 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.
- [27] 李忠, 梁宏伟, 王忠卫, 等. 四倍体异育银鲫新品种“长丰鲫”肌肉品质和营养成分分析[J]. *水生生物学报*, 2016, 40(4): 853-858.
- Li Z, Liang H W, Wang Z W, *et al.* Comparative analysis on the flesh quality and nutrient component of tetraploid gibel carp “Changfeng” variety[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2016, 40(4): 853-858(in Chinese).
- [28] 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2019[M]. 北京: 中国农业出版社, 2019.
- Fisheries and Fisheries Administration Bureau of the Ministry of Agriculture and Rural Areas, National Aquatic Technology Promotion Station, China Society of Fisheries. *China Fishery statistical yearbook-2019*[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2019 (in Chinese).
- [29] 田焱. 六个鲫鱼品系DNA遗传多态性及其亲缘关系研究[D]. 咸阳: 西北农林科技大学, 2004.
- Tian Y. Study on DNA polymorphism and genetic relationship in six strains of *Carassius auratus*[D]. Xianyang: North West Agriculture and Forestry University, 2004 (in Chinese).
- [30] 闫华超, 高岚, 付崇罗, 等. 鱼类遗传多样性研究的分子学方法及应用进展[J]. *水产科学*, 2004, 23(12): 44-48.
- Yan H C, Gao L, Fu C L, *et al.* Molecular methods and advances on genetic diversity evaluation in fish[J]. *Fisheries Science*, 2004, 23(12): 44-48(in Chinese).
- [31] Xiao J, Zou T M, Chen Y B, *et al.* Coexistence of diploid, triploid and tetraploid crucian carp (*Carassius auratus*) in natural waters[J]. *BMC Genetics*, 2011, 12: 20.
- [32] 张辉, 董新红, 叶玉珍, 等. 三个三倍体鲫鱼品系及野鲫mtDNA的比较研究[J]. *遗传学报*, 1998, 25(4): 330-336.
- Zhang H, Dong X H, Ye Y Z, *et al.* Comparative studies

