

杂交鲃 F1 苗种繁殖与饲养效益对比

王永杰^{1,2} 甘小顺¹ 张汉勤¹ 陈红莲²

1. 皖江水产技术研究院有限责任公司, 安徽安庆 246000; 2. 安徽省农业科学院水产研究所, 合肥 230031

摘要 长江水系翘嘴红鲃(♀)和团头鲂(♂)浦江 1 号生产杂交鲃 F1, 二者杂交具有良好的亲和力, 受精率、孵化率分别为 83.71% 和 62.52%。对杂交鲃 F1 及其父母本的可量可数性状分析比较, 杂交鲃 F1 表现为中间型, 有偏母本现象。对比养殖试验显示杂交鲃 F1 饲料转化效率高, 饵料系数比翘嘴红鲃低 16%; 杂交鲃 F1 鱼种单产达到 718.50 kg/666.67 m², 单位利润达到 0.36 万元/666.67 m²; 而长江水系翘嘴红鲃鱼种单产为 520.50 kg/666.67 m², 单位利润 0.23 万元/666.67 m²。杂交鲃 F1 具有明显的杂交优势, 生产性能显著优于其母本长江水系翘嘴红鲃。

关键词 属间杂交; 相容性; 杂交鲃 F1; 形态特征; 养殖效益

良种被认为是水产养殖三大基础(良种、饲料、水质)之首, 在其他条件相同的情况下, 优质的良种可显著增强抗病能力、增加产量、提高养殖经济效益。远缘杂交指的是不同属间以上的杂交, 是良种选育的主要途径之一。鱼类相对于其他脊椎动物更易进行远缘杂交, 杂交育种在水产领域的应用非常广泛^[1-2]。我国水产动物杂交育种开始于 20 世纪 50 年代, 人工杂交繁殖 1958 年就率先在鲢鳙养殖中获得了成功, 数十年来水产工作者做了大量研究, 累积了宝贵的科研基础资料和推广经验, 也获得了很多的研究成果, 现初步统计已有上百个水产鱼类组合杂交成功, 产生了许多拥有明显生产优势的杂交品种 F1 代^[3-4]。

翘嘴红鲃与团头鲂是我国两种重要经济鱼类, 隶属于鲃亚科鲃属和鲂属, 在生态和生理上存在着明显差异^[5]。翘嘴红鲃为强肉食性鱼类, 具有肉质细嫩、生长快等优点, 但存在着鳞片细小而易脱落受伤、耐氧能力低和人工养殖饲料成本高等缺点; 团头鲂为杂食性鱼类, 鳞片大而不脱落、人工养殖饲料成本低和耐氧能力强。鉴于此开展了长江水系的翘嘴红鲃(♀)与团头鲂(♂)浦江 1 号远缘杂交, 对杂交鲃 F1 的形态特征及苗种生态养殖效果进行对比分析。

1 材料与方法

1.1 长江水系翘嘴红鲃(♀)×团头鲂浦江 1 号(♂)人工杂交

亲本选择与培育: 长江水系翘嘴红鲃野生亲本来源与家化培育, 2012~2013 年间, 每年从长江支流皖河流域收集一定数量的野生翘嘴红鲃作为后备亲本, 鱼体要求无畸形、无伤残、无病, 体质健壮。收集时间为每年 11 月中旬~12 月中旬, 要求水温 8~12 ℃, 便于亲鱼运输。2012 年冬对次年待繁所有亲本个体进行了集中选择, 从中筛选了翘嘴红鲃亲本作为选育的基础群体, 以该批基础群体进行配组繁殖, 在不同培育阶段对其后代进行多次选择, 作为繁殖母本。2014 年 11 月中旬从上海海洋大学、农业部团头鲂遗传育种中心实验基地引进团头鲂“浦江 1 号”, 作为繁殖亲本。

繁殖亲本放入 0.67 hm² 池塘中进行强化培育。在繁殖期前 1 个月挑选体重 1 kg 以上团头鲂浦江 1 号作父本和体重 2 kg 以上长江水系翘嘴红鲃作母本, 用作后备亲鱼。后备亲鱼选择标准要求性成熟特征明显、体型好、体色鲜艳、体质健壮、无病无伤。然后进行专池培育, 培育期间, 每隔 3~5 d 用流水刺激 2 h 以上, 以促进亲鱼性腺发育。

