

DOI: 10.3724/SP.J.1118.2020.19150

## 水产养殖鱼类生长性状研究进展

殷艳慧<sup>1,2,3</sup>, 蒋万胜<sup>1,2</sup>, 潘晓赋<sup>1,2,3</sup>, 杨君兴<sup>1,2</sup>

1. 中国科学院昆明动物研究所, 云南省高原鱼类育种重点实验室, 云南 昆明 650223;

2. 中国科学院昆明动物研究所, 遗传资源与进化国家重点实验室, 云南 昆明 650223;

3. 中国科学院大学, 北京 100049

**摘要:** 生长性状是水产养殖鱼类最重要的经济性状之一, 对水产养殖业的发展意义重大。通过以不同的养殖鱼类为对象, 大量的研究表明, 鱼类生长主要受环境、基因, 以及基因与环境相互作用的影响, 具体为: (1)环境是生长性状调控的外因, 其对生长的影响一般呈现出剂量效应的规律。温度、光照、营养等主要环境因子的过量和不足均可能对鱼类生长产生不利影响, 因此, 寻求最优条件是制定最佳养殖环境的终极目标, 人为调控多种环境因子在现代水产养殖业中具有重大的应用潜力。(2)基因是生长性状调控的内因, 其对生长的影响很大程度上表现出因果效应的关系。某些基因的单碱基核苷酸多样性、基因结构变异、染色体倍性变化, 以及转基因等都表现出对鱼类生长产生统计显著性的影响。鉴于生长是多基因控制的复杂数量性状, 寻找主效基因并在选育中加以利用是改良生长性状的重要基础。高通量测序技术在生长相关候选基因的筛选以及辅助分子育种方面展现出强大的优势。(3)基因与环境相互作用的影响主要来自基因型对不同环境条件的适应性, 具有特异性和复杂性的特点, 因此目前对其量化研究非常有限。但在制定大规模商业育种计划之前, 考虑基因与环境相互作用具有重要意义。综上所述, 充分理解环境、基因, 以及基因与环境相互作用对水产养殖鱼类生长的影响能更好地对其生长性状加以利用, 从而最大限度地节约养殖成本和发挥生态效益。

**关键词:** 水产养殖; 鱼类; 生长; 环境; 基因; 基因与环境相互作用

中图分类号: S96

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2020)04-0463-22

据联合国粮食及农业组织(Food and Agriculture Organization of the United Nations, FAO)2018 年世界渔业和水产养殖情况统计, 2016 年全球渔业(包括鱼、甲壳类、软体动物和其他水生动物)总产量达到峰值 1.71 亿 t, 其中水产养殖占总产量的 47%<sup>[1]</sup>。近 10 年以来(2007—2016 年), 全球天然渔业产量保持基本稳定, 而水产养殖产量增加近六成(表 1)。中国素有“水产养殖之乡”之美誉, 不仅历史悠久, 同时也是较早认识到水产养殖将在现代农业中发挥重要作用并为食品安全做出重

要贡献的国家<sup>[2]</sup>。自 1990 年以来, 中国成为并一直保持世界第一水产养殖大国的地位, 近十年以来水产养殖业产量均保持在全球 60%以上(表 1)。中国水产养殖业引导和促进了中国以及全球渔业生产增长方式和结构的转变, 因为其不仅满足了必要的食物供给要求, 还提供了重要的生态服务功能(中国水产养殖中超过 50%产量无需投饵, 仅依靠天然饵料)<sup>[2]</sup>。

鱼类养殖种类是中国水产养殖业的基础, 它决定了水产养殖业的产业结构, 也是实现高效养

收稿日期: 2019-06-09; 修订日期: 2019-08-23.

基金项目: 国家自然科学基金项目(31672282, U1702233); 云南省科技厅科技计划项目(2016FA044, 2016ZA004, 2016AB024); 云南省生态环境厅环保专项(dlzb2017-67).

作者简介: 殷艳慧(1994–), 女, 硕士研究生, 主要从事鱼类遗传育种研究. E-mail: 1976486580@qq.com

通信作者: 蒋万胜, 副教授, 主要从事分子生态学研究, E-mail: jiangwschina@163.com; 杨君兴, 研究员, 主要从事高原鱼类保护与利用综合研究, E-mail: yangjx@mail.kiz.ac.cn

表 1 中国及全球渔业和水产养殖近十年(2007—2016)产量信息统计<sup>[1]</sup>  
Tab. 1 The statistics of production in recent ten years (2007—2016) from China and the world<sup>[1]</sup>

| 年份<br>year | 天然渔业 fishery               |                             |                    | 水产养殖 aquaculture           |                             |                    |
|------------|----------------------------|-----------------------------|--------------------|----------------------------|-----------------------------|--------------------|
|            | 中国产量/t<br>China production | 全球产量/t<br>global production | 比例/%<br>percentage | 中国产量/t<br>China production | 全球产量/t<br>global production | 比例/%<br>percentage |
| 2007       | 14659036                   | 90448361                    | 16                 | 31415131                   | 49940889                    | 63                 |
| 2008       | 14791163                   | 89472107                    | 17                 | 32730371                   | 52914703                    | 62                 |
| 2009       | 14919596                   | 89182565                    | 17                 | 34779870                   | 55690829                    | 62                 |
| 2010       | 15414830                   | 87814958                    | 18                 | 36734215                   | 58962053                    | 62                 |
| 2011       | 15768630                   | 92176886                    | 17                 | 38621269                   | 61796344                    | 62                 |
| 2012       | 16167443                   | 89519362                    | 18                 | 41108306                   | 66443023                    | 62                 |
| 2013       | 16274926                   | 90573418                    | 18                 | 43549739                   | 70154486                    | 62                 |
| 2014       | 17106547                   | 91205442                    | 19                 | 45468960                   | 73666433                    | 62                 |
| 2015       | 17591299                   | 92655917                    | 19                 | 47053234                   | 76053701                    | 62                 |
| 2016       | 17564280                   | 90909868                    | 19                 | 49244101                   | 80030862                    | 62                 |

殖的先决条件。1996—2018 年,农业农村部审定了 215 个水产新品种,其中鱼类 110 个,占 51.2%。鱼类新品种中包括选育种 42 个,杂交种 46 个,引进种 22 个;其中淡水鱼类中,由鲤(*Cyprinus carpio*)、鲫(*Carassius auratus*)和罗非鱼(*Oreochromis spp.*)这三大养殖种类产生而来的新品种占据了很大比例;而海水鱼类新品种则主要由牙鲆(*Paralichthys olivaceus*)、大菱鲆(*Scophthalmus maximus*)、石斑鱼(*Centropristis spp.*)和大黄鱼(*Larimichthys crocea*)等几种鱼类组成。近几十年来,以保护为目的的鱼类人工繁殖成为鱼类养殖种类选择的一股新潮流,在中国鱼类多样性最高的云南省得到了较好的尝试。本研究团队对鳙白鱼(*Anabarilius grahami*)<sup>[3]</sup>、滇池金线鲃(*Sinocyclocheilus grahami*)<sup>[4]</sup>、抚仙金线鲃(*Sinocyclocheilus tingsi*)<sup>[5]</sup>、软鳍新光唇鱼(*Neolissochilus benasi*)<sup>[6]</sup>等云南土著濒危鱼类的人工繁育成功,不但有效地保护了这些珍稀濒危物种免于灭绝,同时也推动了其中一些优良种类往水产养殖方向的发展与利用。例如,其中属于国家 II 级保护鱼类的滇池金线鲃,同时也是云南四大名鱼之首。其于 2007 年获得人工繁殖成功,现已陆续向滇池人工放流鱼苗百万余尾,目前其野外自然种群已得到有效恢复。而与此同时,通过 4 代人工选育出生长性能加速的品种——滇池金线

鲃‘鲃优 1 号’,于 2018 年获得农业农村部的新品种认证,成为中国高原鱼类从保护到可持续利用的新范式。

无论何种类型、何种来源的养殖种类,由于其最终要面向水产养殖市场,因此生长永远是其最重要的经济性性状之一。养殖鱼类生长性能加快,意味着可以缩短其养殖时间,节约养殖成本,最终增加养殖产量,在满足人类食物需求的同时带来更大的经济和生态效益。因而,随着水产养殖业的发展,生长性状的相关研究受到越来越多的关注。然而,生长是典型的复杂性状,受基因、环境以及基因与环境交互作用的影响。如何厘清生长与这些因素的关系及影响程度,并在人为条件下进行环境的调控或基因的筛选,从而使鱼类更好地生长,或者在不影响其他性状的情况下达到促进生长的目的,这对研究人员提出了很高的挑战。近些年来,研究者们以不同的养殖鱼类为研究对象,从不同的角度对生长相关的问题做了一系列的研究,为当前人工养殖和水产管理提供了重要的经验。本综述从环境与生长、基因与生长、基因和环境交互作用对生长的影响这 3 个方面对水产养殖鱼类生长相关性状研究进展进行系统整理(图 1),以期为后续生长相关研究提供借鉴,从而更好地服务于我国水产养殖业的健康和可持续发展。

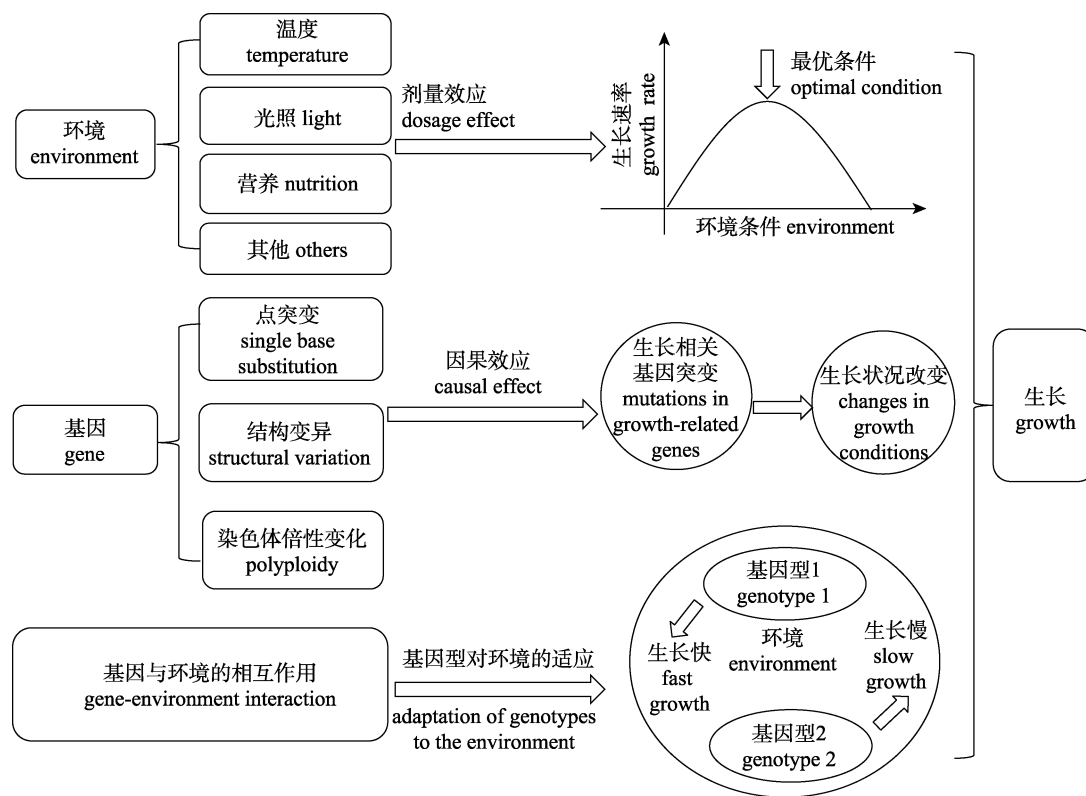


图1 水产养殖鱼类生长受环境、基因, 以及环境与基因相互作用的影响概要图

Fig. 1 The schematic diagram of the effects of environment, gene, gene-environment interaction on growth of aquaculture fish

## 1 环境与生长

鱼类生活离不开水, 水环境中非生物因子(如温度、光照等)的变化对其正常的生长、发育和存活等生命活动影响巨大<sup>[7]</sup>。探求环境与生长的关系能更好地理解环境因子如何调控鱼类的生理反应, 以及鱼类如何从生长效率上做出响应。以往的研究主要关注的环境因子有温度、光照、营养等几个方面。

### 1.1 温度与生长

鱼类作为变温动物, 其生命活动受温度的影响最为直接; 可以说, 温度对鱼类发育的各个阶段都有重大影响<sup>[8]</sup>。因此, 适宜的水温是鱼类养殖的关键因素。

很多研究表明, 温度对鱼类生长起着重要的调控作用。在一定的温度范围内, 温度的适当升高能提高鱼类的生长速率、摄食量和饲料转化率<sup>[9-10]</sup>。这可能是通过温度变化影响酶促反应的速率而导致的<sup>[11]</sup>。然而, 由于每种生物的遗传背景和对生存环境的长期适应, 不同生物最适的温

度范围不尽相同。另外, 也有很多研究表明, 温度对鱼类生长发育的影响, 与其体型大小密切相关。一般情况下, 随着体型增大, 鱼类的最适生长温度逐渐降低<sup>[12-13]</sup>。然而, 在对大西洋鲑(*Salmo salar*)的研究中发现最优生长温度随鱼体大小的增加而增加<sup>[14]</sup>。这也说明温度对生长的影响与鱼体大小的关系具有物种特异性。因此, 在进行养殖之前, 需对该物种不同发育时期适宜的生长温度范围进行研究, 以更好地发挥养殖效率。

此外, 温度还能通过以下方式间接影响仔鱼的生长和行为: (1)水的黏度随温度的升高而降低, 可能会加快鱼类的游泳速度<sup>[9, 15]</sup>, 增加摄食成功率; (2)温度影响轮虫和卤虫等活性饲料的游泳速度, 温度越高, 其游泳活动越活跃, 从而越容易被仔鱼看到, 增加了捕食率<sup>[16-17]</sup>; (3)温度越高同时也会增加活性饲料的新陈代谢, 导致它们的营养降低, 从而影响鱼类生长<sup>[8]</sup>。

