



专 题

多倍体银鲫克隆多样性和双重生殖方式的遗传基础和育种应用

桂建芳, 周莉

中国科学院水生生物研究所, 淡水生态与生物技术国家重点实验室, 武汉 430072

E-mail: jfgui@ihb.ac.cn

收稿日期: 2009-10-12; 接受日期: 2009-12-02

国家重点基础研究发展计划(批准号: 2010CB126301)、国家自然科学基金(批准号: 30630050)、淡水生态与生物技术国家重点实验室(批准号: 2008FB007)和中国科学院水生生物研究所领域探索(批准号: 075A01)项目资助

摘要 单性物种一般是多倍体, 且通过单性生殖方式如雌核生殖、杂种生殖或孤雌生殖繁殖. 与其他单性和多倍体物种相比, 银鲫具有更高的倍性, 为六倍体. 它经历了几轮连续的基因组多倍化, 还经历了一次额外的、在较近年代发生的基因组复制事件. 更为重要的是, 银鲫已被证实同时存在雌核生殖和有性生殖双重生殖方式. 本文综述了银鲫的多倍化起源、克隆多样性和双重生殖方式的遗传基础, 概述了其新品种培育和有关其生殖与早期发育相关基因鉴定的研究进展. 已有实验证据表明, 银鲫正处于二倍化的进化轨道中. 作为一个新的进化发育(Evo-Devo)生物学模型, 重点论述了银鲫在重复基因的功能歧化和单性动物的有性起源和进化等方面的研究前景.

关键词银鲫
多倍化起源
克隆多样性
雌核生殖
有性生殖
双重生殖方式
品种培育

单性脊椎动物非常罕见^[1,2], 但自然界依然独立进化出多样的、彼此不相关的单性鱼类、两栖类或爬行类动物^[3]. 自从 1932 年发现第一个单性鱼亚马逊莫利(*Poecilia formosa*)后^[4], 至今已报道了大约 80 种全雌性的低等脊椎动物^[5]. 这些单性物种主要采用雌核生殖、杂种生殖或孤雌生殖的方式繁衍后代. 它们的进化途径是一个长期困惑进化遗传学家和生态学家的难题^[1-3,6-9]. 单性动物失去了遗传重组的机会, 加上有害突变的积累, 由于缪勒氏齿轮(Muller's ratchet)效应^[10,11], 一般被认为在生物演化历程中只能短期存在. 但事实上, 对单性脊椎动物的线粒体和核基因组序列的比较分析表明, 这些单性动物的进化历史要比理论预测的古老得多. 譬如, 大约在 2.4~5 百万年前, 单性蝶螈(*Ambystoma*)与其亲缘关系最

近的两性物种开始分歧^[12-14]. 它被认为是最古老的单性脊椎动物^[15]. mtDNA 序列分析显示, 行孤雌生殖的壁虎(*Heteronotia binoei*)具有两个截然不同的母系世系^[16], 它们的分歧时间大约在 50000~730000 年前^[17]. 行杂种生殖的花鲮(*Poeciliopsis*)可能已经繁衍了 100000 代以上^[18]; 行雌核生殖的亚马逊莫利可能产生于 280, 000 年前^[19,20]. 而单性的 *Phoxinus eos-neogaeus* 杂种鱼起源较晚(<50000 年前), 其发生的杂种起源事件可能正与发生在威斯康辛州最后一次更新世冰期的残遗物种相吻合^[21].

单性脊椎动物不仅具有较长的演化历史, 而且具有广泛的地理分布^[8,9,21], 因而引发了令多数遗传学家和进化学家常常提起并不断质疑的两个基本生物学问题: (1) 在如此长的演化历程中, 缺乏遗传重

英文版见: Gui J F, Zhou L. Genetic basis and breeding application on clonal diversity and dual reproduction modes in polyploid *Carassius auratus gibelio*. Sci China Life Sci, 2010, doi: 10.1007/s11427-010-0054-z

组和交换的单性动物是如何生存和进化的呢? (2) 单性动物又是如何找到其他有效的方法来克服遗传和生态进程中长期适合度降低的后果呢? 这一有害突变累积和演化长期性的矛盾非常突出, 引人关注, 但蕴含其中的机制仍有待被揭示^[22]。有趣的是, 一个独特的多倍体鱼银鲫(*Carassius auratus gibelio*), 它在上个世纪早期被发现可以通过雌核生殖繁衍后代^[23,24], 最近本实验室又通过人工繁育实验和分子标记分析证实其存在有性生殖^[25]。本文将回顾并讨论银鲫的多倍化起源、独特的双重生殖方式、调控机制、育种应用以及将来的研究前景。