收稿日期: 2016-08-16

基金项目: 安徽省科技攻关“皖江优质水产品健康养殖关键技术研发与集成示范”(140103202); “杂交鲃种质创制与苗种培育关键技术集成示范”(1604a0702003); 安徽省农科院科技创新团队(14C0504)

王永杰, 男, 1966 年生, 博士, 研究员。

人工催产:当水温稳定在 23~25 ℃时,挑选性腺发育较好的亲鱼注射 LRH-A 与 HCG 的混合催产剂,LRH-A 的剂量为 5 μg/kg,HCG 的剂量为 800 IU/kg,雄鱼注射剂量减半。因效应时间的差异,为了人工授精同步性,长江水系翘嘴红鲌要比团头鲂浦江 1 号提前 2~3 h 注射上述催产药物。

人工授精、孵化和苗种培育:注射催产药物的亲鱼放入圆形水泥产卵池中暂养,用微流水进行刺激。当发现亲鱼开始“螺旋状”追逐,且池壁上粘有适量卵粒时,轻轻地打捞亲鱼逐个检查。将卵子和精液挤入干净的瓷盆中,用干净的羽毛迅速不停地搅拌 2~3 min,然后再快速地将受精卵均匀铺于事先准备好的装有少量水的干净鱼巢上,放入加满清水的孵化环道进行微流水孵化。孵化期间取部分受精卵放入玻璃缸中孵化,观察其胚胎发育过程,统计受精率和孵化率。鱼苗出膜后,先放入网箱中培育 1~2 d,待鱼苗出现腰点、开始平游后将鱼苗转入预先培肥的池塘中培育。按常规方法进行苗种培育,3~4 d 后开始泼洒豆浆,每天泼洒 2~3 次,力求细、匀,直至鱼苗长到能正常摄食。

1.2 试验鱼池清理、消毒与培水

试验鱼池来自安徽省安庆市皖宜季牛水产养殖有限责任公司养殖基地基本条件的鱼池,编号分别为 1~6 号,池面积均为 0.5 hm²,池深 2.5 m,水深 2.0 m,池塘为长方形东西向,底质为粘壤土,淤泥厚度 20 cm 左右,池底平坦,每口池塘配备 1 台 2.5 kW 叶轮式增氧机和投饵机 1 台。1、2 号鱼池养殖杂交鲂 F1 鱼种,3、4 号养殖长江水系翘嘴红鲌鱼种,5、6 号养殖团头鲂(♂)浦江 1 号鱼种。在 2015 年 5 月 1 日左右对试验池塘进行了干池整修,曝晒 30 d。6 月 1 日,用生石灰 120 kg/666.67 m² 对鱼塘进行干法消毒。6 月 8 日向鱼池注入新水,水深 1.0 m 左右,施生物肥 2 kg/666.67 m²,促进天然饵料生物繁殖,为鱼种下池后提供丰富活性饵料。

1.3 鱼种放养

6 月 15 日,向 1、2 号鱼池投放杂交鲂 F1 苗种夏花鱼种,鱼种规格 3~5 cm/尾,投放密度为 0.2 万尾/666.67 m²;3 号、4 号池投放长江水系翘嘴红鲌鱼种,规格 3~5 cm/尾,投放密度为 0.2 万尾/666.67 m²;5 号、6 号池投放团头鲂(♂)浦江 1 号鱼种,规格 3~5 cm/尾,投放密度为 0.2 万尾/666.67 m²。7 月 2 日,同时向 6 个鱼池投放了规格为 30~50 g/尾的鲢、鳙鱼

种(鲢:鳙=7:3),投放密度均为 90 尾/666.67 m²。鱼种下塘时均用浓度为 50 mg/L 的 10%聚维酮碘溶液浸洗消毒鱼体 15 min 左右。

1.4 饵料投喂

饲料来自本地厂家生产的翘嘴红鲌膨化型专用饲料,饲料粗蛋白含量为 32%。避免鱼类抢食和饲料流失,投饵区四周用孔径为 0.7 mm 纱绢围成,面积约为 100 m² 左右。刚开始用手撒的方式进行投喂,10 d 后改为投料机进行投喂。正常情况下日投喂 3 次,分别安排在上午(7:00)、下午(16:00)及晚上(21:00),晚上投饵量占全日总量的 50%以上。上午和下午摄食时间不超过 1.5 h,晚上摄食时间 1 h 左右。投饵量分 3 个阶段进行调整,第一阶段 6~7 月投饵 3 次/d,日投喂量占鱼体总重 3%~5%。第二阶段 7~9 月投饵 3 次/d,日投喂量占鱼体总重 2%~3%。第三阶段 10 月份以后投饵 1~2 次/d,在中午和傍晚投喂,日投喂量占鱼体总重 1%~2%。阴雨天和闷热的高温天气投正常量的 30%,或不投喂。

