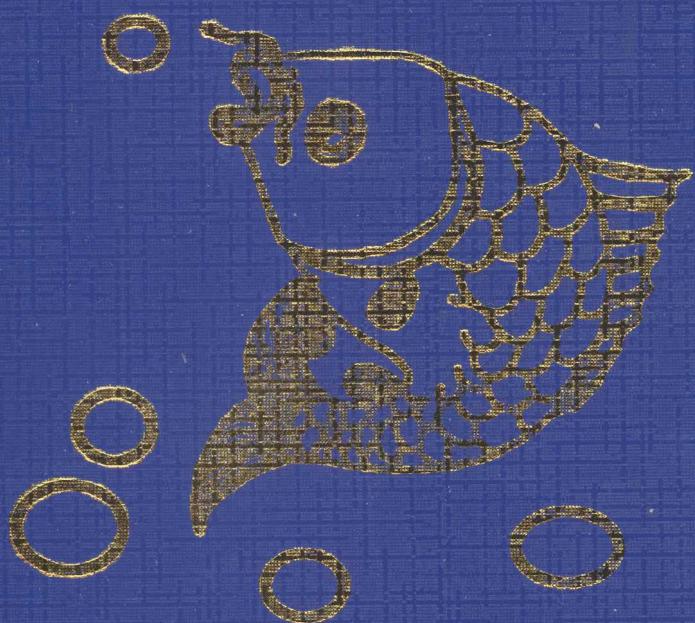


# 鲤鱼育种研究

沈俊宝 刘明华 著



黑龙江科学技术出版社

# 鲤鱼育种研究

沈俊宝 刘明华 著

黑龙江科学技术出版社  
中国·哈尔滨

责任编辑 范兆廷  
封面设计 张秉顺

## 鲤鱼育种研究

LIYU YUZHONG YANJIU

沈俊宝 刘明华 著

---

出 版 黑龙江科学技术出版社

(150001 哈尔滨市南岗区建设街 41 号)

电 话 (0451) 3642106 电传 3642143 (发行部)

印 刷 黑龙江省文联印刷厂

发 行 全国新华书店

开 本 787×1092 1/16

印 张 17.125

字 数 360 000

版 次 2000 年 5 月第 1 版·2000 年 5 月第 1 次印刷

印 数 1—1 000

书 号 ISBN 7-5388-3697-7/S·442

定 价 36.00 元

## 前　　言

鲤鱼是世界性重要的养殖种类，特别在欧、亚两洲的鱼类养殖中占有极重要的地位。鲤鱼是较古老的鱼类，在长期的进化演变过程中，由于基因的复制、加倍和突变，形成了许多种、亚种和种群；同时，在人类长期的驯养中，又产生了许多品种、变种和品系。在世界鱼类育种史上，鲤鱼是育种研究中最有成效的一种，使得世界各国养殖的鲤鱼种类如此丰富多彩。20世纪鲤鱼育种工作取得的大量成果证明，鲤鱼是鱼类中最理想、最有应用前途的育种材料，并将继续为人类作出贡献。我们预计，21世纪鲤鱼仍然是世界各国的重要养殖品种，尽管鲤鱼没有鲑鳟鱼类那样优美的品质，但世界各国养殖方式的不同和人民生活习惯的不同，加上人类人口的不断增长，鲤鱼仍将是人类赖以生存的重要蛋白源。我国是鱼类养殖大国，各地养殖结构的不同，鲤鱼还将是池塘养殖的重要品种。

70年代以来，我们在鲤鱼育种研究中作了一些工作，取得了一些成果，培育出松浦鲤、荷包红鲤抗寒品系、德国镜鲤选育系( $F_4$ )、高寒鲤以及尚在培育中的高起捕率鲤等，获得了国家和部级的一些奖励。在这世纪之交，将我们在鲤鱼育种研究工作中所积累的一些经验，包括教训总结出来，提供给下一世纪有志于鱼类育种工作的同志一些有益的借鉴，尽管这些经验很少，其中还可能有不少错误，我们将感到十分欣慰。在二十余年的鱼类育种研究中，我们形成了一个团结、奋进，战斗群体。本书是这个群体共同工作的结晶，我们感谢他们的精诚合作和所付出的辛勤劳动。和我们共同工作的同志有中国水产科学研究院黑龙江水产研究所的白庆利、王强、张铁齐、徐伟、尹洪滨、梁利群、滕春波、符林祥、陆顺来、孙孝文、闫学春、栾晓红和黑龙江省水产技术推广总站的张志华，哈尔滨市水产研究所的王志远、郭维士、付增才，黑龙江省嫩江水产研究所的朱世龙，东北农业大学的严云勤等。

