



评述

多倍体生物研究进展

宋灿, 刘少军*, 肖军, 何伟国, 周毅, 覃钦博, 张纯, 刘筠

湖南师范大学生命科学学院, 教育部蛋白质化学及鱼类发育生物学重点实验室, 长沙 410081

* 联系人, E-mail: lsj@hunnu.edu.cn

收稿日期: 2012-01-09; 接受日期: 2012-01-19

国家高技术研究发展计划(批准号: 2011AA100403)、国家自然科学基金重点项目(批准号: 30930071)、国家公益性行业科研专项资金(批准号: 200903046)、湖南省芙蓉学者特聘教授基金项目和博士点基金优先发展领域项目(批准号: 20114306130001)资助

摘要 多倍体是含有 3 套或 3 套以上完整染色体组的生物体, 在动植物中广泛存在, 是物种发生的一种重要方式. 近年来的动植物基因组测序结果及相关分子系统学、生物信息学的研究, 支持物种在演化过程中经历过全基因组复制的观点. 多倍体的稳定性依赖于其形成后发生的基因组快速重组和基因表达调控的变化; 多倍体的形成及其二倍体化过程是物种长期演化过程中的重要组成部分. 多倍体可通过多种方式形成, 其中, 通过远缘杂交形成能产生不减数配子的杂交生物体, 导致其后代染色体加倍, 是快速、高效的形成多倍体的途径之一. 可育多倍体的形成不仅促进了物种间的遗传物质交流, 丰富了物种多样性, 而且为多倍体育种奠定了基础. 对多倍体生物的研究不仅具有重要的理论意义, 而且有重要的应用价值. 动植物多倍体育种在生产上的应用带来了显著的经济效益和社会效益.

关键词多倍体
全基因组复制
二倍体化
远缘杂交
多倍体育种

多倍体是指含有 3 套或 3 套以上完整染色体组的生物体. 有研究表明, 所有的被子植物都是古老多倍体, 在其祖先世代中经历了一次或数次多倍化过程^[1]. 根据物种基因组大小与同工酶复杂性等指标, Ohno^[2]在 1970 年提出基因组复制假说, 认为脊椎动物辐射早期发生了两轮全基因组复制(whole genome duplication, WGD). 第一次复制发生在从早期的头索动物亚门到无颌脊椎动物的进化过程中, 而第二次复制是在盲鳗与七鳃鳗出现趋异进化后^[3]. *Hox* 基因及该基因簇的研究结果有力地支持了这一假说^[4], 人们在多种无脊椎动物和脊椎动物中都发现有 1:2 或 1:4 的 *Hox* 基因簇分布. 近年来, 脊椎动物基因组测序数据、物种间的基因家族对比、系统发生树构建和

遗传图谱定位等一系列研究, 提供了进一步的证据支持基因组复制假说^[5,6]. 另外, 有学者提出辐鳍鱼类在从四足类动物分离出来后又经历了一次鱼类特异的基因组复制(fish-specific genome duplication, FSGD)^[7-9]. 通过基因组复制形成的多倍体在基因组结构、基因调控及功能表达等方面发生改变, 并通过二倍体化和分化, 成为新二倍体或古老多倍体^[10-12]. 新二倍体和古老多倍体仍可以通过多种途径成为新多倍体, 从而进一步丰富了物种资源. 系统探讨并总结动植物多倍体类型、发生方式以及多倍化的遗传影响, 具有重要的理论价值和遗传育种的实际应用价值. 通过查阅大量文献, 并结合本实验室积累的多倍体鱼的研究, 本文对多倍体生物研究进展进行了阐述.

1 植物中的多倍体

1.1 各类群植物中多倍体的频率

植物中多倍体化现象普遍存在. 苔藓中的多倍体约占苔藓植物总种类的 53%, 如长尖匍灯藓 (*Plagiomnium medium*) 是一类异源四倍体^[13]. 蕨类植物中的多倍体频率高达 95%^[14]. 裸子植物中约 38% 的种类为多倍体, 如北美红杉 (*Sequoia sempervirens*) 是现存唯一的天然六倍体针叶树 ($2n=6X=66$), 也是世界上生长最快的树种之一^[15,16]. 其祖先经过一轮多倍化和一次杂交形成 AAB 型植物, 其后再次多倍化产生了现有的六倍体红杉. 另外, 在日本柳杉、柏树、赤松、云杉、落叶松中有三倍体或四倍体的物种.

对被子植物多倍体的研究相对较深入, 已经持续了一个多世纪. 早在 20 世纪初, 人们就发现拉克月见草 (*Oenothera lamarckiana*) 的一个突变型 *gigas* 是四倍体^[17]. 对植物中多倍体频率的估算, 做出了大量的尝试, 但仍很难证明其确切比例. 通过对染色体数目的研究, Grant^[14]认为被子植物祖先染色体数目在 7~9 的范围内, 单倍染色体数目 $n \geq 14$ 的开花植物都经历了多倍化, 推测 47% 的开花植物具多倍体起源; 58% 的单子叶植物和 43% 的双子叶植物是多倍体. Goldblatt^[18]则认为, 染色体数目在 9 或 10 以上的植物在其进化进程中历经多倍化, 他估算 70%~80% 的单子叶植物具多倍体起源; 使用同样的方法, Lewis^[19]认为 70%~80% 的双子叶植物是多倍体. Masterson^[20]则认为, 70% 的被子植物在其祖先世代中经历一次或多次多倍化. 近来的基因组分析数据表明, 在开花植物辐射前可能就已发生了多倍化事件, 从而 100% 的被子植物是古老多倍体^[1,21].