- of the mtDNA from three strains of triploid *Carassius auratus* and *C. auratus auratus*[J]. *Acta Genetica Sinica*, 1998, 25(4): 330-336(in Chinese).
- [33] 刘良国, 周杰, 马绪亮, 等. 洞庭湖区两个鲫鱼群体的遗传多样性分析[J]. *水利渔业*, 2007, 27(3): 74-76.
Liu L G, Zhou J, Ma X L, *et al.* Genetic biodiversity of two colonies of crussian carp in Dongting Lake[J]. *Reservoir Fisheries*, 2007, 27(3): 74-76(in Chinese).
- [34] 莫赛军, 宋平, 罗大极, 等. 鲫鱼生长激素 I 基因内含子2的多态性分析[J]. *遗传学报*, 2004, 31(6): 582-590.
Mo S J, Song P, Luo D J, *et al.* Polymorphism in Intron 2 of crucian carp *GH I* gene[J]. *Acta Genetica Sinica*, 2004, 31(6): 582-590(in Chinese).
- [35] 邓朝阳. 鲫4个群体线粒体Cyt *b*序列和D-loop区的比较分析[J]. *现代农业科技*, 2015(9): 277-279, 283.
Deng C Y. Comparative analysis of mitochondrial Cyt *b* sequence and D-loop region in 4 groups of crucian carp[J]. *Modern Agricultural Science and Technology*, 2015(9): 277-279, 283(in Chinese).
- [36] 匡天旭, 帅方敏, 陈蔚涛, 等. 西江鲫的遗传多样性与群体结构[J]. *南方水产科学*, 2018, 14(5): 29-35.
Kuang T X, Shuai F M, Chen W T, *et al.* Genetic diversity and population structure of *Carassius auratus* in Xijiang River[J]. *South China Fisheries Science*, 2018, 14(5): 29-35(in Chinese).
- [37] 安苗, 周其椿, 曹恒源, 等. 贵州两地理群体鲫的系统发育及遗传分化[J]. *水产学报*, 2016, 40(2): 178-188.
An M, Zhou Q C, Cao H Y, *et al.* Phylogenetic relationship and genetic differentiation of two geographical populations of *Carassius auratus* in Guizhou Province[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2016, 40(2): 178-188(in Chinese).
- [38] 高丽霞, 李学军, 李永东, 等. 淇河鲫与两野生鲫鱼群体遗传多样性的ISSR分析[J]. *水产科学*, 2011, 30(7): 421-424.
Gao L X, Li X J, Li Y D, *et al.* ISSR analysis of genetic diversity among crucian carp *Carassius auratus* in Qihe River and the other two crucian carp in wild[J]. *Fisheries Science*, 2011, 30(7): 421-424(in Chinese).
- [39] 鲁翠云, 杨彦豪, 佟广香, 等. 同水体银鲫与普通鲫遗传多样性比较研究[J]. *水产学杂志*, 2006, 19(2): 42-50.
Lu C Y, Yang Y H, Tong G X, *et al.* Comparative studies of genetic diversity between *C. auratus gibelio* (Bloch) and *C. auratus auratus* (L.) in the same reservoir[J]. *Chinese Journal of Fisheries*, 2006, 19(2): 42-50(in Chinese).
- [40] 罗静, 张亚平, 朱春玲. 鲫鱼(*Carassius auratus*)遗传多样性研究[J]. *云南大学学报(自然科学版)*, 1999, 21(S3): 226-227.
Luo J, Zhang Y P, Zhu C L. Genetic diversity of crucian carp (*Carassius auratus*)[J]. *Journal of Yunnan University (Natural Sciences Edition)*, 1999, 21(S3): 226-227(in Chinese).
- [41] Jiang F F, Wang Z W, Zhou L, *et al.* High male incidence and evolutionary implications of triploid form in northeast Asia *Carassius auratus* complex[J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2013, 66(1): 350-359.
- [42] 贾智英, 石连玉, 刘晓峰, 等. 黑龙江水系不同倍性鲫鱼的遗传多样性[J]. *遗传*, 2008, 30(11): 1459-1465.
Jia Z Y, Shi N Y, Liu X F, *et al.* The genetic diversity of diploid and triploid crucian carp from six populations in Heilongjiang River System[J]. *Hereditas*, 2008, 30(11): 1459-1465(in Chinese).
- [43] 蒋芳芳. 银鲫在全国主要水域的生态分布格局及其不同地理种群的遗传多样性研究[D]. 北京: 中国科学院大学, 2012.
Jiang F F. Studies on distribution pattern and genetic diversity of gibel carp, *Carassius auratus gibelio* across mainland China[D]. Beijing: University of Chinese Academy of Sciences, 2012 (in Chinese).
- [44] 程利. 建立鲫鱼(*Carassius auratus*)微卫星标记Multiplex PCR系统分析群体与家系的遗传结构[D]. 海口: 海南大学, 2017.
Cheng L. Development of multiplex PCR system of microsatellite markers and genetic structure analysis of populations and families in *Carassius auratus*[D]. Haikou: Hainan University, 2017 (in Chinese).
- [45] Wang Z W, Zhu H P, Wang D, *et al.* A novel nucleocytoplasmic hybrid clone formed via androgenesis in polyploid gibel carp[J]. *BMC Research Notes*, 2011, 4: 82.
- [46] 桂建芳, 梁绍昌, 朱蓝菲, 等. 人工复合四倍体异育银鲫卵子应答父本种精子和母本种精子两种不同发育方式的发现[J]. *科学通报*, 1992(11): 1030-1033.
Gui J F, Liang S C, Zhu L F, *et al.* The discovery of two different developmental modes of male and female spermatozoa in artificial hybrid tetraploid allogynogenetic crucian carp[J]. *Chinese Science Bulletin*, 1992(11): 1030-1033.