1 银鲫的多倍化起源和基因组渗入

银鲫(*Carassius auratus gibelio*)为鲫(*Carassius auratus*)(包括家养金鱼)的一个亚种^[23,24]。最初鉴定有 150 多条染色体。由于其近缘种金鱼具有 100 条染色体, 因此研究人员认为银鲫为多倍化起源。在金鱼的进化历程中已被证实发生了四倍化事件^[26], 因此银鲫应为超三倍体或进化的六倍体^[27]。银鲫的不同克隆具有不同的核型。从天然种群中选择出的不同克隆, 有的具有 156 条染色体, 有的具有 162 条染色体。而且, 本研究从人工操作或不同克隆间的交配实验中观察到银鲫中存在基因组重新配置、染色体或染色体片段渗入的现象^[27,28]。最近, 本实验室以 5S rDNA 为探针进行的荧光原位杂交实验和单个染色体的描绘实验均证实了银鲫的三倍体起源^[29]。但由于染色体众多, 而且形态相似, 运用传统的方法无法将银鲫同源染色体区分开来, 因此银鲫的核型仍然按二倍体进行排列^[27]。

在包括银鲫的一些雌核发育鱼类中, 均报道过存在基因组或亚基因组渗入现象^[7,30-32]。本实验室从红鲤精子激活的银鲫雌核发育后代中发现了极少数具有 212 条染色体的特殊个体。为了进一步鉴定和证实这些异源多倍体的基因组结构, 分别用 DIG 或 Biotin 标记鲤鱼或银鲫的总基因组 DNA, 并进行基因组原位杂交实验, 这样非常容易区分和鉴别异源多倍体中期分裂相中父母本的染色体。同时进行了 45S rDNA 在中期染色体上的定位分析, 结果进一步证实了一个额外的 45S rDNA 阳性的染色体来源于父本鲤鱼的单倍体基因组, 而其余的 45S rDNA 阳性的染色体来源于母本银鲫的基因组。这些观察表明, 该异源

多倍体确实包含银鲫的全部染色体和鲤鱼的一套染色体^[33]。

2 银鲫的克隆多样性和广泛的地理分布

银鲫广泛分布于从北欧至亚洲各地。但由于鲫的分类地位以及形态分类仍存在较多争议, 因此最初仅在中国^[27]和俄罗斯^[23]有关于银鲫的确凿报道。最近, 同时运用细胞遗传学和分子生物学技术, 多倍体银鲫已在英国^[34]、意大利^[34]、德国^[34]、匈牙利^[35]、希腊^[36]、捷克^[37,38]和哈萨克斯坦^[39]等欧亚大陆的多个国家被广泛报道。

近 10 多年来, 本实验室通过形态学表型^[40]、同工酶标记^[41]、组织移植分析^[42]、血清转铁蛋白表型^[43]、RAPD 和 SCAR 标记^[44,45]、微卫星 DNA 标记^[46]、转铁蛋白等位基因多态性^[47-49]以及 mtDNA 控制区序列^[49]等分析从我国银鲫天然种群中连续鉴别出众多不同的克隆。更为重要的是, 本实验室分离鉴定了一批特异于不同克隆的分子标记, 并从中选择更好的品系用于银鲫的养殖实践^[46,49]。而且, 建立了分别来源于中国方正、淇河、彭泽和武汉银鲫原(良)种场的重要养殖银鲫品系的谱系关系。作为一个新的养殖对象, 银鲫在我国已经养殖了 30 多年, 现在其每年的养殖产量已增长到大约 200 万吨^[50]。

3 独特的雌核生殖和有性生殖双重生殖方式

与其他全雌性的雌核生殖脊椎动物相比^[1,51], 银鲫更为有趣和独特。在其天然种群中, 存在少量(大约 5%~20%)、但又极其重要的雄性成员。这些雄性个体具有与雌性个体相同的遗传背景^[24,50]。然而, 用其他鱼类物种的异源精子激活卵子和胚胎发育的雌核生殖已经被证实, 且其繁殖的异育银鲫已被广泛用于养殖。

那么, 为什么银鲫天然种群中存在雄性个体? 这些雄性个体对种群的贡献是什么? 为了回答这些问题, 我们首先进行了不同克隆间的人工繁育实验, 并且通过细胞遗传学观察和分子标记分析获得了交配后代遗传重组的证据。而且, 通过比较分析 10 个转铁蛋白等位基因的编码区序列进一步证实了重组的发生, 共检测到了 26 个重组事件。通过扫描和信息位点分析还鉴定出部分嵌合序列和转换点^[47]。由

此发现, 银鲫具有雌核生殖和有性生殖双重生殖方式. 如图 1 所示, 当银鲫的卵子与异源精子受精时, 卵子启动雌核发育, 产生与母本性状一致的全雌性后代; 而当银鲫的卵子与银鲫种群内天然存在的雄鱼同源精子受精时, 卵子采用有性生殖的方式产生遗传分化的雌性和雄性后代^[25,50].

