

研究报告

Research Report

鲤优质性状选育群体 F₃ 遗传结构的研究

赵新春^{1,2} 贾智英¹ 李池陶¹ 石连玉^{1*}

1 中国水产科学研究院黑龙江水产研究所, 哈尔滨, 150070; 2 上海海洋大学水产与生命学院, 上海, 201306

* 通讯作者, sly2552@aliyun.com

摘要 本研究从鲤优质性状选育群体 F₃ 代中随机选取 96 尾个体, 并且对所选取的所有个体进行 PIT 标记。利用 12 对具有较高多态性的微卫星标记对所选取个体的遗传结构进行分析。结果表明: 群体平均等位基因数 (A) 为 6.166 7, 有效等位基因数 (A_e) 为 4.158 6, 期望杂合度 (H_e) 值为 0.741 8, 平均多态信息含量 (PIC) 为 0.702 3, 显示出该选育群体具有丰富的遗传多样性; 通过对 12 个位点进行哈迪-温伯格平衡检验结果显示其中有 8 个位点显著或极显著偏离平衡, 这可能是人工选择压力的结果; 有效群体大小和瓶颈效应分析表明, 有效群体大小为 82.9, 该群体在近期内可能经历了遗传瓶颈。本研究通过对选育群体 F₃ 的遗传变异进行分析, 初步了解了该种群的遗传结构, 为选育群体 F₃ 的进一步繁育提供理论支持。

关键词 鲤鱼, 优质选育群体, 优质性状, 微卫星, 遗传结构, 遗传距离

Study on the Genetic Structure of F₃ Common Carp in the Quality Breeding Population

Zhao Xinchun^{1,2} Jia Zhiying¹ Li Chitao¹ Shi Lianyu^{1*}

1 Heilongjiang River Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Harbin, 150070; 2 College of Fisheries and Life, Shanghai Ocean University, Shanghai, 201306

* Corresponding author, sly2552@aliyun.com

DOI: 10.13417/j.gab.034.000090

Abstract In this study we randomly selected 96 individual F₃ carps in the quality breeding population, and all selected individuals were marked with PIT. The genetic structure of a new breeding variety of quality carp was studied by using 12 polymorphic microsatellite loci. The results showed that the colonial average number of alleles was 6.166 7 and the effective of alleles was 4.158 6. The average of expected heterozygosity (H_e) was 0.741 8, and the average of polymorphic information content (PIC) was 0.702 3. The results indicated rich polymorphism information content and large genetic diversity in the population. The analysis of Hardy-Weinberg equilibrium indicated that 8 loci had deviated from equilibrium, and the cause of this kind of deviation phenomenon might come from artificial selection. The estimation of effect population size (N_e) and bottleneck gave the results that N_e was 82.9 and bottleneck effect had occurred recently. The aim of the study was to discover the genetic structure of the new variety, which would be important for the protection and utilization of the germplasm. In this study, by analyzing the genetic variation of quality F₃ carp breeding populations a preliminary understanding of the genetic structure of the population, and provide theoretical support for further breeding quality carp through.

Keywords Common carp, Quality breeding population, Quality trait, Microsatellite marker, Genetic structure, Genetic distance

中国现有的 800 余种淡水鱼中, 鲤科鱼占一半以上, 是中国最具有代表性的养殖鱼类之一, 特别在欧亚鱼类养殖中占有极重要的地位(沈俊宝和刘明华, 2000, 黑龙江科学技术出版社, pp.1-100)。随着人们生活水平的提高, 老百姓越来越注重膳食的质量, 因此利用遗传改良的方法改变鱼类的肌肉品质将使百