1.5 水质生态调控

鱼池水深 6~7 月控制在 1.8 m 左右,8~11 月控制在 2.0 m 左右。水温上升到 28 ℃后,定期对水质进行调节。水质调节方式采用物理、化学、生物方法进行综合调节,使池水保持较高的溶氧(大于 5 mg/L),适当的氨氮(0.1~0.5 mg/L),适合的 pH(7.5~8.5),较低的亚硝酸盐(小于 0.005 mg/L)和硫化物(小于 0.1 mg/L),水色保持“肥、活、嫩、爽”,透明度控制在 25 cm 左右。

生物调节,7~9 月份高温季节,每 15 d 左右泼洒 1 次“EM 菌”(含芽孢杆菌、链球菌、酵母菌),选择晴天上午激活泼洒,每次用量 10~15 mL/m³。通过微生物的光合自养、分解作用,增加水体环境空间的溶氧,降低水体环境中的氨氮、亚硝酸盐、H₂S 等有害物质。

1.6 团头鲂(♂)浦江 1 号、长江水系翘嘴红鲌和杂交鲂 F1 形态分析

2015 年 9 月 16 日,从 1~6 号试验池塘随机选取当年繁殖的杂交 F1 鲂、长江水系翘嘴红鲌、团头鲂浦江 1 号各 100 尾,进行形态测量。形态度量指标包括:10 个可数性状——受精率(%)、孵化率(%)、畸形率(%)、出苗率(%)、侧线鳞、侧线上鳞、侧线下鳞、背鳍条、臀鳍条;6 个常规可量性状——全长/体长、全长/体高、体长/体高、体长/头长、体长/头高、尾柄长/尾柄高,可量性状测量参数精确到 0.01 cm。为消除鱼体规格大小不同可能造成

对可量性状参数的影响,采用将可量性状参数转化为比例性状参数进行校正。

2 试验结果

2.1 长江水系翘嘴红鲌(♀)×团头鲂(♂)浦江 1 号杂交

长江水系翘嘴红鲌(♀)×团头鲂(♂)浦江 1

表 1 长江水系翘嘴红鲌(♀)×团头鲂(♂)浦江 1 号杂交的亲亲和性

%

催产亲鱼	受精率	孵化率	畸形率	出苗率
长江水系翘嘴红鲌(♀)×团头鲂(♂)浦江 1 号	83.71	62.52	5.40	57.12

2.2 杂交鲌 F1 可量性状分析

杂交鲌 F1 总体形态特征为体较长,但体高、体厚明显增加。口次上位,口斜裂,下额略长于上额,眼中等大,侧线鳞较平直,纵贯于鱼体中部,这些与翘嘴红鲌相似。头较小,钝尖,头后背部明显隆起,头长/体长比例明显减小,腹棱自腹鳍基部至肛门,体背部和上侧部为灰褐色,腹部为银白色,体侧鳞片较大,与团头鲂类似,但鳞片较薄软,体侧鳞片分布有少量浅黑色素点。

对随机抽样杂交鲌 F1、长江水系翘嘴红鲌和团头鲂浦江 1 号进行了测量,分析其生物学性状相关数据,对测量数据进行比较,详细结果如表 2 所示。为了减小因鱼体大小不同而造成的误差,综合分析时将传统的可量性状转换成可量比例。从分析的结果可以看出在体长/体高、尾柄长/尾柄高、全长/体高方面杂交鲌 F1 特征介于其亲本长江水系翘嘴红鲌和团头鲂浦江 1 号之间,表现出杂交的特点,其余的几个可量比例性状的值,如全长/体长、体长/头长在父母本的相应比例值之外,并向母本偏离,表明杂交后代受母本影响较大。从可数性状上可以发现,两种杂交后代鱼在外型上均基本整合了团头鲂与翘嘴红鲌的特征,如侧线鳞数分别为 61~69,介于父本的 54~58 和母本的 80~91 之间;有的则偏母本遗传,如侧线上鳞片数分别为 13~15、7~9,均超过了其父本 9~10、6~7 的范围,而靠近母本的 16~20、8~12。从外形上比较可以发现,杂交后代鱼的头部均与父本相似,而体高、尾鳍偏向于母本,但体形比其母本优美。