- 1030-1033(in Chinese).
- [47] 杨仲安, 桂建芳, 朱蓝菲, 等. 复合四倍体异育银鲫两种不同生殖方式的细胞学观察[J]. 动物学报, 1994, 40(1): 69-74.
- Yang Y A, Gui J F, Zhu L F, *et al.* Cytological studies on two differential development modes of the allogynogenetic silver crucian carp multiple tetraploid[J]. *Journal Zoologica Sinica*, 1994, 40(1): 69-74(in Chinese).
- [48] 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.
- [49] Lu X Y, Zhang Q Y, Zhang J, *et al.* Extra microchromosomes play male determination role in polyploid gibel carp[J]. *Genetics*, 2016, 203(3): 1415-1424.
- [50] 周莉, 刘静霞, 桂建芳. 应用微卫星标记对雌核发育银鲫的遗传多样性初探[J]. 动物学研究, 2001, 22(4): 257-264.
- Zhou L, Liu J X, Gui J F. Preliminary investigation on genetic diversity of gynogenetic silver crucian carp (*Carassius auratus gibelio* Bloch) detected by microsatellite DNA[J]. *Zoological Research*, 2001, 22(4): 257-264(in Chinese).
- [51] 朱蓝菲, 蒋一珪. 银鲫种内的遗传标记及其在选种中的应用[J]. 水生生物学报, 1987, 11(2): 105-111.
- Zhu L F, Jiang Y G. Intraspecific genetic markers of crucian carp (*Carassius auratus gibelio*) and their application to selective breeding[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 1987, 11(2): 105-111(in Chinese).
- [52] 朱蓝菲. 组织移植对银鲫不同雌核发育系的遗传监测[J]. 水生生物学报, 1990, 14(1): 16-21.
- Zhu L F. Genetic monitoring of different gynogenetic clones of crucian carp (*Carassius auratus gibelio*) by tissue transplantation[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 1990, 14(1): 16-21(in Chinese).
- [53] Yang L, Yang S T, Wei X H, *et al.* Genetic diversity among different clones of the gynogenetic silver crucian carp, *Carassius auratus gibelio*, revealed by transferrin and isozyme markers[J]. *Biochemical Genetics*, 2001, 39(5-6): 213-225.
- [54] Zhou L, Wang Y, Gui J F. Genetic evidence for gonochoristic reproduction in gynogenetic silver crucian carp (*Carassius auratus gibelio* Bloch) as revealed by RAPD assays[J]. *Journal of Molecular Evolution*, 2000, 51(5): 498-506.
- [55] 周莉, 桂建芳. 银鲫两个雌核发育克隆间两性生殖子代的遗传多样性分析[J]. 实验生物学报, 2001, 34(3): 169-176.
- Zhou L, Gui J F. Studies on genetic diversity in gonochoristic offspring produced from mating between two different gynogenetic clones of silver crucian carp[J]. *Acta Biologica Experimentalis Sinica*, 2001, 34(3): 169-176(in Chinese).
- [56] 周秋白, 郑宇, 周莉, 等. 新疆伊犁河鲫鱼遗传多样性初步研究[J]. 水生生物学报, 2009, 33(4): 690-695.
- Zhou Q B, Zheng Y, Zhou L, *et al.* Genetic diversity of crucian carp (*Carassius auratus*) from Yili River of Sinkiang District[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2009, 33(4): 690-695(in Chinese).
- [57] 杨林. 银鲫转铁蛋白及其相关分子标记的遗传多样性研究[D]. 武汉: 中国科学院水生生物研究所, 2002.
- Yang L. Genetic diversity of *Carassius auratus gibelio* transferrin and its related molecular markers[D]. Wuhan: Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Science, 2002 (in Chinese).
- [58] Yang L, Gui J F. Positive selection on multiple antique allelic lineages of transferrin in the polyploid *Carassius auratus*[J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2004, 21(7): 1264-1277.
- [59] 李风波. 银鲫不同群体的分布格局、遗传多样性和系统关系研究[D]. 武汉: 中国科学院水生生物研究所, 2007.
- Li F B. Distribution pattern, genetic diversity and systematic relationship of different populations of crucian carp[D]. Wuhan: Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Science, 2007 (in Chinese).
- [60] 陈桢. 金鱼家化史与品种形成的因素[J]. 动物学报, 1954(2): 89-116.
- Chen Z. History of domestication and factors of varietal formation of the common goldfish, *Carassius auratus*[J]. *Journal Zoologica Sinica*, 1954(2): 89-116(in Chinese).
- [61] 梁前进, 彭奕欣, 余秋梅. 野生鲫和五个金鱼品种的判别分析和聚类分析[J]. 水生生物学报, 1998, 22(3): 236-243.
- Liang Q J, Peng Y X, Yu Q M. The discriminant and cluster analyses of the wild crucian carp (*Carassius auratus*) and five representative varieties of goldfishes (*C. auratus* var.)[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 1998, 中国水产学会主办 sponsored by China Society of Fisheries

