

黑春雨,陶杨,顾泽茂,等.不同育种策略对克氏原螯虾繁殖性能的影响[J].华中农业大学学报,2025,44(3):147-155.
DOI:10.13300/j.cnki.hnlkxb.2025.03.017

不同育种策略对克氏原螯虾繁殖性能的影响

黑春雨¹,陶杨¹,顾泽茂^{1,2},蒋金山³,隗阳⁴

1. 华中农业大学水产学院/双水双绿研究院, 武汉 430070; 2. 湖北洪山实验室, 武汉 430070;
3. 荆门(中国农谷)农业科学研究院, 荆门 448000; 4. 湖北省小龙虾产业技术研究院有限公司, 潜江 433100

摘要 为了筛选克氏原螯虾(*Procambarus clarkii*)高效育种策略,解决优质种苗短缺问题,通过比较自繁自养、外源引种和群体选育3个育种策略形成克氏原螯虾种质群体的繁殖性能,并结合回归分析和结构方程模型(structural equation modeling, SEM)解析影响繁殖性能的关键表型及其作用路径。结果显示,选育群体克氏原螯虾的绝对抱卵量[(621.35±173.43)粒/尾]、相对抱卵量[(15.53±2.57)粒/g]、卵粒总质量[(4.31±1.53)g]和抱卵率(94.7%)均显著高于外源引种群体[(374.35±85.75)粒/尾,(13.15±2.42)粒/g,(3.36±0.82)g,71.7%, $P<0.05$]和自繁自养群体[(190.54±79.08)粒/尾,(12.30±3.11)粒/g,(1.44±0.67)g,52%, $P<0.01$];外源引种群体克氏原螯虾的绝对抱卵量显著高于自繁自养群体($P<0.05$),但二者之间的相对抱卵量差异并不显著。SEM分析显示,头胸甲宽对绝对抱卵量的标准化路径系数为0.542,高于体质量(0.451)、卵粒总质量(0.387)对绝对抱卵量的标准化路径系数,是影响绝对抱卵量的最关键表型。头胸甲宽通过影响体质量与卵粒总质量,间接提升了绝对抱卵量(CFI=0.918,GFI=0.917,RMSEA=0.056)。此外,选育群体克氏原螯虾的头胸甲宽[(2.52±0.19)cm]显著高于外源引种群体[(2.39±0.13)cm, $P<0.001$]与自繁自养群体[(1.91±0.31)cm, $P<0.001$],以上结果表明群体选育是提升克氏原螯虾繁殖性能的高效策略,头胸甲宽是群体选育提升克氏原螯虾繁殖性能的关键表型特征。

关键词 克氏原螯虾; 群体选育; 头胸甲宽; 繁殖性能; 结构方程模型

中图分类号 S966.12 **文献标识码** A **文章编号** 1000-2421(2025)03-0147-09

克氏原螯虾(*Procambarus clarkii*)俗称小龙虾,原产北美洲,1929年经日本传入中国^[1]。随着稻-虾种养模式的推广,其养殖规模迅速扩大,已成为我国重要的淡水养殖虾类^[2]。自然条件下克氏原螯虾的抱卵量较低(100~500粒/尾,平均300粒/尾),个体间繁殖性能差异显著^[3],繁殖能力比较有限^[4],因此养殖产业快速发展过程中,优质苗种短缺成为制约其产业健康发展的瓶颈因素。为解决苗种短缺问题,早期养殖户普遍采用“自繁自养”的留种方式,这种被动维持的策略虽短期内缓解了苗种短缺问题,但多年的“捕大留小”导致克氏原螯虾种群的遗传多样性下降,表现出生长速度减慢、上市规格变小、个体抱卵量减少等种质退化的特征^[5]。部分养殖户尝试引进外源种苗增加种群的基因多样性,提升克氏

原螯虾的繁殖性能和生长速度。但研究表明,未经科学规划的外源引种策略因种苗的来源和遗传背景不明,效果往往不稳定,甚至会加速种群遗传背景趋同,难以有效解决种质退化问题^[6-7]。因此,如何确保优质苗种的稳定供给仍是当前克氏原螯虾产业亟需解决的关键问题。

克氏原螯虾的繁殖性能(包括抱卵率、抱卵量和孵化率等)受遗传背景和环境因素共同调控。遗传背景决定了繁殖性能的理论上限,研究发现,淮河流域的克氏原螯虾群体与长江流域的克氏原螯虾群体间已存在明显的遗传分化^[8]。这种遗传上的差异,直接影响了繁殖性能的潜力,表现为淮河流域群体的克氏原螯虾抱卵量较长江流域高17%~23%^[3,9-10]。因此,科学引入高产群体是提升繁殖性能的前提。遗传背景一致时,环境因素对繁殖性能的影响尤为

收稿日期: 2025-04-13

基金项目:国家重点研发计划项目(2022YFD2400700);湖北省重点研发计划项目(2023BBB169);湖北省支持种业高质量发展资金项目(HBZY2023B009);湖北省农业科技创新中心项目(2025-621-000-001-029);湖北洪山实验室重大项目(2021HSZD002)

黑春雨, E-mail: hcy123@webmail.hzau.edu.cn

通信作者: 顾泽茂, E-mail: guzemaomao@mail.hzau.edu.cn

显著。水温是贯穿整个繁殖周期的重要调控因素, 21~25℃为最适温度范围^[11]。克氏原螯虾的繁殖包括抱卵和孵化2个阶段。在抱卵阶段, 水温25℃时克氏原螯虾抱卵率最高, 而水温低于15℃会明显抑制性腺成熟和抱卵行为^[12]。在孵化阶段, 水温22℃能显著缩短胚胎孵化时间, 有效提升孵化率^[13]。养殖密度通过种内斗争和应激直接影响繁殖性能。当养殖密度为20尾/m²时, 克氏原螯虾的抱卵量最高, 但随着密度增加, 种内斗争加剧, 应激水平升高, 导致抱卵量和孵化率下降^[14-15]。此外, 环境胁迫如干旱和盐度也会影响繁殖。短期的干旱胁迫(5 d)会使克氏原螯虾性腺快速成熟并提前抱卵, 从而提高抱卵率, 但干旱超过10 d则会抑制繁殖性能^[16]。盐度在胚胎孵化阶段起着重要作用, 0~4‰是克氏原螯虾胚胎发育的最佳盐度范围, 高于此范围会导致胚胎异常, 降低孵化率^[17]。