2.3 养殖对比试验结果分析

经 163 d 饲养管理,到 2015 年 11 月 25 日起捕,1 号、2 号试验池起捕杂交鲌 F1 鱼种分别为 5 409、5 370 kg,3 号、4 号试验池起捕对照组翘嘴红鲌

号杂交,获得了较高的受精率和孵化率,并且畸形鱼苗较少,统计的受精率和孵化率分别为 83.71%和 62.52%,显示出父母本之间具有较好的亲和性(见表 1),表明可以进行规模化苗种生产。当水温 23~25℃时,杂交鲌 F1 胚胎约经 26~28 h 孵化出膜,其胚胎发育时序与报道中的翘嘴红鲌相近。

表 2 团头鲂浦江 1 号、长江水系翘嘴红鲌和杂交鲌 F1 的可量可数性状分析

种类	团头鲂(♂)浦江 1 号	长江水系翘嘴红鲌(♀)	杂交鲌 F1
全长/体长	1.14~1.21	1.19~1.29	1.16~1.25
均值	1.17	1.25	1.21
全长/体高	2.51~2.73	4.06~4.28	4.01~4.21
均值	2.62	4.17	4.11
体长/体高	1.88~2.34	3.74~4.21	3.52~4.07
均值	2.11	3.97	3.79
体长/头长	4.55~5.47	4.68~5.74	4.59~5.64
均值	5.01	5.20	5.12
体长/头高	1.94~2.13	3.76~3.97	3.39~3.67
均值	2.04	3.87	3.43
尾柄长/尾柄高	0.44~0.75	0.92~1.42	0.74~1.12
均值	0.60	1.17	0.93
侧线鳞	54~58	80~91	61~69
均值	56	86	65
侧线上鳞	16~20	9~10	13~15
均值	18	9	12
侧线下鳞	8~12	6~7	7~9
均值	10	7	8
背鳍条	Ⅲ+7	Ⅲ+7	Ⅲ+7
均值	Ⅲ+7	Ⅲ+7	Ⅲ+7
腹鳍条	I+8	I+8	I+8
均值	I+8	I+8	I+8
臀鳍条	Ⅲ+21~24	Ⅲ+21~24	Ⅲ+21~24
均值	Ⅲ+22	Ⅲ+23	Ⅲ+23

注:表中大写的罗马数字代表硬棘条的数目,阿拉伯数字代表鳍条的数目。

3 892、3 904 kg。杂交鲌平均单产达到 718.5 kg/666.67 m²,对照组翘嘴红鲌平均单产达到 520.5 kg/666.67 m²,详见表 3。

2.4 养殖效益对比分析

在养殖过程中,杂交鲌 F1 鱼种单位养殖成本 1.12 万元/666.67 m²,产值 1.46 万元/666.67 m²,

表 3 对比试验起捕收获情况

编号	捕捞日期	产量 /kg	平均规格 / (kg/尾)	单产 / (kg/666.67 m ²)	成活率 /%	饵料系数
1	11 月 25 日	5 409	0.45	721	80.13	1.48
2	11 月 25 日	5 370	0.45	716	80.11	1.48
3	11 月 25 日	3 892	0.33	519	80.05	1.76
4	11 月 25 日	3 904	0.33	521	80.09	1.76

单位利润 0.36 万元 /666.67 m²。对照组长江水系翘嘴红鲌单位养殖成本为 0.87 万元 /666.67 m², 产值 1.10 万元 /666.67 m², 单位利润 0.23 万元 /666.67 m², 详见表 4。

表 4 养殖利润统计表

池号	产值 / 万元	成本 / 万元	总利润 / 万元	利润 / (万元 /666.67 m ²)	投入产出比
1	10.99	8.34	2.65	0.35	1 : 1.50
2	10.92	8.34	2.58	0.34	1 : 1.49
3	8.20	6.56	1.64	0.22	1 : 1.25
4	8.27	6.56	1.71	0.22	1 : 1.26