4 新克隆产生和新品种培育

在发现银鲫双重生殖方式以及分子标记鉴定不同克隆的基础上^[43~49], 进行了大量不同克隆间的交配繁育实验^[25], 并从克隆D和克隆A繁育的有性后代中发现了少数具有明显优势性状的个体. 接着, 这些个体经过连续 6 代用兴国红鲤精子激活的雌核生殖方式繁衍了上亿后代用于养殖. 由此, 一个新的克隆被创造. 连续 3 年的生长对比实验和生长养殖数据表明, 与已推广的高体型异育银鲫相比, 新品种生长速

度快 13.7%~34.4%, 出肉率高 6%以上. 该新品种已被国家原良种委员会鉴定认可为水产养殖新品种, 命名为异育银鲫“中科 3 号”, 适宜在全国范围内的各种可控水体内存养.

5 银鲫生殖和早期胚胎发育相关基因的鉴定

由于其多倍体背景和双重生殖方式, 银鲫被认为是研究进化发育生物学(Evo-Devo)的潜在模型生物. 本研究组从中鉴定了一批与生殖和早期发育相关的重要基因, 特别是调控卵子成熟、受精和早期发育的基因, 并对部分基因进行了功能分析. 譬如, Xie 等人^[52]运用抑制性差减杂交技术, 从银鲫和两性鲫鱼完全长成的卵母细胞中鉴定出几个差异表达的基因, 进一步分析表明在卵子成熟过程中, 两种鲫的 *cyclin A2* 基因的表达谱不同^[53]. Dong 等人^[54]从银鲫成熟卵子中纯化了一个依赖 Ca^{2+} 的 C-型凝集素, 发