本书在编写和出版过程中，得到中国水产科学研究院各级领导和黑龙江水产研究所领导的关心和支持，谨表衷心的感谢。

作　者  
1999年12月12日

# 目 录

鲤鱼的起源和进化	(1)
世界鲤鱼育种研究概况	(4)
黑龙江不同水域鲤鱼主要形态学性状的比较研究	(14)
黑龙江水系不同水体鲤鱼群体的等位基因变异	(22)
黑龙江鲤的主要经济性状及其遗传资源	(28)
松花江鲤的主要经济性状和遗传特性	(36)
黑龙江鲤、散鳞镜鲤良种选育技术	(42)
镜鲤、鱗鲤、黑龙江鲤的同工酶比较研究	(50)
鲤鱼新品系的培育研究——二个品系、一个杂交种的选育过程	(56)
荷包红鲤抗寒品系的筛选和培育	(60)
RAPD 技术分析荷包红鲤抗寒品系与亲本的基因组变化	(65)
荷包红鲤抗寒品系的形态学特征及其主要经济性状	(69)
蓝色鱗鲤品系的起源、筛选和培育	(75)
鲤鱼当家品种的培育	(81)
鲤鱼新品种——松浦鲤的培育研究	(91)
鲤鱼当家品种的培育研究及生长对照试验	(98)
选育中的高寒鲤	(102)
新品种高寒鲤的选育	(110)
高寒鲤染色体核型分析	(118)
RAPD 分子标记作为高寒鲤种质标准的研究	(121)
高寒鲤含肉率及肌肉营养成分的分析	(125)
高寒鲤、散鳞镜鲤对侵袭性病原体及嗜水气单胞菌耐受力的比较	(128)
德国镜鲤选育及生产应用研究	(132)
德国镜鲤的核型研究	(140)
池塘主养德国镜鲤的试验	(145)
松浦镜鲤〔(散鳞镜鲤×德国镜鲤) F <sub>1</sub> 〕主要经济性状及遗传特性	(148)
德国镜鲤和选育镜鲤及其杂交后代的同工酶电泳比较研究	(154)
松浦镜鲤、野鲤、建鲤网箱养殖效果的试验	(159)
鲤鱼种间种内杂交中杂种优势强度表现的某些规律的初步研究	(163)
黑龙江鲤(♀)×红镜鲤(♂)的杂交优势利用	(173)
柏氏鲤、镜鲤和红鲤及其杂种 F <sub>1</sub> 主要形态学性状遗传的比较研究	(183)
镜鲤、柏氏鲤及其杂种肠道组织学的比较研究	(191)

柏氏鲤、镜鲤及其杂种 F <sub>1</sub> 食性的比较研究 .....	(197)
荷包红鲤人工诱导雌核发育研究.....	(204)
鲤鱼鳞被和体色在人工诱导雌核发育中的遗传变异.....	(209)
黑龙江鲤与德国镜鲤杂交种 (F <sub>1</sub> ) 的生长优势.....	(213)
鲤鱼性成熟雄鱼精液的生态、生理学特性研究.....	(216)
杂交鲤苗种生产和成鱼养殖技术要点.....	(220)
鲤鱼良种(原种)保种的选育技术.....	(224)
附录.....	(231)
中华人民共和国水产行业标准 黑龙江鲤 Heilongjiang Carp SC/T 1034 - 1999 .....	(231)
中华人民共和国国家标准 散鳞镜鲤 Scattered mirror carp GB/T 16873 - 1997 .....	(236)
中华人民共和国水产行业标准 德国镜鲤选育系(F <sub>4</sub> ) Selective system of German mirror carp SC/T1035 - 1999 .....	(242)
黑龙江省地方标准 松浦鲤 Songpu Carp DB23/473 - 1997 .....	(246)
黑龙江省地方标准 高寒鲤 Cold tolerant common carp DB23/- - 2000 .....	(253)
参考文献.....	(259)

# 鲤鱼的起源和进化

鱼类发生在3亿5000万年前的泥盆纪。鲃类是鲤科鱼类中较原始的类群，鲤鱼的祖先可能是鲃类。鲃类鱼是第三纪地层中分布最广的一种淡水鱼类（陈湘遴1984）。鲃类和鲤鱼至少在第三纪中新世就已存在（尼科里斯基1958；中国淡水养鱼经验总结委员会1961）。鲤鱼属于古代上第三纪的动物。在欧洲，野鲤发现于西欧的间冰期沉积物中（尼科尔斯基1960），在我国，山东临朐的中新世地层、北京周口店的上新世地层和山西襄汾、内蒙古扎赉诺尔更新世地层中出现临朐鲃、斯氏鲃、中新鲃、席刺鲃、短头鲃、云南鲃、四川鲃、茂名鲤和鲤等化石（中国淡水养鱼经验总结委员会1961）。

鲤科鱼类的发生中心一般认为在东南亚，在第三纪鲤科鱼类由这里进入非洲、欧洲和美洲（尼科里斯基1958）。很多学者认为中南半岛与华南是鲤科、鮈科等的发源地。从地史资料中可知，福建、江西、广东三省间很早就是华夏古陆，自寒武纪前到现在一直未被海洋完全淹没，又地处亚热带及暖温带，环境适宜，很可能是这些鱼类的发源地。在广东三水县河口乡发现大批距今5000~6000万年的古淡水鱼类化石，有8属12种，其中75%以上为鲤科鱼类（中国淡水养鱼经验总结委员会1961）。东亚地区，几乎包括鲤科的全部亚科，从宗系关系看，本地区占优势的是后期发展起来的亚科或原始亚种中派生的

属，这些亚科和属绝大多数不扩展到其他地区，表明本区可能是某些鲤科鱼类后期分化的中心（陈湘遴 1984）。Беpr (1909) 把黑龙江鱼类区系基本上看作是残遗鱼类区系——以前（渐新世以前）在旧大陆和新大陆环绕着地球北部分布着的亚热带动物区系的残余。由于冰川变冷的结果，该动物区系分裂为若干区（欧洲、远东和北美）（尼科里斯基 1958），于是鲤鱼在自然分布区内，形成了二个亚种，栖息于欧洲水域和中亚洲水域的典型欧洲野鲤和栖息于中国和黑龙江流域的远东野鲤（尼科里斯基 1958）。

鲤鱼是较古老的鱼类，在其进化过程中染色体发生了加倍，成为四倍体种类，Ohno (1974) 把它称为老四倍体。多倍体在鲤科、鳅科和亚口鱼科都有出现，这在第三纪硬骨鱼类的渐次进化中无疑是个重要阶段。鲤鱼染色体的多倍化显然出现在第三纪中期前，即 5000 万年前在东南亚和南亚一带（张兴忠等 1988）。一些研究证明，鲤鱼、银鲫、鲑鳟鱼类和一些其他鱼类在多倍化后又经过了二倍化过程， $2n = 78$ ,  $2n = 100$ ,  $2n = 150$  和  $2n = 200$  等。