1.2 有关多倍体植物的分子生物学研究

从物种进化多样性速率的比较结果可知, 在禾本科、茄科、豆科、十字花科等被子植物中, 基因组加倍导致了物种数量剧增^[22]. 对 MADS-box 基因复制的研究及 MADS-box 蛋白中蛋白互作网络的分析^[23], 也支持在被子植物的早期经历过基因组加倍的假说. 通过计算一些较原始的被子植物所含表达序列标签 (expressed sequence tags, ESTs) 中复制基因对的同义替换率 (K_s)^[24], 发现在黄睡莲 (*Nuphar advena*, Nymphaeaceae)、鳄梨 (*Persea americana*, Lauraceae)、鹅掌楸 (*Liriodendron tulipifera*, Magnoliaceae)、马蹄香

(*Saruma henryi*, Aristolochiaceae) 等植物中发生过古老的基因组复制. Cui 等人^[25]也检测到, 在加州罂粟花 (*Eschscholzia californica*, Papaveraceae)、菖蒲 (*Acorus americanus*, Acoraceae) 等植物中有独立的基因组复制, 且不同于真双子叶植物和禾本科. 已有研究表明, 菖蒲在长期自然变异过程中形成了二倍体、三倍体、四倍体和六倍体等^[26].

全基因组测序有利于完整并系统研究多倍体现象. 完整的基因组测序表明, 拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 中存在大量的复制基因, 其演化过程中发生过两轮或三轮全基因组复制^[27]. 另有证据显示, 拟南芥在两轮全基因组复制前还经历了一次更早的全基因组三倍化 (whole genome triplication, WGT) 过程^[28]. 该模式同样存在于大豆 (*Glycine max*) 的进化过程中^[28], 其经历了三轮多倍化 (一轮六倍化及两轮四倍化) 过程. 基于葡萄 (*Vitis vinifera*) 基因组的测序结果, Jaillon 等人^[29]认为, 葡萄、白杨 (*Populus trichocarpa*)、拟南芥的共同祖先有过一次六倍化, 其可能出现在单子叶与双子叶植物分支后. 来自番木瓜 (*Carica papaya*) 基因组的证据显示, 该物种同样发生过全基因组三倍化^[30]. Severin 等人^[28]认为, 在拟南芥、葡萄、白杨、大豆、番木瓜中的这种共同模式, 表明它们的共同祖先拥有 7 条染色体.

1.3 常见的植物多倍体类型

一些常见作物, 如甘蔗 (*Saccharum*)、咖啡 (*Coffea arabica*)、棉花 (*Gossypium gossypoides*, $2n=4X=52$)、烟草 (*Nicotiana tabacum*, $2n=4X=48$) 都是多倍体^[31]. 小麦属中有数个多倍体, 二粒小麦 (*Triticum dicoccum*, $2n=4X=28$) 和拟二粒小麦 (*Triticum dicoccoides*, $2n=4X=28$) 为四倍体; 普通小麦 (*Triticum aestivum*, $2n=6X=42$) 为异源六倍体. 香蕉 (*Musa nana*, $2n=3X=33$), 水仙 (*Narcissus tazella*, $2n=3X=30$) 及黄花菜 (*Hammercallis fulva*, $2n=3X=33$) 都是同源三倍体^[32]. 两种马铃薯 *Solanum stoloniferum* ($2n=4X=48$) 和 *Solanum demissum* ($2n=6X=72$) 分别是四倍体和六倍体^[33]. 芋头 (*Colocasia esculenta*, $2n=3X=42$)、香葱 (*Allium Schoenoprasum*, $2n=4X=32$)、菊芋 (*Helianthus tuberosus*, $2n=6X=102$)、辣根 (*Armoracia rusticana*, $2n=4X=32$)、山药 (*Disoscorea batatas*, $2n=4X=40$)、刀豆 (*Canavalia gladiata* (Jacq) DC., $2n=4X=44$) 等蔬菜均是天然多倍体^[34].

Fedorov^[35]统计了广义菊属(*Chrysanthemum*)93 种植物的染色体数目,发现多倍体(包括种内多倍体)有 56 种,占 60%,显然多倍化是该属一个重要的进化途径.如在野生菊中就存在二倍体、异源四倍体、六倍体、十倍体^[36].在野生报春花中,已发现多个多倍体.如四倍体报春花 *Primula malacoides*($2n=4X=36$)、六倍体报春花 *P. incana*($2n=6X=54$)和苏格兰报春(*P. scotica*) ($2n=6X=54$),另外还有八倍体和十四倍体报春花的报道^[37].

2 动物中的多倍体

随着研究的深入,越来越多的证据表明动物中也广泛存在多倍体.在昆虫和脊椎动物中有近 200 个多倍体被报道^[1,38],其中还不包括在其他非脊椎动物中的多倍体类型.