- 22(3): 236-243(in Chinese).
- [62] 王长城, 王春元. 金鱼肌浆蛋白和血清蛋白的研究[J]. 遗传, 1991, 13(5): 12-15.
Wang C C, Wang C Y. Studies on myogen and serum proteins in goldfish[J]. *Hereditas*, 1991, 13(5): 12-15(in Chinese).
- [63] 牟希东, 白俊杰, 汪学杰, 等. 三个不同养殖群体金鱼遗传多样性的RAPD分析[J]. *海洋渔业*, 2007, 29(1): 20-24.
Mu X D, Bai J J, Wang X J, *et al.* Genetic diversity of three cultured populations of goldfish revealed by RAPD method[J]. *Marine Fisheries*, 2007, 29(1): 20-24(in Chinese).
- [64] 牟希东, 白俊杰, 汪学杰, 等. 金鱼品系的遗传多样性分析及亲缘关系初探[J]. *中国农学通报*, 2007, 23(2): 458-461.
Mu X D, Bai J J, Wang X J, *et al.* RAPD analysis of genetic diversity and relationship of five *Carassius auratus* var.[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2007, 23(2): 458-461(in Chinese).
- [65] 吴滢, 傅洪拓, 龚永生, 等. 四种金鱼的遗传多样性研究[J]. *中国农学通报*, 2007, 23(9): 624-627.
Wu Y, Fu H T, Gong Y S, *et al.* Research on genetic diversity of four strains of gold fish[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2007, 23(9): 624-627(in Chinese).
- [66] 骆小年, 刘刚, 闫有利. 我国观赏鱼种类概述与发展[J]. *水产科学*, 2015, 34(9): 580-588.
Luo X N, Liu G, Yan Y L. A review: Development and species of ornamental fish in China[J]. *Fisheries Science*, 2015, 34(9): 580-588(in Chinese).
- [67] 孙效文, 杨彦豪, 鲁翠云, 等. 银鲫与普通鲫群体遗传结构的比较分析[J]. *淡水渔业*, 2009, 39(4): 34-39.
Sun X W, Yang Y H, Lu C Y, *et al.* Comparative analysis of genetic composition of population between silver crucian carp and normal crucian carp[J]. *Freshwater Fisheries*, 2009, 39(4): 34-39(in Chinese).
- [68] Ojima Y, Hayashi M, Ueno K. Triploidy appeared in the back-cross offspring from funa-carp crossing[J]. *Proceedings of the Japan Academy*, 1975, 51(9): 702-706.
- [69] Yuan J, He Z Z, Yuan X N, *et al.* *Retracted*: Evidence for duplicated *Hox* genes in polyploid Cyprinidae fish of common carp, crucian carp and silver crucian carp[J]. *Journal of Experimental Zoology-Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 2010, 314B(2): i-xii.
- [70] 罗静, 张亚平, 朱春玲, 等. 鲫鱼遗传多样性的初步研究[J]. *遗传学报*, 1999, 26(1): 28-36.
Luo J, Zhang Y P, Zhu C L, *et al.* Mitochondrial DNA diversity in crucian carp (*Carassus auratus*)[J]. *Acta Genetica Sinica*, 1999, 26(1): 28-36(in Chinese).
- [71] Fan C F, Yang S T, Gui J F. Differential screening and characterization analysis of the egg envelope glycoprotein ZP3 cDNAs between gynogenetic and gonochoristic crucian carp[J]. *Cell Research*, 2001, 11(1): 17-27.
- [72] Jia Z Y, Shi L Y, Sun X W, *et al.* Inheritance of microsatellite DNA in bisexual gynogenesis complex of Fangzheng silver crucian carp, *Carassius auratus gibelio* (Bloch)[J]. *Journal of Fish Biology*, 2008, 73(5): 1161-1169.
- [73] 李因传. 黑龙江银鲫与普通鲫的遗传多态的比较研究[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2001.
Li Y C. Comparative investigation of the genetic diversity between *Carassius auratus gibelio* and *C. auratus auratus*[D]. Harbin: Northeast Agricultural University, 2001 (in Chinese).
- [74] 李名友, 周莉, 杨林, 等. 彭泽鲫的分子遗传分析及其与方正银鲫A系的比较[J]. *水产学报*, 2002, 26(5): 472-476.
Li M Y, Zhou L, Yang L, *et al.* Molecular genetic analysis on Pengze crucian carp and comparison with strain A of gynogenetic silver crucian carp[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2002, 26(5): 472-476(in Chinese).
- [75] 周莉, 樊连春, 桂建芳. 银鲫复合种外源遗传物质整合的RAPD分析[J]. *水生生物学报*, 1998, 22(4): 301-306.
Zhou L, Fan L C, Gui J F. Rapd analysis of incorporation of heterologous genetic materials in multiple species of silver crucian carp[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 1998, 22(4): 301-306(in Chinese).
- [76] 鲁双庆, 刘臻, 刘红玉. 鲫鱼4群体基因组DNA遗传多样性及亲缘关系的微卫星分析[J]. *中国水产科学*, 2005, 12(4): 371-376.
LU S Q, Liu Z, Liu H Y. Microsatellite DNA analysis of genetic diversity and the phylogenetic relationships of four breed varieties of *Carassius* sp.[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2005, 12(4): 371-376(in Chinese).
- [77] 崔淼, 赵俊, 陈湘舜. 三种鲫鱼品系同工酶比较研究[J]. *生态科学*, 2012, 31(2): 155-160.
Cui M, Zhao J, Cheng X L. Comparative studies on isozymes of three strains of *Carassius auratus*[J]. *Ecolo-*