由于地理隔离，在长期的进化过程中，欧洲野鲤与远东野鲤在形态、生理、生化遗传等方面发生了明显的分化。远东野鲤鳃耙为 31 片，而欧洲野鲤为 23~25 片；远东野鲤体色呈银色光泽的淡绿色，具很强的耐寒能力，而欧洲野鲤耐寒力很低，在我国北方它们第一年不能很好过冬。在生化遗传上，两种鲤的肌浆蛋白表现出“A”和“a”两种表型。几乎所有的远东野鲤均属隐性“a”型，而中亚和欧洲的野鲤则以“A”型占优势。铁传递蛋白的等位基因 D 在远东野鲤中占优势，而在一些欧洲种群内却是罕见的（张兴忠等 1988）。

突变是生物进化的重要过程，除上述的多倍化来的生物，生化酶基因位点的增加，如四倍体类型的鲤鱼和鲫鱼的乳酸脱氢酶基因位点是 5~6 个，而其他鲤科鱼类（一般为二倍体）仅 3 个；而且也带来生物体器官组织等的变化。欧洲野鲤的鳞被基因中存在隐性的散鳞型鳞被基因为 (s) 和与之连锁的致死基因 (N)，它们在家养后迅速产生（或出现），N 和 S 基因各自突变，S-s 突变的结果出现散鳞镜鲤 (ssnn)，n-N 突变产生线鳞镜鲤 (SsNn)。散鳞镜鲤和线鳞镜鲤都有鳞片数量稍减和鳞片变大的特点。而上述两个突变基因结合在一个个体中时产生革鲤 (ssNn)，它几乎全无鳞片。基因型为 SSNN, SsNN 和 ssNN 的鲤鱼无生命力。含两个 N 基因的胚胎在孵化阶段，或在仔鱼脱膜后，迅速死亡。基因型 Nn 和 nn 的鲤鱼间，生命力的差异很大。基因型 Nn 与 Nn 自交后代的死亡率约在 25% 左右。欧洲野鲤这种鳞被基因中存在散鳞型鳞被基因的特性在日本（属远东鲤鱼的一种）和越南鲤 (*C. carpio viridiviolaceus*) 也有发现（尼科里斯基 1979），而分布在我国和黑龙江水系的鲤鱼却未发现。鲤鱼鳞被基因的分化常导致形态、器官、组织和生理特性的变化。全鳞型鲤鱼生长一般比散鳞鲤鱼快，越冬能力强。线鳞镜鲤和革鲤的鳃器退化和咽齿数量减少。散鳞镜鲤的背鳍、腹鳍和胸鳍软棘数量比全鳞型鲤鱼少，并在耐温力、耐缺氧、血液红血球和血红蛋白含量等方面与全鳞鲤鱼存在差异（张兴忠等 1988）。

鲤鱼在体色上和体型上也存在明显的分化。自然界生存的鲤鱼，体色是青灰色的，但在其进化过程中，特别在人工养殖条件下鲤鱼的体色发生了突变，出现了“金色”鲤（有时是红色或橙黄色），“蓝色”鲤、“银灰色”鲤、“灰色”鲤和淡色鲤等（尼科里

基 1979)，甚至通过长期的人工选择出现了日本锦鲤那样多种体色于一身的鲤鱼。野鲤的体型一般是细长型或纺锤型的，但家养后，体型出现了高背型和荷包型如德国镜鲤、团鲤(又名大肚鲤)、荷包红鲤等。在鱼类中鲤鱼是进化较多的一个种。

# 世界鲤鱼育种研究概况

鲤鱼是世界性养殖鱼类之一，也是世界上鱼类育种工作中最有成效的一种。世界各国的鱼类育种家为培育一个适合当地养殖的鲤鱼品种或杂交种进行了上百年的努力工作。我国和前苏联是这些国家中，对鲤鱼的选育种工作开展最早，取得效果最显著的国家，并对两国的鱼类养殖业作出了重大贡献。日本的鲤鱼育种工作虽也开展较早，但着重于品种间杂交和杂种优势利用，目前尚未选育出一个品种，但在锦鲤的选育工作上却颇有成果。以色列和匈牙利的鲤鱼育种工作，开展较晚，是在本世纪的六七十年代开始的，但在鲤鱼品种（品系）间杂交和新品种的选育上做了大量的工作，并取得了明显的效果。东南亚各国虽养殖鲤鱼，但主要是引进，未开展选育研究工作。

前苏联的鲤鱼选育种工作，始于 20 世纪 20 年代。乌克兰的鱼类育种家最早进行鲤鱼的选育工作，到 50 年代初育成了两个高产品种——全鳞和散鳞的乌克兰鲤。这两个品种的原始材料选自古老的乌克兰“安东尼”池塘养鱼场的一种 19 世纪引自波兰的名叫“加里兹”镜鲤的品种，用它与当地的几个活力不同的种群和地方品种（涅斯维奇斯基鲤、柳宾斯基鲤、尼夫昌斯基鲤等）杂交而育成的。由于它们是由多种起源不同、品质不同的品种类型构成的，它们表现出生长快、高背及繁殖力高的特点。从 1956 年至 1985 年乌克兰的鲤

鱼育种工作得到广泛开展，尤其重视鲤鱼种间及种内杂交，目标是改善品种质量，尤其是提高乌克兰鲤鱼的生活力，于是用乌克兰鲤与黑龙江鲤、罗普莎鲤杂交获得了生长速度快、成活率高的有明显杂交优势的杂种。