甲壳动物的表型特征与繁殖性能密切相关, 头胸甲较宽、体质量较大的个体通常具有更高的抱卵量和孵化率^[18-20], 因此, 表型特征可能是影响繁殖性能的重要因素之一。此外, 甲壳动物的抱卵量属于高遗传力性状, 具备通过选择育种进行改良的潜力^[21]。因此, 近年来逐渐兴起了通过表型筛选培育高繁殖力克氏原螯虾群体的策略, 为缓解优质苗种短缺问题提供了新途径。作为一种成熟的遗传育种策略, 群体选育已广泛应用于多种甲壳动物并取得显著成效。有研究指出, 选育后的中华绒螯蟹(*Eriocheir sinensis*)^[22]、中国对虾^[23](*Fenneropenaeus chinensis*)、凡纳滨对虾^[21]等新品种的产量普遍提升15%~20%, 且保持了较好的遗传稳定性^[24-25]。在克氏原螯虾的产业实践中, 群体选育策略、外源引种策略以及自繁自养策略常常并存, 但有关不同育种策略对种群繁殖性能的长期影响及其背后存在的表型调控作用, 目前尚缺乏报道。

因此, 本研究利用统计学方法, 分析群体选育、外源引种和自繁自养3个育种策略形成的克氏原螯虾种质群体的繁殖性能差异, 运用回归分析和结构方程模型揭示影响克氏原螯虾繁殖性能的关键表型及其调控路径, 旨在为育种策略的科学筛选和实践应用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 育种策略与试验群体

本研究选取来自3个不同育种策略长期作用形

成的克氏原螯虾群体, 具体如下:

自繁自养策略:试验基地位于潜江市龙湾镇的潜江丰汇虾稻连作专业合作社, 2015年从借粮湖引种投苗, 每年采取“捕大留小”的方式进行种群繁衍。本研究所用群体(下称“自繁自养群体”)即为该种群在此方式下连续维持10 a后的状态。

外源引种策略:试验基地位于潜江市龙湾镇的潜江市龙居湾虾稻共生专业合作社, 2015年从借粮湖引种投苗, 每年从外源补充30%的苗种与塘内原有群体混合繁殖。本研究所用群体(下称“外源引种群体”)即为该种群在此策略下持续管理10 a后的状态。

群体选育策略:试验基地位于荆门市掇刀区的虾之道农业科技有限公司, 基础群体由借粮湖、洪湖及洪泽湖的野生克氏原螯虾群体组成, 以生长速度为主要选育指标, 已完成连续5个世代的群体选育。本研究所用群体即为F₅代群体(下称“选育群体”)。

所有试验基地均为稻-虾轮作模式, 初始投苗体质量为(4.08±1.35) g、密度为5 000尾/666.7 m², 养殖周期为40~50 d, 养殖过程中各基地的水草栽培、水质调控及投喂管理均保持相对一致。自繁自养和外源引种群体在养殖40 d后开始捕捞上市, 持续捕捞30 d后, 平整稻田插秧。选育群体在45 d按照品种选育方法保留亲本。

1.2 养殖环境监测

为排除养殖环境因素对不同群体克氏原螯虾繁殖性能造成的干扰, 在克氏原螯虾的繁殖期(2024年9月至2025年3月)采用便携式多参数水质分析仪(美国YSI ProDSS)分别监测3个基地养殖水体的水温、溶解氧、pH、亚硝酸盐氮、硫化物和盐度, 每次取样在相同时间随机采集水样3次取平均值。

1.3 样本采集与形态测量

9—10月份是克氏原螯虾性成熟、交配和抱卵高峰期, 本研究的样本采集在2024年10月完成。样本采集方式是挖洞穴捕捉亲本虾, 每个基地随机挖掘洞穴30个, 统计洞内抱卵虾数量。本试验共取样166尾抱卵雌虾, 挖出的抱卵虾用自来水清洗干净, 纸巾吸干虾体表水分, 保持卵粒的完整性。电子天平(精确度0.001 g)称取体质量(w), 用镊子剥离附肢上的卵粒, 置于加有少量清水的培养皿, 肉眼逐个计数, 记录绝对抱卵量。电子天平(精确度0.001 g)称量抱卵虾所携卵粒的总质量, 记为卵粒总质量。

克氏原螯虾形态测量参照胡倩等^[26]的方法进行, 用电子游标卡尺(精确度0.01 mm)测量体长

(X_1)、头胸甲长(X_2)、头胸甲宽(X_3)、头胸甲高(X_4)、腹节长(X_5)、第一腹节宽(X_6)、第一腹节高(X_7)、螯足长(X_8)。

1.4 数据处理与统计分析

使用 Python (版本 3.9.0) 的 Pandas 库 (版本 1.3.5) 处理数据, 用 Matplotlib (版本 3.5.0) 和 Seaborn (版本 0.11.2) 绘制箱线图和热力图。用 scipy.stats 模块进行差异性检验和 Pearson 相关分析, 除组间抱卵率用 χ^2 检验外所有数据均采用 t 检验, 所有统计结果以 $P<0.05$ 表示差异显著, $P<0.01$ 表示高度显著, $P<0.001$ 表示极显著。使用 Pearson 相关分析考察抱卵量与各形态指标之间的相关性。用 statsmodels 模块进行多元回归分析, 逐步回归自动筛选显著影响抱卵量的形态指标后计算最优回归方程:

$$N=\beta_0+\beta_1w+\beta_2X_1+\beta_3X_2+\beta_4X_3+\beta_5X_8+\epsilon \quad (1)$$

式(1)中, N 为绝对抱卵量, 粒; w 为体质量, g; X_1 为体长, cm; X_2 为头胸甲长, cm; X_3 为头胸甲宽, cm; X_8 为螯足长, cm; ϵ 为误差项, $\beta_1\sim\beta_5$ 为各变量的回归系数。

除绝对抱卵量外, 克氏原螯虾繁殖性能的指标还包括抱卵率(统计到的抱卵虾占虾总数的百分比)、相对抱卵量(单位体质量下的抱卵数量, 即绝对抱卵量与体质量的比值)和孵化率(抱卵虾所携卵中