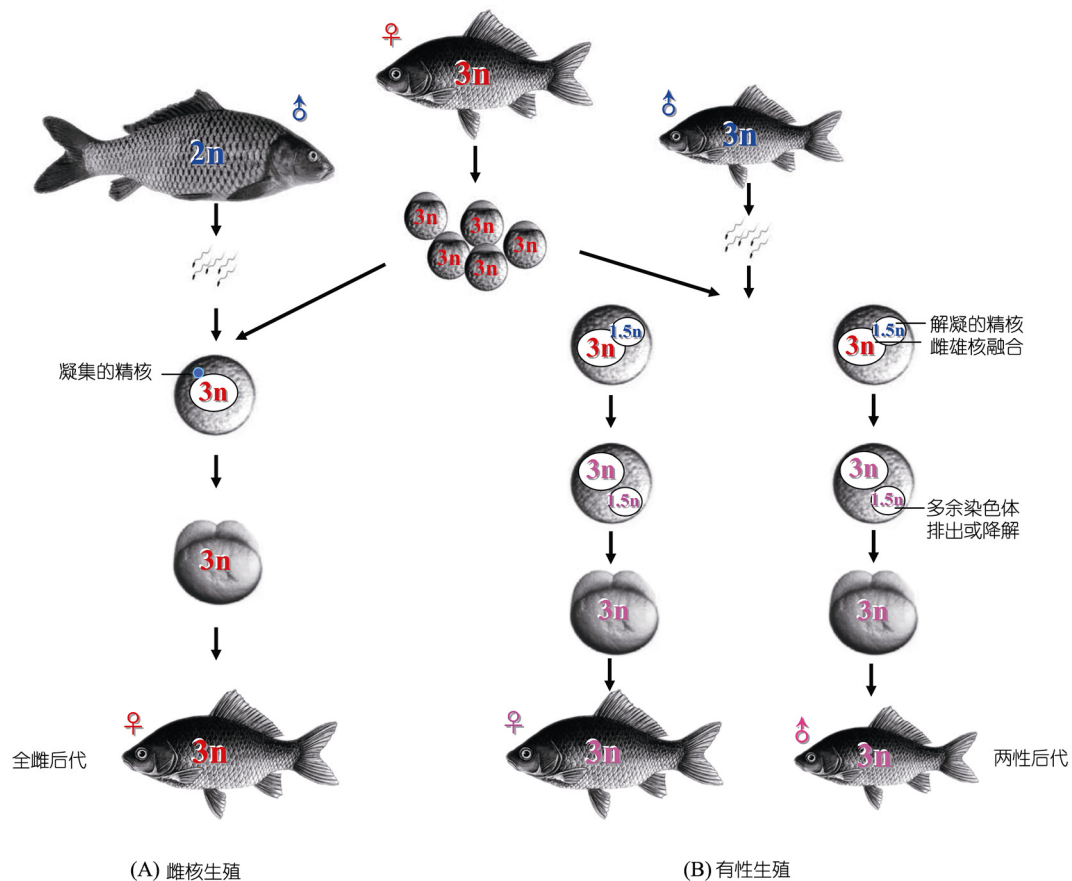


图 1 银鲫雌核生殖和有性生殖双重生殖方式示意图

现该凝集素与皮质颗粒共定位, 在卵子成熟和受精过程中发生转位和释放. Chen和Gui^[55]鉴定了一个卵巢特异的C1q-like因子, 接着Mei等人^[56]进一步发现银鲫的*C1q-like*基因是皮层颗粒的组成成分之一, 与卵母细胞成熟以及排卵过程中滤泡细胞的凋亡相关. 这些发现及其他的一些观察表明, 在脊椎动物的卵巢中同样也表达了一些先天性免疫因子^[57]. 而且, Mei等人^[58]对*C1q-like*的功能分析揭示斑马鱼C1q-like能抑制p53 依赖的细胞凋亡, 以及调控胚胎发育过程中正常的造血发生. 最近, Wu等人^[59]鉴定了一个新的鱼类卵母细胞特异的核心组蛋白H2A变体, 并采用FRAP方法分析了它修饰染色质的能力. 他们还从银鲫和两性鲫鱼中克隆鉴定了nucleophosmin/nucleoplasmin的同源基因, 通过免疫耗竭和体外精子解凝聚实验提供了nucleophosmin和nucleoplasmin功能共性的新证据^[60].

同时, Xu等人^[61]调查了生殖质标记基因*vasa* 的RNA和蛋白在银鲫精子发生和卵子发生过程中的表达谱; Li等人^[62]进一步发现*vasa*是青鳞原始生殖细胞迁移所必需的, 而不是原始生殖细胞存活所必需的. 最近, Peng等人^[63]从银鲫中克隆了*Dazl*的同源基因, 分析了它的基因组结构和进化保守性, 观察到*Dazl*在包括原始生殖细胞形成、卵原细胞分化、卵子发育和胚胎发育在内的整个银鲫种系发育和生殖细胞特化过程中持续存在并呈动态变化. 与其他有关有性生殖物种*Dazl*蛋白的报道相比, 这种雌核发育银鲫*Dazl*蛋白在生殖质中持续分布是首次报道, 可能对脊椎动物的性别进化具有重要启示. 重要的是, 一个最先在小鼠中鉴定的卵胚转换因子*Spindlin*^[64,65]也被本实验室在银鲫中克隆和鉴定, 且也观察到它是卵巢特异表达的, 并与 β -tubulin相互作用^[66].

6 展望

多倍化事件独立地发生在包括鲤科、齿鲤科、亚口科和鲑科等不同的硬骨鱼谱系中^[67,68]. 特别是在鲤科、亚口科和鲑科中, 多倍体鱼已经越过了多倍体不稳定的瓶颈, 实现了二倍化^[50,68-70]. 由于获得了额外的重复基因, 多倍化被认为为基因功能歧化和功能创新提供了原始材料, 因此是一种重要的进化动力^[71-73].

相对于二倍化的四倍体鲤科鱼类, 银鲫具有更

高的倍性, 为六倍体^[27,50]. 与其他多倍体脊椎动物相比, 银鲫经历了几轮连续的基因组多倍化, 还经历了一次额外的、在较近年代发生的基因组复制事件. 它具有多个基因组, 因而表现出其起源的遗传记号^[67,74]. 而且, 由于银鲫中存在基因组或亚基因组渗入现象, 以及通过人工操作可获得整入有额外基因组或染色体的异源多倍体^[28,31,33], 因此银鲫代表了一个正在进行中的多倍化事件. 这些证据表明银鲫可能是一个最年轻的多倍体^[33]. 因此, 银鲫与其人工异源多倍体一起, 提供了一个独特的极好的实例来追溯多倍化的活性作用和对环境的适应性.