前苏联鲤鱼育种工作最负盛名的是育成了生长快和抗寒能力强的罗普莎鲤。该项选育工作 1935 年开始于列宁格勒等省，选育的目标主要是提高越冬能力，由鱼类遗传育种家 Кирпичников 领导。他们用加里兹鲤与抗寒能力强的黑龙江鲤的杂交种做为选育材料，采用高强度的混合选择，在第 2 和第 3 代的后代中仅留下不超过 0.5% 的 1 龄和 2 龄鱼；以后世代，选育强度有所降低，最后保留 0.5% 以上的鱼用于繁殖，这样经 6 ~ 7 代的选育育成了显性基因 S 已经纯合的全鳞型鲤鱼，并形成了系内育种分群，即将一部分鱼由罗普莎运到西伯利亚，形成了新的分群，罗普莎鲤的育成使前苏联的鲤鱼养殖业获得了很大发展，鲤鱼养殖在欧洲向北推移了 10 个纬度，产生了很大的经济效益，并推动了前苏联的鲤鱼育种研究工作。

在罗普莎鲤育种工作的基础上，各加盟共和国也开展了鲤鱼育种工作，他们用本地品种与罗普莎鲤杂交，选育出适合当地养殖比当地鲤高产的新品种，如“莫斯科和梁赞省育成的中俄罗斯鲤和波尔鲤，哈萨克共和国育成的哈萨克斯坦鲤，白俄罗斯共和国育成的依卓别林鲤，西伯利亚育成的萨尔巴扬鲤，北高加索育成的克拉斯诺达尔鲤，乌克兰共和国育成的尼夫钦鳞鲤等。

中俄罗斯鲤是 60 年代由全俄池塘渔业研究所为俄罗斯中部地区气候条件培育的鲤鱼新品种，它由四个不同品种综合选育出来的，其主要特点是生长快与生命力强，在莫斯科省的一些渔场大量养殖。

波尔鲤，是 1949 年开始在“波尔”渔场选育的，它是由当地鲤与乌克兰镜鲤、黑龙江鲤杂交，对杂种再进行系统选育，育成的生长快、繁殖力高的品种。波尔鲤在俄罗斯的许多地区已作为商品鱼养殖对象。

克拉斯诺达尔鲤，是用 3 个育种分群——当地镜鲤、罗普莎鲤（全鳞）和乌克兰—罗普莎杂种群（全鳞）的杂交种在抗赤斑病方面进行的平行选育（6~8 代）而成的。该鱼对流行于这一地区且死亡率很高的赤斑病具有较强的抵抗力，养殖此鱼可减少 20%~40% 的死亡率，它在克拉斯诺达尔地区广泛养殖。这些分群之间的杂交种养殖效果也很好，尤以当地鲤鱼与乌克兰—罗普莎鲤的杂交种更为突出。

白俄罗斯鲤（又称依卓别林鲤），40 年代开始选育，已选育到第 5 代，在池塘内生长很好，具有高产特点，但对白俄罗斯传播很广的鳔炎病很敏感，目前尚在对此鱼进行抗逆性选育。

萨尔巴扬鲤，是罗普莎鲤由罗普莎运到西伯利亚后形成的两个分群，由于这两个分群的繁殖力低，于是用当地的非品种鲤、白俄罗斯鲤和罗普莎鲤杂交而选育成的，在越冬能力、生长速度和繁殖力等方面都表现很好，适应西伯利亚的夏季短而炎热，冬季长而寒冷的气候条件。它的繁殖力比亲本种群提高 5 倍，自然越冬成活率达到 70%~90%，可连续忍受 5 d 3 mg/l 的低氧条件，能在水温 14~29 ℃ 和溶氧低于 1 mg/l 的池塘产卵。萨尔巴扬鲤培育成后，一部分留在新西伯利亚州，另一部分运往鄂木斯克州；随着时间的推移，两地逐步形成了两种类型的萨尔巴扬鲤（第二型），它们自交繁殖，鄂

木斯克州育成了有十六分之三野鲤血统的类型，而新西伯利亚育成了八分之一野鲤血统的北方型。这两种类型彼此相近，但又没有血缘关系，并保留了各自的品种结构。以后又在此基础上选育成第三类型——萨尔巴扬鲤草原型，它综合了亲本类型所具有的优点。在选育过程中，萨尔巴扬鲤发生很大的变化，它们与其亲本类型之间已有很大不同，所有三个类型的亲鱼都符合品种标准。萨尔巴扬鲤三个品种选育时，对所有的类型和世代都按照已核准的西伯利亚地区鲤鱼品质鉴定细则，进行严格的选择。根据类型和世代各种性状特征的综合情况，其中包括体重、体质、繁殖力和幼鱼在各生长阶段的生命力和抗寒能力，选出符合标准的鱼，特别在鳞被和2龄后备亲鱼体重上选择最严格，淘汰鳞被松散，体重低于一等标准的个体。因此，萨尔巴扬鲤的育种基础是选择，是在不同发育阶段按不同的系进行的选择，第一和第二世代尽量使后代性状特征产生最大的差异，在第三世代以后，在“自交”繁殖时进行同型选择，这样同型选择能将后代被选的理想品质巩固下来，尤其是幼鱼的定向选育更为重要。他们努力研究将苗种培育和育种筛选运用到生产中去。这种筛选使生理全面，发育良好，能生产大量优质后代的鱼转入亲鱼组群。因为，亲本的纯种品质同动物青春期的生长发育直接相关。所以，萨尔巴扬鲤的选择标准规定2龄后备亲本的体重不得低于900g，而良种幼鱼则不得低于100~120g。

摩尔达维亚共和国的鲤鱼的选育工作从1960年开始，现已培育出2个高产的鲤鱼品种。

立陶宛科学院动物和寄生虫研究所，从1972年开始鲤鱼的选育工作，用当地布比亚斯基鲤、乌克兰西部鲤、德国和日本鲤作为原始材料，作了20个品种的杂交组合，查明了杂交鲤的经济性状。研究结果表明，杂交育种工作对提高产量有很大的作用。