### 1.2 光照与生长

光照在硬骨鱼整个生命周期中扮演着至关重

要的角色,直接或间接地调控鱼类的摄食、游泳、学习、迁徙和繁殖等行为<sup>[18-20]</sup>。目前,关于光照对鱼类生长的影响,主要是集中在研究光照强度、光周期以及光谱这三个方面。

**1.2.1 光照强度** 很多研究均表明,光照强度不足,会导致鱼类生长不良,抗病性下降以及死亡率提高<sup>[21-22]</sup>;而光照强度太强,会对鱼体产生压力,导致生长缓慢,还会产生应激反应,导致物种肝脏氧化率升高,免疫功能下降,甚至致其死亡<sup>[19, 21]</sup>。但是,限定在适当的光强范围内,光强的增加会增加鱼类的比生长速率<sup>[23-24]</sup>、生长速率和存活率<sup>[22, 24-25]</sup>,也会增加摄食率<sup>[25]</sup>、饲料转化率<sup>[19]</sup>,从而促进鱼类的生长。

**1.2.2 光周期** 一般来说,延长日照长度(光照周期)能提高幼鱼的饲养质量<sup>[19]</sup>。但也有研究者发现在长期持续光照下,缩短日照周期(LD8:16) 6周反而能加速北极红点鲑(*Salvelinus alpinus*)幼鱼的生长<sup>[26]</sup>,并且这种短光周期处理对加速其生长与发育时期无关,研究者们认为这可能是由于短光周期处理后又变为持续光照这一过渡阶段会增加其摄食率和饲料转化率。Imsland 等<sup>[27]</sup>也发现长期持续光照会减弱大菱鲆的生长,而短期持续光照会刺激其生长;并且短期持续光照对鱼类生长的影响与发育周期有关,并由此提出在大菱鲆孵化后的第二年春季和夏季,在 16 h 光照和 8 h 黑暗的自然光周期下,结合人工短期持续光照进行养殖,能更大程度的加速其生长。Imsland 等<sup>[28]</sup>还通过对大西洋庸鲽(*Hippoglossus hippoglossus*)和大西洋鲑<sup>[29]</sup>的研究,揭示光周期对不同发育阶段的个体生长、成熟的不同影响,从而提出针对性的饲养管理策略。这些研究均表明,对不同生长阶段的鱼类进行特异性的光周期控制可以有效地对其生长进行调控。

**1.2.3 光波长(光谱)** 除了光强和光周期外,光的性质(包括光的波长)也能影响鱼类的摄食、生长和发育<sup>[7]</sup>。研究者们对条斑星鲽(*Veraspermoseri*)<sup>[7, 30]</sup>、大西洋鳕(*Gadus morhua*)和大菱鲆<sup>[31]</sup>等做了不同光波长对生长影响的研究,发现在光波较短的蓝光和绿光下比在光波较长的红光下,生长速率显著加快;并且在条斑星鲽的研

究中,发现各种波长的光照下,脑、脑垂体、血浆中黑色素浓集激素 1 (melanin-concentrating hormone 1, MCH1)、生长激素(growth hormone, GH)、胰岛素样生长因子 1 (insulin-like growth factor-I, IGF-I)等生长相关激素的含量不同<sup>[7]</sup>。这些研究表明,鱼类内分泌系统可能受到不同波长的光谱的调控,从而影响养殖鱼类的应激反应、生理状态、行为,进而影响其生长性能。

毫无疑问,光强,光周期,光谱这 3 个光照因子是相辅相成的,了解这 3 个因子对生长的综合影响是制定最优的养殖光照条件的基础。Villamizar 等<sup>[32]</sup>研究了光谱和光周期对欧洲鲈(*Dicentrarchus labrax*)仔鱼生长、发育和存活的综合影响,发现养殖于 12L:12D 蓝光下生长、发育、存活状况整体最优。然而, Qiu 等<sup>[33]</sup>发现 3 种光谱(550 nm, 455 nm, 625 nm)、3 种光周期(24L:0D, 12L:12D, 8L:16D)和 3 种光强(0.88 W/m<sup>2</sup>, 4.55 W/m<sup>2</sup>, 8.6 W/m<sup>2</sup>)组合出的 9 组实验中,大西洋鲑的生长速率、比生长速率、相对增重却没有显著变化。以上研究表明,光照对鱼类的生长至关重要,但对不同鱼类影响规律不尽相同。鉴于光照调控易于操作且成本较低,后续研究应加大光照对生长影响的综合研究,发掘最优生长的光照条件,降低养殖成本。

### 1.3 营养与生长

鱼类需要从饲料中获得足够的物质和能量,以维持正常的生命活动<sup>[34]</sup>。与鱼类生长密切相关的营养成分主要包括:蛋白质和氨基酸、脂质和脂肪酸、碳水化合物、微量营养素(维生素和矿物质)等。这些营养元素都有其特定的功能,缺一不可。

**1.3.1 蛋白质和氨基酸** 大多数脊椎动物对膳食蛋白的需求与年龄成反比,而辐鳍鱼类在生命的任何阶段都表现出较高的蛋白质需求<sup>[35]</sup>。因此,蛋白质是鱼类饲料的重要组成元素之一,同时也是最昂贵的营养元素。饲料中蛋白质的作用巨大,但并不意味着其含量越多越好。饲料中蛋白质过多,会被鱼体用作能量来源进行新陈代谢,增加氨的排放,导致养殖水体恶化,对鱼类产生有害影响<sup>[34, 36]</sup>。因而,确定最优的蛋白质含量是鱼类

健康和快速生长的基础,同时也是节约养殖成本的重要环节。饲料中最优蛋白水平已在黑石斑鱼(*Centropristis striata*)<sup>[36]</sup>、条石鲷(*Oplegnathus fasciatus*)<sup>[34]</sup>等养殖鱼类中得到研究。

**1.3.2 脂肪和脂肪酸** 当摄入的能量不足时,蛋白质也会被当作能量物质进入代谢循环,而降低其作为营养物质的功能<sup>[37-38]</sup>。因此,从脂肪和碳水化合物中摄取足够的能量,可使蛋白质在营养利用方面的效能最大化<sup>[34]</sup>,既能提高经济效益,又能减少水体污染。然而辐鳍鱼类不能耐受饲料中含有很高的碳水化合物含量,故脂质和脂肪酸是其能量的主要来源<sup>[35]</sup>。脂质水平对鱼类生长的影响在黄颡鱼(*Pelteobagrus fulvidraco*)<sup>[39]</sup>、草鱼(*Ctenopharyngodon idella*)<sup>[40]</sup>、斑鳊(*Siniperca scherzeri*)<sup>[41]</sup>、红鳍东方鲀(*Takifugu rubripes*)<sup>[42]</sup>中得到系列研究。这些研究表明:在适当的脂肪范围内,脂肪水平的增加能促进鱼类蛋白质的利用并促进其生长;而当脂肪水平超过最优水平时,脂肪的增加会降低鱼类的生长性能,降低其存活率,并对肝脏脂肪沉积和蛋白利用等生理过程产生不利影响。因此,为实现鱼类生长的最大化和饲料的高效利用,确定膳食中最优的脂质水平,以及蛋白质和脂肪的最佳膳食平衡同样非常关键<sup>[41]</sup>。

鱼粉和鱼油是近年来常用的饲料成分。鱼粉由于含有与大多数水产养殖鱼类相似的氨基酸组成,而被认为是比较理想的鱼类饲料蛋白质来源<sup>[35]</sup>。鱼油是提供必需脂肪酸和能量代谢所需酸的理想物质,故常用作鱼类饲料的脂质来源。然而,随着海洋捕捞渔业资源的衰竭,鱼粉和鱼油已经不能满足当前养殖行业的需求,因此探索可替代鱼粉和鱼油的其他营养物质受到越来越多的关注<sup>[43]</sup>。植物性蛋白(包括大豆粉、小麦粉、菜籽粉等)和植物性脂质(包括大豆油、菜籽油、亚麻籽油等)由于高产,价格低廉等优点受到研究者的广泛关注。很多研究者已在不同的鱼类中[如尖吻鲈(*Lates calcarifer*)<sup>[44]</sup>、大西洋鳕<sup>[45]</sup>、鲫<sup>[46]</sup>、尼罗罗非鱼(*Oreochromis niloticus*)<sup>[47]</sup>、团头鲂(*Megalobrama amblycephala*)<sup>[48]</sup>、虹鳟(*Oncorhynchus mykiss*)<sup>[49]</sup>]运用不同的植物性蛋白和脂质,或者用混合植物蛋白和脂质代替不同程度的鱼粉和鱼

油,发现用植物性蛋白和脂质能代替一定程度的鱼粉和鱼油,但不同鱼类能接受的替代鱼粉和鱼油的植物性蛋白和脂质的种类和比例不同,因此,未来一个重要的研究方向即是研发经济鱼类的最优替代鱼粉和鱼油,并且评估其效率 and 安全性,从而满足鱼类生长的氨基酸和能量需求。

**1.3.3 碳水化合物** 很多研究表明,鱼类对碳水化合物的利用低于陆生动物,肉食性鱼类对碳水化合物的利用低于杂食性和植食性鱼类<sup>[50-51]</sup>,导致这种差异的原因目前尚不清楚。虽然鱼类对碳水化合物的利用较低,但碳水化合物对鱼类的生长代谢具有重要的作用。一些研究表明,饲料中加入少量的碳水化合物比不加入碳水化合物能更大程度的增加鱼类的饲料利用率和蛋白质保留率<sup>[35, 51]</sup>。另外,由于碳水化合物是水产养殖饲料中最经济的能量来源<sup>[52]</sup>,评估各种鱼类对碳水化合物需求的最佳水平至关重要,因为这样不仅利于鱼类的健康生长,还有助于节约成本。

淀粉作为最便宜的碳水化合物来源,常用在饲料中以减少蛋白质使用量和改变鱼类的身体素质<sup>[53]</sup>。当前的很多研究表明最优膳食淀粉水平能促进生长和饲料转化效率<sup>[54-55]</sup>。虽然一般认为鱼类对碳水化合物的消化率和肠道吸收率会随着碳水化合物的复杂程度的增加而降低,但鱼类的生长与消化率并没有呈现出普遍的正相关关系。有些鱼类如牙鲆<sup>[56]</sup>、银鲫(*Carassius auratus gibelio*)和长吻鮠(*Leiocassis longirostris*)<sup>[57]</sup>、金头鲷(*Sparus aurata*)<sup>[58]</sup>,与喂食淀粉组相比,喂食葡萄糖组其生长性能和饲料利用率降低<sup>[59]</sup>。而有一些鱼类却能更有效地利用葡萄糖,而不是淀粉,如虹鳟<sup>[60]</sup>、草鱼<sup>[61]</sup>、团头鲂<sup>[62]</sup>。这些研究表明,鱼类对碳水化合物的利用可能跟其长期自然进化的饮食习惯和栖息生境有关<sup>[63]</sup>,因此养殖鱼类参考其野生类群的食性和生态习性,以此确定其碳水化合物来源和需求量,也是制定适合的饲料配方的可选途径之一。

由于蛋白质和能量(脂质和碳水化合物)的相互影响,因此,综合评估蛋白质和脂质的最优水平,是制定最优饲料配方的基础。最优膳食蛋白需求和蛋白能量比值已在许多养殖鱼类中得到研

究,如尼罗罗非鱼<sup>[64]</sup>、尖吻鲈<sup>[38]</sup>、牙鲆<sup>[65]</sup>、日本鳗鲡(*Anguilla japonica*)<sup>[37]</sup>等,这些研究为相应鱼类饲料中蛋白质、脂质配比提供了重要的科学依据。

**1.3.4 微量营养素** 微量营养素主要包括维生素和矿物质。虽然与蛋白质、脂质等相比,维生素和矿物质的需求量非常小,但它们对维持鱼类正常的生命活动同样起着至关重要的作用。很多研究表明,维生素 E 对鱼类的生长、抗病性、抗氧化能力,以及免疫系统的免疫和结构完整性具有重要的影响<sup>[66-68]</sup>,如充足的维生素 E 能改善真鲷(*Pagrus major*)的抗氧化能力从而促进其生长<sup>[69]</sup>。维生素 A 在调控鱼类的生长发育、细胞增殖和分化中起着重要作用<sup>[70]</sup>。饲料中添加维生素 A 能显著促进生长,提高存活率,但如果维生素 A 水平过高时,则会降低饲料转化率,抑制鱼类生长<sup>[71]</sup>。维生素 C 在鱼类的生长、免疫中也扮演着重要的作用<sup>[70]</sup>。有研究发现,饲料中添加维生素 C 能显著加快体重增加,提高比生长速率、蛋白效率比和饲料转化率<sup>[72]</sup>。鉴于适当添加维生素能改善鱼类的生长、抗病性、抗氧化能力等,近年来鱼类生长最优维生素水平是一个研究热点。另外,维生素之间也存在相互作用,如 Ruiz 等<sup>[73]</sup>发现饲料中只加入适当的维生素 E 和维生素 C,不加入维生素 K 能显著提高大西洋白姑鱼(*Argyrosomus regius*)的生长,因此不同的维生素组合对鱼类生长影响也是新的研究方向。

矿物质对鱼类整个生命过程都是必不可少的,鱼类需要矿物质来进行骨的骨化和维持体内渗透平衡和酸碱平衡<sup>[35]</sup>。饲料中矿物质的含量对鱼类的健康具有重要的影响,当微量铬合物的含量略高于或低于要求时,都可能是致命的<sup>[35]</sup>,因此,必须准确分配矿物质在饲料中的含量,以确保鱼类健康生长。

**1.3.5 营养元素间的相互作用** 目前,很多对营养元素需求量的研究都是在等能量下研究单一营养元素的需求量,这会导致尽管知道各种营养元素的需求量,但是制备出的饲料不一定能发挥出最大的功效,因为营养元素之间也存在相互作用,彼此之间会相互促进,或相互制约。如饲料中蛋

白质或碳水化合物的比例会影响鱼类对脂质的需求<sup>[74-75]</sup>。各营养元素之间只有通过合理搭配,才能更好地发挥作用,促进生长;搭配不合理,过多或过少都可能对生长甚至健康产生不利的影响。如不饱和脂肪酸过多,会导致肌肉病变,增加鱼的死亡率<sup>[76]</sup>。因此,了解养殖鱼类对单一营养元素的需求,是制备适合饲料的前提;但考虑营养元素之间的相互作用,则是制备最优饲料的基础;将来对营养元素相互作用的定量性综合研究将成为新的难点和热点。