2.1 无脊椎动物中的多倍体

在无脊椎动物中,涡虫纲、寡毛纲中的多倍体常常是两性同体的个体.甲壳纲的冰川残留种 *Pontoporeia affinis* 是两性生殖的多倍体.而鳃足亚纲的丰年虫(*Artemia salina*),陆生等足目动物 *Trichonicus* sp. 是无性生殖的多倍体^[39].在线形动物马蛔虫(*Parascaris equorum*)中有二倍体($2n=2$)和四倍体($2n=4X=4$)的不同亚种^[32].在软体动物黑螺科(*Melaniidae*)中有六倍体($2n=6X=90\sim 94$)的报道,且基本为雌性.曲螺科(*Ancylidae*)中也有多倍体存在,如埃塞俄比亚的 *Ancylus* sp. ($2n=4X=60$)、英国的 *Ancylus fluviatilis* ($2n=8X=120$)分别是四倍体和八倍体^[40].

昆虫种类估计为 250~300 万,已知的多倍体昆虫不足百种,在各主要目中都存在^[41].直翅目的螞蜥科曾发现有四倍体螞蜥 *Saga pedo*,双翅目毛蠓科有三倍体毛蠓 *Psychoda parthenogenetica*,膜翅目叶蜂科有四倍体雌蜂 *Diprion*.鞘翅目象甲科中的多倍体类型最为丰富,曾发现有 38 个三倍体,17 个四倍体,5 个五倍体和 2 个六倍体孤雌生殖的亚种或种.昆虫中的多倍体营孤雌生殖,大多为不能飞翔的类型,个体较小,其生存环境多比较稳定,生活期较长^[42].

2.2 脊椎动物中的多倍体

人类和其他陆生脊椎动物可能共有一个 360~450 百万年前的鱼类祖先,这个共同祖先有含 12 条染色

体的基因组^[9,43].在脊椎动物进化早期,经历两轮全基因组复制,并通过各种非多倍化的重排形成现今拥有 20~30 单倍染色体数量的物种^[44].辐鳍鱼类的物种数量占脊椎动物总和一半以上,该类群经历了另一轮鱼类特异的全基因组复制^[7-9].基因组的复制为物种提供了更好的环境适应能力,对鱼类及陆生脊椎动物的演化有重要作用^[2].

作为低等脊椎动物,鱼类中有一些多倍体种类营单性生殖,并常与杂交事件相关^[45].例如,银鲫(*Carassius auratus gibelio*)可以由雌核发育方式繁殖,已发现有染色体数为 156 或 162 的不同三倍体类型^[46].相关研究认为,银鲫正处于二倍体化的进化轨道中^[45].而分布在洞庭水系的鲫鱼(*Carassius auratus*)有二倍体、三倍体($2n=3X=150$)和四倍体($2n=4X=200$)的不同倍性群体共存现象^[47],其中的多倍体可能由杂交产生.研究表明,该三倍体类型中还存在少量微小染色体,可营有性生殖和雌核生殖;而四倍体类型只能由雌核生殖产生雌性后代.类似的情况还有中国云南滇池的高背鲫($2n=3X=162$)^[48].依据全基因组复制的观点,这些三倍体类型实际应被视为六倍体.另外,鲮形目中一些单雌性的三倍体物种,也多具有杂种起源,如亚马逊花鲮(*Poecilia formosa*)是斑点莫氏鲮(*P. latipinna*)和墨西哥莫氏鲮(*P. mexicana*)的杂交种,其雌核发育二倍体与墨西哥莫氏鲮回交产生雌核发育三倍体^[48,49].

鱼类中有些科中所有被研究过的成员都为四倍体起源^[50],如鲑科(*Salmonidae*)、白鲑科(*Coregonidae*)、胭脂鱼科(*Catostomidae*)、茴鱼科(*Thymallidae*).另外,在鲉科(*Siluridae*)、美鲉科(*Callichthyidae*)、甲鲉科(*Loricaridae*)也存在三倍体或四倍体起源的类型.

鲤科(*Cyprinidae*)鱼类中不少类群的形成与多倍化有关^[50].鲤属、鲫属和鲃属中的许多种类是明显的四倍体($2n=4X=100$).而裂腹鱼亚科中的裂腹鱼(*Schizothorax* sp.)、昆明裂腹鱼(*S. grahami*)和大理裂腹鱼(*S. daliensis*)都是六倍体($2n=6X=148$).鳅科(*Cobitidae*)中,已知泥鳅属中的 *Misgurnus fossilis* 是一个四倍体种($2n=4X=100$),在泥鳅(*Misgurnus anguillicaudatus*)^[51]、沙鳅(*Cobitis taenia*)和 *C. elongatoides*^[52,53]中也发现有天然多倍体与二倍体共存的现象.