为了培育适应工厂化温热水、池塘、蓄水池和网箱中能周年循环养殖的鲤鱼品种，卓诺娃A·C等人已开始这方面的选育种工作。

除了以上采用常规育种技术选育鲤鱼品种外，哈萨克斯坦共和国渔业研究所采用化学诱变剂（羟基化合物）处理鲤鱼精子，获得了6个基因突变的鲤鱼品种。诱发突变为遗传变异提供了新的丰富的源泉。有效的突变将导致遗传品质的深刻变异，并在此基础上增加表型变异分量，挖掘育种工作的潜力。对这些突变种，他们用了20年的时间选育出一个哈萨克斯坦鲤。在选育过程中结合采用了诱导雌核发育二倍体技术。这个品种与非品种鲤比较具有很高的生产性能和很高的生活力和越冬能力。这个共和国的渔场都养殖这个品种。

近20年来，前苏联和俄罗斯在人工诱导鲤鱼雌核发育二倍体技术上做了大量的工作，获得了一批雌核发育系鲤鱼。

除鲤鱼品种选育外，前苏联还十分重视鲤鱼品种（品系）间的经济杂交（杂种一代优势利用），他们用欧洲鲤与黑龙江鲤杂交，杂种一代在成活率和生长速度上，具有明显的杂种优势，并为此在白俄罗斯建立了黑龙江鲤的良种场。他们认为用乌克兰鲤雌鱼与黑龙江鲤雄鱼杂交效果最好。乌克兰鲤与罗普莎鲤间的杂种已在乌克兰大量应用。同时也进行鲤鱼品系间的杂交，由不同分群的罗普莎鲤间的杂交，两种类型波尔系鲤间杂交，三个分群的克拉斯诺达尔鲤间的杂交等都取得很好效果，其中以乌克兰—罗普莎鲤

的杂种分群与克拉斯诺达尔鲤的地方分群杂交具有更大的杂种优势。因此，他们认为鲤鱼种内的异源杂交几乎都有杂种优势。

日本是世界主要养鲤国家之一，有悠久的养鲤历史，并进行了大量的鲤鱼品种改良试验。1905年，他们从德国的艾修河引进了4尾革鲤雌鱼和一尾镜鲤雄鱼与日本的鲤鱼杂交，杂种F<sub>1</sub>生长良好。但真正的进行鲤鱼品种间杂交育种工作是在60年代末、70年代初。1966年水产厅淡水所从佐久市一个农场，1971年从长野县诹访市一个农场引进了日本养殖的大和鲤（又名山本鲤、信州鲤）和浅蓝色鲤，1966年又从霞关湖采集野鲤，1968年从德国 Niirnberg 大学引进欧洲鲤——鱗鲤和镜鲤，1970年从台湾引进中国种大肚鲤。他们首先对这些家养种和野生种鲤鱼进行生长和成活率的比较试验，试验结果是这些品种鲤的生长速度和对饲料的利用率在任何一种养殖方式中都表现出：镜鲤>德国鱗鲤>大和鲤>浅蓝色鲤>野鲤；而成活率，镜鲤比其他品种低，越冬成活率及体重的减耗率和其他品种无大差异。1974年，他们从日本产鲤鱼与外国引进种中选择有明显经济特性的品种，进行了9个组合的品种间杂交和自交，即德国镜鲤自交、德国鱗鲤自交、中国大肚鲤自交、日本野鲤自交、大和鲤自交和大和鲤♀×德国镜鲤♂、大和鲤♀×德国鱗鲤♂、大和鲤♀×中国大肚鲤♂以及大和鲤♀×日本野鲤♂。试验结果是大和鲤与德国镜鲤、德国鱗鲤、中国大肚鲤、日本野鲤的4个杂交组合的杂种F<sub>1</sub>都显示出明显的杂种优势，其杂种优势率分别为1.58, 1.51, 1.47, 2.00，饲料转化率都比两亲本高。1977年，他们用野鲤雌鱼分别与德国镜鲤、德国鱗鲤和大和鲤雄鱼杂交，试验结果是野鲤与德国鱗鲤和大和鲤的杂种F<sub>1</sub>显示明显的杂种优势，杂种优势率分别为1.72和1.67。他们认为以上几个单交组，以大和鲤与镜鲤的杂种F<sub>1</sub>（称大和镜鲤）的生长率和饲料转化率最高，超过双亲，当年可达到上市规格，饵料转化率分别比镜鲤和大和鲤高6.0%和9.6%，并对三代虫病和水霉病有较强的抵抗力。1978年，他们又进行大和鲤♀与德国镜鲤♂杂交，大和鲤♀与德国鱗鲤♂杂交，其杂种F<sub>1</sub>的雄鱼再与大和鲤雌鱼回交，大和鲤和德国镜鲤杂交F<sub>1</sub>与大和鲤和德国鱗鲤杂种F<sub>1</sub>正反交（三品种间双交），大和鲤和中国大肚鲤杂种F<sub>1</sub>♀与大和鲤和德国镜鲤杂种F<sub>1</sub>♂进行三品种双杂交，以及大和鲤和德国鱗鲤杂种F<sub>1</sub>♀与野鲤和德国镜鲤杂种F<sub>1</sub>♂四品种间双杂交等5个组合的杂交，对杂种F<sub>1</sub>饲养试验结果发现回交种、三品种间双杂交种F<sub>1</sub>的生长率与大和鲤♀×德国鱗鲤♂杂种的生长率和饲料转化率几乎相似或稍低；而四个品种间的双杂交种F<sub>1</sub>的生长率和饲料转化率均高于其他杂种后代。因此，他们认为上述这个四品种的双杂交种具有培养前途，可以育成最有经济价值的鲤鱼养殖新品种（铃木亮，1966, 1977, 1980）。