## 1.4 其他环境因子与生长

除温度、光照、营养等环境因素外,养殖水环境中的溶氧、pH、氨氮等因素也对鱼类的生长起着重要甚至是必不可少的作用。水温、光合作用和呼吸作用的昼夜变化,水体流动性和富营养化等原因,使得水中溶解氧、pH、氨氮等呈现出时间和空间上的异质性<sup>[77]</sup>。溶解氧是有氧代谢的主要限制因素<sup>[78]</sup>。对大西洋庸鲽<sup>[79]</sup>、黄颡鱼<sup>[77]</sup>、尼罗罗非鱼<sup>[80]</sup>、大西洋鳕<sup>[81]</sup>的研究表明,溶解氧不足会抑制鱼类的生长,而溶解氧充足能促进鱼类的生长。对罗非鱼的研究还表明溶解氧对其生长的影响还和体型大小有关<sup>[80]</sup>。鱼类对 pH 的响应通常与其离子通道及代谢有关,而最优的 pH 范围也因鱼而异<sup>[82]</sup>。对克林雷氏鲈(*Rhamdia quelen*)<sup>[83]</sup>和黄尾鲷(*Seriola lalandi*)<sup>[84]</sup>的研究表明,酸性环境对鱼类生长不利,而这些鱼类在弱碱性环境中生长较快。由残饵、粪便引起的氨氮是水产养殖水环境中主要的有毒物质之一,因此一般被认为对鱼类的生长有害<sup>[85]</sup>,这在黄颡鱼<sup>[86]</sup>、大西洋庸鲽<sup>[87]</sup>中都得到了验证。但有意思的是,少量提高氨浓度能促进阿部氏鲮虾虎鱼(*Mugilogobius abei*)的比生长速率,以及促进生长激素的表达<sup>[88]</sup>;提高氨浓度也能促进鳙(*Hypophthalmichthys nobilis*)的体重、比生长速率显著增加,但是体长并无显著变化,从而导致肥满度显著增加,这可能与氨浓度增加可以加速其异速生长有关<sup>[89]</sup>。

养殖密度虽然本质上是指养殖个体之间的相互影响,但其不可避免地对水环境产生巨大影响<sup>[90]</sup>,因此也与鱼类的生长和健康密切相关。对

尼罗罗非鱼<sup>[91]</sup>、攀鲈(*Anabas testudineus*)<sup>[92]</sup>以及本研究团队前期对滇池金线鲃<sup>[93]</sup>等的研究发现养殖密度与鱼类的生长负相关,而对欧洲鲈幼鱼的研究却发现生长与养殖密度呈正相关关系<sup>[90]</sup>。这种生长的密度影响机制可能与鱼类的集群习性或者其他行为方式有着重要的联系,但这方面的研究目前仍十分有限。

### 1.5 环境与生长研究进展小结

整体而言,无论是温度、光照、营养还是其他环境因子,对养殖鱼类生长的影响都遵循一个剂量效应的原则,过量和不足均可能产生不利影响,而最优条件及适宜范围才对生长产生积极效果。因此确定最优条件或适宜范围是制定最佳养殖环境的最终目标,同时也是最大限度发挥水产养殖种类生长效能的重要基础。此外,多方面的研究均表明环境因子对生长的影响还与不同鱼类进化历史所产生的长期适应有很大的关系,这种适应体现在其食性、应激反应、生理适应、行为习性等多个方面。因此,借鉴其野生群体的生长环境和生活习性,可以为养殖群体选择最优养殖条件提供一个非常重要的参考。同样,在野生类群信息不足的情况下,参考相似习性的鱼类,也可能成为另外一种便利的替代途径。

虽然不同环境因子的单一研究(也是目前占绝大多数的研究)较容易开展,得到的结果也很直观。但是环境是一个整体,环境因子之间存在相互制约、相互促进的关系,评估多种环境因子对生长的综合影响能更准确地了解最优养殖环境需求。目前这方面已有的研究多基于两种环境因子而展开,如温度与光照<sup>[94-95]</sup>、温度与营养<sup>[75, 96-97]</sup>、光照与养殖密度<sup>[98]</sup>、温度与溶氧<sup>[99]</sup>、溶氧与养殖密度<sup>[100-101]</sup>等。这些研究结果初步表明,环境因子之间的相互关系,在一定程度上由互补效应而产生。在养殖环境中,当某种环境因子不足时,可以通过改善其他环境因子来起到补充作用,从而降低整体的不利影响。

如今,在越来越现代化的水产养殖中,许多环境因子都可以做到最大限度的人为调控,这也使得调控环境因子来促进生长具有重大的应用潜力。虽然目前大多数研究仅关注环境因子与生长

是否具有相关性或如何相关这一现象上,但这些研究结果已经为养殖鱼类的饲养管理提供了重要的借鉴。毫无疑问,加大环境因子与生长的相关性研究、环境因子相互作用与生长的相关性研究等都可以为制定更优的水产养殖环境提供更加科学的依据。未来更多的研究还将集中探索这种环境因子影响生长其背后的内在机制,这种机制主要包括鱼体本身的遗传基础以及其对不同环境条件所作出的生理响应。

## 2 基因与生长

通过改善环境因子可以对鱼类的生长发育起到一定的促进作用,而遗传因子在鱼类的生长发育过程中同样也起到至关重要的作用。遗传多样性是生物多样性的基础,即使在相同的生长环境、同等生长发育时期的同一家系中,生长状况也存在一定的差异,而这种差异在很大程度上是由遗传差异造成的。近几十年,在测序(特别是高通量测序)技术的助推下,生命科学各领域蓬勃发展,各种生物学研究技术相继问世,人类对生命现象的了解逐渐深入到其内在基因层次。这也很大程度地加速了许多经济性性状分子机制的研究进程,生长相关性状由于其重要性,无疑也受到较大的关注。

### 2.1 鱼类生长相关性状遗传机制的研究进展

**2.1.1 鱼类生长相关主要调控通路及其基因** 现如今人们普遍认识到,生长是由多基因控制的复杂的数量性状。虽然不同研究人员针对不同水产养殖品种的生长性状开展了各种分子相关的研究,但生长相关调控通路的全貌还未完全揭开<sup>[102]</sup>。但目前通过多物种的研究,已经确定了一些对生长性状起重要调控作用的基因和相关通路,如生长轴相关的和肌肉生长调控因子家族中的基因被普遍认为是调控鱼类生长的最主要候选基因<sup>[103]</sup>。

生长轴(somatotropic axis)上的基因主要包括生长激素基因(GH)、生长激素受体基因(growth hormone receptor, GHR)、胰岛素样生长因子基因(IGF-I 和 IGF-II)、生长激素释放激素基因(growth hormone releasing hormone, GHRH)、生长激素抑制激素基因(growth hormone inhibiting hormone,

GHIH 或 somatostatin)等, 这些基因在调控鱼类的新陈代谢和生理学过程中扮演着至关重要的角色<sup>[103]</sup>。同时, 该轴上还包含一些调控生长激素和胰岛素样生长因子合成与应用的其他激素, 如胰岛素(insulin)、甲状腺激素(thyroid hormones)、糖皮质激素(glucocorticoids)等<sup>[103]</sup>。在该轴上, GHRH 和 GHIH 分别促进和抑制 GH 的合成; GH 又与分布于不同组织中的 GHR 结合; GH 刺激细胞产生 IGF-I, IGF-I 由胰岛素样生长结合蛋白携带进入具有 IGF 受体的各种细胞中<sup>[103]</sup>。IGF 对新陈代谢过程和糖分的摄取, 以及在调节 GH 和肌肉水平上的细胞生长具有重要作用。

调控肌肉生长的基因主要包括: (1)肌肉生长抑制素基因(myostatin, MSTN), 该基因的功能最先发现于小鼠中, 随后在牛、鸡中发现 MSTN 基因的某些变异能促使肌肉加速生长<sup>[103]</sup>。(2)生肌调节因子基因家族(myogenic regulatory factors, MRFs), 该基因家族包括 myogenin、MyoD、myf-5 和 myf-6 等, 这些因子参与到肌肉生成过程中, 并且只在脊椎动物的骨骼肌中表达<sup>[104]</sup>。另外, 还有一些其他基因也被发现与生长相关, 如小清蛋白基因(parvalbumin genes), 它在鱼体肌肉中非常丰富<sup>[105]</sup>, 被认为在调控肌肉纤维的松弛中具有重要作用<sup>[106]</sup>; 黑素皮质素受体-4(melanocortin receptor-4, MC4R)对调节食欲和能量代谢起着重要作用<sup>[107]</sup>; 胃饥饿素(ghrelin)对鱼类食物消化<sup>[108]</sup>和食物摄取<sup>[109]</sup>具有重要作用。

已有大量的研究表明这些主要在生长通路上的相关基因对生长起到了重要的调控作用, 而这些基因的表达还会受到亲本遗传距离的影响。如本研究团队前期发现遗传距离较远的滇池金线鲃不同种群杂交后代比遗传距离较近的生长速度更快。在这些亲本遗传距离更远且生长更快的后代中, 生长轴上对生长起促进作用的基因(IGF-I, ghrelin)表达量也更高, 而对生长起抑制作用的基因(myostatin b, somatostatin 1)表达量则更低<sup>[110]</sup>。

总之, 这些鱼类生长相关主要调控通路及其基因的识别, 一方面为后续了解生长相关性状的遗传机制奠定了基础, 另一方面也为分子标记选择育种提供了主要的目标基因。

**2.1.2 鱼类生长相关通路的其他候选基因** 因为生长涉及复杂的调控网络, 除了上述生长轴相关的和肌肉生长调控因子家族中的基因外, 还有其他基因也被逐步揭示其可能通过调节能量代谢或肌肉生长的其他生理网络而显著影响生长。因而, 对生长相关其他候选基因的筛选与定位受到越来越多的关注。并且, 随着测序技术的发展, 许多基于高通量测序技术发展出来的方法在应用于其他候选基因的筛选与定位方面展现出强大的优势, 如 QTL 连锁分析<sup>[111-114]</sup>、全基因组关联分析<sup>[115-117]</sup>、简化基因组分析<sup>[118-120]</sup>, 以及转录组分析<sup>[121]</sup>等。这些方法可在全基因组或转录组的水平上筛选生长相关 SNPs, 进行 QTL 定位, 筛选更多未知的其他候选基因。很多研究者运用这些方法对不同的鱼类进行生长相关 QTL 定位, 定位到一些与体长和体重<sup>[111-112, 116, 119]</sup>、生长率<sup>[114]</sup>、肌肉生长和骨骼发育<sup>[117]</sup>相关的 QTL 区域, 并识别出一些生长相关的候选基因, 如表皮生长样因子结构域(epidermal growth factor-like domain, EGF-like domain)和转化生长因子  $\beta$  (transforming growth factor  $\beta$ , TGF- $\beta$ )<sup>[118]</sup>。目前, 更多的生长相关的其他候选基因正在逐步被发现当中, 这些基因的发现对了解生长调控的全貌将起到重要的支持作用。

## 2.2 基因对生长的影响

**2.2.1 基因点突变对生长的影响** 鱼类的生长受到特定基因的调控。大部分基因都包括 3 个主要的区域: 一个驱动转录的启动子, 一个或多个氨基酸编码外显子, 以及一个或多个非编码内含子<sup>[103]</sup>。这些区域中任一区域的等位基因序列变化(包括插入、缺失、替换等)都可能会改变该基因编码蛋白的结构和活性, 或是影响(上调/下调)该基因或上下游其他基因的表达水平<sup>[103]</sup>, 从而影响鱼类的生长发育。很多研究者对已知的一些候选基因与生长性状做了关联分析, 发现这些基因中单核苷酸的多样性(SNPs)与生长具有显著的相关关系, 如胰岛素样生长因子基因 IGF-I<sup>[122-123]</sup>、IGF-II<sup>[124]</sup>等(更多见表 2)。关于 SNPs 与生长的关联分析也是目前国内关于生长基因点突变层面的研究重点。

**2.2.2 基因结构变异对生长的影响** 基因变异除

了简单的点突变外, 还有复杂的区段性变异, 如大片段的插入与缺失(insertion-deletion, InDel)、基因拷贝数变化(扩增或重复)、染色体重排等结构变异。已有研究发现生长相关基因中的 InDel 与生长性状密切相关。Li 等<sup>[125]</sup>发现大口黑鲈(*Micropterus salmoides*) *IGF-I* 基因 5'侧翼区上存在 4 bp 的缺失和两个碱基替换, 从而产生了两种不同的单倍型, 对生长产生显著影响。Hu 等<sup>[126]</sup>在鲤 *IGF-I* 基因的 3'侧翼区发现了一段 79 bp 的 InDel 与其体重增加密切相关, 这一段 InDel 不同的基因型对生长产生的影响不同。而陈静等<sup>[127]</sup>在草鱼 *MyoD* 基因内含子 1 中发现 6 bp (AATAGCCT)重复单元缺失, 但缺失片段不同的基因型对生长却无显著影响。目前, 在水产养殖鱼类中, 尚未有研究表明, 基因拷贝数的变化(侧重于进化历史较长且仍保留各自有效功能的少量多拷贝基因)对生长产生直接影响, 尽管许多重要经济鱼类, 如鲤、鲫、虹鳟、鲑和鳟, 都是从祖先多倍化进化而来<sup>[128]</sup>。伴随着全基因组复制而发生的拷贝数变化与进化通常被认为是鱼类多样性的主要来源, 因为基因组复制之后漫长的进化历程使得某一基因的多个拷贝可能具有不同的生物活性和功能<sup>[129-130]</sup>。因此, 基因拷贝数的变化对于生长的影响值得后续更多的关注。