在两栖爬行类中,多倍体的种和种群的数量在不断增加,几乎所有的多倍体都与二倍体有关,且许

多种有在形态上非常相似的二倍体“同形种”, 但并没有明显的多倍体科、属^[39]. 无尾两栖类中, 巴西的角蛙科动物 *Ceratophrys dorsata* ($2n=8X=104$) 和阿根廷的 *C. arnata* 都是八倍体. 六倍体的物种有 *Xenopus ruwenzoriensis* ($2n=6X=108$). 非洲的爪蟾 *Xenopus vastitus* ($2n=4X=72$) 和美洲雨蛙 (*Hyla versicolor*) ($2n=4X=48$) 等都是四倍体. 中国新疆的绿蟾蜍 (*Bufo viridis*) ($2n=4X=44$) 也是一个四倍体类型. 无尾类中三倍体很少, 北美的 *Rana esculenta* 是一例 ($2n=3X=39$). 有尾目的几种钝口螈^[54], 如 *Ambystoma platineum*, *A. tremblayi* 和 *A. texanumxlaterale* 都是三倍体雌核发生种类 ($2n=3X=42$). 而 *Siren lacertima* ($2n=4X=52$) 和 *Pseudobranchis striatus* ($2n=4X=64$) 为两性生殖的四倍体.

爬行类动物中的多倍体多为三倍体, 且为孤雌生殖的后代^[55], 如白齿蜥科 (Teiidae) 的方斑鞭尾蜥 (*Cnemidophorus neomexicanus*)、单性鞭尾蜥 (*C. uniparens*)、血色鞭尾蜥 (*C. exsanguis*) ($2n=3X=69$), 主要分布在中美洲地区. 壁虎科 (Gekkonidae) 中则有地蜥虎 (*Gehyra variegata ogasauarisimae*, $2n=3X=63$)、锯缘蜥虎 (*Hemidodactylus garnotii*, $2n=3X=70$)、异背蜥虎 (*Heteronotia binoei*, $2n=3X=63$), 产于日本、澳大利亚等地. 鬣蜥科 (Agamidae) 中有蜡皮蜥 (*Leiolepis belliana*, $2n=3X=54$) 和三倍蜡皮蜥 (*L. tripoida*, $2n=3X=54$) 两种, 分布在马来西亚.

在鸟类、哺乳类中未见多倍体^[11]. 有研究认为, 金黄仓鼠 (*Mesocricetus auratus*) 是多倍体物种, 但现已被证明是一种假四倍体^[56]. 小鸡胚胎中, 有 0.9% 的三倍体或四倍体, 然而在哺乳类和鸟类中倍性的改变是致死的, 在发育早期就会导致死亡^[1].

3 多倍体的发生

3.1 多倍体发生的途径

多倍体生物广泛存在, 其发生主要有 3 种途径: 染色体加倍、不减数配子的形成及融合以及多精受精^[31,57].

染色体加倍与细胞有丝分裂失败相关, 在动植物中都可以发生. 其可能发生在植物合子期、幼胚期或分生组织中, 最终导致多倍体组织形成或少数多倍体植株的产生^[10,57]. 最经典的是报春花属的四倍体物种邱园报春 (*P. kewensis*), 由 *P. floribunda* 与 *P.*

verticillata 杂交产生的不育 F_1 代植株上一个染色体加倍的四倍体分枝发展而来^[58]. 另外, 拉马克月见草中自然出现的四倍体是通过合子染色体加倍产生的^[17]. 而在动物中, 本实验室将红鲫 (*Carassius auratus red var.*, $2n=100$) 与团头鲂 (*Megalobrama amblycephala*, $2n=48$) 亚科间进行远缘杂交, 在 F_1 中部分受精卵的第一次有丝分裂被抑制, 导致染色体加倍, 产生了四倍体杂交类型^[59,60].

由不减数配子融合或其与减数配子结合产生多倍体, 是植物中多倍体发生最主要的途径^[31]. 如减数配子与不减数 ($2n$ 或 $4n$) 配子结合, 使得自然授粉的二倍体黄鹌菜属植物 *Crepis capillaris* 后代中出现了三倍体和五倍体个体^[57]. 萝卜 (*Raphanus sativus*, $2n=18$) 与甘蓝 (*Brassica oleracea*, $2n=18$) 杂交后在 F_2 代中能形成异源四倍体萝卜甘蓝 (*Raphanobrassica*, $2n=4X=36$), 是由于其 F_1 代中少数生殖细胞能产生不减数配子^[61]. 同源四倍体果园草 (*Dactylis glomerata*), 异源四倍体的婆罗门参属 (*Tragopogon*) 植物也都是由这种途径产生的^[10].

在动物中, 远缘杂交的后代具有产生不减数配子的繁殖特性. 本实验室在红鲫 ($2n=100$) 和湘江野鲤 (*Cyprinus carpio* L, $2n=100$) 属间远缘杂交 F_2 ($2n=100$) 代中, 发现了能产生不减数配子的个体, 并成功在其 F_3 代中制备出两性可育异源四倍体鲤鲫 ($4n=200$ 或 $2n=4X=200$)^[62]. 通过四倍体鲤鲫产生的二倍体卵子进一步制备的雌核发育二倍体鲤鲫体系^[63], 具有能稳定产生二倍体卵子的生殖特性. 本文认为, 这种不减数配子的形成与生殖细胞减数分裂前的行为相关^[60,64], 推测卵(精)原细胞在分裂前进行了生殖细胞的融合或与核内复制或核内有丝分裂有关, 生殖细胞染色体加倍后再进行正常减数分裂, 从而产生不减数配子.