成功孵化至出膜的幼体数占抱卵总数的比例, 即抱幼量与绝对抱卵量的比值)。

1.5 结构方程模型(SEM)分析

为分析头胸甲宽、体质量、卵粒质量及绝对抱卵量之间的路径关系, 用 Python 中的 semopy 库构建结构方程模型(structural equation modeling, SEM)。基于相关性分析和多变量回归分析的结果, 假设模型为: 不同群体的体质量差异受头胸甲宽影响, 卵粒质量受体质量影响, 绝对抱卵量受头胸甲宽及体质量共同影响。模型判断指标包括拟合指数(comparative fit index, CFI)、拟合优度指数(goodness of fit index, GFI)、近似均方根误差(root mean square error of approximation, RMSEA)等, 以标准化路径系数(estimate)评估变量间的直接影响效应。

2 结果与分析

2.1 3个群体养殖环境的比较

试验期间, 除 pH 外, 3 个基地养殖环境的水温、氨氮、亚硝酸盐、溶解氧、硫化物和盐度均无显著差异(表 1)。选育群体基地的 pH (7.30 ± 0.20) 和外源引种群体基地的 pH (7.30 ± 0.10) 显著高于自繁自养群体基地的 pH (6.93 ± 0.12) ($P<0.05$), 选育群体与外源引种群体间的差异不显著。

表 1 3 个群体养殖环境的比较

Table 1 Comparison of rearing environments for the three populations

群体 Population	水温/℃ Temperature	氨氮/(mg/L) Ammonia	亚硝酸盐/(mg/L) Nitrite	pH	溶解氧/(mg/L) Dissolved oxygen	硫化物/(mg/L) Sulfide	盐度/‰ Salinity
选育群体 Selectively bred population	10.83±6.06a	0.217±0.006a	0.004 0±0.001 0a	7.30±0.20a	5.33±0.06a	0.040±0.010a	1.87±0.06a
外源引种群体 Introduced population	10.36±5.69a	0.220±0.010a	0.004 3±0.000 6a	7.30±0.10a	5.30±0.10a	0.047±0.006a	1.87±0.15a
自繁自养群体 Self-reared population	10.50±5.90a	0.210±0.010a	0.003 7±0.000 6a	7.13±0.12b	5.53±0.06a	0.047±0.006a	1.87±0.06a

注: 同列不同字母表示处理间差异达到显著水平($P<0.05$), 下同。Note: Different letters in the same column indicate significant differences among treatments ($P<0.05$), the same as below.

2.2 3个群体克氏原螯虾繁殖性能的差异

经统计, 选育群体的抱卵率为 94.7% ($n=75$, 抱卵 71 尾), 显著高于外源引种群体的抱卵率 71.7% ($n=60$, 抱卵 43 尾) 和自繁自养群体的抱卵率 52% ($n=100$, 抱卵 52 尾) ($P<0.05$), 但外源引种群体和自繁自养群体间的差异不显著。繁殖性能相关指标的比较结果(表 2)显示, 选育群体的绝对抱卵量 [(621.35 ± 173.43) 粒/尾] 和相对抱卵量 [(15.53 ± 2.57) 粒/g] 以及卵粒总质量 [(4.31 ± 1.53) g] 均显著高于外源引种群体 [(374.35 ± 85.75) 粒/尾, $(13.15\pm$

$2.42)$ 粒/g, (3.36 ± 0.82) g] 和自繁自养群体 [(190.54 ± 79.08) 粒/尾, (12.30 ± 3.11) 粒/g, (1.44 ± 0.67) g] ($P<0.05$)。外源引种群体的绝对抱卵量和卵粒总质量显著高于自繁自养群体 ($P<0.05$), 但相对抱卵量差异不显著。此外, 选育群体的克氏原螯虾体质量为 (40.07 ± 9.48) g, 显著高于外源引种群体 [(28.58 ± 4.47) g, $P<0.05$] 和自繁自养群体 [(15.62 ± 5.93) g, $P<0.05$], 外源引种群体又显著高于自繁自养群体 ($P<0.05$)。

表 2 3 个群体克氏原螯虾繁殖性能的差异

群体 Population	体质量/g Weight	绝对抱卵量/(粒/尾) Absolute fecundity	相对抱卵量/(粒/g) Relative fecundity	卵粒总质量/g Egg weight
选育群体 Selectively bred population	40.07±9.48a	621.35±173.43a	15.53±2.57a	4.31±1.53a
外源引种群体 Introduced population	28.58±4.47b	374.35±85.75b	13.15±2.42b	3.36±0.82b
自繁自养群体 Self-reared population	15.62±5.93c	190.54±79.08c	12.30±3.11b	1.44±0.67c

2.3 繁殖性能与表型特征的相关性分析

1)抱卵量与表型特征的相关性分析。由图 1 可见,绝对抱卵量和各项表型特征均呈正相关,而相对抱卵量则与之呈负相关。绝对抱卵量与表型特征相关性由强到弱分别为体质量(0.79)、腹节宽(0.72)、头胸甲宽(0.71)、腹节高(0.64)、头胸甲高(0.63)、头

胸甲长(0.59)、螯足长(0.52)、体长(0.51),而与腹节长相关性最低,仅为 0.20。相比之下,相对抱卵量与表型特征的相关性由强到弱依次为螯足长(−0.39)、腹节长(−0.36)、头胸甲长(−0.31)、头胸甲高(−0.25)、头胸甲宽(−0.21)、体质量(−0.17)、体长(−0.15)、腹节宽(−0.14)、腹节高(−0.13)。