如前所述, 银鲫在鲫和鲤的四倍化以及随后二倍化的基础上, 还经历了另外一次、在更近年代发生的基因组复制事件. 而且, 在银鲫中发现了染色体数目的不同以及核型的多样性, 这种多样性可能与随后的二倍化事件、生殖方式的多样性以及杂种起源有关^[27]. 也许, 银鲫正在进入二倍化进化轨道或者趋向于二倍化, 物种形成正在进行. 由于重复基因的潜在命运, 例如新功能化和亚功能化^[75-79], 点亮了物种形成和进化过程中长期歧化的分子机制, 所以这个相对较近年代形成的多倍体银鲫将可用于了解其形成过程中包括基因沉默和功能改变等相联系的事件和现象. 最近, 本实验室从银鲫中鉴定了一个鱼类特异的重复基因*dmrt2b*, 发现斑马鱼的*dmrt2b*基因除了参与维持躯体左右不对称的建立外, 还获得了一个新的歧异功能, 它通过Hedgehog信号通路参与体节发生过程^[80].

在银鲫中, 另一个特别重要和有趣的发现是其共存的雌核生殖和有性生殖双重生殖方式^[25,50]. 在无脊椎动物和脊椎动物中, 雌核生殖和其他单性生殖方式虽然常常与多倍化和杂交事件相连^[9,50], 但这一独特的双重生殖方式在脊椎动物中还是首次被发现. 通常, 多倍体必须突破关键的不育瓶颈. 由于减数分裂的障碍, 多倍体一般是通过雌核生殖、杂种生殖或孤雌生殖等单性生殖方式来达到可育^[50,72]. 银鲫独特的双重生殖方式可能是从完全单性生殖向有性生殖转化的一个实例^[25,34,50]. 最近, 在绿蟾蜍(*Bufo viridis*)^[81]和水蛙(*Pelophylax esculentus*)^[82]这两种三倍体蛙中也揭示出有性生殖的直接证据. 因此, 银鲫雌核生殖和有性生殖共存的双重生殖方式为了解有性起源和性别决定机制提供了一个特殊事例. 有趣

的是, 本研究组最近从银鲫一个克隆的雌核生殖后代中发现了一个高达 97.2%雄性的偏雄突变家系, 并从该突变家系中分离鉴定出一个雄性特异的DNA片

段^[83]. 这个新的发现将有助于进一步挖掘性别决定基因, 并对研究脊椎动物的性别起源和进化具有重要意义.