**2.2.3 染色体倍性对生长的影响** 染色体数目和遗传物质的变化, 对养殖鱼类生长调控与育种起着至关重要的作用, 其中最显著的变化即是多倍体化(侧重于近期特别是人工干预下的整个染色体组的复制而产生大量多拷贝基因)。以产生不育系或提高生长为目的, 人工诱导多倍体已被广泛应用于水产养殖中<sup>[128]</sup>。如异源三倍体化而来的湘云鲫(湘云鲫 2 号)生长速度为本地鲫的 4.21 倍, 为普通红鲫的 1.43 倍<sup>[131]</sup>。异源四倍体鲫鲤(*Carassius auratus red var.* ♀×*Cyprinus carpio* ♂)和二倍体日本白鲫(*C. auratus cuvieri*)产生的湘云鲫, 异源四倍体鲫鲤和二倍体金鱼(*C. auratus red var.*)产生的三倍体鲫, 异源四倍体鲫鲤和高背型二倍体红鲫(*C. auratus red var.*)产生的湘云鲫 2 号都表现出较快的生长速度, 除本身的三倍体性外, 与

它们的异源性也有一定的关系<sup>[131-132]</sup>。其他一些研究也发现自然状况下二倍体和四倍体杂交产生的虹鳟三倍体(3NC)生长速率大于压力诱导产生的三倍体(3NP)以及二倍体(2N), 其肌肉获得率最高的是 3NC, 其次是 3NP, 最后是 2N<sup>[133-134]</sup>。这些结果表明自然状态下产生的三倍体(3NC)具有更优的生长速率和鱼片产量。Cleveland 等<sup>[135]</sup>通过对二倍体和自然杂交三倍体虹鳟进行禁食再喂食实验, 来研究倍性变化如何影响基因表达和鱼类生长。结果表明, 禁食期间, 二倍体胃肠道细胞指数降低, 而在三倍体内无变化; 而在再喂食期间, 三倍体的躯体生长速度恢复更快, 可能原因在于三倍体肝脏中 *igfbp* (IGF binding protein)基因表达的下降, 影响了 IGF-I 的生物利用率, *tgfbr* (transforming growth factor beta receptor)和 *smad* (mothers against decapentaplegic homolog)的表达变化也导致组织对 TGFβ 配体敏感性的差异, 以及肌肉调控基因(*myfs*、*mstnla*、*mstnlb*)的表达差异。

### 2.3 转基因对生长的影响

1985 年, Zhu 等<sup>[136]</sup>首次把转基因技术运用到鲫中, 50 d 后检测发现外源基因被成功整合到鲫的基因组上, 成为了世界上首个转基因鱼, 并且也证明了转基因技术的可行性。随后, 转基因技术被运用到多种水产养殖鱼类当中, 其中多数以鱼类的生长激素(GH)基因为目标基因(全鱼转基因), 通过跨物种的基因杂交, 达到加速鱼类生长的目的。目前在鲤<sup>[137]</sup>、斑点叉尾鲷(*Ictalurus punctatus*)<sup>[138]</sup>、尼罗罗非鱼<sup>[139]</sup>等养殖鱼类中的研究均表明通过转基因可以实现不同程度的生长加速。转基因技术也因此被认为是提高养殖鱼类生长性能的一种有效方法<sup>[140]</sup>。

有研究者对转基因如何加速养殖鱼类生长的内在机制进行了研究, 发现转基因鱼类在饲料消耗<sup>[140-141]</sup>和饲料利用效率<sup>[141-142]</sup>方面高于非转基因鱼类, 而且代谢废物减少<sup>[141]</sup>, 通过有效地利用饲料加速了鱼类生长。生长激素基因结构的变化必然会对生长轴上的其他相关基因产生一定的影响。Eppler 等<sup>[143]</sup>对 GH 转基因罗非鱼体内(肝脏、血清等) *IGF-I*、*IGFBPs* 基因的表达情况进行分析,

发现转基因罗非鱼肝脏外的 IGF-I 水平较高,而肝脏外的 IGF-I 水平可能最终决定了更高的生长速率。Zhong 等<sup>[144]</sup>发现 GH 转基因鲤体内 GH 水平升高,上调了下丘脑促食欲因子 AgRP I 的表达,增加了食物摄取,从而加速了生长。由于生长相关通路的复杂性, GH 转基因鱼类生长加速的内在机制尚无统一规律可循。另外,也有研究者发现,转基因鱼类的生长加速是利益与成本权衡(trade-off)之后的结果,即生长速度的加快,伴随着其他方面能力的下降,如游泳速度变迟缓<sup>[145]</sup>。

虽然转基因技术能有效地提高养殖鱼类的生长性能,但也存在一些问题,主要表现在一些转基因鱼类未能表现出预期性状,外源基因进入鱼体后发生不稳定或呈现弱表达状态<sup>[146]</sup>。研究者们发现转基因鱼类外源基因的遗传稳定性与表达效率及外源基因插入的位置和拷贝数有关<sup>[146-147]</sup>;外源 GH 基因的高表达可能与基因组中外源基因拷贝数较少,或者外源基因被整合在 A-T 富集区有关<sup>[146]</sup>。然而,目前尚未发现比较理想的 GH 外源基因特异性整合位点,在一定程度上限制了转基因技术的应用。另外,这种研究还存在技术限定、生物伦理、立法监管等多方面的问题。

## 2.4 生长相关分子标记的筛选与定位

分子标记辅助育种(marker-assistant selection)是进入现代分子生物技术时代一种能使目标性状可持续、可保持、可遗传的新方法<sup>[148]</sup>,并逐步成为当前人工选择育种最有效和最热门的方法之一<sup>[102]</sup>。该方法利用分子标记与目标性状基因紧密连锁的特点,通过检测分子标记,来进一步检测目标候选基因的存在,从而达到选择目标性状的目的。该方法通过筛选优良基因从遗传本质上筛选出优良品种,改善了传统育种历时长、受环境影响大以及遗传机制不清等问题。虽然分子育种从理论上而言是一种非常有效的育种方法,并且已经在挪威大西洋鲑、吉富罗非鱼中得到成功应用,但在绝大多数其他养殖鱼类中的应用仍然存在很多的困难,养殖鱼类全面进入分子育种时代仍然有很长一段距离<sup>[103]</sup>。这其中主要原因一方面在于很多重要经济性状的遗传机制尚未得到充分

解读,另一方面是许多养殖鱼类仍然缺乏大量有效而可靠的分子标记。尽管如此,随着分子生物学技术和高通量测序技术的飞速发展,越来越多的鱼类基因组得到了解读,可以预计,分子标记育种将在未来水产养殖鱼类经济性状选育(如生长)中发挥着越来越重要的作用。

**2.4.1 已知生长相关候选基因 SNPs 筛选** 在生长相关 SNPs 的挖掘中,对已被识别的与生长有关的候选基因进行 SNPs 挖掘,以及对 SNPs 与生长性状的关联分析是最早也是目前最常见的筛选分子标记的方法<sup>[103]</sup>。很多研究者基于已知与生长相关的不同基因,运用 PCR-SSCP、PCR-RFLP、测序等技术在不同鱼类中进行生长相关性状 SNPs 位点挖掘,并找到了一些可以用于辅助育种的分子标记和相应的 SNPs 位点。目前这方面的研究多集中在生长轴相关和肌肉生长调控因子家族的这些基因当中(表 2),并发现在外显子、内含子、5'调控区、3'调控区上均存在统计上与生长显著相关的 SNPs 位点。

**2.4.2 大量生长相关 SNPs 的筛选与定位** 生长是由多基因调控的数量性状,除了已知的基因和通路外,目前仍有大量其他生长相关基因未被识别,这些基因可能通过调节能量代谢或肌肉生长等其他调控网络来影响生长。因此,从整个基因组或是转录组层面进行生长相关 SNPs 位点的筛选也受到越来越多的关注,并成为近几年来研究的热点。研究者运用全基因组关联分析、简化基因组分析和转录组分析在大西洋鲑<sup>[115]</sup>、斑点叉尾鲷<sup>[117]</sup>、鲫<sup>[118]</sup>、虹鳟<sup>[121]</sup>等养殖鱼类中找到一系列与体长、体重、肌肉生长和骨骼发育相关的 SNPs 位点和疑似与之相关的候选基因。这些大量新的分子标记的成功筛选与定位,丰富了对生长调控的认知,同时也为未来水产养殖鱼类分子标记的准确定位以及分子辅助育种的进一步发展奠定了重要的基础。

## 2.5 基因与生长研究进展小结

区别于环境因子对生长影响所普遍存在的剂量效应规律,基因对生长的影响更大程度上呈现出因果效应的关系。尽管生长是受多基因调控的

表 2 一些重要生长相关候选基因的 SNPs 筛选信息表  
Tab. 2 The information of screening growth-related SNPs from some major genes

| 功能<br>function                                          | 基因<br>gene                | 研究对象<br>object                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                        |
|---------------------------------------------------------|---------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 生长轴<br>somatotropic axis                                | 生长激素基因(GH)                | 黄颡鱼( <i>Pelteobagrus fulvidrac</i> ) <sup>[149]</sup> 、鲤( <i>Cyprinus carpio</i> ) <sup>[150]</sup> 、吉富罗非鱼( <i>Oreochromis niloticus</i> ) <sup>[151]</sup> 、大黄鱼( <i>Larimichthys crocea</i> ) <sup>[152]</sup> 、鳊( <i>Siniperca chuatsi</i> ) <sup>[153]</sup> 、草鱼( <i>Ctenopharyngodon idella</i> ) <sup>[154]</sup>                                                                                                                                                                                                                                |
|                                                         | 生长激素受体基因(GHR)             | 吉富罗非鱼( <i>Oreochromis niloticus</i> ) <sup>[155]</sup> 、建鲤( <i>Cyprinus carpio</i> var. <i>jian</i> ) <sup>[156]</sup>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                |
|                                                         | 胰岛素样生长因子基因(IGF)           | 吉富罗非鱼( <i>Oreochromis niloticus</i> ) <sup>[157]</sup> 、建鲤( <i>Cyprinus carpio</i> var. <i>jian</i> ) <sup>[158]</sup> 、翘嘴鳊( <i>Siniperca chuatsi</i> )和斑鳊( <i>Siniperca scherzeri</i> )的杂交种 <sup>[123]</sup> 、大西洋鲑( <i>Salmo salar</i> ) <sup>[122]</sup> 、大口黑鲈( <i>Micropterus salmoide</i> ) <sup>[125]</sup>                                                                                                                                                                                                                                      |
|                                                         | 胰岛素样生长因子结合蛋白(IGFBP)       | 建鲤( <i>Cyprinus carpio</i> var. <i>jian</i> ) <sup>[159]</sup>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                        |
| 调节肌肉生长<br>regulating muscle growth                      | 肌肉生长抑制素基因(MSTN)           | 大黄鱼( <i>Larimichthys crocea</i> ) <sup>[160]</sup> 、建鲤( <i>Cyprinus carpio</i> var. <i>jian</i> ) <sup>[161]</sup> 、吉富罗非鱼( <i>Oreochromis niloticus</i> ) <sup>[162]</sup> 、黄颡鱼( <i>Pelteobagrus fulvidrac</i> ) <sup>[163]</sup> 、鳊( <i>Aristichthys nobilis</i> ) <sup>[164]</sup> 、大西洋鲑( <i>Salmo salar</i> ) <sup>[165]</sup> 、红鳍东方鲀( <i>Takifugu rubripes</i> ) <sup>[166]</sup> 、虹鳟( <i>Oncorhynchus mykiss</i> ) <sup>[167]</sup> 、草鱼( <i>Ctenopharyngodon idella</i> ) <sup>[168]</sup> 、光倒刺鲃( <i>Spinibarbus hollandi</i> ) <sup>[169]</sup> |
|                                                         | 生肌调节因子(MyoD)              | 大口黑鲈( <i>Micropterus salmoide</i> ) <sup>[170]</sup> 、牙鲆( <i>Paralichthys olivaceus</i> ) <sup>[171]</sup> 、草鱼( <i>Ctenopharyngodon idella</i> ) <sup>[127]</sup> 、                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                   |
| 调节食欲和能量代谢<br>regulating appetite and energy metabolism  | 黑素皮质素受体-4(MC4R)           | 吉富罗非鱼( <i>Oreochromis niloticus</i> ) <sup>[107]</sup> 、光倒刺鲃( <i>Spinibarbus hollandi</i> ) <sup>[169]</sup>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                          |
| 调控肌肉纤维的松弛<br>regulating the relaxation of muscle fibers | 小清蛋白基因(parvalbumin genes) | 尖吻鲈( <i>Lates calcarifer</i> ) <sup>[105]</sup>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                       |

复杂的数量性状,但遗传层面的变化依然充当着生长调控的主要内因,在生长性状的选择育种方面呈现出极大的优势。过去对生长相关基因的了解主要来自生长轴相关的和肌肉生长调控因子家族中的一些基因的研究,并由此发现这些基因许多的碱基突变(特别是 SNPs 位点)对生长的影响,通过统计显著性的检测,获得分子标记育种的目标位点。

随着分子标记方法的进步和高通量测序技术的快速发展,基于高通量测序技术的方法在大规模其他或未知分子标记的筛选方面展现出强大的优势。这些方法包括 QTL 连锁分析、全基因组关联分析、简化基因组分析,以及转录组分析等。近几年来,结合集群分离策略与高通量测序技术的 BSR-seq 和 QTL-seq 在生长标记筛选方面表现出易于定位和成本低廉等显著优点,而表现出广阔的应用前景。这些基于高通量测序的分子标记育种技术,将进一步验证已知的生长通路上主要生长相关基因在生长调控中作用,也将获得更多

的当前未知的生长相关基因,最终有助于全面揭开生长这一复杂数量性状的遗传调控机理,从而服务于产生更加高效和准确的分子标记育种技术。

3 基因和环境交互作用对生长的影响

生物的绝大多数表型可以用一个简单模型来解释,即:表型=基因型+环境(P=G+E),但这只是一个粗略的估计。许多研究表明比较精确的模型还应当包括基因型与环境的相互作用,即:表型=基因型+环境+基因型与环境的相互作用(P=G+E+COV<sub>GE</sub>)<sup>[172]</sup>。对养殖鱼类而言,基因型与环境的相互作用可以部分归因于其对环境条件变化的敏感性。即可以简单理解为一些基因型适合某些特定的生态位,而不适合其他的生态位<sup>[172]</sup>。基因和环境的相互作用的生物学原因很多,但人们对其的研究和了解却非常有限,因为量化研究这种相互关系十分困难。在现实中,基因与环境的相互作用会给育种带来麻烦,因为不能确定在高水平的饲养和管理下所做出的遗传改良是否也