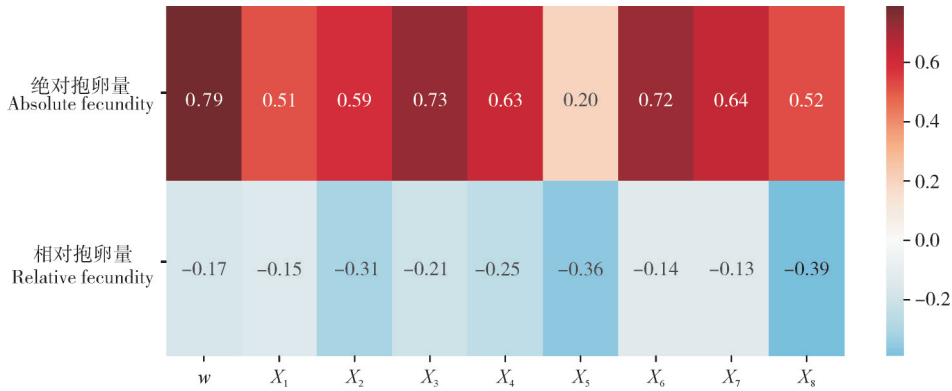


图 1 克氏原螯虾抱卵量与表型特征的相关性热图

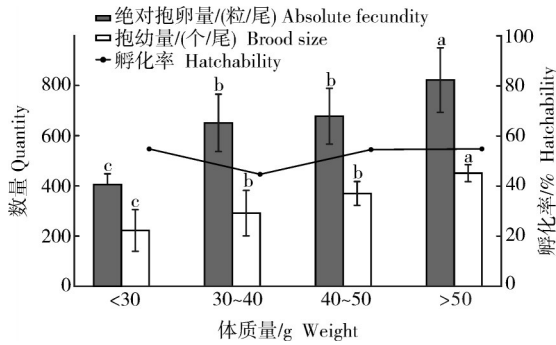
Fig. 1 Heatmap of correlation between fecundity and morphological traits in *Procambarus clarkii*

2)绝对抱卵量的多变量回归分析。由多元逐步回归分析得出绝对抱卵量的预测公式为:

$$N=900.63+26.05\ w-73.68\ X_1-121.25\ X_2+201.54\ X_3-81.52\ X_8(R^2=0.967)。$$

体质量(w)和头胸甲宽(X₃)对绝对抱卵量有显著正效应。

3)繁殖性能与体质量的关系。随着体质量的增加,绝对抱卵量和抱幼量整体呈现上升趋势,孵化率呈先下降后上升的变化(图 2)。体质量>50 g 组的绝对抱卵量[(821.36±128.82) 粒/尾]、抱幼量[(450.43±33.94) 个/尾]和孵化率(54.84%)最高。30~40 g 组的绝对抱卵量[(650.87±114.23) 粒/尾]较高,但孵化率最低(44.71%)。相比之下,<30 g 组的绝对抱卵量为(405.42±42.60) 粒/尾,抱幼量为(222.30±82.66) 个/尾,孵化率为 54.83%;40~50 g 组的绝对抱卵量为(677.50±111.01) 粒/尾,抱幼量为(369.73±47.55) 个/尾,孵化率为 54.57%。



不同字母表示各组间在 0.05 水平上有显著性差异(P<0.05), 含有相同字母则表示差异不显著。Different letters indicate significant difference at the 0.05 level, while the same letters show no significant difference.

图 2 不同体质量克氏原螯虾的繁殖性能差异

Fig.2 Differences with reproductive performance of *Procambarus clarkii* of different weight sizes

2.4 表型特征对繁殖性能的路径效应

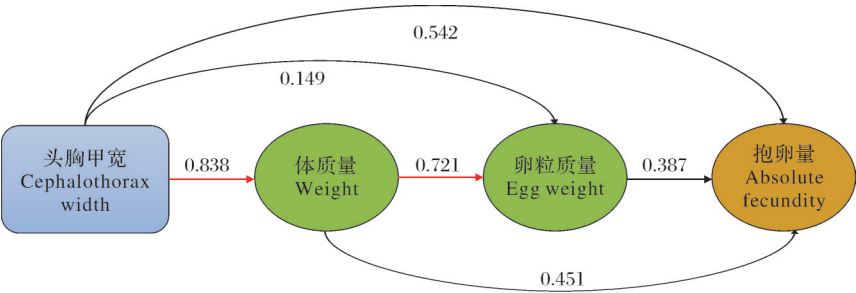
SEM 分析结果如表 3 所示,头胸甲宽对体质量

和绝对抱卵量的标准化路径系数分别为 0.838 和 0.542,均具有极显著的正向直接影响($P<0.001$);体质量对卵粒质量的标准化路径系数为 0.721,具有极显著的促进作用($P<0.001$);卵粒质量和体质量对绝对抱卵量的标准化路径系数分别为 0.387 和 0.451,也表现出中等强度的正向效应($P<0.001$);头胸甲宽对卵粒质量的标准化路径系数为 0.149,存在一定程度的直接影响($P=0.047$)。虽然头胸甲宽和体质量均可单独影响绝对抱卵量,但其路径系数均小于假设的路径效应,提示头胸甲宽主要通过促进体质量增长,间接提升卵粒质量,逐级增强克氏原螯虾的繁殖性能(图 3)。模型拟合度指标显示,CFI 值为 0.918,GFI 值为 0.917,RMSEA 值为 0.056,表明模型拟合良好,假设的级联效应路径成立。

表 3 头胸甲宽、体质量、卵粒质量、抱卵量的结构方程模型路径系数

路径 Path	路径系数 Estimate	标准误 SE	Z 值 Z-value	P 值 P-value
头胸甲宽-体质量 Carapace width-weight	0.838	1.552	19.806	<0.001
体质量-卵粒质量 Weight-egg weight	0.721	0.010	9.626	<0.001
头胸甲宽-卵粒质量 Carapace width-egg weight	0.149	0.362	1.991	0.047
卵粒质量-绝对抱卵量 Egg weight-absolute fecundity	0.387	14.031	4.409	<0.001
体质量-绝对抱卵量 Weight-absolute fecundity	0.451	2.225	4.266	<0.001
头胸甲宽-绝对抱卵量 Carapace width-absolute fecundity	0.542	1.154	5.013	<0.001

注:Z 值用于检验路径系数是否显著不为 0,Z 值绝对值越大,代表路径系数越显著,路径关系越可信;P 值表示显著性水平, $P<0.05$ 表示差异具有统计学意义。Note: The Z-value tests whether the path coefficient significantly differs from zero, a larger absolute value of the Z-value indicates greater significance of the path coefficient and higher credibility of the path relationship; the P-value represents the significance level, with $P<0.05$ considered statistically significant.



蓝色代表驱动因子,绿色代表中介因子,棕色代表响应变量,红色路径表示极显著($P<0.001$),黑色路径表示显著($P<0.05$)。Blue indicates driving factors, green indicates mediating factors, and brown indicates response variables, red lines represent highly significant paths ($P<0.001$), and black lines represent significant paths ($P<0.05$).