参考文献

- Vrijenhoek R C. Unisexual fish: model systems for studying ecology and evolution. *Annu. Rev Ecol Syst*, 1994, 25: 71—96[DOI]
- Schlupp I. The evolutionary ecology of gynogenesis. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 2005, 36: 399—417[DOI]
- 桂建芳. 单性脊椎动物的进化遗传学. *自然杂志*, 1989, 12: 116—121
- Hubbs C L, Hubbs L C. Apparent parthenogenesis in nature, in a form of fish of hybrid origin. *Science*, 1932, 76: 628—630[DOI]
- Vrijenhoek R C, Dawley R M, Cole C J, et al. A list of known unisexual vertebrates. *Evolution and Ecology of Unisexual Vertebrates*. In: Dawley R M, Bogard J P, eds. Albany: New York State Museum, 1989. 19—23
- Crow J F, Kimura M. Evolution in sexual and asexual populations. *Am Nat*, 1965, 99: 439—450[DOI]
- Schartl M, Nanda I, Schlupp I, et al. Incorporation of subgenomic amounts of DNA as compensation for mutational load in a gynogenetic fish. *Nature*, 1995, 373: 68—71[DOI]
- Kearney M. Hybridization, glaciation and geographical parthenogenesis. *Trends Ecol Evol*, 2005, 20: 495—502[DOI]
- Lampert K P, Schartl M. The origin and evolution of a unisexual hybrid: *Poecilia formosa*. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 2008, 363: 2901—2909[DOI]
- Muller H J. The relation of recombination to mutational advance. *Mutat Res*, 1964, 1: 2—9
- Crow J F. The odds of losing at genetic roulette. *Nature*, 1999, 397: 293—294[DOI]
- Spolsky C M, Phillips CA, Uzzell T. Antiquity of clonal salamander lineages revealed by mitochondrial DNA. *Nature*, 1992, 356: 706—708[DOI]
- Hedges S B, Bogard J P, Maxson LR. Ancestry of unisexual salamanders. *Nature*, 1992, 356: 708—710[DOI]
- Bogart J P, Bi K, Fu J, et al. Unisexual salamanders (genus *Ambystoma*) present a new reproductive mode for eukaryotes. *Genome*, 2007, 50: 119—136[DOI]
- Normark B B, Judson O P, Moran N A. Genomic signatures of ancient asexual lineages. *Biol J Linn Soc*, 2003, 79: 69—84[DOI]
- Moritz C, Heideman A. The origin and evolution of parthenogenesis in *Heteronotia binoei* (Gekkonidae): reciprocal origins and diverse mitochondrial DNA in western populations. *Syst Biol*, 1993, 42: 293—306
- Kearney M, Blacket M J, Strasburg J L, et al. Waves of parthenogenesis in the desert: evidence of the parallel loss of sex in a grasshopper and a gecko from Australia. *Mol Ecol*, 2006, 15: 1743—1748[DOI]
- Quattro J M, Avise J C, Vrijenhoek R C. An ancient clinal lineage in the fish genus *Poeciliopsis* (Atheriniformes: Poeciliidae). *Proc Natl Acad Sci USA*, 1992, 89: 348—352[DOI]
- Schartl M, Wilde B, Schlupp I, et al. Evolutionary origin of a parthenoform, the Amazon molly *Poecilia formosa*, on the basis of a molecular genealogy. *Evolution*, 1995, 49: 827—835[DOI]
- Meyer M M, Salzburger W, Schartl M. Hybrid origin of a swordtail species (*Teleostei: Xiphophorus clemenciae*) driven by sexual selection. *Mol Ecol*, 2006, 15: 721—730[DOI]
- Angers B, Schlosser I J. The origin of Phoxinus eos-neogaeus unisexual hybrids. *Mol Ecol*, 2007, 16: 4562—4571[DOI]
- Maynard Smith J. Age and the unisexual lineage. *Nature*, 1992, 356: 661—662[DOI]
- Cherfas N B. Gynogenesis in fishes. *Genetic Bases of Fish Selection*. In: Kirpichnikov V S, ed. Berlin: Springer-Verlag, 1981. 255—273
- 蒋一珪, 梁绍昌, 陈本德, 等. 异源精子在银鲫雌核发育子代中的生物学效应. *水生生物学报*, 1983, 8: 1—13
- Zhou L, Wang Y, Gui J F. Genetic evidence for gonochoristic reproduction in gynogenetic silver crucian carp (*Carassius auratus gibelio* Bloch) as revealed by RAPD assays. *J Mol Evol*, 2000, 51: 498—506
- Ohno S, Muramoto J, Christian L. Diploid-tetraploid relationship among Old-World members of fish family *Cyprinidae*. *Chromosoma*, 1967, 23: 1—9[DOI]
- Zhou L, Gui J F. Karyotypic diversity in polyploid gibel carp, *Carassius auratus gibelio* Bloch. *Genetica*, 2002, 115: 223—232[DOI]
- Yi M S, Li Y Q, Liu J D, et al. Molecular cytogenetic detection of paternal chromosome fragments in allogynogenetic gibel carp, *Carassius auratus gibelio* Bloch. *Chromosome Research*, 2003, 11: 665—671[DOI]
- Zhu H P, Ma D M, Gui J F. Triploid origin of the gibel carp as revealed by 5S rDNA localization and chromosome painting. *Chromosome*