不减数配子的产生也可能与减数分裂异常有关^[65,66]. 如第一次减数分裂后即进行不成熟的胞质分裂而不再进行第二次减数分裂, 或极体被重新裹入雌原核而成为双倍核; 或者第二次减数分裂时, 姐妹染色单体没有分离或第二极体不能正常外排, 都可以产生不减数配子. 红鲫和团头鲂杂交后, 若受精卵第二极体的排出被抑制, 在 F_1 代中可以产生三倍体^[60].

多精受精, 即 2 个或多个精子同时进入一个卵细胞的受精方式^[57]. 多精受精介导了一些兰科植物中

多倍体的形成, 人类三倍体胚胎的出现也多与此有关^[31]. 然而这并不是产生多倍体的普遍方式.

3.2 杂交促进多倍体发生

在生物体发生进程中, 物种间的杂交与基因渐渗是一种规律发生事件, 尤其是在快速辐射生物群体中, 其推动了物种形成与进化^[11,60,67,68]. Mallet^[69]指出, 杂交不仅是推动物种形成的催化剂, 同时也在生命大爆发中起主导作用. 若杂交生物体后代体细胞染色体加倍, 则可以成为异源多倍体^[69]; 另外, 杂交二倍生物体在减数分裂时染色体配对出现异常, 从而在较大程度上通过产生不减数配子来解决这个问题^[1]. 生物体不减数配子的形成与融合加快了杂交世系中多倍体发生的速率. 近期研究表明, 全基因组复制有利于生物体的进化. 本文认为, 杂交, 特别是远缘杂交是生物体多倍化发生并伴随出现基因组复制的一个重要原因.

鱼类是脊椎动物中具有最多物种数目的类群, 为鱼类的远缘杂交奠定了坚实的物种基础. 本文总结归纳了 300 多种鱼类的染色体数目(详见网络版附表 1)^[70~72], 发现这些鱼类的染色体数目绝大多数为偶数, 尤以染色体数目为 44, 48, 50 和 100 的种类最多(图 1). 许多鱼类的染色体数目之间存在倍性或接近倍性的关系, 其中有许多物种被证明是多倍体或发生过多倍化事件, 在形成过程中经历过远缘

杂交.

远缘杂交能使后代产生遗传变异并形成可育后代以致形成远缘杂交品系, 从可育的远缘杂交品系中选育出两性可育的异源四倍体鱼具有重要意义. 本实验室发现, 不同倍性鱼的形成与亲本之间的遗传关系有密切联系^[60]. 当染色体数目相同的亲本进行远缘杂交时, 在第一代中容易获得杂交二倍体或杂交三倍体, 但很难获得杂交四倍体. 然而在二倍体杂交鱼中有望通过建立遗传品系来选育四倍体鱼. 而利用染色体数目不同的亲本进行远缘杂交, 可在第一代中获得杂交四倍体、杂交三倍体或天然雌核发育二倍体.

3.3 单性生殖与“三倍体桥”

动物中有许多单性生殖的多倍体^[54~56], 其存在也丰富了多倍体动物的类型. 在漫长的进化历程中, 远缘杂交导致的不减数卵子可以通过雌核发育形成二倍体类群, 该雌核发育的二倍体可产生不减数卵, 与二倍体的单倍精子结合则形成三倍体. 三倍体群体以雌核发育方式保持稳定, 其产生的三倍体卵, 与两性生殖二倍体亲本的单倍精子结合则形成四倍体^[50]. 这种以三倍体为阶梯而产生四倍体的间接方式, 称为“三倍体桥”^[10,69]. 倍性更高的多倍体, 则可以由四倍体发展而来. 植物中同样可通过“三倍体桥”形成更高的多倍体^[73]. 欧洲山杨(*Populus Tremula*)