以色列的鲤鱼选育种工作是从60年代开始的，对不同品种鲤鱼及其杂种的遗传特性、经济性状等进行了系统的研究，取得对鲤鱼选育种工作有重要应用价值的基础性研究资料。从1960年起，他们每年对10~25群鲤鱼的生长速率进行大规模的遗传分析，包括全同胞家系、近交系、杂交系以及从欧洲和远东引进的品种。分析测验表明，甚至已驯养的欧洲鲤（包括以色列品种）的近交系都是很杂的杂合体。因此估计遗传方差分量是总表型方差的30%~40%，这些较大的遗传方差分量主要是非加性的，也就是说

它表现在  $F_1$  杂种的强杂种优势以及在全同胞交配时表现在同等强的近交衰退中。1965 年到 1970 年，他们对一个品种的 5 个世代进行了完全控制的重复的大规模两向选择实验。结果表明，对快速生长率的混合选择完全没有产生反应，而相反方向即对缓慢生长率的选择却产生了反应，相当于约 30% 的现实遗传力值；而该实验中随机繁殖的对照品系受到强的近交衰退，当分开 5 个世代之后，两个这样的品系杂交时，它们的  $F_1$  表现了高度的杂交优势。从 1971 年到 1974 年，他们对选择快速生长率的品系的随机测验表明，它仍保持大的遗传方差，而有限的家系选择出乎预料地导致了相当大的改良。对鲤鱼种群内竞争的作用，1961 年至 1969 年他们分别在单养池和混养池（用打印法标志）中同时测验遗传上不同的鲤鱼群，结果发现在混养池中，在种群间竞争下的相对生长速率之间发现一个完全的遗传相关，而在单养池中没有。于是可以得出结论，鲤鱼种群内竞争的主要作用是扩大现存的由遗传和环境所引起的差异。这个结果的实际意义是，对增加鲤鱼产量的选择在混养池比在单养池可以更有效。显然，这是一个很方便的应用特征，因为当经选择一批鱼放养在一个池塘时可以应用较高的选择强度。对于基因型与环境的相互作用问题，他们进行了十多年的工作，发现在欧洲家养鲤的不同品系中，遗传与池塘的相互作用比较小；而中国大肚鲤品种及其与欧洲鲤的杂种，显示很强的相互作用。基因型与季节的相互作用，他们发现对鲤鱼是相当大的，这对育种者来说含义重要，就是说不能根据单个季节遗传变异性来度量。基因型与年龄的相互作用，表现在不同的地理种族以及家养品种和野生品种之间。遗传型与养殖系统（静水或流水池、充气池塘、大水库、箱笼等）的相互作用，他们发现当相同的鲤鱼品系和杂交品种生长在池塘和箱笼时，它们相互生长速率等之间差异很大；同样，几种鲤鱼及其杂交种，在水族箱和在池塘中生长表现不相同。因此，他们认为，对于不同的养殖系统，必须选择不同的品系。同时，他们又指出，当今世界水产养殖正在经历革命性的变革，这些变革向两个大的方向发展，一是由传统的低产的渔场向现代的高投资、高产量的渔场发展；二是由于高质量的饵料价格上涨，现代养鱼转化利用便宜的低质量的农副产品，而又保持高产量。因此，当采用不同的养殖系统时，就可能产生强的遗传型与环境的相互作用。如在静水池塘养鱼，不投饵或不施肥，到在河流笼中密养而投喂富含蛋白质的饵料。在这两种极端的养殖系统中，每公顷水面的产量分别是几百千克和约 2000 t。强的遗传型与养殖相互作用，使得改进管理是提高产量的主要和首要的条件，而遗传改良仅能提供养殖该系统的最后的“终结”这一不合理的解释，确实令人费解，但事实如此。为保证成功地从一个养殖水平过渡到另一个养殖水平，两者必须被认为是一个过程的两个不可分开的组成部分。以色列的这些基础研究，无疑对鱼类育种工作是很重要的。对于欧洲养殖的鲤鱼品种和亚洲养殖的鲤鱼品种在亲缘关系、驯化程度和对池塘环境的适应能力及两个地理品种间杂交产生的杂种  $F_1$  的生产性能等方面做了大量的应用研究，得到十分宝贵的可以借鉴的实验结果。他们认为，鲤鱼起源于欧洲和亚洲大陆中部的中新世时期，随后自然分布东至中国，西至多瑙河流域。随后，两地养殖的鲤鱼繁殖的后代因地理隔绝和养殖方式的不同，逐渐演变成两个不同的系统，它们之间的性状差异极大。数世纪来中国采用高密度混养技术，而欧洲则采取密度较稀的单养技术；中国养鱼以肥水为主，适当投喂农家饲料，而欧洲则投喂谷物、鱼粉和大豆粉等组成的配