- Research, 2006, 14: 767—776[DOI]
- 30 Kobayashi H, Nakano K, Nakamura M. On the hybrids, 4n gimbuna (*C. auratus langsdorfii* × kinbuna (*C. auratus* subsp.) and their chromosome. Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries, 1977, 43: 31—37
- 31 Gui J F, Liang S C, Zhu L F, et al. Discovery of multiple tetraploids in artificially propagated populations of allogynogenetic silver crucian carp and their breeding potentialities. Chinese Science Bulletin, 1993, 38: 327—331
- 32 Quattro J M, Avise J C, Vrijenhoek R C. Mode of origin and sources of genotypic diversity in triploid gynogenetic fish clones (*Poeciliopsis*: Poeciliidae). Genetics, 1992, 130: 621—628
- 33 Zhu H P, Gui J F. Identification of genome organization in the unusual allotetraploid form of *Carassius auratus gibelio*. Aquaculture, 2007, 265: 109—117[DOI]
- 34 Hanfling H, Bolton P, Harley M, et al. A molecular approach to detect hybridisation between crucian carp (*Carassius carassius*) and non-indigenous carp species (*Carassius* spp. and *Cyprinus carpio*). Freshwater Biology, 2005, 50: 403—417[DOI]
- 35 Toth B, Varkonyi E, Hidast A, et al. Genetic analysis of offspring from intra- and interspecific crosses of *Carassius auratus gibelio* by chromosome and RAPD analysis. J Fish Biol, 2005, 66: 784—797[DOI]
- 36 Liouisia V, Liasko R, Koutrakis E, et al. Variation in clones of the sperm-dependent parthenogenetic *Carassius gibelio* (Bloch) in Lake Pamvotis (north-west Greece). J Fish Biol, 2008, 72: 310—314
- 37 Vetešník K, Papoušek I, Halačka K, et al. Morphometric and genetic analysis of *Carassius auratus* complex from an artificial wetland in Morava River floodplain, Czech Republic. Fisheries Sci, 2007, 73: 817—822[DOI]
- 38 Kalous L, Šlechtová V Jr, Bohlen J, et al. First European record of *Carassius langsdorfii* from the Elbe Basin. J Fish Biol, 2007, 70: 132—138[DOI]
- 39 Sakai K, Iguchi K, Yamazaki Y, et al. Morphological and mtDNA sequence studies on three crucian carps (*Carassius*: Cyprinidae) including a new stock from the Ob River system, Kazakhstan. J Fish Biol, 2009, 74: 1756—1773[DOI]
- 40 朱蓝菲, 蒋一珪. 银鲫不同雌核发育系的生物学特性比较研究. 水生生物学报, 1993, 17: 112—120
- 41 朱蓝菲, 蒋一珪. 银鲫种内的遗传标记及其在选种中的应. 水生生物学报, 1987, 12: 105—111
- 42 朱蓝菲. 组织移植对银鲫不同雌核发育系的遗传监测. 水生生物学报, 1990, 14: 16—21
- 43 Yang L, Yang S T, Wei X H, et al. Genetic diversity among different clones of the gynogenetic silver crucian carp, *Carassius auratus gibelio*, revealed by transferrin and isozyme markers. Biochem Genet, 2001, 39: 214—225
- 44 Zhou L, Wang Y, Gui J F. Analysis of genetic heterogeneity among five gynogenetic clones of silver crucian carp, *Carassius auratus gibelio* Bloch, based on detection of RAPD molecular markers. Cytogenet Cell Genet, 2000, 88: 129—133
- 45 Zhou L, Wang Y, Gui J F. Molecular analysis of silver crucian carp (*Carassius auratus gibelio* Bloch) clones by SCAR markers. Aquaculture, 2001, 201: 219—228[DOI]
- 46 Guo W, Gui J F. Microsatellite marker isolation and cultured strain identification in *Carassius auratus gibelio*. Aquaculture International, 2008, 16: 497—510[DOI]
- 47 Yang L, Gui J F. Positive selection on multiple antique allelic lineages of transferrin in the polyploid *Carassius auratus*. Mol Biol Evol, 2004, 21: 1264—1277[DOI]
- 48 Yang L, Zhou L, Gui J F. Molecular basis of transferrin polymorphism in goldfish (*Carassius auratus*). Genetica, 2004, 121: 303—313[DOI]
- 49 Li F B, Gui J F. Clonal diversity and genealogical relationships of gibel carp in four hatcheries. Animal Genetics, 2008, 39: 28—33[DOI]
- 50 桂建芳. 鱼类性别和生殖的遗传基础及其人工控制. 北京: 科学出版社, 2007
- 51 Ryskov A P. Genetically unstable microsatellite-containing loci and genome diversity in clonally reproduced unisexual vertebrates. Int Rev Cell Mol Biol, 2008, 270: 319—349[DOI]
- 52 Xie J, Wen J J, Chen B, et al. Differential gene expression in fully-grown oocytes between gynogenetic and gonochoristic crucian carps. Gene, 2001, 271: 109—116[DOI]
- 53 Xie J, Wen J J, Yang Z A, et al. Cyclin A2 is differentially expressed during oocyte maturation between gynogenetic silver crucian carp and gonochoristic color crucian carp. J Exp Zool, 2003, 295: 1—16[DOI]
- 54 Dong C H, Yang S T, Yang Z A, et al. A C-type lectin associated and translocated with cortical granules during oocyte maturation and egg fertilization in fish. Dev Biol, 2004, 265: 341—354
- 55 Chen B, Gui J F. Identification of a novel C1q family member in color crucian carp (*Carassius auratus*) ovary. Comp Biochem Phys B, 2004, 138: 285—293[DOI]
- 56 Mei J, Chen B, Yue H M, et al. Identification of a C1q family member associated with cortical granules and follicular cell apoptosis in