3 讨论

3.1 远缘杂交是品种改良的重要方法

远缘杂交是一种重要的鱼类遗传育种和性状改良方法, 它可以整合整套外源基因, 从而改变杂交后代基因的表达调控, 使得杂交后代可能在生长速度、抗逆性、抗病性以及肉质等方面表现出杂种优势^[5]。如红鲫与湘江野鲤的属间远缘杂交形成的杂交后代具有生长速度快、肉质鲜嫩、抗病力强、存活率高等优点。红鲫与团头鲂的亚科间远缘杂交形成的杂交后代除具有鲫鲤杂交鱼以上优点外, 体背还明显增高, 外形优美, 具有良好的经济效应。鱼类远缘杂交最关键的是杂交亲本的相容性, 相容性较强的杂交后代在胚胎发育过程中能按正常的时空顺序进行, 从而获得大量的后代, 为杂交选育奠定基础^[6-7]。长江水系翘嘴红鲌(♀)×团头鲂(♂)浦江 1 号杂交, 能获得较高的受精率和孵化率, 而畸形鱼苗较少, 统计的受精率和孵化率分别为 83.7% 和 62.5%, 显示出父母本之间良好的亲和性。

如何利用和改进现有的生物学技术和方法来对现有的自然鱼种进行遗传改良以获得性状更为优良、品种更加丰富和对遗传研究更有意义, 就成为本领域技术人员长期面临和需要解决的问题^[8-9]。团头鲂和翘嘴红鲌均为我国的重要淡水养殖品种, 都有各自的优势特点, 他们之间的杂交后代是否会

继承父母本的优势特点令人关注。本研究通过长江水系翘嘴红鲌(♀)×团头鲂(♂)浦江 1 号的远缘杂交, 杂交鲌 F1 胚胎发育和胚后发育各阶段特征大多介于父母亲本之间且更偏似于其母本翘嘴鲌, 此现象被解释为“偏母遗传”现象, 即杂交种的胚胎发育受细胞质因子调控^[10-11]。杂交鲌 F1 组合了父母本某些有利的形态性状, 而且提高了杂交的经济性能, 翘嘴红鲌是以活鱼为主食的凶猛肉食性鱼类, 而杂交后代则拥有团头鲂一些特征, 养殖范围扩大, 减少了饲养成本, 从而产生更高的生产效益。

3.2 杂交鲌 F1 具有显著的杂交优势

经 163 d 左右的饲养, 杂交鲌 F1 平均单产达到 718.5 kg/666.67 m², 翘嘴红鲌平均单产达到 520.5 kg/666.67 m²; 杂交鲌单位利润 0.36 万元 /666.67 m², 翘嘴红鲌单位利润 0.23 万元 /666.67 m²。杂交鲌养殖经济效益相比增加 0.13 万元 /666.67 m²。养殖过程中发现杂交鲌 F1 偏杂食性, 耐低氧和抗逆性增强, 生长快速, 表现出显著的杂种优势, 因此杂交鲌 F1 养殖前景广阔。

参 考 文 献

- [1] 李思发. 中国淡水主要养殖鱼类种质研究[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1998.
- [2] 刘少军. 鱼类远缘杂交[M]. 北京: 科学出版社, 2015.
- [3] 张卓慧, 陈婕, 黎玲, 等. 动物远缘杂交研究进展[J]. 生命科学, 2014(44): 161-174.
- [4] 楼允东. 鱼类育种学[M]. 北京: 中国农业出版社, 1993: 83-93.
- [5] 楼允东, 李晓勤. 中国鱼类远缘杂交研究及其在水产养殖上的应用[J]. 中国水产科学, 2006, 13(1): 151-158.
- [6] 宋长太. 翘嘴红鲌的生物学特性及人工养殖技术[J]. 北京水产, 2004(5): 51-52.
- [7] 杨怀宇, 李思发, 邹曙明. 三角鲂与团头鲂正反交 F1 的遗传性状[J]. 上海海洋大学学报, 2002, 11(4): 305-309.
- [8] 杨长根, 朱宏元. 翘嘴红鲌全人工繁殖与夏花培育技术[J]. 内陆水产, 2004(10): 15.
- [9] 夏仕玲, 余来宁, 吴作文. 鱼类卵细胞质对胚胎发育速度的调控[J]. 珠江水产, 1990(3): 65-68.