图 3 克氏原螯虾表型与抱卵量的结构方程模型路径

Fig.3 Path diagram of phenotype and absolute fecundity in *Procambarus clarkii* based on structural equation modeling

此外,头胸甲宽对绝对抱卵量的标准化路径系数最大,是影响绝对抱卵量的关键表型。对 3 种克氏原螯虾群体头胸甲宽的数据进行统计,结果如图 4 所示,选育群体的克氏原螯虾头胸甲宽为(2.52±0.19) cm,显著高于外源引种群体克氏原螯虾的头胸甲宽(2.39±0.13) cm($P<0.001$)和自繁自养群体克氏原螯虾的头胸甲宽(1.91±0.31) cm($P<0.001$)。

3 讨 论

3.1 3 个育种策略对克氏原螯虾繁殖性能的影响

水环境因子对甲壳类繁殖性能具有显著调控作用。克氏原螯虾繁殖的最适温度为 21~25℃^[11],最适盐度为 0~4‰^[17],且溶解氧需 5 mg/L 以上、pH 维

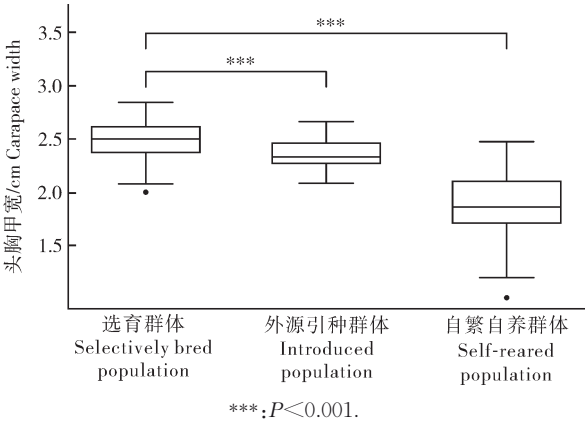


图 4 3 个群体克氏原螯虾头胸甲宽差异

Fig. 4 Carapace width differences of *Procambarus clarkii* among three populations

持7.0~8.5^[11]。本研究在克氏原螯虾繁殖期(2024年9月至2025年3月)对3个群体的养殖水体进行了持续监测,各项水质参数均符合克氏原螯虾生长繁殖的适宜范围。选育群体养殖水体的pH和外源引种群体养殖水体的pH显著高于自繁自养群体,但均处于7.0~8.5且上下浮动不超过0.5,不足以影响繁殖性能。除pH外3个群体养殖环境的其他参数均无显著差异。因此,本研究中影响繁殖性能差异的主要因素是不同的育种策略而非环境。

本研究发现,不同育种策略对克氏原螯虾繁殖性能的长期影响存在显著差异。采用群体选育策略最终形成的群体,其绝对抱卵量、相对抱卵量和抱卵率均显著优于外源引种群体和自繁自养群体($P<0.05$)。这得益于连续多世代高强度的群体选育,使与性腺发育、能量代谢和生殖调控相关的优良基因得以有效选择并保留^[27-29],这种基因富集过程显著增强了克氏原螯虾的个体规格、抱卵量以及繁殖同步性,与中华绒螯蟹^[30]、马氏珠母贝(*Pinctada fucata martensii*)^[31]、凡纳滨对虾^[32]等水产养殖品种的增产效果一致。外源引种作为一种缺乏科学规划的改良策略,最终形成的克氏原螯虾群体的绝对抱卵量和体质量显著高于自繁自养群体($P<0.05$),这表明外源引种策略在一定程度上缓解了种质退化问题,增加了种群的遗传异质性。然而,外源引种群体的相对抱卵量与自繁自养群体间差异并不显著,表明虽然引入了遗传背景不同的群体,但若外源种苗的遗传背景与本地种群的差异性并不足以产生优势,那么引入外源种苗对整体繁殖性能的提升作用相对有限,难以从根本上解决种质退化问题。因此,外源引种策略需要更科学的种源筛选以确保繁殖性能的有效提升。自繁自养作为一种被动维持的策略,最终形成的克氏原螯虾群体表现出最低的抱卵量 $[(190.54\pm 79.08)$ 粒/尾]和明显的小型化趋势[体质量 (15.62 ± 5.93) g],可能与长期近亲繁殖导致的遗传多样性下降有关,近亲繁殖会增加有害隐性基因的纯合几率,降低个体活力和适应性^[33],从而表现出生长速度减慢、上市规格变小以及个体抱卵量减少等不良特征。这一结果与Tropea等^[34]关于甲壳类近交衰退的研究结论一致。虽然“捕大留小”的自繁自养策略在短期内缓解了苗种短缺问题,但长期来看,自繁自养导致的种质退化已成为制约克氏原螯虾产业健康发展的因素。因此,打破近亲繁殖、科学系统地进行选育是实现克氏原螯虾种质持续改良的

根本途径。

3.2 表型特征对繁殖性能的调控作用

在甲壳动物中,表型特征与繁殖性能密切相关。陈静等^[4]分析了60尾抱卵虾的表型与抱卵量数据,发现头胸甲宽、体质量和尾扇长是影响克氏原螯虾抱卵量的主要性状。本研究中对166尾抱卵虾的表型与抱卵量数据进行相关性分析和多元回归分析,得出绝对抱卵量与体质量、体长、头胸甲长、头胸甲宽和螯足长的关系式模型拟合度为0.967,高于陈静等^[4]得出方程的拟合度(0.854),模型预测准确率得到提升。但本研究得出的头胸甲宽和体质量是显著影响繁殖性能的表型这一结果与陈静等^[4]研究一致。

本研究还发现体质量 ≥ 40 g的克氏原螯虾表现出更高的抱卵量 $[(677.50\sim 821.36)$ 粒/尾]和稳定的孵化率 $(54.57\%\sim 54.84\%)$,这与红螯螯虾^[19]、三疣梭子蟹(*Portunus trituberculatus*)^[35]等甲壳动物中较大体型个体具有更高繁殖能力的报道一致,表明较大体型的个体优先将能量投入繁殖而非生长,符合克氏原螯虾作为季节性繁殖物种的特性。但30~40g组的孵化率最低(44.71%),可能反映了中等规格克氏原螯虾在繁殖过程中资源分配的不平衡,该规格虾优先将能量满足自身生长需求,而非胚胎发育^[36]。此外,抱卵过多也可能导致胚胎竞争加剧,进而降低孵化率。