基金项目: 本研究由现代农业产业技术体系建设专项资金(CARS-46-02)和国家科技支撑计划资助(2012BAD26B02)共同资助

姓餐桌上的当家水产品不仅价廉,而且优质;不但改变了膳食结构,满足人们的营养需要,而且有利于中国水产业的发展以创造出更大的经济和社会效益。为此黑龙江水产研究所利用品质优良但生长速度慢、抗逆性差的大头鲤与生长速度快、抗逆性强的黑龙江鲤杂交并且结合分子标记的技术进行选育,现选育至 F₃,将来拟育出一个味道鲜美,营养价值高,生长速度快的适合在我国广大地区养殖的有优良品质的鲤鱼新品系。

微卫星(SSR)是一类广泛地分布在真核生物基因组上的简单串联重复序列(一般为 2~6 bp) (Tóth et al., 2000)。在目前常用的各种遗传标记中,微卫星(SSR)标记多态性高、共显性等特点已被广泛的应用于群体遗传结构分析、亲缘关系鉴定、分子标记辅助育种、遗传图谱构建, QTL 定位等方面(Tóth et al., 2000; Powell et al., 1996)。利用表型形态特征结合多态性较高的微卫星(SSR)标记对所选取的杂交个体进行遗传结构和遗传多样性的分析,从而运用微卫星(SSR)标记评估选育群 F₃ 的遗传结构和遗传多样性,提出其优良品质的保持策略。根据个体间的遗传距离进行合理的组配、繁殖,避免出现近亲交配,保持该良种的优良性状逐代保持下去而不产生退化。

1 结果与分析

1.1 PCR 反应扩增结果和遗传多样性的分析

对选育群体 F₃ 群体应用 12 微卫星引物进行扩增,都出现了较为清晰的扩增条带,在所有的扩增结

果中共检测到 74 个等位基因,其中平均等位基因数 6.166 7 个,平均有效等位基因数 4.158 6 个。单个标记检测到的等位基因数为 3~8 个。观测杂合度最小值为 0.468 8 最大值为 0.937 5,平均值为 0.751 7;期望杂合度的最小值为 0.583 2 最大值为 0.849 5,平均值为 0.741 8;多态信息含量最小值为 0.540 最大值为 0.816,平均值为 0.702 3,高度多态(PIC≥0.5) 12 个(表 1)。图 1 为位点 HLJ1097、HLJE69 部分电泳结果。在等位基因分布上,等位基因频率在 0.015 6~0.614 6 之间,主要分布于 0.0~0.2,等位基因频率分布属于非“L”形状(图 2)。

1.2 哈迪 - 温伯格平衡检验

哈迪 - 温伯格检验结果表明(表 1) 8 个位点处于不平衡状态($p < 0.05$),其中 6 个位点处于极显著不平衡状态($p < 0.01$)。

1.3 有效群体大小的计算结果

利用遗传连锁不平衡的方法计算,得到有效群体大小为 82.9 (CI 95%=68.6~102.5)。

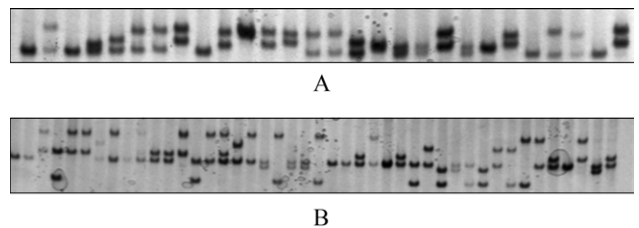


图 1 HLJ1097 (A), HLJE69 (B)位点扩增
Figure 1 Amplified loci of HLJ1097 (A), HLJE69 (B)