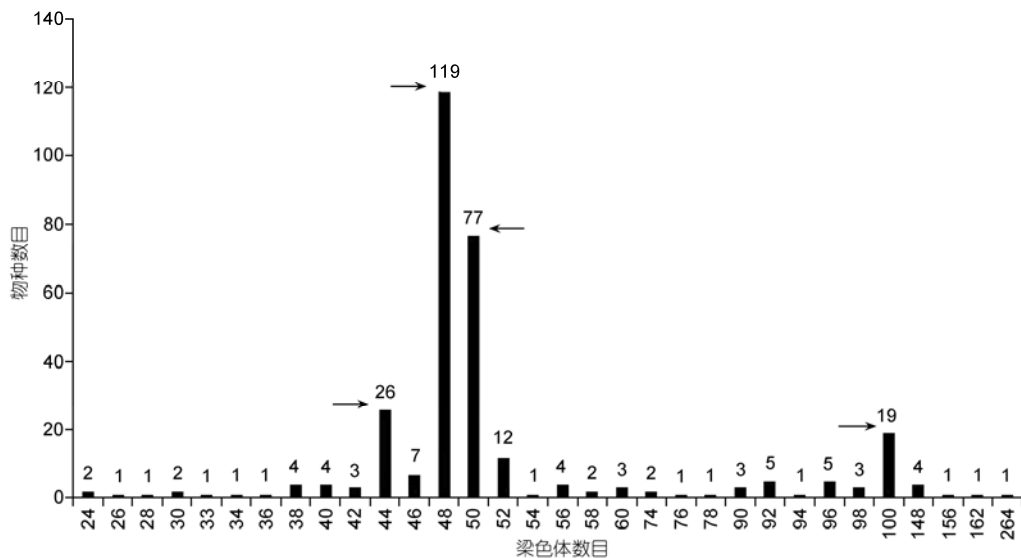


图 1 鱼类(318 种)染色体数目分布
箭头表示种类最多的四类

的一个自发形成的三倍体克隆与二倍体回交获得了1%的四倍体后代;自发形成的三倍体苹果变种自交也产生了少量的四倍体后代^[57]。

3.4 生物体本身习性可促进多倍体发生

物种本身的生长习性和繁育系统也可以影响不减数配子的产生^[57]。在行营养繁殖的多年生草本中多倍体比例较高,推测可能是由于营养繁殖方式的存在,使对有性生殖的选择压力减小,从而为不减数配子或其他无功能配子的产生提供了一个宽松的环境,促进了不减数配子的形成。

3.5 环境因素影响多倍体的发生

环境,特别是温度,对多倍体形成的影响是不可忽视的^[31]。冷、热刺激或辐射等环境因子,作用于二倍体受精卵,可使染色体加倍,形成多倍体;作用于二倍体减数分裂过程,可以抑制极体外排并产生多倍体。青藏高原的东南边缘地区及附近领域,高原隆起造成低温和湿度的剧烈变化,使得这里成为中国多倍体鱼类的主要发生场所^[50]。植物中,百合目的 *Uvularia grandiflora* 在寒潮过程中 $2n$ 配子发生频率急剧上升^[74];而马铃薯(*Solanum tuberosum*)两种适应不同温度环境的基因型产生 $2n$ 配子的频率相差近2倍^[75]。

4 多倍化的遗传效应

4.1 多倍体的细胞与个体大小变化

基因组加倍,遗传物质增多,多倍体的细胞体积通常会增大,而多倍体动植物也演化出一些策略来协调其表型变化^[38,76]。相对于二倍体,许多多倍体植物保持其细胞数目不变,而增大其器官与植株大小。多倍体动物则减少细胞数目,而维持与其二倍体祖先相似的器官和个体大小。

4.2 多倍体形成后的基因组改变

新形成的多倍体最显著的特征是基因组不稳定,并经历快速重构,以达到多个基因组在细胞核内的和谐共存^[77,78]。如在芸苔属(*Brassica*)杂交多倍体形成后五代以内,就发生了大量的基因组重排与片段丢失^[79]。基因组结构变化主要包括删除、插入、复制、易位和转座等^[78]。Kenton 等人^[80]通过运用特异染色

体荧光标记进行原位杂交,在四倍体烟草基因组中发现至少9个基因组之间的相互易位,并证实了烟草基因组中绝大部分染色体都同时镶嵌了两个亲本基因组的成分;Jellen 等人^[81]通过全基因组原位杂交(genomic *in situ* hybridization, GISH)分析,在燕麦属(*Avena*)四倍体物种的基因组中发现了5个基因组间的相互易位,而在六倍体燕麦基因组中,相互易位的数量多达18个。刘少军^[60]已在异源四倍体鲫鲤中证实其同时具有双亲的基因,并通过荧光原位杂交(fluorescence *in situ* hybridization, FISH)等方法证明了异源四倍体鱼的杂交性。另外,在基因组和转录本水平还发现异源四倍体鲫鲤存在基因重组现象,推测四倍体鲫鲤的生殖细胞在减数分裂过程中染色体存在同源联会和异源联会并存的重要遗传现象(数据未发表)。

4.3 多倍体在基因表达上的变化

在基因组结构改变外,多倍体也会发生基因表达的变化^[82-84],如基因沉默、表达上调或下调、无功能化、亚功能化、新功能的产生。遗传和表观遗传机制都可能发挥作用^[85]。遗传机制主要是指DNA序列的变化,引起DNA序列的永久改变或基因丢失。表观遗传上,常通过DNA甲基化、组蛋白修饰、RNA干扰、剂量补偿等方式,来影响基因表达并产生显著的表型效应^[86]。在使用DNA甲基转移酶抑制剂处理植物体前后,Madlung 等人^[87]观察到拟南芥人工异源四倍体的形态发生了改变,并证实了DNA去甲基化导致该多倍体在转录水平的变化,从而说明表观遗传对异源多倍体的表达调控。另外,转录元件的阻抑与活化也可以引起基因表达的改变,甚至促进多倍化后基因组的快速重组^[88]。本实验室正在开展对多倍体鱼表观遗传学的相关研究。

4.4 二倍化效应

为维持不同基因组并存与复制后的稳定,异源多倍体常会表现二倍化现象,以消除多方面的不相容性^[89]。细胞学上,由于部分同源染色体配对而抑制了功能性配子的形成,异源多倍体会由多价配对发展为二价配对,如同二倍体减数分裂行为^[1]。在异源多倍体小麦中,*ph1* 基因等因素能使同源染色体上的特定着丝粒联合,从而维持其二体遗传的减数分裂方式^[90]。拟南芥异源四倍体形成后三代内就能保证