SEM模型进一步揭示了头胸甲宽、体质量、卵粒总质量及绝对抱卵量之间存在的链式调控关系。模型显示,头胸甲宽主要通过促进体质量增长,间接提升卵粒总质量,从而逐级增强克氏原螯虾的繁殖性能(图3)。头胸甲宽度的增加可能为卵巢发育提供了更大的空间,而体质量增加则积累了更丰富的营养储备,为卵粒的形成和发育提供了充足的物质基础^[37-38]。头胸甲宽对绝对抱卵量具有最大的标准化路径系数(0.542),表明头胸甲宽是影响克氏原螯虾繁殖性能最关键的表型。对比3个群体克氏原螯虾头胸甲的宽度,选育群体显著高于自繁自养群体与外源引种群体,表明头胸甲宽是群体选育策略能够成功提升繁殖性能的关键表型特征。

综上,本研究通过比较和分析3个育种策略形成的克氏原螯虾种质群体的繁殖性能,发现自繁自养群体的繁殖性能最低,存在明显的种质退化。外源引种策略虽有一定缓解,但效果有限。群体选育策略可显著提升克氏原螯虾繁殖性能。此外,头胸甲宽是群体选育提升繁殖性能的关键表型,头胸甲宽

的增加促进体质量增长和卵粒总质量提升,逐级促进抱卵量的增加。未来研究可在此基础上,进一步结合基因组学工具,挖掘调控头胸甲宽等重要性状的分子标记,以期发展更高效的分子标记辅助选择技术,从而加速克氏原螯虾的遗传改良进程。

参考文献 References

- [1] LI Y H, GUO X W, CAO X J, et al. Population genetic structure and post-establishment dispersal patterns of the red swamp crayfish *Procambarus clarkii* in China [J/OL]. PLoS One, 2012, 7 (7) : e40652 [2025-04-13]. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0040652>.
- [2] 全国水产技术推广总站, 中国水产学会. 中国小龙虾产业发展报告(2024) [J]. 中国水产, 2024 (7) : 14-20. National Fisheries Technology Extension Station, China Fisheries Society. China crayfish industry development report (2024) [J]. China fisheries, 2024 (7) : 14-20 (in Chinese).
- [3] 夏爱军, 庞璐, 严维辉, 等. 雌性克氏原螯虾性腺发育及相关系数的周年动态研究 [J]. 淡水渔业, 2008, 38 (4) : 12-15. XIA A J, PANG L, YAN W H, et al. Study on the mathematic model of gonad development and annual changes of relative coefficients of female *Procambarus clarkii* [J]. Freshwater fisheries, 2008, 38 (4) : 12-15 (in Chinese with English abstract).
- [4] 陈静, 何吉祥, 黄龙, 等. 克氏原螯虾形态性状、体质量与怀卵量的通径分析 [J]. 南方农业, 2024, 18 (1) : 232-235. CHEN J, HE J X, HUANG L, et al. Path analysis of morphological traits, body weight and egg carrying capacity of *Procambarus clarkii* [J]. South China agriculture, 2024, 18 (1) : 232-235 (in Chinese with English abstract).
- [5] 任妮, 戴红君, 张铮铮, 等. 我国克氏原螯虾产业调查分析与对策建议 [J]. 江苏农业科学, 2021, 49 (19) : 241-246. REN N, DAI H J, ZHANG C C, et al. Investigation and analysis of China's crayfish industry and suggestions for development [J]. Jiangsu agricultural sciences, 2021, 49 (19) : 241-246 (in Chinese with English abstract).
- [6] 刘小宇, 熊礼静, 彭波, 等. 14个克氏原螯虾养殖群体遗传多样性分析 [J]. 水产科学, 2023, 42 (3) : 457-465. LIU X Y, XIONG L J, PENG B, et al. Genetic diversity analysis of 14 cultured populations of red swamp crayfish *Procambarus clarkii* in China [J]. Fisheries science, 2023, 42 (3) : 457-465 (in Chinese with English abstract).
- [7] ZHANG J L, LIAO M C, WANG J H, et al. Development of microsatellite markers and comprehensive assessment on genetic variation of the red swamp crayfish (*Procambarus clarkii*) in Hubei Province, China [J]. Aquaculture international, 2024, 32 (4) : 5067-5083.
- [8] 王长忠, 李忠, 梁宏伟, 等. 长江下游地区4个克氏原螯虾群体的遗传多样性分析 [J]. 生物多样性, 2009, 17 (5) : 518-523. WANG C Z, LI Z, LIANG H W, et al. Genetic diversity in four *Procambarus clarkii* populations in the lower reaches of the Yangtze River [J]. Biodiversity science, 2009, 17 (5) : 518-523 (in Chinese with English abstract).
- [9] 龚世园, 吕建林, 孙瑞杰, 等. 克氏原螯虾繁殖生物学研究 [J]. 淡水渔业, 2008, 38 (6) : 23-25. GONG S Y, LÜ J L, SUN R J, et al. Study on reproductive biology of *Procambarus clarkii* [J]. Freshwater fisheries, 2008, 38 (6) : 23-25 (in Chinese with English abstract).
- [10] 曹烈, 杜时强, 徐金根, 等. 4个不同水系克氏原螯虾繁殖与养殖性能对比 [J]. 江西水产科技, 2023 (4) : 6-11. CAO L, DU S Q, XU J G, et al. Comparison of reproduction and culture performance of *Procambarus clarkii* in four different water systems [J]. Jiangxi fishery science and technology, 2023 (4) : 6-11 (in Chinese).
- [11] JIN S Y, JACQUIN L, HUANG F, et al. Optimizing reproductive performance and embryonic development of red swamp crayfish *Procambarus clarkii* by manipulating water temperature [J]. Aquaculture, 2019, 510 : 32-42.
- [12] CARMONA-OSALDE C, RODRIGUEZ-SERNA M, OLVERA-NOVOA M A, et al. Gonadal development, spawning, growth and survival of the crayfish *Procambarus llamasii* at three different water temperatures [J]. Aquaculture, 2004, 232 (1/2/3/4) : 305-316.
- [13] 刘永鑫, 张殿福, 陶忠虎, 等. 温度对克氏原螯虾胚胎和幼体发育的影响 [J]. 华中农业大学学报, 2021, 40 (5) : 146-153. LIU Y X, ZHANG D F, TAO Z H, et al. Effects of temperature on embryonic and larval development of *Procambarus clarkii* [J]. Journal of Huazhong Agricultural University, 2021, 40 (5) : 146-153 (in Chinese with English abstract).
- [14] YU J X, XIONG M T, YE S W, et al. Effects of stocking density and artificial macrophyte shelter on survival, growth and molting of juvenile red swamp crayfish (*Procambarus clarkii*) under experimental conditions [J/OL]. Aquaculture, 2020, 521 : 735001 [2025-04-13]. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2020.735001>.
- [15] 宋光同, 丁凤琴, 陈静, 等. 亲虾规格、隐蔽物、光照度及密度对克氏原螯虾繁殖效果的影响 [J]. 水产科学, 2012, 31 (9) : 549-553. SONG G T, DING F Q, CHEN J, et al. Effects of broodstock sizes, shelter, illumination and stocking density on breeding in red swamp crayfish *Procambarus clarkii* [J]. Fisheries science, 2012, 31 (9) : 549-553 (in Chinese with English abstract).
- [16] 许荟, 许志强, 唐建清, 等. 干旱胁迫对克氏原螯虾亲虾生长、抗氧化能力及生殖相关指标的影响 [J]. 江苏农业科学, 2022, 50 (6) : 143-148. XU H, XU Z Q, TANG J Q, et al. Impacts of drought stress on growth, antioxidant capacity and reproduction-related indicators of parent crayfish *Procambarus clarkia* [J]. Jiangsu agricultural sciences, 2022, 50 (6) : 143-148 (in Chinese with English abstract).
- [17] 李庭古. 盐度对克氏原螯虾孵化率的影响 [J]. 水产科学, 2009, 28 (12) : 789-791. LI T G. The effects of salinity on embryonic development of crayfish *Procambarus clarkii* [J]. Fish-