表 1 微卫星标记扩增的统计信息

Table 1 The statistical information of microsatellite loci by PCR amplification

基因座	等位基因	有效等位基因	观测杂合度	期望杂合度	<i>P</i>	多态信息含量
Locus	<i>A</i>	<i>A_e</i>	<i>H_o</i>	<i>H_e</i>		PIC
HLJE69	8.000 0	3.850 4	0.822 9	0.744 2	0.06	0.716 0
HLJ3954	6.000 0	4.484 7	0.729 2	0.781 1	0.00	0.747 0
HLJ3999	6.000 0	3.419 0	0.656 2	0.711 2	0.00	0.663 0
HLJ3554	7.000 0	6.456 0	0.937 5	0.849 5	0.04	0.825 0
HLJ328	7.000 0	5.348 8	0.833 3	0.817 3	0.00	0.788 0
HLJ3553	5.000 0	2.381 7	0.583 3	0.583 2	0.00	0.547 0
HLJ2225	8.000 0	6.079 2	6.079 2	0.839 9	0.48	0.816 0
HLJ2396	8.000 0	3.676 1	0.635 4	0.731 8	0.00	0.705 0
HLJ1211	6.000 0	3.344 0	0.791 7	0.704 6	0.00	0.654 0
HLJ3587	3.000 0	2.605 2	0.468 8	0.619 4	0.01	0.540 0
HLJ2545	5.000 0	3.742 5	3.742 5	0.736 6	0.18	0.684 0
HLJ1097	5.000 0	4.515 4	0.770 8	0.782 6	0.48	0.743 0
平均	6.166 7	4.158 6	0.751 7	0.741 8		0.741 8
Average						

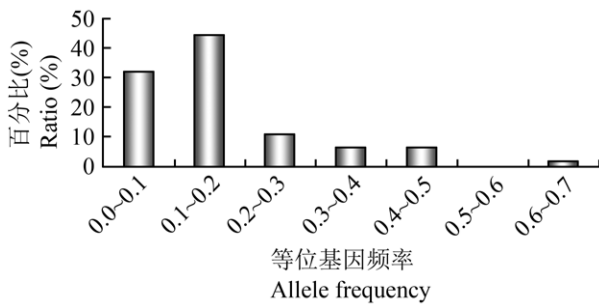
图2 选育群体 F₃ 等位基因频率分布

Figure 2 Allele frequency distribution of quality carp F₃ breeding population

1.4 瓶颈效应

对鲤优质形状选育群体 F₃ 进行瓶颈效应分析通过三种假设模型(IAM, TPM, SMM) 的假设,通过两种检验模型(标记检验, Wilcoxon 标记秩检验)检验的结果见表 2。其中在 IAM、TPM 假设下,选育群体 F₃ 群体均极显著偏离突变-漂移模型($p < 0.0001$),表现为极显著的杂合过剩,在 SMM 假设下选育群体 F₃ 群体未偏离平衡。

从微卫星位点上来看(表 3),其中在 IAM 假设下,有 7 个位点偏离突变-漂移平衡,4 个位点极显著偏离($p < 0.01$);在 TPM 假设下,6 个位点偏离突变-漂移平衡,其中 3 个位点极显著偏离($p < 0.01$);在 SMM 假设下,2 个位点偏离突变-漂移平衡,其中 1 个位点极显著偏离($p < 0.01$)。

1.5 个体间遗传距离计算结果和个体聚类分析

对鲤优质形状选育群体 F₃ 的个体间遗传距离进行分析表明,遗传距离(D)范围为 0.1479~0.7097,平均值为 0.4425,其中分布在 0.4~0.5 之间的比例占总体分布的 43%,具体见表 4 所示,个体聚类(图 3),从图上可见大部分个体聚在一大支上,其中包括 23 个小的分支,每个小分支由 1~8 个个体组成。

表 2 不同检验方法分析选育群体 F₃ 群体的遗传漂变Table 2 Genetic-shift analysis of quality carp F₃ by different test methods

检验方法	杂合过剩 p 值(单尾检测)		
	Heterozygosity excess (probability for one-tail test)		
Test method	IAM	TPM	SMM
标记检验	0.001**	0.001**	0.57
Sign test			
标记秩检验	0.000**	0.000**	0.06
Wilcoxon			