- Carassius auratus gibelio*. Mol Cell Endocrinol, 2008, 289: 67—76[DOI]
- 57 Richards J S, Liu Z, Shimada M. Immune-like mechanisms in ovulation. Trends Endocrinol Metab, 2008, 19: 191—196[DOI]
- 58 Mei J, Zhang QY, Li Z, et al. *Clq-like* inhibits *p53*-mediated apoptosis and controls normal hematopoiesis during zebrafish embryogenesis. Devel Biol, 2008, 319: 273—284[DOI]
- 59 Wu N, Yue H M, Chen B, et al. Histone H2A has a novel variant in fish oocytes. Biol Reproduction, 2009, 81: 275—283[DOI]
- 60 Wu N, Li C J, Gu, J F. Molecular characterization and functional commonality of nucleophosmin/nucleoplasmin in two cyprinid fish. Biochem Genetics, 2009, 47: 749—762[DOI]
- 61 Xu H Y, Gui J F, Hong Y H. Differential expression of *vasa* RNA and protein during spermatogenesis and oogenesis in the gibel carp (*Carassius auratus gibelio*), a bisexually and gynogenetically reproducing vertebrate. Dev Dynamics, 2005, 233: 872—882[DOI]
- 62 Li M Y, Hong N, Xu H Y, et al. Medaka *vasa* is required for migration but not survival of primordial germ cells. Mech Dev, 2009, 126: 366—381[DOI]
- 63 Peng J X, Xie J L, Zhou L, et al. Evolutionary conservation of *Dazl* genomic organization and its continuous and dynamic distribution throughout germline development in gynogenetic gibel carp. J Exp Zool Part B, 2009, 312B: 855—871[DOI]
- 64 Oh B, Hwang S Y, Solter D, et al. Spindlin, a major maternal transcript expressed in the mouse during the transition from oocyte to embryo. Development, 1997, 124: 493—503
- 65 Oh B, Hwang S, McLaughlin J, et al. Timely translation during the mouse oocyte-to-embryo transition. Development, 2000, 127: 3795—3803
- 66 Wang X L, Sun M, Mei J, et al. Identification of a Spindlin homolog in gibel carp (*Carassius auratus gibelio*). Comp Biochem Physiol B Biochem Mol Biol, 2005, 141: 159—167[DOI]
- 67 Otto S P, Whitton J. Polyploid incidence and evolution. Annu Rev Gene, 2000, 34: 401—437[DOI]
- 68 Venkatesh B. Evolution and diversity of fish genomes. Curr Opin Genet Dev, 2003, 13: 588—592[DOI]
- 69 Allendorf F W, Thorgaard G H. Tetraploidy and the evolution of Salmonid fishes. In *Evolutionary Genetics of Fishes*. Edited by Turner B J. New York: Plenum Press, 1984. 1—53
- 70 Ferris S D. Tetraploidy and the evolution of the catostomid fishes. Evolutionary Genetics of Fishes. Edited by Turner B J. New York: Plenum Press, 1984. 55—93
- 71 Soltis D E, Soltis P S. Polyploidy: recurrent formation and genome evolution. TREE, 1999, 14: 348—352
- 72 Comai L. The advantages and disadvantages of being polyploid. Nature Reviews Genetics, 2005, 6: 836—846[DOI]
- 73 Otto S P. The evolutionary consequences of polyploidy. Cell, 2007, 131: 452—462[DOI]
- 74 Vrijenhoek R C. Polyploid hybrids: multiple origins of a treefrog species. Curr Biol, 2006, 16: R245—R247[DOI]
- 75 Postlethwait J, Amores A, Cresko W, et al. Subfunction partitioning, the teleost radiation and the annotation of the human genome. Trends Genet, 2004, 20: 481—490[DOI]
- 76 Taylor J S, Braasch I, Frickey T, et al. Genome duplication, a trait shared by 22000 species of ray-finned fish. Genome Res, 2003, 13: 382—390[DOI]
- 77 Zhang J. Evolution by gene duplication: an update Trends Ecol Evol, 2003, 18: 292—298[DOI]
- 78 He X, Zhang J. Rapid subfunctionalization accompanied by prolonged and substantial neofunctionalization in duplicate gene evolution. Genetics, 2005, 169: 1157—1164[DOI]
- 79 Conant G C, Wolfe K H. Turning a hobby into a job: how duplicated genes find new functions. Nat Rev Genet, 2008, 9: 938—950[DOI]
- 80 Liu S, Li Z, Gui J F. Fish-specific duplicated *dmrt2b* contributes to a divergent function through Hedgehog pathway and maintains left-right asymmetry establishment function. PLoS One, 2009, 4: e7261[DOI]
- 81 Stöck M, Lamatsch D K, Steinlein C, et al. A bisexually reproducing all-triploid vertebrate. Nat Genet, 2002, 30: 325—328[DOI]
- 82 Christiansen D G, Reyer H U. From clonal to sexual hybrids: genetic recombination via triploids in all-hybrid populations of water frogs. Evolution, 2009, 63: 1754—1768[DOI]
- 83 Wang D, Mao H L, Peng J X, et al. Discovery of a male-biased mutant family and identification of a male-specific SCAR marker in gynogenetic gibel carp *Carassius auratus gibelio*. Prog Nat Sci, 2009, 19: 1537—1544[DOI]