- eries science, 2009, 28(12): 789-791 (in Chinese with English abstract).
- [18] 张金刚, 吴怡迪, 郭红会, 等. 中华绒螯蟹亲蟹群体形态性状对体质量的影响分析[J]. 海洋渔业, 2024, 46(6): 758-767. ZHANG J G, WU Y D, GUO H H, et al. Effects of morphological traits on body weight in parent population of *Eriocheir sinensis* [J]. Marine fisheries, 2024, 46(6): 758-767 (in Chinese with English abstract).
- [19] 李东宇, 潘志, 顾志峰, 等. 红螯螯虾形态性状、体质量与其抱卵性状的通径分析[J]. 海南热带海洋学院学报, 2022, 29(2): 1-7. LI D Y, PAN Z, GU Z F, et al. Path analysis of morphological traits, body weight and pleopodal egg traits of red-claw crayfish (*Cherax quadricarinatus*) [J]. Journal of Hainan Tropical Ocean University, 2022, 29(2): 1-7 (in Chinese with English abstract).
- [20] 殷乐, 姜晓东, 成永旭, 等. 超大规格中华绒螯蟹繁殖性能和育苗效果评价[J]. 上海海洋大学学报, 2024, 33(3): 606-614. YIN L, JIANG X D, CHENG Y X, et al. Evaluation on reproductive performance and breeding effect of super-sized Chinese mitten crab (*Eriocheir sinensis*) [J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2024, 33(3): 606-614 (in Chinese with English abstract).
- [21] TAN J, KONG J, CAO B X, et al. Genetic parameter estimation of reproductive traits of *Litopenaeus vannamei* [J]. Journal of Ocean University of China, 2017, 16(1): 161-167.
- [22] 王亚威, 姜晓东, 吴旭干, 等. 中华绒螯蟹二龄早熟和晚熟群体选育第三代在扣蟹阶段的养殖性能评价[J]. 上海海洋大学学报, 2016, 25(5): 668-674. WANG Y W, JIANG X D, WU X G, et al. The evaluation of culture performance of the second-year early-maturing and late-maturing strains of the third selective generation during the juvenile culture of Chinese mitten crab (*Eriocheir sinensis*) [J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2016, 25(5): 668-674 (in Chinese with English abstract).
- [23] 孔杰, 栾生, 谭建, 等. 对虾选择育种研究进展[J]. 中国海洋大学学报(自然科学版), 2020, 50(9): 81-97. KONG J, LUAN S, TAN J, et al. Progress of study on penaeid shrimp selective breeding [J]. Periodical of Ocean University of China, 2020, 50(9): 81-97 (in Chinese with English abstract).
- [24] VU N T, NGUYEN N H. Quantitative genetic changes in reproductive performance of giant freshwater prawn after 10 years of selection for increased growth rate [J]. Zuchthygiene, 2019, 54(2): 199-206.
- [25] REN S J, MATHER P B, PRENTIS P, et al. Quantitative genetic assessment of female reproductive traits in a domesticated Pacific white shrimp (*Penaeus vannamei*) line in China [J/OL]. Scientific reports, 2020, 10: 7840 [2025-04-13]. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-64597-x>.
- [26] 胡倩, 王齐帅, 黄瑾, 等. 基于形态性状和SSR标记的克氏原螯虾养殖群体遗传多样性分析[J]. 华中农业大学学报, 2024, 43(3): 258-266. HU Q, WANG Q S, HUANG J, et al. Genetic diversity analysis of farming *Procambarus clarkii* population based on morphology traits and SSR markers [J]. Journal of Huazhong Agricultural University, 2024, 43(3): 258-266 (in Chinese with English abstract).
- [27] YUAN J B, YU Y, ZHANG X J, et al. Recent advances in crustacean genomics and their potential application in aquaculture [J]. Aquaculture, 2023, 15(4): 1501-1521.
- [28] 庄振俊, 唐美君, 张冬冬, 等. 中华绒螯蟹“长荡湖1号”连续3个世代的遗传多样性分析[J]. 水生生物学报, 2023, 47(9): 1523-1533. ZHUANG Z J, TANG M J, ZHANG D D, et al. Genetic diversity of three consecutive generations of *Eriocheir sinensis* “Changdang Lake 1” [J]. Acta hydrobiologica sinica, 2023, 47(9): 1523-1533 (in Chinese with English abstract).
- [29] 彭敏, 陈慧芳, 李强勇, 等. 凡纳滨对虾连续3个世代选育群体的遗传多样性分析[J]. 南方农业学报, 2020, 51(6): 1442-1450. PENG M, CHEN H F, LI Q Y, et al. Genetic diversity of three consecutive generations of *Litopenaeus vannamei* [J]. Journal of southern agriculture, 2020, 51(6): 1442-1450 (in Chinese with English abstract).
- [30] 彭涛, 张冬冬, 姜晓东, 等. 中华绒螯蟹“长荡湖1号”奇数年群体选育第二代的生长性能和养殖效果评估[J]. 中国水产科学, 2023, 30(10): 1177-1187. PENG T, ZHANG D D, JIANG X D, et al. Evaluation of growth and culture performance of the second generation of Chinese mitten crab (*Eriocheir sinensis*) [J]. Journal of fishery sciences of China, 2023, 30(10): 1177-1187 (in Chinese with English abstract).
- [31] 陈琨, 张林浩, 姚子航, 等. 马氏珠母贝黑壳色选育系F5和对照群体生产性状的比较[J]. 中国水产科学, 2023, 30(11): 1293-1300. CHEN K, ZHANG L H, YAO Z H, et al. Comparison of production traits between the black shell color breeding line F5 and the control population of *Pinctada fucata martensii* [J]. Journal of fishery sciences of China, 2023, 30(11): 1293-1300 (in Chinese with English abstract).
- [32] 王伦, 王崇懿, 刘建勇, 等. 凡纳滨对虾多代选育群体生长和耐综合胁迫性状的配合力及杂种优势分析[J]. 海洋学报, 2022, 44(4): 65-73. WANG L, WANG C Y, LIU J Y, et al. Analysis of combining ability and heterosis of growth and comprehensive stress tolerance traits of *Litopenaeus vannamei* multi-generation breeding population [J]. Haiyang Xuebao, 2022, 44(4): 65-73 (in Chinese with English abstract).
- [33] LUO K, KONG J, LUAN S, et al. Effect of inbreeding on survival, WSSV tolerance and growth at the postlarval stage of experimental full-sibling inbred populations of the Chinese shrimp *Fenneropenaeus chinensis* [J]. Aquaculture, 2014, 420: 32-37.
- [34] TROPEA C, MARCIANO A, LÓPEZ GRECO L S. Brothers are better than nothing: first report of incestuous mating and inbreeding depression in a freshwater decapod crustacean [J/OL]. Zoology, 2022, 151: 125990 [2025-04-13]. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2021.125990>.
- [35] 王仁杰, 姜令绪, 李玉全. 三疣梭子蟹形态指标、体质量与抱