表 3 F₃ 选育群体的瓶颈效应分析Table 3 The bottleneck test analysis of F₃ breeding groups

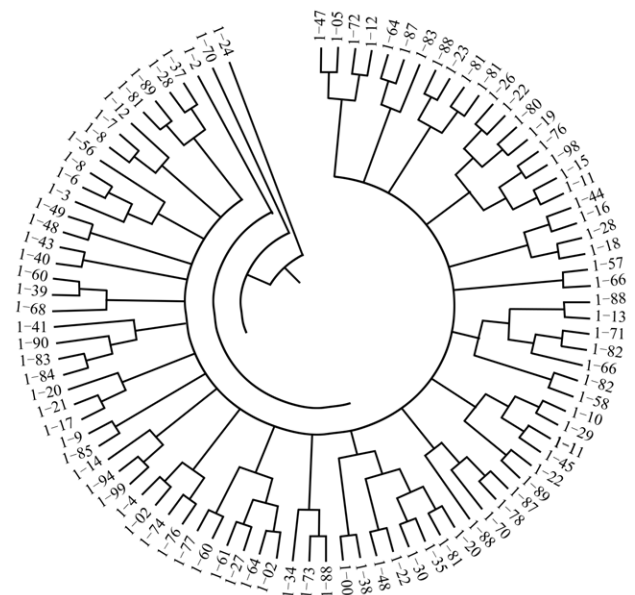
基因座	H_e	IAM		TPM		SMM	
		Heq	p	Heq	p	Heq	p
HLJE69	0.744	0.621	0.196	0.719	0.468	0.788	0.177
HLJ3954	0.781	0.519	0.015	0.623	0.025	0.718	0.139
HLJ3999	0.711	0.525	0.103	0.625	0.248	0.716	0.384
HLJ3554	0.850	0.576	0.000	0.677	0.000	0.755	0.000
HLJ328	0.817	0.584	0.003	0.670	0.011	0.755	0.089
HLJ3553	0.583	0.464	0.315	0.560	0.496	0.651	0.178
HLJ2225	0.840	0.620	0.002	0.717	0.009	0.791	0.108
HLJ2396	0.732	0.626	0.239	0.713	0.496	0.790	0.107
HLJ1211	0.705	0.522	0.127	0.622	0.261	0.715	0.360
HLJ3587	0.619	0.288	0.028	0.367	0.035	0.473	0.063
HLJ2545	0.767	0.464	0.024	0.569	0.050	0.661	0.165
HLJ1097	0.783	0.458	0.000	0.557	0.002	0.657	0.010

注: H_e : 期望杂合度; Heq: 期望平均杂合度; p : 概率

Note: H_e : Expected heterozygosity; Heq: Expected average heterozygosity; p : The probability

表 4 选育群体 F₃ 个体间遗传距离分布比例Table 4 Genetic distance distribution of quality carp F₃

遗传距离	比例(%)	遗传距离	比例(%)
Genetic distance	Ratio (%)	Genetic distance	Ratio (%)
0.1~0.2	0.07	0.5~0.6	24.93
0.2~0.3	2.98	0.6~0.7	2.87
0.3~0.4	24.71	0.7~0.8	0.03
0.4~0.5	43.45		