同样适宜较低水平的环境条件<sup>[172]</sup>。鉴于此,基因型和环境对生长和其他性状的影响理应在将来的育种中受到更多的关注。

基因型和环境的作用已在一些养殖鱼类中得到研究。研究者们基于不同的环境因子(温度、养殖密度、盐度等)或者是不同的养殖系统(池塘、循环水养殖系统、网箱等)对基因型和环境的作用进行了研究。如 Saillant 等<sup>[173]</sup>对欧洲鲈进行了不同环境下(不同的温度和养殖密度)体重的遗传力和环境与基因相互作用的估计,结果发现,不同环境下欧洲鲈的生长速率主要受到加性遗传效应的影响,但不同环境下育种值的相关性较低,也表明欧洲鲈的生长受到基因和环境的作用的影响,故提出要针对特定的环境制订育种计划。Abass 等<sup>[174]</sup>研究了斑点叉尾鲴,蓝鲈(*Ictalurus furcatus*)以及它们杂交种(*Ictalurus punctatus*♀×*I. furcatus*♂)的仔鱼、稚鱼在不同盐度水平(盐度 0、3、6、9)下的生长状况,发现盐度为 0 时,杂交种比斑点叉尾鲴和蓝鲈生长速度更快;而当盐度增加到 3 时,斑点叉尾鲴和蓝鲈的生长速率却显著快于杂交种。这一结果间接说明基因型 and 盐度的作用对杂交种的生长速率产生了影响。

另外, Wang 等<sup>[175]</sup>对 3 种变异型鲤(*Cyprinus carpio* var. *singonensis*、*C. carpio* var. *wuyuanensis* 和 *C. carpio* var. *color*)及它们的杂交种进行了基因型与环境(不同养殖密度)作用对生长的影响研究,发现鲤(*C. carpio* var. *color*)的生长主要受遗传主效应(加性效应和显性效应)的影响,而受基因型和环境相互影响较弱。因而,其更适合用于进行遗传育种。也有研究者在野生银大麻哈鱼(*Oncorhynchus kisutch*)和转 GH 基因银大麻哈鱼中进行了基因型-环境相互作用的研究,发现当转基因银大麻哈鱼与非转基因银大马哈鱼生长于相同的环境中时,有食物条件有限的情况下,转基因银大马哈鱼的生长始终高于非转基因鱼;当可利用的食物少到一定阈值时,转基因鱼的所有群体都经历了崩溃甚至灭绝,然而非转基因群体具有很高的存活率<sup>[176]</sup>。这也说明了基因型与环境的作用,特别是面对某些环境胁迫时,

可能对生长性状影响很大。

近些年来,研究者对基因与环境相互作用的研究逐渐深入到整个养殖系统。Mas-Muñoz 等<sup>[177]</sup>对不同养殖系统下(池塘和循环水系统,其养殖密度、食物、温度等皆不同)基因型和环境相互作用对欧洲鲈(*Solea solea*)生长的影响做了研究,发现在两种养殖环境中存在很明显的基因与环境的作用,会对其生长产生影响;并且,两个养殖系统中的生长性状的遗传相关性较低,这表明在循环水系统中最好的基因型,对池塘环境来说可能不是最好的。另外, Turra 等<sup>[178]</sup>和 Bentsen 等<sup>[179]</sup>对尼罗罗非鱼进行了不同养殖系统中基因型和环境相互作用对生长影响的研究,两个研究的结果具有一致性,即尼罗罗非鱼能适应较广泛的环境,故不需要对特定环境进行特定的育种,一种环境中最好的基因型同样也是另一种环境中最好的。这些研究结果对罗非鱼的育种计划的制订非常有用。

从现在已有的研究案例来看,不同的研究对象在针对不同环境因子时,其基因与环境作用程度有很大的差异。因此,本文建议针对特别重要的经济鱼类,在制订大规模育种计划之前,先进行特异性的基因型与环境相互作用的实验研究,以估计其可能出现的影响及程度,这在某些特定情况下将变得非常关键和重要。

#### 4 总结与展望

水产养殖鱼类生长相关性状主要受到环境、基因,以及基因与环境相互作用的影响。环境是生长性状调控的主要外因,其对生长的影响呈现出剂量效应的一般规律。温度、光照、营养等主要环境因子的过量和不足均可能对鱼类生长产生不利影响,因此确定最优条件是制定最佳养殖环境的最终目标,同时也是最大限度发挥水产品种生长效能的重要基础。在越来越现代化的水产养殖中,许多环境因子都可以做到最大限度的人为调控,这也使得调控环境因子来促进生长具有重大的应用潜力。未来的研究应当更多地考虑养殖鱼类其野生种群在漫长的进化历史中产生的适应性,从而为选择和理解其最适宜的环境因子提供

参考。不同环境因子之间的相互关系对生长的影响,也是未来研究的重点和难点。

基因是生长性状调控的主要内因,其对生长的影响很大程度上表现出因果效应的关系。对已知生长相关基因的研究和未知更多生长相关基因的筛选,将对未来分子标记辅助育种带来重大的影响。高通量测序技术因其所挖掘的信息广泛而且价格日趋低廉,在生长性状的育种过程中,将继续发挥重要而不可替代的作用。对养殖鱼类生长相关基因认识的逐步深入,将有助于全面揭开生长这一复杂数量性状的遗传调控机理,从而产生更加高效的分子标记育种技术。随着越来越多养殖鱼类的全基因组得以解译,未来的研究在新方法的探索和运用方面将会更加广泛,同时,对分子标记的有效位点的识别也会更加精准。

基因与环境的相互作用对生长的影响是生长性状受调控过程中不可缺少的一环,但目前人们对其的研究和了解却非常有限。随着越来越多的研究在设计实验时考虑环境条件变化下基因层面的变化,如何在实验中设计并有效获得环境与基因相互作用的量化信息,将成为未来研究中一个非常有意思的研究方向。充分理解环境、基因,以及基因与环境相互作用对生长的影响能更好地对生长性状进行调控,从而最大限度地节约养殖成本和发挥生态效益。这将有助于我国水产养殖业的持续健康发展,并将为引导和促进我国以及全球渔业生产增长方式和结构的转变做出更多积极贡献。

**致谢:** 本文在准备过程中得到了中国科学院昆明动物研究所成员刘倩、王晓爱、杨坤凤、张源伟、孙超和吴安丽的大力支持,在此一并致谢!

#### 参考文献:

- [1] FAO. Fishery and Aquaculture Statistics 2016[M]. Roma: FAO, 2018.
- [2] Tang Q S, Han D, Mao Y Z, et al. Species composition, non-fed rate and trophic level of Chinese aquaculture[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2016, 23(4): 729-758. [唐启升, 韩冬, 毛玉泽, 等. 中国水产养殖种类组成、不投饵率和营养级[J]. 中国水产科学, 2016, 23(4): 729-758.]
- [3] Li Z Y. "Artificial propagation technique and population restoration research of *Anabarilius grahai*" has made progress[J]. Zoological Research, 2000, 21(5): 374. [李再云. "鳊鱼良白鱼人工增殖技术和种群恢复研究"取得进展[J]. 动物学研究, 2000, 21(5): 374.]
- [4] Yang J X, Pan X F, Li Z Y. Preliminary report on the successful breeding of the endangered fish *Sinocyclocheilus grahami* endemic to Dianchi Lake[J]. Zoological Research, 2007, 28(3): 329-331. [杨君兴, 潘晓赋, 李再云. 云南滇池濒危特有种滇池金线鲃人工繁殖初报[J]. 动物学研究, 2007, 28(3): 329-331.]
- [5] Pan X F, Liu S W, Li Z Y, et al. Artificial propagation and larvae cultivation of *Sinocyclocheilus tingi*[J]. Zoological Research, 2009, 30(4): 463-467. [潘晓赋, 刘淑伟, 李再云, 等. 抚仙金线鲃人工繁殖与鱼苗培育技术[J]. 动物学研究, 2009, 30(4): 463-467.]
- [6] Pan X F, Liu Q, Wang X A, et al. Artificial propagation and embryonic development of *Neolissochilus benasi*[J]. Zoological Research, 2013, 34(6): 617-625. [潘晓赋, 刘倩, 王晓爱, 等. 软鳍新光唇鱼(*Neolissochilus benasi*)的人工繁殖与胚胎发育[J]. 动物学研究, 2013, 34(6): 617-625.]
- [7] Takahashi A, Kasagi S, Murakami N, et al. Chronic effects of light irradiated from LED on the growth performance and endocrine properties of barfin flounder *Verasper moseri*[J]. General and Comparative Endocrinology, 2016, 232: 101-108.
- [8] Cook M A, Lee J S F, Massee K M, et al. Effects of rearing temperature on growth and survival of larval sablefish (*Anoplopoma fimbria*)[J]. Aquaculture Research, 2018, 49(1): 422-430.
- [9] Green B S, Fisher R. Temperature influences swimming speed, growth and larval duration in coral reef fish larvae[J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2004, 299(1): 115-132.
- [10] Ye L, Yang S Y, Zhu X M, et al. Effects of temperature on survival, development, growth and feeding of larvae of Yellowtail clownfish *Amphiprion clarkii* (Pisces: Perciformes)[J]. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31(5): 241-245.
- [11] Hochachka P W, Somero G. Bio-Chemical Adaptation: Mechanism and Process in Physiological Evolution[M]. New York: Oxford University Press, 2002.
- [12] Imsland A K, Foss A, Sparboe L O, et al. The effect of temperature and fish size on growth and feed efficiency ratio of juvenile spotted wolffish *Anarhichas minor*[J]. Journal of Fish Biology, 2006, 68(4): 1107-1122.
- [13] Jonassen T M, Imsland A K, Stefansson S O. The interaction of temperature and fish size on growth of juvenile halibut[J]. Journal of Fish Biology, 1999, 54(3): 556-572.

- [14] Handeland S O, Imsland A K, Stefansson S O. The effect of temperature and fish size on growth, feed intake, food conversion efficiency and stomach evacuation rate of Atlantic salmon post-smolts[J]. *Aquaculture*, 2008, 283(1-4): 36-42.
- [15] von Herbing I H. Effects of temperature on larval fish swimming performance: The importance of physics to physiology[J]. *Journal of Fish Biology*, 2002, 61(4): 865-876.
- [16] Yúfera M, Pascual E, Olivares J M. Factors affecting swimming speed in the rotifer *Brachionus plicatilis*[J]. *Hydrobiologia*, 2005, 546(1): 375-380.
- [17] Larsen P S, Madsen C V, Riisgård H U. Effect of temperature and viscosity on swimming velocity of the copepod *Acartia tonsa*, brine shrimp *Artemia salina* and rotifer *Brachionus plicatilis*[J]. *Aquatic Biology*, 2008, 4: 47-54.
- [18] Migaud H, Davie A, Taylor J F. Current knowledge on the photoneuroendocrine regulation of reproduction in temperate fish species[J]. *Journal of Fish Biology*, 2010, 76(1): 27-68.
- [19] Boeuf G, Le Bail P Y. Does light have an influence on fish growth?[J]. *Aquaculture*, 1999, 177(1-4): 129-152.
- [20] Sánchez-Vázquez F J, López-Olmeda J F. Environmental cycles and biological rhythms during early development[M]// *Emerging Issues in Fish Larvae Research*. Cham: Springer, 2018: 37-50.
- [21] Tian H Y, Zhang D D, Xu C, et al. Effects of light intensity on growth, immune responses, antioxidant capability and disease resistance of juvenile blunt snout bream *Megalobrama amblycephala*[J]. *Fish & Shellfish Immunology*, 2015, 47(2): 674-680.
- [22] Copeland K A, Watanabe W O. Light intensity effects on early life stages of black sea bass, *Centropristis striata* (Linnaeus 1758)[J]. *Aquaculture Research*, 2006, 37(14): 1458-1463.
- [23] Takahashi A, Kasagi S, Murakami N, et al. Effects of different green light intensities on the growth performance and endocrine properties of barfin flounder *Verasper moseri*[J]. *General and Comparative Endocrinology*, 2018, 257: 203-210.
- [24] Wang T, Cheng Y Z, Liu Z P, et al. Effects of light intensity on growth, immune response, plasma cortisol and fatty acid composition of juvenile *Epinephelus coioides* reared in artificial seawater[J]. *Aquaculture*, 2013, 414-415: 135-139.
- [25] Yoseda K, Yamamoto K, Asami K, et al. Influence of light intensity on feeding, growth, and early survival of leopard coral grouper (*Plectropomus leopardus*) larvae under mass-scale rearing conditions[J]. *Aquaculture*, 2008, 279(1-4): 55-62.
- [26] Gunnarsson S, Imsland A K, Siikavuopio S I, et al. Enhanced growth of farmed Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) following a short-day photoperiod[J]. *Aquaculture*, 2012, 350-353: 75-81.
- [27] Imsland A K, Gunnarsson S, Roth B, et al. Long-term effect of photoperiod manipulation on growth, maturation and flesh quality in turbot[J]. *Aquaculture*, 2013, 416-417: 152-160.
- [28] Imsland A K, Roth B, Foss A, et al. Long-term effect of photoperiod manipulation on growth, maturation and flesh quality in Atlantic halibut[J]. *Aquaculture Research*, 2009, 40(11): 1260-1269.
- [29] Imsland A K D, Roth B, Fjellidal P G, et al. The effect of continuous light at low temperatures on growth in Atlantic salmon reared in commercial size sea pens[J]. *Aquaculture*, 2017, 479: 645-651.
- [30] Yamanome T, Mizusawa K, Hasegawa E I, et al. Green light stimulates somatic growth in the barfin flounder *Verasper moseri*[J]. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, 2009, 311A(2): 73-79.
- [31] Sierra-Flores R, Davie A, Grant B, et al. Effects of light spectrum and tank background colour on Atlantic cod (*Gadus morhua*) and turbot (*Scophthalmus maximus*) larvae performances[J]. *Aquaculture*, 2016, 450: 6-13.
- [32] Villamizar N, García-Alcazar A, Sánchez-Vázquez F J. Effect of light spectrum and photoperiod on the growth, development and survival of European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) larvae[J]. *Aquaculture*, 2009, 292(1-2): 80-86.
- [33] Qiu D G, Xu S H, Song C B, et al. Effects of spectral composition, photoperiod and light intensity on the gonadal development of Atlantic salmon *Salmo salar* in recirculating aquaculture systems (RAS)[J]. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 2015, 33(1): 45-56.
- [34] Kim K W, Kim K D, Han H S, et al. Optimum dietary protein level and protein-to-energy ratio for growth of juvenile parrot fish, *Oplegnathus fasciatus*[J]. *Journal of the World Aquaculture Society*, 2017, 48(3): 467-477.
- [35] Trushenski J T, Kasper C S, Kohler C C. Challenges and opportunities in finfish nutrition[J]. *North American Journal of Aquaculture*, 2006, 68(2): 122-140.
- [36] Shah Alam M, Watanabe W O, Carroll P M. Dietary protein requirements of juvenile black sea bass, *Centropristis striata*[J]. *Journal of the World Aquaculture Society*, 2008, 39(5): 656-663.
- [37] Okorie O E, Kim Y C, Lee S, et al. Reevaluation of the dietary protein requirements and optimum dietary protein to energy ratios in Japanese eel, *Anguilla japonica*[J]. *Journal of the World Aquaculture Society*, 2007, 38(3): 418-426.