合饵料等等。正是由于两地的驯养方法不同，导致两地养殖鲤鱼的许多性状不同。他们认为，欧洲鲤繁殖力、生活力、抗病力低和逃网能力低等方面是完全驯化了的品种；而中国鲤则属于原始的或半驯化的品种，它们生长较慢，但产卵量高，性成熟早，抗逆性强。中国大肚鲤 (Big belly carp) 体质健壮，能适应东南亚传统养鱼池的严酷环境，因此如与欧洲鲤杂交，可获得具有明显杂种优势的杂种。在此研究基础上，他们选择了中国大肚鲤的台湾原种（1970 年由台湾引入）、中国大肚鲤的香港原种（由香港引入）、欧洲鲤 Dor—70 原种（1965~1970 年由欧洲鲤选育而成）、欧洲鲤南斯拉夫原种（1970 年由南斯拉夫的拉赛斯养鱼场引进）以及欧洲鲤“金黄”色品系（隐性金黄体色和隐性镜鲤鳞型纯合体）和欧洲鲤“蓝灰”色品系（双隐性蓝灰体色和隐性镜鲤鳞型纯合体）等品种（品系）进行了中国大肚鲤×欧洲鲤金黄色品系、Dor—70 品系×南斯拉夫鲤、Dor—70 品系×台湾大肚鲤、台湾大肚鲤×香港大肚鲤、欧洲鲤金黄色品系×欧洲鲤蓝灰色品系等杂交和上述品种、品系的自交。对杂交种  $F_1$  和自交种  $F_1$  在不同饲养条件下（包括使用家禽粪（肥水）、家禽粪+高粱颗粒饲料、家禽粪+高蛋白颗粒饲料）进行生长对照试验，结果发现在单一使用家禽粪的条件下，各种鱼的平均生长率最低（日增重 2.0 g），中国大肚鲤×欧洲鲤金黄色品系的杂种  $F_1$  的生长略高于中国大肚鲤，而欧洲鲤金黄色品系生长最差。在中等饲养条件下，各试验组日增重在 3.2~3.7 g，中国大肚鲤×欧洲鲤金黄色品系杂种  $F_1$  生长最快，欧洲鲤金黄色品系次之，中国大肚鲤最慢。在可以使鱼日增重达到 5.1 g 的高密度饲养条件下，中国大肚鲤×欧洲鲤杂种  $F_1$  的生长和欧洲鲤相似，但大大高于中国大肚鲤。在放养密度低和最好的饲料条件下，日增重可达 7.1 g，欧洲鲤金黄色品系生长最好，中国大肚鲤×欧洲金黄色品系的杂种  $F_1$  次之，中国大肚鲤最慢。他们根据上述两个品种及其杂种  $F_1$ 、 $F_2$  和回交世代的测验，对中国大肚鲤品种和家养的欧洲鲤品种之间的差异，群体之间的遗传变异的全面分析，它们之间的差异能在许多性状方面可作出区别和度量，这些差异在显性大小和显性方向显示了一个多性状遗传的方式，这对鱼类育种者认识这两个品种的杂种衍生物是有用处的。这些差异是：

1. 中国大肚鲤幼鱼（孵化后的 3 个月）生长速率比欧洲品种高。
2. 欧洲鲤幼鱼后期的生长速率在多数环境下，比大肚鲤高得多。
3. 溶氧量低和投饵不足的密养池塘条件，对大肚鲤生长速率的抑制效应比对欧洲鲤小得多。在这些条件下，它们的杂种显示了很强的杂种优势。
4. 当放养在笼里时，大肚鲤的相对生长速率受到高度的相反的影响。
5. 欧洲鲤对改良的池塘条件（加进饵料）显示了相当高的反应。
6. 大肚鲤雌鱼和雄鱼之间的重量差异是 40%，而欧洲鲤仅为 15%。
7. 大肚鲤对围网显示了更高逃逸能力。
8. 在所有环境下大肚鲤的成活率是较高的，这种差异在密养池中最为显著。
9. 大肚鲤的身体比欧洲鲤稍长（较低的体高:体长比率），虽然它少一个椎骨。
10. 大肚鲤有野生型全鳞被，而大多数家养欧洲鲤品种具镜鲤鳞型。
11. 大肚鲤比欧洲鲤倾向于积累较多的脂肪。

12. 大肚鲤比欧洲鲤性成熟早，卵较大，性腺重对体重有较高的比率，受精率和繁殖力高些。

13. 至今在大多数电泳的蛋白质位点研究中，这两个品种具有不同的等位基因。

此外，他们还研究鲤鱼体高与体长比率的遗传力、减少肌骨和肌肉含脂量的选择育种等问题，研究结果是：体高与体长比大约有 40% 的现实遗传力，且与生长速率无遗传相关。对家养的欧洲鲤和中国大肚鲤的近亲品系和杂交系的 18 个遗传群肌间骨的选择育种结果，尽管它们遗传背景广，但只发现非常小的表型变异和实际上没有遗传的变异。肌肉含脂量的大规模测验，发现了大的群体内表型方差，大的环境效应，但仅小的遗传分量。

作为品种选育成功的例子是他们用二项选择方法，从欧洲镜鲤中选育出生长快、高产的 Dor—70 品系，二项选择方法是从一对亲本繁殖的后代群体的随机样品中，上选 2% 最大的及下选 2% 最小的鱼分别进行生长试验，以测验这种选择是否有遗传效应，共选了 3 次，9 组，结果如前面所述的，对上选品系无遗传效应，而对下选品系却有效应，但他们发现在上选的四个品系中有一个品系不因近交而产生生长率下降，其经济性状远远超过其他三个品系而与较佳的杂种相近，于是 1970 年这个上选品系定名为“Dor—70”。此外，以色列 Moav 等人在 1961 年便提出了鲤鱼的单性养殖问题，并在鲤鱼的人工诱导雌核发育技术上做了不少工作，建立了鲤鱼的雌核发育系。