图 3 选育群体 F₃ UPGMA 聚类分析图Figure 3 Individual UPGMA cluster of F₃ breeding groups

2 讨论

2.1 选育群体 F_3 的遗传多样性

遗传多样性是生物系统可持续发展的基础,对一个物种种质资源进行保护就是要维持这个物种生物多样性的连续性。只有通过对遗传多样性的研究才能从本质上揭示物种多样性的起源、变异和进化(殷倩茜等, 2008)。对于遗传多样性评价的主要指标有等位基因数、期望杂合度和多态信息含量的数值,参数的值越高,则遗传多样性越丰富。在本研究中,选育群体 F_3 群体平均有效等位基因数为 6.166 7, 平均期望杂合度值为 0.741 8, 平均多态信息含量为 0.702 3, 作为人工繁育的品种选育群体 F_3 的遗传多样性略高于其亲本黑龙江鲤(常玉梅等, 2004)和大头鲤(唐卫星和陈毅锋, 2012)。表明选育群体 F_3 可能遗传了其亲本丰富的遗传信息, 亲本的优良性状得到了稳定的保持和延续。另外选育群体 F_3 与黑龙江水产研究所育成的其他品种相比: 有效等位基因数高于松浦红镜鲤(李盛文等, 2014)、松荷鲤(石连玉等, 2012)和松浦鲤(贾智英等, 2011); 期望杂合度高于松浦红镜鲤低于松荷鲤和松浦鲤, 说明选育群体 F_3 具有较高的遗传潜力和较丰富的遗传多样性。由此可见, 作为人工育成的新品种——选育群体 F_3 的群体遗传多样性较高, 保证了下一代繁育具有良好的遗传基础。

2.2 选育群体 F_3 的遗传结构分析

2.2.1 选育群体 F_3 的瓶颈效应分析

对于自然种群而言由于出现群体分离和有效群体大小急剧下降的现象, 导致群体等位基因丢失出现瓶颈效应。在本研究中, 等位基因频率属于非“L”形状, 这与 Luikart 等(1998)研究结果一致, 说明对于等位基因频率分布而言品种经历了瓶颈效应。在三种假设模型中, 使品种表现为显著的杂合过剩的模型是 IAM、TPM, 而在 SMM 假设检验模型下该品种未表现出杂合过剩, 然而其他育成品种(贾智英等, 2011; 石连玉等, 2012; 李盛文等, 2014) 在三种假设模型下均表现出显著的杂合过剩, 由此说明: 选育群体 F_3 所经历瓶颈效应较其他育成品种相比较低, 这可能与选育群体 F_3 选育的世代数有关。通过对选育群体 F_3 瓶颈效应的分析证明了在对其繁育过程中进行种质检测工作的必要性, 由此可以避免在接下来的繁育过程中部分稀有等位基因丢失, 减少人工压力对繁育工作的影响, 保证下一代遗传亲本的优良

性状保持丰富的遗传多样性。

2.2.2 选育群体 F_3 的哈迪-温伯格平衡检验

在哈迪-温伯格平衡检验中, 大部分位点均表现出显著或极显著的偏离平衡, 表明选育群体 F_3 在连续繁殖过程中发生了严重偏离平衡的现象, 这与选育群体 F_3 经过多代选育有关。通过哈迪-温伯格平衡检测可以有效对选育群体 F_3 群体的遗传结构进行评估有利于对选育群体 F_3 下一代繁育进行检测, 并且验证了对繁育群体进行遗传结构分析工作的有效性, 避免近亲交配现象的出现减少了不必要工作的进行。

2.2.3 遗传距离和有效群体大小

通过计算个体间的遗传距离可以较好的预测杂种优势, 为杂交育种的亲本选配提供依据。孟玮等(2014)通过对白斑狗鱼遗传距离的研究表明: 可以通过计算个体间的遗传距离, 分别构建家系, 从而避免有较劲亲缘关系个体作为亲本, 确保下一代保持较高的生长和杂种优势。通过计算选育群体 F_3 个体间的遗传距离, 可以避免在接下来的选育和繁殖配组的过程中遗传相近的个体进行组配, 降低了近亲交配的可能性。对选育群体 F_3 个体进行类聚分析表明: 亲缘关系较近的个体汇聚为一支, 因此为了保持下一代的繁育个体有丰富的遗传多样性, 我们尽量选择遗传距离较大, 类聚不在同一支上的个体作为亲本进行繁殖配组, 以减少近交的几率的可能性, 保证下一代个体具有良好的遗传特性。保持足够大小的有效群体, 可以降低近交几率, 维持群体丰富的遗传多样性。足够大小的有效群体既可以避免种质资源的浪费又可以防止群体遗传多样性的丢失及优良性状的下降。因而有效群体大小对保种群体至关重要(Given and Norton, 1993; Barker, 1994)。本研究中计算有效群体数为 82.9, 贾智英等(2011)计算松浦鲤的有效群体大小为 69.8, 李盛文等(2014)计算松浦红镜鲤有效群体大小 31.2, 由此可见选育群体 F_3 有效群体的大小较其他的鲤鱼选育品中而言群体数量较大, 说明选育群体 F_3 的遗传多样性比其他选育品种更丰富, 这可能与选育世代数有关, 因此在接下来的繁育过程中更应该注重对其遗传结构的检测和分析, 保证繁育群体有足够大的数量, 避免因遗传漂变导致优良品质退化的现象的发生。England 等(2006)研究表明: 当采用连锁不平衡方法进行对群体大小进行评估的数值时必须保证样本数量足够大, 样本量越大与实际值越接近, 否则计算值将低于实际