- [38] Catacutan M R, Coloso R M. Effect of dietary protein to energy ratios on growth, survival, and body composition of juvenile Asian seabass, *Lates calcarifer*[J]. Aquaculture, 1995, 131(1-2): 125-133.
- [39] Kim L O, Lee S M. Effects of the dietary protein and lipid levels on growth and body composition of bagrid catfish, *Pseudobagrus fulvidraco*[J]. Aquaculture, 2005, 243(1-4): 323-329.
- [40] Ni P J, Jiang W D, Wu P, et al. Dietary low or excess levels of lipids reduced growth performance, and impaired immune function and structure of head kidney, spleen and skin in young grass carp (*Ctenopharyngodon idella*) under the infection of *Aeromonas hydrophila*[J]. Fish & Shellfish Immunology, 2016, 55: 28-47.
- [41] Sankian Z, Khosravi S, Kim Y O, et al. Effect of dietary protein and lipid level on growth, feed utilization, and muscle composition in golden mandarin fish *Siniperca scherzeri*[J]. Fisheries and Aquatic Sciences, 2017, 20: 7.
- [42] Xu H G, Liao Z B, Zhang Q G, et al. A moderately high level of dietary lipid inhibited the protein secretion function of liver in juvenile tiger puffer *Takifugu rubripes*[J]. Aquaculture, 2019, 498: 17-27.
- [43] Kaushik S J, Seiliez I. Protein and amino acid nutrition and metabolism in fish: Current knowledge and future needs[J]. Aquaculture Research, 2010, 41(3): 322-332.
- [44] Tantikitti C, Sangpong W, Chiavareesajja S. Effects of de-fatted soybean protein levels on growth performance and nitrogen and phosphorus excretion in Asian seabass (*Lates calcarifer*)[J]. Aquaculture, 2005, 248(1-4): 41-50.
- [45] Walker A B, Sidor I F, O'Keefe T, et al. Partial replacement of fish meal with soy protein concentrate in diets of Atlantic cod[J]. North American Journal of Aquaculture, 2010, 72(4): 343-353.
- [46] Shi X, Luo Z, Chen G H, et al. Replacement of fishmeal by a mixture of soybean meal and *Chlorella* meal in practical diets for juvenile crucian carp, *Carassius auratus*[J]. Journal of the World Aquaculture Society, 2017, 48(5): 770-781.
- [47] Peng X H, Li F J, Lin S M, et al. Effects of total replacement of fish oil on growth performance, lipid metabolism and antioxidant capacity in tilapia (*Oreochromis niloticus*)[J]. Aquaculture International, 2016, 24(1): 145-156.
- [48] Li Y, Liang X, Zhang Y, et al. Effects of different dietary soybean oil levels on growth, lipid deposition, tissues fatty acid composition and hepatic lipid metabolism related gene expressions in blunt snout bream (*Megalobrama amblycephala*) juvenile[J]. Aquaculture, 2016, 451: 16-23.
- [49] Yıldız M, Eroldoğan T O, Ofori-Mensah S, et al. The effects of fish oil replacement by vegetable oils on growth performance and fatty acid profile of rainbow trout: Re-feeding with fish oil finishing diet improved the fatty acid composition[J]. Aquaculture, 2018, 488: 123-133.
- [50] Stone D A J. Dietary carbohydrate utilization by fish[J]. Reviews in Fisheries Science, 2003, 11(4): 337-369.
- [51] Hemre G I, Mommsen T P, Krogdahl Å. Carbohydrates in fish nutrition: Effects on growth, glucose metabolism and hepatic enzymes[J]. Aquaculture Nutrition, 2002, 8(3): 175-194.
- [52] Rosas C, Cuzon G, Gaxiola G, et al. Influence of dietary carbohydrate on the metabolism of juvenile *Litopenaeus stylirostris*[J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2000, 249(2): 181-198.
- [53] Ma H J, Mou M M, Pu D C, et al. Effect of dietary starch level on growth, metabolism enzyme and oxidative status of juvenile largemouth bass, *Micropterus salmoides*[J]. Aquaculture, 2019, 498: 482-487.
- [54] Zhou C P, Ge X P, Niu J, et al. Effect of dietary carbohydrate levels on growth performance, body composition, intestinal and hepatic enzyme activities, and growth hormone gene expression of juvenile golden pompano, *Trachinotus ovatus*[J]. Aquaculture, 2015, 437: 390-397.
- [55] Ren M C, Ai Q H, Mai K S, et al. Effect of dietary carbohydrate level on growth performance, body composition, apparent digestibility coefficient and digestive enzyme activities of juvenile cobia, *Rachycentron canadum* L[J]. Aquaculture Research, 2011, 42(10): 1467-1475.
- [56] Lee S M, Kim K D, Lall S P. Utilization of glucose, maltose, dextrin and cellulose by juvenile flounder (*Paralichthys olivaceus*)[J]. Aquaculture, 2003, 221(1-4): 427-438.
- [57] Tan Q, Xie S, Zhu X, et al. Effect of dietary carbohydrate sources on growth performance and utilization for gibel carp (*Carassius auratus gibelio*) and Chinese longsnout catfish (*Leiostichus longirostris* Günther)[J]. Aquaculture Nutrition, 2006, 12(1): 61-70.
- [58] Enes P, Peres H, Couto A, et al. Growth performance and metabolic utilization of diets including starch, dextrin, maltose or glucose as carbohydrate source by gilthead sea bream (*Sparus aurata*) juveniles[J]. Fish Physiology and Biochemistry, 2010, 36(4): 903-910.
- [59] Lu S D, Wu X Y, Gao Y J, et al. Effects of dietary carbohydrate sources on growth, digestive enzyme activity, gene expression of hepatic GLUTs and key enzymes involved in glycolysis-gluconeogenesis of giant grouper *Epinephelus lanceolatus* larvae[J]. Aquaculture, 2018, 484: 343-350.
- [60] Hung S S O, Storebakken T. Carbohydrate utilization by

- rainbow trout is affected by feeding strategy[J]. The Journal of Nutrition, 1994, 124(2): 223-230.
- [61] Tian L X, Liu Y J, Hung S S O. Utilization of glucose and cornstarch by juvenile grass carp[J]. North American Journal of Aquaculture, 2004, 66(2): 141-145.
- [62] Xia S L, Li X F, Abasubong K P, et al. Effects of dietary glucose and starch levels on the growth, apparent digestibility, and skin-associated mucosal non-specific immune parameters in juvenile blunt snout bream (*Megalobrama amblycephala*)[J]. Fish & Shellfish Immunology, 2018, 79: 193-201.
- [63] Wilson R P. Utilization of dietary carbohydrate by fish[J]. Aquaculture, 1994, 124(1-4): 67-80.
- [64] El-Sayed A F M, Teshima S I. Protein and energy requirements of Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*, fry[J]. Aquaculture, 1992, 103(1): 55-63.
- [65] Kim K W, Kang Y J, Choi S M, et al. Optimum dietary protein levels and protein to energy ratios in olive flounder *Paralichthys olivaceus*[J]. Journal of the World Aquaculture Society, 2007, 36(2): 165-178.
- [66] Pan J H, Feng L, Jiang W D, et al. Vitamin E deficiency depressed fish growth, disease resistance, and the immunity and structural integrity of immune organs in grass carp (*Ctenopharyngodon idella*): Referring to NF- $\kappa$ B, TOR and Nrf2 signaling[J]. Fish & Shellfish Immunology, 2017, 60: 219-236.
- [67] Zhou Q C, Wang L G, Wang H L, et al. Dietary vitamin E could improve growth performance, lipid peroxidation and non-specific immune responses for juvenile cobia (*Rachycentron canadum*)[J]. Aquaculture Nutrition, 2013, 19(3): 421-429.
- [68] Hamre K. Metabolism, interactions, requirements and functions of vitamin E in fish[J]. Aquaculture Nutrition, 2011, 17(1): 98-115.
- [69] Gao J, Koshio S, Ishikawa M, et al. Effects of dietary oxidized fish oil with vitamin E supplementation on growth performance and reduction of lipid peroxidation in tissues and blood of red sea bream *Pagrus major*[J]. Aquaculture, 2012, 356-357: 73-79.
- [70] National Research Council. Nutrient Requirements of Fish and Shrimp[M]. Washington: The National Academies Press, 2011.
- [71] Yang Q H, Ding M Y, Tan B P, et al. Effects of dietary vitamin A on growth, feed utilization, lipid metabolism enzyme activities, and fatty acid synthase and hepatic lipase mRNA expression levels in the liver of juvenile orange spotted grouper, *Epinephelus coioides*[J]. Aquaculture, 2017, 479: 501-507.
- [72] Zhou Q C, Wang L G, Wang H L, et al. Effect of dietary vitamin C on the growth performance and innate immunity of juvenile cobia (*Rachycentron canadum*)[J]. Fish & Shellfish Immunology, 2012, 32(6): 969-975.
- [73] Ruiz M A, Betancor M B, Robaina L, et al. Dietary combination of vitamin E, C and K affects growth, antioxidant activity, and the incidence of systemic granulomatosis in meagre (*Argyrosomus regius*)[J]. Aquaculture, 2019, 498: 606-620.
- [74] Wang B K, Liu W B, Xu C, et al. Dietary carbohydrate levels and lipid sources modulate the growth performance, fatty acid profiles and intermediary metabolism of blunt snout bream *Megalobrama amblycephala* in an interactive pattern[J]. Aquaculture, 2017, 481: 140-153.
- [75] Qiang J, Tao Y F, He J, et al. Influences of dietary lipid and temperature on growth, fat deposition and lipoprotein lipase expression in darkbarbel catfish (*Pelteobagrus vachellii*)[J]. Journal of Thermal Biology, 2017, 69: 191-198.
- [76] Betancor M B, Atalah E, Caballero M, et al.  $\alpha$ -Tocopherol in weaning diets for European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) improves survival and reduces tissue damage caused by excess dietary DHA contents[J]. Aquaculture Nutrition, 2011, 17(2): e112-e122.
- [77] Yang K, Fan Q X, Zhang L, et al. Effect of dissolved oxygen levels on growth performance, energy budget and antioxidant responses of yellow catfish, *Pelteobagrus fulvidraco* (Richardson)[J]. Aquaculture Research, 2015, 46(8): 2025-2033.
- [78] Claireaux G, Chabot D. Responses by fishes to environmental hypoxia: Integration through fry's concept of aerobic metabolic scope[J]. Journal of Fish Biology, 2016, 88(1): 232-251.
- [79] Thorarensen H, Gústavsson A, Mallya Y, et al. The effect of oxygen saturation on the growth and feed conversion of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.)[J]. Aquaculture, 2010, 309(1-4): 96-102.
- [80] Abdel-Tawwab M, Hagra A E, Elbaghdady H A M, et al. Effects of dissolved oxygen and fish size on Nile tilapia, *Oreochromis niloticus* (L.): Growth performance, whole-body composition, and innate immunity[J]. Aquaculture International, 2015, 23(5): 1261-1274.
- [81] Thorarensen H, Gústavsson A, Gunnarsson S, et al. The effect of oxygen saturation on the growth and feed conversion of juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua* L.)[J]. Aquaculture, 2017, 475: 24-28.
- [82] Zweig R D, Morton J D, Stewart M M. Source water quality for aquaculture: A guide for assessment[M]. Washington:

- The World Bank, 1999.
- [83] Lopes J M, Silva L V F, Baldisserotto B. Survival and growth of silver catfish larvae exposed to different water pH[J]. *Aquaculture International*, 2001, 9(1): 73-80.
- [84] Abbink W, Blanco Garcia A, Roques J A C, et al. The effect of temperature and pH on the growth and physiological response of juvenile yellowtail kingfish *Seriola lalandi* in recirculating aquaculture systems[J]. *Aquaculture*, 2012, 330-333: 130-135.
- [85] Medeiros R S, Lopez B A, Sampaio L A, et al. Ammonia and nitrite toxicity to false clownfish *Amphiprion ocellaris*[J]. *Aquaculture International*, 2016, 24(4): 985-993.
- [86] Zhang L, Zhao Z G, Fan Q X. Effects of ammonia on growth, digestion and antioxidant capacity in juvenile yellow catfish *Pelteobagrus fulvidraco* (Richardson, 1846)[J]. *Journal of Applied Ichthyology*, 2016, 32(6): 1205-1212.
- [87] Paust L O, Foss A, Imsland A K. Effects of chronic and periodic exposure to ammonia on growth, food conversion efficiency and blood physiology in juvenile Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.)(J). *Aquaculture*, 2011, 315(3-4): 400-406.
- [88] Iwata K, Sakamoto T, Iwata I, et al. High ambient ammonia promotes growth in a ureogenic goby, *Mugilogobius abei*[J]. *Journal of Comparative Physiology B*, 2005, 175(6): 395-404.
- [89] Sun H J, Lü K, Minter E J A, et al. Combined effects of ammonia and microcystin on survival, growth, antioxidant responses, and lipid peroxidation of bighead carp *Hypophthalmichthys nobilis* larvae[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2012, 221-222: 213-219.
- [90] Papoutsoglou S E, Tziha G, Vrettos X, et al. Effects of stocking density on behavior and growth rate of European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) juveniles reared in a closed circulated system[J]. *Aquacultural Engineering*, 1998, 18(2): 135-144.
- [91] Ronald N, Gladys B, Gasper E. The effects of stocking density on the growth and survival of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) fry at son fish farm, Uganda[J]. *Journal of Aquaculture Research & Development*, 2014, 5(2): 1000222.
- [92] Rahman M A, Marimuthu K. Effect of different stocking density on growth, survival and production of endangered native fish climbing perch (*Anabas testudineus*, Bloch) fingerlings in nursery ponds[J]. *Advances in Environmental Biology*, 2010, 4(2): 178-186.
- [93] Pan X F, Yang J X, Li Z Y, et al. Feeding changes and growth performance of *Sinocyclocheilus grahami* (Pisces, Barbinæ) larvae and juveniles in farm environment[J]. *Zoological Research*, 2009, 30(4): 433-437. [潘晓赋, 杨君兴, 李再云, 等. 池塘养殖环境下滇池金线鲃仔稚鱼的食性转化与生长[J]. *动物学研究*, 2009, 30(4): 433-437.]
- [94] Orina P S, Rasowo J, Oyoo-Okoth E, et al. Combined effects of photoperiod and temperature on growth and survival of African catfish (*Clarias gariepinus*, Burchell 1822) larvae under laboratory conditions[J]. *Journal of Applied Aquaculture*, 2016, 28(1): 17-25.
- [95] Døskeland I, Imsland A K D, Fjellidal P G, et al. The effect of low temperatures and photoperiods on growth and vertebra morphometry in Atlantic salmon[J]. *Aquaculture International*, 2016, 24(5): 1421-1434.
- [96] Guerreiro I, Peres H, Castro-Cunha M, et al. Effect of temperature and dietary protein/lipid ratio on growth performance and nutrient utilization of juvenile Senegalese sole (*Solea senegalensis*)[J]. *Aquaculture Nutrition*, 2012, 18(1): 98-106.
- [97] Qiang J, Yang H, Wang H, et al. Interactive effects of temperature-dietary protein level on somatotrophic gene expression and its interrelationship with growth in juvenile GIFT tilapia *Oreochromis niloticus*[J]. *Aquaculture*, 2012, 364-365: 263-271.
- [98] Karakatsouli N, Papoutsoglou E S, Sotiropoulos N, et al. Effects of light spectrum, rearing density and light intensity on growth performance of scaled and mirror common carp *Cyprinus carpio* reared under recirculating system conditions[J]. *Aquacultural Engineering*, 2010, 42(3): 121-127.
- [99] Bowyer J N, Booth M A, Qin J G, et al. Temperature and dissolved oxygen influence growth and digestive enzyme activities of yellowtail kingfish *Seriola lalandi* (Valenciennes, 1833)[J]. *Aquaculture Research*, 2014, 45(12): 2010-2020.
- [100] Duan Y, Dong X Y, Zhang X M, et al. Effects of dissolved oxygen concentration and stocking density on the growth, energy budget and body composition of juvenile Japanese flounder, *Paralichthys olivaceus* (Temminck et Schlegel)[J]. *Aquaculture Research*, 2011, 42(3): 407-416.
- [101] Abdel-Tawwab M, Hagrass A E, Elbaghdady H A M, et al. Dissolved oxygen level and stocking density effects on growth, feed utilization, physiology, and innate immunity of Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*[J]. *Journal of Applied Aquaculture*, 2014, 26(4): 340-355.
- [102] Yue G H. Recent advances of genome mapping and marker-assisted selection in aquaculture[J]. *Fish and Fisheries*, 2014, 15(3): 376-396.
- [103] De-Santis C, Jerry D R. Candidate growth genes in finfish—Where should we be looking?[J]. *Aquaculture*, 2007,

- 272(1-4): 22-38.
- [104] Atchley W R, Fitch W M, Bronner-Fraser M. Molecular evolution of the MyoD family of transcription factors[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1994, 91(24): 11522-11526.
- [105] Xu Y X, Zhu Z Y, Lo L C, et al. Characterization of two parvalbumin genes and their association with growth traits in Asian seabass (*Lates calcarifer*)[J]. Animal Genetics, 2006, 37(3): 266-268.
- [106] Müntener M, Käser L, Weber J, et al. Increase of skeletal muscle relaxation speed by direct injection of parvalbumin cDNA[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1995, 92(14): 6504-6508.
- [107] Liu F P, Bai J J, Ye X, et al. Cloning of MC4R gene and study on the association between SNPs of MC4R and growth trait in tilapia (*Oreochromis niloticus*)[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2009, 16(6): 816-823. [刘福平, 白俊杰, 叶星, 等. 罗非鱼 MC4R 基因克隆及与其生长相关的 SNPs 位点[J]. 中国水产科学, 2009, 16(6): 816-823.]
- [108] Blanco A M, Bertucci J I, Sánchez-Bretaña A, et al. Ghrelin modulates gene and protein expression of digestive enzymes in the intestine and hepatopancreas of goldfish (*Carassius auratus*) via the GHS-R1a: Possible roles of PLC/PKC and AC/PKA intracellular signaling pathways[J]. Molecular and Cellular Endocrinology, 2017, 442: 165-181.
- [109] Unniappan S, Lin X W, Cervini L, et al. Goldfish ghrelin: Molecular characterization of the complementary deoxyribonucleic acid, partial gene structure and evidence for its stimulatory role in food intake[J]. Endocrinology, 2002, 143(10): 4143-4146.
- [110] Zhang Y W, Fan W, Pan X F, et al. Gene expression associated with indicated faster growth of crossbreeding in *Sinocyclocheilus grahami*[J]. Journal of Applied Ichthyology, 2019, 35(4): 944-953.
- [111] Baranski M, Moen T, Våge D I. Mapping of quantitative trait loci for flesh colour and growth traits in Atlantic salmon (*Salmo salar*)[J]. Genetics Selection Evolution, 2010, 42: 17.
- [112] Liu F, Sun F, Xia J H, et al. A genome scan revealed significant associations of growth traits with a major QTL and GHR2 in tilapia[J]. Scientific Reports, 2015, 4: 7256.
- [113] Ye H, Liu Y, Liu X D, et al. Genetic mapping and QTL analysis of growth traits in the large yellow croaker *Larimichthys crocea*[J]. Marine Biotechnology, 2014, 16(6): 729-738.
- [114] Laghari M Y, Lashari P, Zhang X, et al. Mapping quantitative trait loci (QTL) for body weight, length and condition factor traits in backcross (BC1) family of Common carp (*Cyprinus carpio* L.)[J]. Molecular Biology Reports, 2014, 41(2): 721-731.
- [115] Gutierrez A P, Yáñez J M, Fukui S, et al. Genome-wide association study (GWAS) for growth rate and age at sexual maturation in Atlantic salmon (*Salmo salar*)[J]. PLoS ONE, 2015, 10(3): e0119730.
- [116] Tsai H Y, Hamilton A, Tinch A E, et al. Genome wide association and genomic prediction for growth traits in juvenile farmed Atlantic salmon using a high density SNP array[J]. BMC Genomics, 2015, 16: 969.
- [117] Li N, Zhou T, Geng X, et al. Identification of novel genes significantly affecting growth in catfish through GWAS analysis[J]. Molecular Genetics and Genomics, 2018, 293(3): 587-599.
- [118] Liu H Y, Fu B D, Pang M X, et al. A high-density genetic linkage map and QTL fine mapping for body weight in crucian carp (*Carassius auratus*) using 2b-RAD sequencing[J]. G3: Genes, Genomes, Genetics, 2017, 7(8): 2473-2487.
- [119] Yu H, You X X, Li J, et al. Genome-wide mapping of growth-related quantitative trait loci in orange-spotted grouper (*Epinephelus coioides*) using double digest restriction-site associated DNA sequencing (ddRADseq)[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2016, 17(4): 501.
- [120] Wang J P, Li L, Zhang G F. A high-density SNP genetic linkage map and QTL analysis of growth-related traits in a hybrid family of oysters (*Crassostrea gigas* × *Crassostrea angulata*) using genotyping-by-sequencing[J]. G3: Genes, Genomes, Genetics, 2016, 6(5): 1417-1426.
- [121] Salem M, Vallejo R L, Leeds T D, et al. RNA-Seq identifies SNP markers for growth traits in rainbow trout[J]. PLoS ONE, 2012, 7(5): e36264.
- [122] Tsai H Y, Hamilton A, Guy D R, et al. Single nucleotide polymorphisms in the insulin-like growth factor 1 (IGF1) gene are associated with growth-related traits in farmed Atlantic salmon[J]. Animal Genetics, 2014, 45(5): 709-715.
- [123] Wang H F, Sun J J, Lu X, et al. Identification of insulin-like growth factor I gene polymorphisms using high-resolution melting and its effect on growth traits in siniperca species[J]. Fisheries Science, 2013, 79(3): 439-446.
- [124] Li X H, Bai J J, Hu Y C, et al. Genotypes, haplotypes and diplotypes of IGF-II SNPs and their association with growth traits in largemouth bass (*Micropterus salmoides*)[J]. Molecular Biology Reports, 2012, 39(4): 4359-4365.
- [125] Li X H, Bai J J, Ye X, et al. Polymorphisms in the 5' flanking region of the insulin-like growth factor I gene are associated with growth traits in largemouth bass *Micropterus*

- salmoides*[J]. Fisheries Science, 2009, 75(2): 351-358.
- [126] Hu X S, Li C T, Shi L Y. A novel 79-bp insertion/deletion polymorphism in 3'-flanking region of IGF-I gene is associated with growth-related traits in common carp (*Cyprinus carpio* L.)[J]. Aquaculture Research, 2013, 44(10): 1632-1638.
- [127] Chen J, He J X, Fan J J, et al. Screening of SNP and InDel marker of MyoD gene and its association with growth traits in *Ctenopharyngodon idella*[J]. Jiangsu Journal of Agricultural Sciences, 2018, 34(3): 612-616. [陈静, 何吉祥, 樊佳佳, 等. 草鱼 MyoD 基因 SNP 和 InDel 标记的筛选及其与生长性状的关联分析[J]. 江苏农业学报, 2018, 34(3): 612-616.]
- [128] Leggatt R A, Iwama G K. Occurrence of polyploidy in the fishes[J]. Reviews in Fish Biology and Fisheries, 2003, 13(3): 237-246.
- [129] Guo D D, Guan W Z, Sun Y W, et al. Comparative expression and regulation of duplicated fibroblast growth factor 1 genes in grass carp (*Ctenopharyngodon idella*)[J]. General and Comparative Endocrinology, 2017, 240: 61-68.
- [130] Wang C, Chen Y L, Bian W P, et al. Deletion of *mstna* and *mstnb* impairs the immune system and affects growth performance in zebrafish[J]. Fish & Shellfish Immunology, 2018, 72: 572-580.
- [131] Liu S J, Wang J, Luo K K, et al. A new freshwater breeding variety - Triploid crucian carp 2[J]. Current Fisheries, 2010, 35(1): 62-63. [刘少军, 王静, 罗凯坤, 等. 淡水养殖新品种——湘云鲫 2 号 [J]. 当代水产, 2010, 35(1): 62-63.]
- [132] Liu S J, Sun Y D, Zhang C, et al. Triploid crucian carp—allotetraploid hybrids (♂) × Goldfish (♀)[J]. Acta Genetica Sinica, 2004, 31(1): 31-38. [刘少军, 孙远东, 张纯, 等. 三倍体鲫鱼——异源四倍体鲫鲤(♂) × 金鱼(♀)[J]. 遗传学报, 2004, 31(1): 31-38.]
- [133] Weber G M, Hostuttler M A, Cleveland B M, et al. Growth performance comparison of intercross-triploid, induced triploid, and diploid rainbow trout[J]. Aquaculture, 2014, 433: 85-93.
- [134] Everson J L. Polyploidy affects growth, fillet composition, and fatty acid profile in two year old rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*[D]. West Virginia: West Virginia University, 2015.
- [135] Cleveland B M, Weber G M. Ploidy effects on genes regulating growth mechanisms during fasting and refeeding in juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*)[J]. Molecular and Cellular Endocrinology, 2014, 382(1): 139-149.
- [136] Zhu Z, He L, Chen S. Novel gene transfer into the fertilized eggs of gold fish (*Carassius auratus* L. 1758)[J]. Journal of Applied Ichthyology, 1985, 1(1): 31-34.
- [137] Zhang P, Hayat M, Joyce C, et al. Gene transfer, expression and inheritance of PRSV-rainbow trout-GH cDNA in the common carp, *Cyprinus carpio* (Linnaeus)[J]. Molecular Reproduction and Development, 1990, 25(1): 3-13.
- [138] Dunham R A, Chitmanat C, Nichols A, et al. Predator avoidance of transgenic channel catfish containing salmonid growth hormone genes[J]. Marine Biotechnology, 1999, 1(6): 545-551.
- [139] MacLean N, Rahman M A, Sohm F, et al. Transgenic tilapia and the tilapia genome[J]. Gene, 2002, 295(2): 265-277.
- [140] Kurdianto, Alimuddin, Faridah N, et al. Growth, survival, and body composition of transgenic common carp *cyprinus carpio* 3rd generation expressing tilapia growth hormone cDNA[J]. HAYATI Journal of Biosciences, 2016, 23(3): 150-154.
- [141] Fu C, Li D, Hu W, et al. Growth and energy budget of F2 'all-fish' growth hormone gene transgenic common carp[J]. Journal of Fish Biology, 2007, 70(2): 347-361.
- [142] Tibbetts S M, Wall C L, Barbosa-Solomieu V, et al. Effects of combined 'all-fish' growth hormone transgenics and triploidy on growth and nutrient utilization of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) fed a practical grower diet of known composition[J]. Aquaculture, 2013, 406-407: 141-152.
- [143] Eppler E, Caelers A, Shved N, et al. Insulin-like growth factor I (IGF-I) in a growth-enhanced transgenic (GH-overexpressing) bony fish, the tilapia (*Oreochromis niloticus*): Indication for a higher impact of autocrine/paracrine than of endocrine IGF-I[J]. Transgenic Research, 2007, 16(4): 479-489.
- [144] Zhong C R, Song Y L, Wang Y P, et al. Increased food intake in growth hormone-transgenic common carp (*Cyprinus carpio* L.) may be mediated by upregulating agouti-related protein (AgRP)[J]. General and Comparative Endocrinology, 2013, 192: 81-88.
- [145] Li D L, Fu C Z, Hu W, et al. Rapid growth cost in "all-fish" growth hormone gene transgenic carp: Reduced critical swimming speed[J]. Chinese Science Bulletin, 2007, 52(11): 1501-1506.
- [146] Chen J, Luo Q, Bao H R, et al. The integration characteristics of the exogenous growth hormone gene in a transgenic common carp (*Cyprinus carpio* L.) with fast-growth performance[J]. Science Bulletin, 2015, 60(19): 1654-1660.
- [147] Chen T T, Kight K, Lin C M, et al. Expression and inheritance of RSVLTR-rtGH1 complementary DNA in the trans-