- gical Science, 2012, 31(2): 155-160(in Chinese).
- [78] 刘良国, 赵俊, 陈湘彝. 彭泽鲫两个雌核发育克隆的RAPD分析[J]. 水生生物学报, 2008, 32(2): 213-219.
Liu L G, Zhao J, Chen X L. Molecular analysis between two gynogenetic clones of Pengze crucian carp, *Carassius auratus* of Pengze, based on detection of RAPD markers[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2008, 32(2): 213-219(in Chinese).
- [79] 姚纪花, 楼允东, 江涌. 我国六个地区银鲫种群线粒体DNA多态性的研究[J]. 水产学报, 1998, 22(4): 289-295.
Yao J H, Lou Y D, Jiang Y. A study on mitochondrial DNA polymorphisms among six geographical populations of *Carassius auratus gibelio* in China[J]. Journal of Fisheries of China, 1998, 22(4): 289-295(in Chinese).
- [80] 黄生民, 秦长庚, 潘淑英, 等. 滇池高背鲫和方正银鲫酯酶、乳酸脱氢酶同工酶的比较研究[J]. 动物学研究, 1988, 9(1): 69-78.
Huang S M, Qing C G, Pan S Y, et al. Comparative studies on the electrophoregram of esterase isozyme and lactate dehydrogenase of *Carassius auratus gibelio* Bloch and *Carassius* sp.[J]. Zoological Research, 1988, 9(1): 69-78(in Chinese).
- [81] 俞豪祥, 徐皓, 关宏伟. 天然雌核发育贵州普安鲫(A型)染色体组型的初步研究[J]. 水生生物学报, 1992, 16(1): 87-89.
Yu H X, Xu H, Guan H W. Preliminary study on the karyotypes of the natural gynogenetic crucian carp *Carassius auratus* (A form) of Puan, Guizhou Province[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 1992, 16(1): 87-89(in Chinese).
- [82] 高丽霞. 淇河鲫ISSR和Cytb分子遗传特征的研究[D]. 新乡: 河南师范大学, 2011.
Gao L X. The research of molecular genetics about *Carassius auratus* in Qihe River by ISSR and Cyt b[D]. Xinxiang: Henan Normal University, 2011 (in Chinese).
- [83] Papoušek I, Vetešník L, Halačka K, et al. Identification of natural hybrids of gibel carp *Carassius auratus gibelio* (Bloch) and crucian carp *Carassius carassius* (L.) from lower Dyje River floodplain (Czech Republic)[J]. Journal of Fish Biology, 2008, 72(5): 1230-1235.
- [84] Schultz R J, Kallman K D. Triploid hybrids between the all-female teleost *Poecilia Formosa* and *Poecilia sphenops*[J]. Nature, 1968, 219(5151): 280-282.
- [85] 庄远红, 周毅, 牛艳东, 等. 不同品种金鱼和鲫鱼的分子系统发育关系研究[J]. 激光生物学报, 2009, 18(1): 46-49.
Zhuang Y H, Zhou Y, Niu Y D, et al. Molecular phylogenetic relationships of different varieties of goldfishes (*Carassius auratus* var.) and crucian carps (*Carassius auratus*)[J]. Acta Laser Biology Sinica, 2009, 18(1): 46-49(in Chinese).
- [86] 朱雪莲, 王志勇, 韩志强. 借助mtDNA控制区序列分析金鱼与不同地域鲫的亲缘关系[J]. 大连海洋大学学报, 2010, 25(2): 153-157.
Zhu X L, Wang Z Y, Han Z Q. The phylogenetic relationship between goldfish and crucian carp *Carassius auratus* in different regions based on mtDNA D-loop region sequence[J]. Journal of Dalian Fisheries University, 2010, 25(2): 153-157(in Chinese).
- [87] Wang S Y, Luo J, Murphy R W, et al. Origin of Chinese goldfish and sequential loss of genetic diversity accompanies new breeds[J]. PLoS One, 2013, 8(3): e59571.
- [88] Komiyama T, Kobayashi H, Tateno Y, et al. An evolutionary origin and selection process of goldfish[J]. Gene, 2009, 430(1-2): 5-11.
- [89] Balon E K. About the oldest domesticates among fishes[J]. Journal of Fish Biology, 2004, 65(S1): 1-27.
- [90] 牟希东, 白俊杰, 叶星, 等. 金鱼线粒体DNA Cyt b基因序列分析及与鲫鱼亲缘关系探讨[J]. 南方水产科学, 2007, 3(1): 26-30.
Mu X D, Bai J J, Ye X, et al. Sequence analysis of mitochondrial cytochrome b gene of *Carassius auratus* var. and *C. auratus*[J]. South China Fisheries Science, 2007, 3(1): 26-30(in Chinese).
- [91] 李璞. 我国金鱼的品种及其在系统发生上的关系[J]. 动物学杂志, 1959(6): 248-251.
Li P. The species of goldfish in China and their phylogenetic relationship[J]. Journal of Zoology, 1959(6): 248-251(in Chinese).
- [92] 王春元, 李延龄. 我国现有的金鱼品种的分类及其系统发育的探讨(1)[J]. 动物学报, 1983, 29(3): 267-277.
Wang C Y, Li Y N. Taxonomy and phylogeny of different varieties of the goldfish (*Carassius auratus*) in China[J]. Acta Zoologica Sinica, 1983, 29(3): 267-277(in Chinese).
- [93] 王晓梅, 宋文芹, 李秀兰, 等. 用RAPD技术检测野生鲫中国水产学会主办 sponsored by China Society of Fisheries