值。本研究采集的样本数为 96, 满足条件。通过计算有效群体的大小, 我们可以为下一代的繁育工作提供参考, 我们既要保证亲本有足够的数量以免造成遗传多样性的降低, 又不能使用过多的群体数量而增加我们的工作量, 而造成不必要的科研经费的损失。Nei 等(1976)研究表明, 稳定的保持一个群体的遗传多样性群体的数量要是有效群体大小的 4~10 倍。因此 331.6~829 尾才是保持选育群体 F_3 稳定的数量范围值。数量越大, 遗传多样性越稳定。通过对有效群体大小的预测, 我们可以知道选育群体 F_3 群体的数量变化, 是否经历了瓶颈效应以及其对生存环境的适应能力, 以便下一代繁育工作的进行。

通过对选育群体 F_3 遗传结构的分析表明, 与其他育成品种(贾智英等, 2011; 石连玉等, 2012; 李盛文等, 2014)相比, 选育群体 F_3 所经历的瓶颈效应低于其他品种, 且其有效群体数量较大, 说明选育群体 F_3 具有较丰富的遗传多样性, 这与选育过程中保持足够大的亲本数量减少人工选择压力及不断对其进行遗传检测有关, 或者选育群体 F_3 选择的代数也对其产生了影响。因此在接下来的繁育过程中, 在保持足够大小有效群体的基础上尽量保留较多地个体, 始终保持群体丰富的遗传多样性; 避免出现近交和等位基因的丢失, 防止遗传多样性的降低; 同时还要对选育群体 F_3 接下来的选育代进行遗传检测开展对其遗传变异的研究。

3 材料与方法

3.1 材料

实验用选育群体 F_3 为养殖于中国水科院黑龙江水产研究所呼兰实验站的 2 龄鱼, 采集 96 尾个体剪取鳍条保存于 75% 的酒精中, 放在实验室冰箱 (-20°C) 保存。

3.2 方法

3.2.1 DNA 提取和引物来源

对于基因组 DNA 的提取采用两步裂解的方法(贾智英和石连玉, 2011, 中国专利, ZL201010509719.1), 用做 PCR 扩增的模板的 DNA 浓度为 $50\text{ ng}/\mu\text{L}$ 。通过查阅相关文献(Crooijmans et al, 1997; Tanck et al., 2001)选取微卫星引物并且由上海生工生物技术有限公司合成。

3.2.2 PCR 扩增

我们所选取的 PCR 反应体系为 $25\ \mu\text{L}$, 其中模

板 DNA $30\sim 50\text{ ng}$, $2\times\text{Es Taq Master Mix}$ 为 PCR 总反应体系的二分之一(康为世纪生物公司, 产品号 (CW0690)选取 $10\ \mu\text{mol}/\mu\text{L}$ 的上、下游引物各 $1\ \mu\text{L}$, 最终体积由灭菌双蒸馏水补足, 反应条件为: 预变性 5 min (95°C); 变性 30 s (94°C), 最适退火温度退火 30 s , 延伸 30 s (72°C), 根据微卫星引物扩增条件的不同设置 24~27 个循环; 最终总延伸 5 min (72°C), 并且保存在 4°C 。