湖北石首麋鹿保护区 麋鹿疫病防控体系建设探讨

钟震宇¹ 李鹏飞²

1.北京麋鹿生态实验中心,北京 100076;2.湖北石首麋鹿国家级自然保护区,湖北石首 434401

摘要 2010年,湖北石首麋鹿国家级自然保护区和三合垸2个种群的麋鹿发病,导致大量死亡,在防控工作中暴露了许多问题。为提升保护区麋鹿疫病防控能力,针对麋鹿疾病发生特点和保护区疫病防控的具体问题,提出了保护区麋鹿疫病防控体系建设思路,供湖北石首麋鹿国家级自然保护区以及其他动物类型保护区在动物疫病防控工作参考借鉴。

关键词 麋鹿;自然保护区;疫病防控;防控体系

湖北石首麋鹿国家级保护区(以下简称石首保护区)于1993、1994、2002年3次从北京麋鹿苑引进麋鹿94头。经过20年的野生放养,在石首市境内形成保护区核心区、杨波坦、三合垸3个野生种群近1000头。2010年,保护区和三合垸2个种群的麋鹿发病,导致大量死亡。当前,麋鹿疫病逐渐多发态势,河北滦河上游国家级自然保护区、湖北石首麋鹿国家级自然保护区、北京麋鹿苑、北京动物园等麋鹿种群近年来都发生了由魏氏梭菌引起的大量死亡。笔者此前参与了多起麋鹿疫病防控,在此,结合自身的实践和学习,对石首保护区麋鹿疫病防控体系建设提出了一些看法和想法,以供同行参考。

1 麋鹿疾病发生防治研究

1)国外麋鹿疾病研究。由于麋鹿的特殊历史经历,早期关于麋鹿疾病研究的资料出于西方国家。在报道中,麋鹿在乌邦寺早期较少死亡,鹿的身体状况很好,一般死于衰老、意外和斗争,约10%幼体在冬季死于寄生虫或者饥饿,某些个体会感染炭

疽,偶尔会有麋鹿死于副结核病^[1]。

关于圈养麋鹿的疾病报道还有恶性卡他热(Malignant catarrhal fever,简称MCF)^[2-8]、牛科病毒性痢疾样病毒(Bovine viral diarrhea (BVDV)-like strains)^[9]、线虫(*Spiculopteria suppereri*)寄生^[10]、血管瘤和卵巢畸胎瘤(Multicentric hemangiosarcoma and ovarian teratoma)^[11]、乳腺癌(Metastatic adenocarcinoma)^[12]、鳞状上皮细胞癌(Squamous cell carcinoma)^[13]、纤维肉瘤(Fibrosarcoma)^[14]、心内膜炎(Endocarditis)^[15]等麋鹿的疾病资料,其中恶性卡他热对麋鹿危害最大。

2)我国麋鹿疾病研究。1985年和1986年,麋鹿被重引入中国后,迅速繁殖,种群保持较快的稳定增长。随着麋鹿种群达到饱和甚至高密度的饲养,密度制约现象逐渐凸显。魏氏梭菌(又称产气荚膜杆菌,*Clostridium perfringens*)^[16-19]、致病性大肠杆菌(*Escherichia coli*)^[16,20]、腐败梭菌(*Clostridium septicum*)^[21]、巴氏杆菌(*Pasteurellosis bacillus*)^[18]和血蜱(*Haemaphysalis longicornis*)^[21-22]等病原体严重威胁着麋鹿的生存,这些病原通常以混合感染方式发

收稿日期:2016-06-01

基金项目:国家自然科学基金(NSFC41475133);北京市财政项目(PXM2015_178218_000005)

钟震宇,男,1976年生,副研究员。

[10] HE W G, XIE L H, LI T L, et al. The formation of diploid and triploid hybrids of female grass carp × male blunt snout bream and their 5S rDNA analysis[J]. BMC Genetics, 2013(14): 110.
[11] LIU S J, QIN Q B, XIAO J, et al. The formation of the polyploid hybrids from different subfamily fish crossing and its evolutionary significance[J]. Genetics, 2007(176): 1023-1034.