同源染色体配对^[91], 可能是因为来自其亲本的基因调控了配对行为, 或者由于亲本染色体具有的特征阻碍了部分同源染色体配对. 另外, 基因组序列消除和染色体结构重排也有利于多倍体在细胞学上二倍化^[91], 人们在许多植物多倍体中进行了相关研究. 在同源多倍体中, 正是因为染色体重排, 基因序列变化和遗传改变而提高了染色体配对忠实度, 并最终发展为二体遗传(disomic inheritance)^[1]. 遗传上, 多倍体将基因表达降低到相当于二倍体祖先的水平, 以避免复制基因的冗余^[91]. 多倍体中大量转座因子和重复序列的存在, DNA 甲基化等表观遗传修饰都能促使基因表达变化和功能多样, 从而加速二倍化进程^[10]. 这些遗传与功能上的二倍化, 实现了多倍体向新二倍体的缓慢转变. 有关二倍化效应仍有许多需待研究与探讨的问题. 如在某些人工多倍体中的研究已表明了其二倍化效应, 但这些人工多倍体是否也会向二倍体缓慢转变, 这需要时间给予答案. 总之, 多倍体的二倍化行为是为了保证其繁殖力并维持稳定, 以利于其生存和繁衍.

4.5 改变促进多倍体的进化成功

大量的基因冗余可以使多倍体远离有害的突变结果, 生物体通过选择表达显性基因可以避免隐性的有害基因. 同时, 在一些重要基因上, 多倍体可以通过改变冗余拷贝而达到基因功能多样化^[11]. 另外, 不同基因组的融合, 使杂交多倍体可以整合双亲的优良性状, 表现出杂种优势, 也显示出相比其二倍体祖先更好的环境适应性^[92]. 通过这些快速或缓慢的基因组和基因表达模式的变化, 多倍体创新并完善其功能, 实现物种形成和进化成功.

5 人工多倍体育种

5.1 植物多倍体育种的应用

通过对自然植物多倍体的挖掘与生长、生化特征的研究, 人们认识到多倍体特别是异源多倍体具有营养器官变大、新陈代谢加快、次生代谢成分增加、抗逆性增强等许多明显的优势^[93]. 因此人工合成多倍体的实践与应用越来越普遍. 通过人工选育、远缘杂交、理化诱导、组织培养、原生质体培养、体细胞融合等技术, 使得在蔬菜作物^[33]、果树^[94]、园

艺作物^[95]、药用植物^[96]等领域, 人工培育的多倍体新品种得到广泛应用.

三倍体无籽西瓜(*Citrullus lanatus* var. *lanatus*)是植物多倍体育种典范之一^[97]. 无籽西瓜培育的关键是能获得四倍体西瓜亲本, 目前运用最广泛的是秋水仙素处理方法. 采用秋水仙素处理二倍体西瓜的种子或幼苗, 能阻碍有丝分裂中期纺锤丝的生成, 形成染色体组加倍的细胞并得到四倍体西瓜植株. 以四倍体植株为母本, 二倍体植株为父本杂交, 能结出三倍体种子. 三倍体种子发育成三倍体植株, 由于减数分裂异常而不能形成种子, 而子房在二倍体西瓜的花粉刺激下发育为三倍体果实. 三倍体西瓜是四倍体与二倍体杂交一代, 整合了多倍体与杂交一代的双重优势, 具有含糖量高、果实大、产量高、无籽、抗逆性强等特点, 深受种植者与消费者欢迎. 中国对四倍体亲本及无籽西瓜新品种培育的工作一直在进行, 目前已是世界上无籽西瓜科研和生产大国.

通过对苹果属(*Malus*, $X=17$)、梨属(*Pyrus*, $X=17$)、真葡萄亚属(*Euvitis*, $X=19$)、李属(*Prunus*, $X=8$)、草莓属(*Fragria*, $X=7$)等果类中天然多倍体的选育及种间杂交, 培育出众多果实大、生长快、抗病性强的新品种^[94]. 采用人工诱导、生物培养、杂交等手段, 使二倍体作物染色体加倍, 培育出多倍体甘蓝、白菜(*Brassica rapa pekinensis*)、莴苣(*Lactuca sativa*)、辣椒(*Chili pepper*)、百合(*Lilium brownie*)、黄瓜(*Cucumis sativus*)等作物, 并在萝卜、白菜、马铃薯等多倍体品种中大面积推广应用^[33]. 花卉中, 培育出株型优美、花色鲜艳、漂亮的多倍体马蹄莲(*Zantedeschia aethiopica*)、齿瓣石斛(*Dendrobium devonianum*)、美人梅(*Armeniaca mumeBeauty mei*)、凤仙花(*Impatiens balsamina*)、春兰(*Cymbidium goeringii*)、曼陀罗(*Datura stramonium*)等^[95]. 人工还培育出产量高、抗逆性强、药用活性成分高的多倍体药用植物, 如多倍体丹参(*Savia miltiorrhiza*)、菘蓝(*Isatis tinctoria*)、金银花(*Lonicera Japonica*)、刺果甘草(*Glycyrrhiza pallidilora*)、杭白芷(*Radix angelicae dahuricae*)、怀牛膝(*Twotooth achyranthes*)等药材^[96].