3.2.3 电泳及染色

用 8.0% 的非变性聚丙烯酰胺凝胶电泳对 PCR 产物进行分离。电泳结束后, 通过硝酸银染色后对凝胶进行扫描记录电泳结果。

3.2.4 数据分析

利用 PopGene (Version 3.2) (Rousset, 2008) 软件对各种遗传参数进行统计分析: 其中包括观测和有效等位基因数 (observed and effective number of alleles, A and A_e)、等位基因的频率 (allele frequency)、观测和期望杂合度 (observed and Expected heterozygosity, H_o and H_e)。利用 Markov chain 法进行哈迪 - 温伯格平衡检验 (p , 哈迪 - 温伯格平衡检验概率) (Peel et al., 2004)。据基因型连锁不平衡原理进行估算有效群体大小 (Cornuet and Luikart, 1996) 软件根。利用 Bottle neck version 1.2.02 软件 (distributed over the World Wide Web, Seattle, and USA) (Felsenstein, 1993) 分析瓶颈效应。个体间遗传距离由 phylip 软件计算得出, 并且用 MEGA4.0 (Yeh et al., 1999) 软件构建个体聚类图。

作者贡献

贾智英负责实验指导; 李池陶负责实验样品的养殖; 石连玉负责论文的修改; 赵新春负责论文的撰写以及实验操作和数据统计。

致谢

本研究由现代农业产业技术体系建设专项资金 (CARS-46-02) 和国家科技支撑计划资助 (2012BAD-26B02) 共同资助; 感谢中国水产科学研究院黑龙江水产研究所遗传育种与生物技术研究室的支持。

参考文献

Barker J.S.F., 1994, A global protocol for determining genetic distances among domestic livestock breeds, In: Proceedings of the 5th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Guelph and Ontario, Canada, 21: 501-508