- 卵量的关系[J]. 江苏农业科学, 2011, 39(3): 300-302.
- WANG R J, JIANG L X, LI Y Q. Relationship between morphological indexes, body weight and egg-carrying capacity of swimming crab (*Portunus trituberculatus*) [J]. Jiangsu agricultural sciences, 2011, 39(3): 300-302 (in Chinese).
- [36] ATTARD J, HUDON C. Embryonic development and energetic investment in egg production in relation to size of female lobster (*Homarus americanus*) [J]. Canadian journal of fisheries and aquatic sciences, 1987, 44(6): 1157-1164.
- [37] AAQILLAH-AMR M A, HIDIR A, NOORDIYANA M N, et al. Morphological, biochemical and histological analysis of mud crab ovary and hepatopancreas at different stages of development [J]. Animal reproduction science, 2018, 195: 274-283.
- [38] FENG W P, ZHAO Z P, WANG J T, et al. Nutrient composition of ovary, hepatopancreas and muscle tissues in relation to ovarian development stage of female swimming crab, *Portunus trituberculatus* [J/OL]. Animals, 2023, 13(20): 3220 [2025-04-13]. <https://doi.org/10.3390/ani13203220>.

Effects of different breeding strategies on reproductive performance of *Procambarus clarkii*

HEI Chunyu¹, TAO Yang¹, GU Zemao^{1,2}, JIANG Jinshan³, YU Yang⁴

1. College of Fisheries/Shuangshui Shuanglü Institute, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China;

2. Hubei Hongshan Laboratory, Wuhan 430070, China;

3. Jingmen (China Agricultural Valley) Agricultural Science Research Institute, Jingmen 448000, China;

4. Hubei Province Crayfish Industry Technology Research Institute Co., Ltd, Qianjiang 433100, China

Abstract To screen effective breeding strategies for *Procambarus clarkii* and address the shortage of high-quality seedlings, this study compared the reproductive performance of germplasm populations formed through self-rearing, external introduction, and selective breeding. Additionally, and using regression analysis and structural equation modeling (SEM) were employed to elucidate the key phenotypic traits and their pathways influencing reproductive performance. The results showed that *P. clarkii* from the selectively bred population exhibited significantly higher absolute fecundity [(621.35 ± 173.43) eggs/female], relative fecundity [(15.53 ± 2.57) eggs/g], total egg mass [(4.31 ± 1.53) g], and egg-carrying rate (94.7%) compared to individuals from the introduced population [(374.35 ± 85.75) eggs/female, (13.15 ± 2.42) eggs/g, (3.36 ± 0.82) g, 71.7%; $P < 0.05$] and the self-reared population [(190.54 ± 79.08) eggs/female, (12.30 ± 3.11) eggs/g, (1.44 ± 0.67) g, 52%; $P < 0.01$]. The absolute fecundity of the introduced population was significantly higher than that of the self-reared population ($P < 0.05$), but there was no significant difference in their relative fecundity. SEM analysis revealed that the standardized path coefficient from carapace width to absolute fecundity (0.542) was higher than those from body weight (0.451) and total egg mass (0.387), indicating that carapace width is the most critical phenotypic trait influencing absolute fecundity. Carapace width indirectly enhanced absolute fecundity by influencing both body weight and total egg mass, with the model showing a good fit (CFI=0.918, GFI=0.917, RMSEA=0.056). Furthermore, the carapace width of the selectively bred population [(2.52 ± 0.19) cm] was significantly greater than that of the introduced population [(2.39 ± 0.13) cm, $P < 0.001$] and the self-reared population [(1.91 ± 0.31) cm, $P < 0.001$]. These results indicate that selective breeding is an effective strategy for enhancing the reproductive performance of *P. clarkii*, with carapace width being the key phenotypic trait responsible for this improvement.

Keywords *Procambarus clarkii*; selective breeding; carapace width; reproductive performance; structural equation modeling

(责任编辑:边书京)