匈牙利是欧洲主要养鲤国家，鲤鱼产量占总产量的 80%~85%。1962 年开始，Szarvas 鱼类养殖研究所进行鲤鱼的选育种工作，他们利用近交效应和由近交系杂交获得有杂交优势的杂种，并建立了一系杂种，二系杂种和三系杂种。方法是：从全国几个养殖场收集 10 个地方品种，繁殖 2~3 代后，对决定入选的雌雄鱼个体生产值及其较重要性状的遗传力进行了比较测定。然后配对杂交，对每一杂交组合用一尾雌鱼与一尾雄鱼，采用人工繁殖技术获得杂种后代。杂种 F<sub>1</sub> 第一年单独饲养，第二年养在普通池中。雌、雄亲鱼的品系号码及个体号码用电烙器烙印。后代群体以共同的记号与另一群体区分开即不同组的群体在身体的不同部位烙一个 2 cm 长的条痕，这种标记可保持 2~3 年。在设计杂交组合时，亲鱼的选择标准是：(1) 用具有优良性状的雌鱼与具有同样优良性状的雄鱼进行交配，以稳定和进一步提高其优良性状。(2) 用具有不同优良性状的雌、雄鱼交配以组合这些优良性状；(3) 用一个具有优良性状的雌鱼与几个雄鱼进行交配，以对比配合力，从而选择最适合的雄鱼品系；(4) 用同一纯系的有亲缘关系的个体进行交配，以生产近交系。对杂种的生产能力，提出了以下评价指标：卵的能育性；第一和第二年的成活率；第二年的增重量；饵料转换能力；可食部分的百分率；鱼肉中的脂肪含量。他们每年鉴定 8~12 个杂交组合，从每个杂交组合中标记 200~300 尾杂交种。上述研究的结果，他们培育出优良的二系杂种、三系杂种和四系杂种。杂种受精卵的成活率为 80%~95%，比近交系高 30%~35%，第一、第二年的杂种成活率比纯种高 22%，生长速率比纯种高 15%~40%，饵料消耗率减少 15%~30%，鱼肉含脂率降低了 2%~5% (Bakos, 1976)。80 年代以来，该国运用人工诱导雌核发育二倍体技术，建立了 12 个鲤鱼雌核发育系，并应用于育种。

我国的鲤鱼育种工作尽管起步较早，但真正用于生产并取得明显经济效益的育种工

作是在建国以后，特别在 70 年代以后。我国曾对鲤鱼的质量性状和数量性状的遗传规律作过探索性研究。获得了鲤鱼头长、体长、体高、尾柄长、尾柄高和体重的广义遗传力和狭义遗传力（张建森等 1981）。分析了鲤鱼体色、鳞被的遗传是受两对基因控制（吴清江等 1981；梁志成 1974）；青灰体色和全鳞鳞被为显性；红色体色和散鳞鳞被为隐性。两种不同体色和鳞被的鲤鱼杂交，杂种都具杂交优势，且杂种  $F_1$  的体色为青灰色、全鳞鳞被；杂种  $F_1$  自交或回交，后代体色和鳞被发生分离，其分离规律符合孟德尔遗传规律，并表现出近交衰退。鲤鱼种内（包括国内品种与国外品种，家养品种与野生品种，不同地理品种间）杂交，杂种都表现出明显的杂交优势。鲤鱼种间杂交则表现得比较复杂。在上述研究基础上，我国的鲤鱼育种工作取得卓有成效的成果，从 50 年代至今，共选育出 6 个品种，5 个杂交种，现分别简要介绍如下：

兴国红鲤，原是江西省兴国县的一个民间养殖品种，据考证距今已有 1300 余年的历史，1958 年建立该鱼的繁殖场，从民间收集 17 尾有品种特性的亲鱼，通过繁殖，使群体数量扩大。1972 年开始系统选育，到 1985 年经 6 代定向选育，育成遗传稳定的品种。该品种是我国的重要养殖品种，具有生长快、繁殖力强、食性广、抗逆性强和易饲养等优良品质；同时，又是重要的杂交亲本，杂交亲和力强（薛耀环 1988）。

荷包红鲤，原产于江西省婺源县，已有 300 余年的养殖历史。荷包红鲤因体色红体短，形如“荷包”而得名。1958 年建立该鱼的繁殖场，从民间收集少量亲本，繁殖扩大群体。1969 年至 1979 年对该品种进行了 10 年 6 代的定向选育，育成了在体色、体型和生长等遗传性状上比较稳定的品种。该品种是我国重要的养殖品种和杂交亲本，具有生长快、适应性强、食性广和独特的体型（郭治之等 1983；江西省水产学会 1982）。

荷包红鲤抗寒品系，荷包红鲤原种在我国北方不能自然越冬。从 1979 年开始，用原种与抗寒能力强的黑龙江鲤杂交，从获得抗寒能力的杂种  $F_1$  通过自交和杂种  $F_2$  的体色分离，在分离出的红色个体中，选出具抗寒能力并有原种体型个体为第一代，然后再经三代定向选育，至 1993 年育成了抗寒品系。该品系的自然越冬成活率达到 95% 以上，荷包鲤体型占 87.9%，体色桔红无黑斑个体占总数的 91.5%，生长速度比原种稍快，可作商品鱼养殖和杂交亲本（沈俊宝等 1988）。

建鲤，是 80 年代末育成的新品种。采用家系选育、系间杂交及雌核发育等综合育种新技术培育而成的。亲本是荷包红鲤（雌）和元江鲤（雄），用测交和后裔鉴定亲本的纯合程度，用两个亲本的纯合体杂交获得杂种——荷元鲤，用一雌一雄荷元鲤配对交配，建立 4 个家系，对家系后代严格隔离饲养培育，然后进行兄妹、孙子女间的高度近交，建立近交系，用子 4 代进行系间杂交，最后用杂交系与雌核发育系横交固定，再选育至  $F_5$  和  $F_6$ 。群体在体色、体型等遗传性状稳定在 98% 以上，1、2 龄的生长速度分别比荷元鲤快 29.3% 和 28.5%；抗病能力、饲料转化率、起捕率都较好（张建森等 1994）。

松浦鲤，是 1979 年至 1995 年用 15 年时间为北方寒冷地区培育的鲤鱼新品种。采用常规育种技术和雌核发育技术，通过黑龙江鲤、荷包红鲤、德国镜鲤和散鳞镜鲤 4 个品种间的杂交，获得具有抗寒能力强、生长快的杂交种、回交种，再与雌核发育系组成