- transgenic common carp, *Cyprinus carpio*[J]. Molecular Marine Biology and Biotechnology, 1993, 2(2): 88-95.
- [148] M'balaka M, Kassam D, Rusuwa B. The effect of stocking density on the growth and survival of improved and unimproved strains of *Oreochromis shiranus*[J]. The Egyptian Journal of Aquatic Research, 2012, 38(3): 205-211.
- [149] Li M J, Liu W S, Luo W, et al. Polymorphisms and their association with growth traits in the growth hormone gene of yellow catfish, *Pelteobagrus fulvidraco*[J]. Aquaculture, 2017, 469: 117-123.
- [150] Liu X J, Liang H W, Liang Y J, et al. Significant associations of polymorphisms in the growth hormone gene with growth traits in common carp (*Cyprinus carpio*)[J]. Meta Gene, 2017, 14: 38-41.
- [151] Dias M A D, Reis Neto R V, de Sousa Bueno Filho J S, et al. Growth hormone gene polymorphism associated with grow-out performance of *Oreochromis niloticus* strains[J]. Aquaculture, 2019, 503: 105-110.
- [152] Ni J, You F, Xu J H, et al. Single nucleotide polymorphisms in intron 1 and intron 2 of *Larimichthys crocea* growth hormone gene are correlated with growth traits[J]. Chinese Journal of Oceanology and Limnology, 2012, 30(2): 279-285.
- [153] Tian C X, Yang M, Lv L, et al. Single nucleotide polymorphisms in growth hormone gene and their association with growth traits in *Siniperca chuatsi* (Basilewsky)[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2014, 15(4): 7029-7036.
- [154] Wang S T, Zhang M, Shen Y B, et al. Polymorphisms of the GH gene 3' partial sequence and their associations with growth traits and muscle composition in juvenile grass carp (*Ctenopharyngodon idella*)[J]. Journal of Fisheries of China, 2017, 41(9): 1329-1337. [王沈同, 张猛, 沈玉帮, 等. 草鱼 GH 基因 3'部分序列多态性与生长性状及肌肉成分的相关性分析[J]. 水产学报, 2017, 41(9): 1329-1337.]
- [155] Ruan R X, Yu J H, Li H X, et al. Isolation of two growth hormone receptor genes and SNPs associated with body weight in GIFT strain tilapia *Oreochromis niloticus*[J]. Chinese Journal of Zoology, 2011, 46(3): 37-46. [阮瑞霞, 俞菊华, 李红霞, 等. 吉富罗非鱼两种生长激素受体基因的分离及与增重相关的 SNPs 位点[J]. 动物学杂志, 2011, 46(3): 37-46.]
- [156] Tao W J, Ma L J, Ruan R X, et al. SNP loci associated with weight gain on growth hormone receptor genes in *Cyprinus carpio* var. *jian*[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2011, 35(4): 622-629. [陶文静, 马龙俊, 阮瑞霞, 等. 建鲤 GHR 基因多态性及与增重相关的 SNP 位点的筛选[J]. 水生生物学报, 2011, 35(4): 622-629.]
- [157] Chen X F, Yang G L, Yu J H, et al. Isolation of *IGF2* gene and correlation of its SNPs with fish sharp and weight gain in GIFT Strain Nile tilapia *Oreochromis niloticus*[J]. Chinese Journal of Zoology, 2010, 45(2): 107-114. [陈雪峰, 杨国梁, 俞菊华, 等. 吉富罗非鱼 *IGF2* 基因分离及其单核苷酸多态性与体型、增重相关性[J]. 动物学杂志, 2010, 45(2): 107-114.]
- [158] Li H X, Liu N N, Pu T N, et al. SNPs identification and the correlation analysis with weight gain of *IGF-Ia* in *Cyprinus carpio* var. *jian*[J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2012, 21(1): 7-13. [李红霞, 刘楠楠, 浦天宁, 等. 建鲤 *IGF-Ia* 基因的 SNPs 位点筛选及其与增重的相关性分析[J]. 上海海洋大学学报, 2012, 21(1): 7-13.]
- [159] Wei K P, Yu J H, Li H X, et al. Isolation of *IGFBP3* gene and SNPs associated with body weight gain in *Cyprinus carpio* var. *jian*[J]. Chinese Journal of Zoology, 2012, 47(1): 96-104. [魏可鹏, 俞菊华, 李红霞, 等. 建鲤 *IGFBP3* 基因多态性对生长的影响[J]. 动物学杂志, 2012, 47(1): 96-104.]
- [160] Xue L Y, Li T, Sun S, et al. Genetic polymorphism analysis of exon I in myostatin gene from large yellow croaker *Pseudosciaena crocea*[J]. Fisheries Science, 2008, 27(10): 503-506. [薛良义, 李婷, 孙升, 等. 大黄鱼肌肉生长抑制素基因外显子 I 遗传多态性分析[J]. 水产科学, 2008, 27(10): 503-506.]
- [161] Yu J H, Li H X, Tang Y K, et al. Isolation and expression of myostatin (*MSTN*) genes, and their polymorphism correlations with body form and average daily gain in *Cyprinus carpio* var. *jian*[J]. Journal of Agricultural Biotechnology, 2010, 18(6): 1062-1072. [俞菊华, 李红霞, 唐永凯, 等. 建鲤生长抑制素基因(*MSTN*)的分离、表达及多态性与体型、平均日增重相关性研究[J]. 农业生物技术学报, 2010, 18(6): 1062-1072.]
- [162] Tang Y K, Li J L, Yu J H, et al. Genetic structure of *MSTN* and association between its polymorphisms and growth traits in genetically improved farmed tilapia (GIFT)[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2010, 17(1): 44-51. [唐永凯, 李建林, 俞菊华, 等. 吉富罗非鱼 *MSTN* 基因结构及其多态性与生长性状的相关性[J]. 中国水产科学, 2010, 17(1): 44-51.]
- [163] Zhu Y Y, Liang H W, Li Z, et al. Polymorphism of *MSTN* gene and its association with growth traits in yellow catfish (*Pelteobagrus fulvidraco*)[J]. Hereditas, 2012, 34(1): 74-80. [朱媛媛, 梁宏伟, 李忠, 等. 黄颡鱼 *MSTN* 基因多态性及其与生长性状的相关性分析[J]. 遗传, 2012, 34(1): 74-80.]

- [164] Liu L S, Yu X M, Tong J G. Molecular characterization of myostatin (*MSTN*) gene and association analysis with growth traits in the bighead carp (*Aristichthys nobilis*)[J]. Molecular Biology Reports, 2012, 39(9): 9211-9221.
- [165] Peñaloza C, Hamilton A, Guy D R, et al. A SNP in the 5' flanking region of the myostatin-1b gene is associated with harvest traits in Atlantic salmon (*Salmo salar*)[J]. BMC Genetics, 2013, 14: 112.
- [166] Wang Y, Wang X L, Meng X Y, et al. Identification of two SNPs in myostatin (*MSTN*) gene of *Takifugu rubripes* and their association with growth traits[J]. Molecular and Cellular Probes, 2014, 28(4): 200-203.
- [167] Nazari S, Jafari V, Pourkazemi M, et al. Association between myostatin gene (*MSTN-1*) polymorphism and growth traits in domesticated rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*)[J]. Agriculture Gene, 2016, 1: 109-115.
- [168] Zhang M, Chen Y, Shen Y B, et al. Polymorphism of *MSTN-1* and the association with growth traits and muscle compositions of juvenile grass carp (*Ctenopharyngodon idella*)[J]. Journal of Fisheries of China, 2016, 40(4): 618-625. [张猛, 陈勇, 沈玉帮, 等. 草鱼 *MSTN-1* 基因多态性及与早期生长性状和肌肉成分关联分析[J]. 水产学报, 2016, 40(4): 618-625.]
- [169] Yang Y, Lan Z J, Shu H, et al. Association between expression levels and growth trait-related SNPs located in promoters of the *MC4R* and *MSTN* genes in *Spinibarbus holandii*[J]. Genes & Genomics, 2018, 40(11): 1119-1125.
- [170] Yu L Y, Bai J J, Ye X, et al. Molecular cloning and identification of single nucleotide polymorphisms of *MyoD* in largemouth bass (*Micropterus salmoides*)[J]. Journal of Fisheries of China, 2009, 33(1): 1-8. [于凌云, 白俊杰, 叶星, 等. 大口黑鲈 *MyoD* 基因结构和单核苷酸多态性位点的筛选[J]. 水产学报, 2009, 33(1): 1-8.]
- [171] Chen S B, Gong L, Fan Z T, et al. Identification of single nucleotide polymorphisms of *MyoD* in Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*)[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2013, 37(5): 863-868. [陈松波, 龚丽, 范兆廷, 等. 牙鲆 *MyoD* 基因单核苷酸多态性位点的筛选[J]. 水生生物学报, 2013, 37(5): 863-868.]
- [172] Gjedrem T. Selection and breeding programs in aquaculture[M]. Heidelberg: Springer, 2005.
- [173] Saillant E, Dupont-Nivet M, Haffray P, et al. Estimates of heritability and genotype-environment interactions for body weight in sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.) raised under communal rearing conditions[J]. Aquaculture, 2006, 254(1-4): 139-147.
- [174] Abass N Y, Alsaqufi A S, Makubu N, et al. Genotype-environment interactions for growth and survival of channel catfish (*Ictalurus punctatus*), blue catfish (*Ictalurus furcatus*), and channel catfish, *I. punctatus*, ♀ × blue catfish, *I. furcatus*, ♂ hybrid fry at varying levels of sodium chloride[J]. Aquaculture, 2017, 471: 28-36.
- [175] Wang C H, Li S F. Genetic effects and genotype × environment interactions for growth-related traits in common carp, *Cyprinus carpio* L[J]. Aquaculture, 2007, 272(1-4): 267-272.
- [176] Devlin R H, D'Andrade M, Uh M, et al. Population effects of growth hormone transgenic coho salmon depend on food availability and genotype by environment interactions[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2004, 101(25): 9303-9308.
- [177] Mas-Muñoz J, Blonk R, Schrama J W, et al. Genotype by environment interaction for growth of sole (*Solea solea*) reared in an intensive aquaculture system and in a semi-natural environment[J]. Aquaculture, 2013, 410-411: 230-235.
- [178] Turra E M, Toral F L B, de Alvarenga É R, et al. Genotype × environment interaction for growth traits of Nile tilapia in biofloc technology, recirculating water and cage systems[J]. Aquaculture, 2016, 460: 98-104.
- [179] Bentsen H B, Gjerde B, Nguyen N H, et al. Genetic improvement of farmed tilapias: Genetic parameters for body weight at harvest in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) during five generations of testing in multiple environments[J]. Aquaculture, 2012, 338-341: 56-65.

## Recent progress in growth trait of aquaculture fish

YIN Yanhui<sup>1,2,3</sup>, JIANG Wansheng<sup>1,2</sup>, PAN Xiaofu<sup>1,2,3</sup>, YANG Junxing<sup>1,2</sup>

1. Yunnan Key Laboratory of Plateau Fish Breeding, Kunming Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China;
2. State Key Laboratory of Genetic Resources and Evolution, Kunming Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China;
3. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

**Abstract:** Fish growth is one of the most important traits in fish farming and is of great significance to the economic development of aquaculture. By investigating different farmed fish, a large number of studies have shown that growth is mainly affected by environment, genes, and gene-environment interactions; specifically: (1) The environment is the external cause of growth trait regulation, and its impact on growth has generally presented a pattern of dosage effect. Excessive or insufficient amounts of several major environmental factors, such as temperature, light and nutrition, may have adverse effects on the growth of fish. Therefore, seeking optimal conditions becomes the ultimate goal of setting the best aquaculture environment. Additionally, regulating various environmental factors in modern aquaculture possesses significant application potential. (2) Genes are the internal factors that regulate growth traits, and their effects on growth have shown, largely, a relationship of causal effect. Single nucleotide polymorphisms, gene structural variations, ploidy changes, and transgenes of certain genes have shown statistically significant effects on fish growth. Since growth is a complex quantitative trait that is controlled by multiple genes, finding the major genes and then using them in selective breeding becomes an important method for improving growth. The technology of next generation sequencing presents strong advantages in the screening of growth-related candidate genes and in molecular-assisted selection. (3) The influence of gene-environment interactions on growth mainly derives from the different adaptability of genotypes to different environmental conditions, which is characterized by specificity and complexity. Therefore, quantitative research into gene-environment interactions is very limited at present. However, it may be important to consider the gene-environment interactions before developing a program of large-scale commercial breeding. In summary, a full understanding of the impacts of environment, genes, and gene-environment interactions on growth can facilitate better management of fish growth, thereby minimizing cultivation costs and maximizing the ecological benefits.

**Key words:** aquaculture; fish; growth; environment; gene; gene-environment interaction

**Corresponding author:** JIANG Wansheng, E-mail: jiangwschina@163.com; YANG Junxing, E-mail: yangjx@mail.kiz.ac.cn