- 鱼和四个金鱼代表品种的基因组DNA多态性[J]. 遗传, 1998, 20(5): 7-11.
- Wang X M, Song W Q, Li X L, *et al.* Detection of the genomic DNA polymorphisms in the wild crucian and four representative varieties of goldfish using RAPD technique[J]. *Hereditas*, 1998, 20(5): 7-11(in Chinese).
- [94] 梁前进, 彭奕欣. 野生鲫鱼和五个金鱼代表品种的肌肉蛋白电泳分析[J]. 动物学研究, 1994, 15(2): 68-75.
- Liang Q J, Peng Y X. An analysis of the muscle proteins of the wild crucian (*Carassius auratus*) and five representative varieties of goldfishes (*C. auratus* var.) by electrophoresis methods[J]. *Zoological Research*, 1994, 15(2): 68-75(in Chinese).
- [95] Rylková K, Kalous L, Šlechtová V, *et al.* Many branches, one root: first evidence for a monophyly of the morphologically highly diverse goldfish (*Carassius auratus*)[J]. *Aquaculture*, 2010, 302(1-2): 36-41.
- [96] Drucker E G, Lauder G V. Locomotor function of the dorsal fin in teleost fishes: experimental analysis of wake forces in sunfish[J]. *Journal of Experimental Biology*, 2001, 204(17): 2943-2958.
- [97] 李风波, 周莉, 桂建芳. 新疆额尔齐斯河水系银鲫克隆多样性研究[J]. *水生生物学报*, 2009, 33(3): 363-368.
- LI F B, Zhou L, Gui J F. Studies on clonal diversity of gibel carp, *Carassius auratus gibelio*, from the Irtysh river water system in Xinjiang Province[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2009, 33(3): 363-368(in Chinese).
- [98] 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.
- [99] Wang Y D, Yang C H, Luo K K, *et al.* The formation of the goldfish-like fish derived from hybridization of female Koi carp×male blunt snout bream[J]. *Frontiers in Genetics*, 2018, 9: 437.