- Chang Y.M., Sun X.W., and Liang L.Q., 2004, Genetic diversity analysis of genomic DNAs of several representative populations of common carp in China, *Shuichan Xuebao* (Journal of Fisheries of China), 28(5): 481-486 (常玉梅, 孙效文, 梁利群, 2004, 中国鲤几个代表种群基因组 DNA 遗传多样性分析, 水产学报, 28(5): 481-486)
- Cornuet J.M., and Luikart G., 1996, Description and power analysis of two tests for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data, *Genetics*, 144(4): 2001-2014
- Crooijmans R.P.M.A., Van der Poel J.J., Groenen M.A.M., Bierbooms V.A.F., and Komen J., 1997, Microsatellite markers in common carp (*Cyprinus carpio* L.), *Animal Genetics*, 28(2): 129-134
- England P.R., Cornuet J.M., Berthier P., Tallmon D.A., and Luikart G., 2006, Estimating effective population size from linkage disequilibrium: severe bias in small samples, *Conservation Genetics*, 7(2): 303-308
- Felsenstein J., 1993, PHYLIP (phylogeny inference package) version 3.572, distributed by the author, Department of Genome Sciences, University of Washington, Seattle
- Given D.R., and Norton D.A., 1993, A multivariate approach to assessing threat and for priority setting in threatened species conservation, *Biological Conservation*, 64(1): 57-66
- Jia Z.Y., Li F., Li C.T., and Shi L.Y., 2011, Study on the genetic diversity of the conservation population in songpu common carp, *Huabei Nongye Xuebao* (*Acta Agriculturae Boreali-sinica*), 1: 29-34 (贾智英, 李飞, 李池陶, 石连玉, 2011, 松浦鲤保种群体遗传结构研究, 华北农学报, 1: 29-34)
- Li S.W., Jia Z.Y., Bai Y.Y., Li C.T., Shi L.Y., 2014, The genetic diversity of a conservation population of *Cyprinus carpio* var. Songpu red mirror carp, *Zhongguo Shuichan Kexue* (Journal of Fishery Science of China), 21(1): 67-74 (李盛文, 贾智英, 柏盈盈, 李池陶, 石连玉, 2014, 松浦红镜鲤保种群体的遗传结构, 中国水产科学, 21(1): 67-74)
- Luikart G., Allendorf F.W., Cornuet J.M., and Sherwin W.B., 1998, Distortion of allele frequency distributions provides a test for recent population bottlenecks, *Journal of Heredity*, 89(3): 238-247
- Meng W., Yang T.Y., Hai S., and Du J.S., 2014, Genetic structure analysis of northern pike *esox lucius* broodstock family by microsatellite markers, *Shuichanxue Zazhi* (Chinese Journal of Fisheries), (1): 17-21 (孟玮, 杨天燕, 海萨, 杜劲松, 2014, 白斑狗鱼家系亲本遗传结构的微卫星分析, 水产学杂志, (1): 17-21)
- Nei M., Chakraborty R., and Fuerst P.A., 1976, Infinite allele model with varying mutation rate, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 73(11): 4164-4168
- Peel D., Ovenden J.R., and Peel S.L., 2004, Neestimator: Software for estimating effective population size, version 1.3, Queensland government, Department of primary industries and fisheries, Australia
- Powell W., Machray G.C., and Provan J., 1996, Polymorphism revealed by simple sequence repeats, *Trends in Plant Science*, 1(7): 215-222
- Rousset F., 2008, Genepop' 007: a complete re-implementation of the genepop software for windows and linux, *Molecular Ecology Resources*, 8(1): 103-106
- Shi L.Y., Li F., Jia Z.Y., Li C.T., and Min X., 2010, Study on genetic diversity and structure in Songhe carp, *Haiyang Huzhao Tongbao* (*Transactions of Oceanology and Limnology*), (4): 104-112 (石连玉, 李飞, 贾智英, 李池陶, 闵霞, 2010, 选育品种松荷鲤遗传结构研究, 海洋湖沼通报, (4): 104-112)
- Tanck M.W.T., Palstra A.P., van der Weerd M., Leffering C.P., van der Poel J.J., Bovenhuis H., and Komen J., 2001, Segregation of microsatellite alleles and residual heterozygosity at single loci in homozygous androgenetic common carp (*Cyprinus carpio* L.), *Genome*, 44(5): 743-751
- Tang W.X., and Chen Y.F., 2012, Genetic status of the original population of barbless carp *Cyprinus pellegrini*, *Dongwuxue Zazhi* (*Chinese Journal of Zoology*), 47(5): 8-15 (唐卫星, 陈毅峰, 2012, 大头鲤原种种群的遗传现状, 动物学杂志, 47(5): 8-15)
- Tóth G., Gáspári Z., and Jurka J., 2000, Microsatellites in different eukaryotic genomes: Survey and analysis, *Genome Research*, 10(7): 967-981
- Yeh F.C., Yang R.C., and Boyle T., 1999, Popgene version 1.31 Quick user guide, University of Alberta, and center for international forestry research, Canada
- Yin Q.Q., Li D.Y., Wang H.Z., Cao D.C., Lu C.Y., Sun X.W., and Liang L.Q., 2008, Microsatellite marker analysis on genetic diversity in two German mirror carp (*Cyprinus carpio* L.) families, *Anhui Nongye Daxue Xuebao* (Journal of Anhui Agricultural University), 35(2): 211-218 (殷倩茜, 李大宇, 王洪哲, 曹顶臣, 鲁翠云, 孙效文, 梁利群, 2008, 微卫星分子标记对德国镜鲤两家系遗传多样性的比较分析, 安徽农业大学学报, 35(2): 211-218)