Research progress of the genetic diversity, origin and evolution of *Carassius auratus* in China

DONG Chuanju^{1,2}, LI Xuejun^{1*}, SUN Xiaowen^{2*}

(1. College of Fisheries, Henan Normal University, Xinxiang 453007, China;

2. Heilongjiang River Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Harbin 150070, China)

Abstract: *Carassius auratus* is the important aquaculture fish in China and has high economic value, which can be classified into two subspecies: *C. auratus auratus* and *C. auratus gibelio*. *C. auratus* has strong adaptability, primarily inhabits freshwater and is widely distributed with complex genetic background and different morphology and ploidy. At present, scholars have studied the genetic diversity, origin and evolution of different *C. auratus* with various methods. And there are big differences in research results, due to the differences of research methods, objects and standards. This paper summarizes the resources and genetic diversity as well as the origin and evolution of *C. auratus* in China. We found that there exist abundant germplasm resources and genetic diversity of wild *C. auratus* in China, and the genetic variation of different local groups of wild *C. auratus* is great, which indicated a great breeding potential of them. The same gynogenetic clones show high genetic homogeneity, and various gynogenetic clones display abundant genetic diversity. The genetic diversity of goldfish bred according to human preference is much lower than that of wild *C. auratus*. The origin and evolution of *C. auratus gibelio*, *C. auratus* var. *pengze*, and other *C. auratus* and goldfish are also discussed in this paper. Although the origin of *C. auratus gibelio* is controversial, most of the results still support the perspective that “*C. auratus gibelio* and *C. auratus* belong to the same species, and triploid *C. auratus gibelio* is a population differentiated from *C. auratus* under special circumstances”. *C. auratus* var. *pengze* may be exotic fish of natural waters which escaped from the pond where the *C. auratus gibelio* is raised or originated from the wild *C. auratus*, which has obvious growth advantages and was selected for its obvious fine traits. Also, the discovery of different gynogenetic clones makes the genetic relationship between *C. auratus* var. *pengze*, *C. auratus gibelio*, and wild *C. auratus* more complicated, and further comparative study is needed. In most areas of China, there are a high likelihood of independent origins of the triploid wild *C. auratus gibelio*, and a lower possibility of spreading to other water systems after forming in one place. That doesn't rule it out that the early history of fish farming induced the invasion of some *C. auratus* geographic groups. Goldfish may originate from the wild *C. auratus* in the middle and lower reaches of the Yangtze river in China. It first evolved into grass goldfish, and then differentiated into fantail goldfish and dragon-eye goldfish. Yet as time passed and with artificial selection, fantail goldfish was further differentiated into bubble eye goldfish and dragon-eye goldfish was further differentiated into oval goldfish. Although there are many varieties of goldfish, but they belong to the same maternal origin from the perspective of mitochondrial genome. By reviewing the previous research aiming at *C. auratus* in China, this study analyzes and discusses the present situation of germplasm resources, existing problems and future research of *C. auratus*, and provides a basis for reasonable utilization and protection of *C. auratus* resources, and to promote the good and fast development of *C. auratus* industry.

Key words: *Carassius auratus*; taxonomy; genetic diversity; origin; evolution

Corresponding authors: LI Xuejun. E-mail: xjli@htu.edu.cn; SUN Xiaowen. E-mail: sunxw2002@163.com

Funding projects: National Natural Science Foundation of China (31801032); Science and Technology Research of Henan Province (182102210081, 182102110164); Science and Technology Key Project of Henan Colleges and Universities (18A240002); Ph.D. Foundation of Henan Normal University (qd16159)