5.2 动物多倍体育种的应用

动物中的多倍体育种已在水生生物领域发挥了重要作用, 在甲壳类、贝类、海洋鱼类、淡水鱼类中多倍体的育种有较大进展. 通过生物学方法(远缘杂

交、核移植、细胞融合)、物理方法(温度休克法、静水压法)和化学方法(使用化学诱导剂,如细胞松弛素、咖啡因、聚乙二醇、秋水仙素等)等培育出了多种多倍体动物^[98]。不育三倍体生物可将用于繁殖的能量转化到生长能量方面,表现出生长快、个体大、肉肥味美、抗逆性强的特点和较高的经济价值^[99],对控制养殖鱼类的过度繁殖和保护天然种质资源也具有重要意义^[100]。三倍体的产生主要通过两种途径:一是直接诱导产生三倍体;二是首先制备四倍体亲本群体,再与二倍体种杂交大规模形成三倍体。

采用物理、化学方法人工诱导水生生物多倍体种类形成,其原理是通过抑制卵母细胞第一极体或第二极体外排,或抑制受精卵第一次卵裂来产生三倍体、四倍体^[101]。

贝类、甲壳类的多倍体育种工作多采用细胞松弛素处理及温度休克法来进行,诱导形成的多倍体个体多发育到胚胎或幼体阶段即死亡^[102,103]。鱼类多倍体育种常采用温度休克或静水压方法,如宋立民等人^[104]利用热休克诱导黄颡鱼(*Pelteobagrus fulvidraco*)三倍体,三倍化率约为 57%。桂建芳等人^[105]成功地采用静水压休克诱导出三倍体水晶彩鲤(*C. auratus transparent colored var.*),并将静水压与冷休克结合,获得了水晶彩鲤四倍体胚胎。这些方法受处理条件、样本容量的控制,虽可以获得三倍体鱼,但无法保证获得 100%的三倍体后代;而通过抑制第一次卵裂形成的四倍体,目前尚未有两性可育群体的报道,其每一代四倍体亲鱼的获得都必须经过人工处理,因而成本较高。

另外,通过人工理化因素制备多倍体,与自然界中多倍体的形成条件有许多差别,可能导致染色体组不完整加倍,形成染色体非整倍性个体。化学诱导剂诱导多倍体的形成,往往对细胞质中遗传物质或其他结构也产生作用,影响个体的发育及活性,且易产生畸形胎和嵌合体。

自然界中远缘杂交能促进多倍体物种的形成,人工操作进行鱼类的远缘杂交符合自然进化规律,其促进并加速了多倍体群体的爆发式形成。实践证明,通过远缘杂交获得鱼类异源多倍体是应用较多也最成功的生物学方法。吴维新等人^[106]在草鱼(*Ctenopharyngodon idellus*)和鲤的远缘杂交组合中获得了数尾异源四倍体鱼;桂建芳等人^[107]在异育银鲫人工繁殖群体中,发现了少数既保持了银鲫的全部

染色体,又融入了红鲤(*Cyprinus carpio var.*)精子单倍染色体组的复合四倍体个体;Wu 等人^[108]以兴国红鲤为母本,以红鲫为父本进行杂交,获得的鲫鲤杂交种与散鳞镜鲤(*C. carpio haematopterus*)精子进行交配,获得了仅雌性可育的两性人工复合三倍体鲤鱼群体。这些工作虽没有获得两性可育的四倍体鱼群体,没有后续在生产应用上的报道,但为探究杂交形成异源多倍体鱼的遗传规律提供了重要的参考资料。

自 20 世纪 70 年代以来,本实验室在红鲫(♀, $2n=100$)×鲤(♂, $2n=100$)获得的 F_1 中发现部分可育的二倍体个体,它们自交获得 F_2 代,在 F_2 自交后代 F_3 中发现了四倍体($4n=200$ 或 $2n=4X=200$),即异源四倍体鲫鲤^[60,62]。目前,异源四倍体鲫鲤已保持其四倍性稳定繁殖到 F_{21} 代。据报道,这是世界上第一例雌雄可育、遗传性状稳定的四倍体群体,为大规模生产不育三倍体鱼提供了充足的亲本。目前,用异源四倍体鲫鲤为父本分别与鲫鱼和鲤鱼等二倍体鱼交配制备了不育三倍体鱼。这些三倍体鱼已在整个中国推广养殖,受到了广大养殖者的欢迎,产生了显著的经济、社会和生态效益。此外,利用性反转二倍体白鲫与雌性异源四倍体鲫鲤杂交,获得了全雌三倍体鲫鱼。全雌三倍体是首次通过结合性反转、雌核发育及倍间杂交获得的多倍体鱼^[109]。通过远缘杂交制备的两性可育,遗传稳定的异源四倍体鲫鲤群体,其杂种优势能稳定地以品系的形式遗传,并有可能形成一个新的物种^[60]。四倍体鲫鲤群体的形成为探讨自然界鱼类多倍体的起源和进化提供了重要研究模型。

中国转基因鱼类的研究已取得了实质性进展^[110,111],但是由于转基因鱼潜在的生态安全问题,世界范围内的转基因鱼都没有进入产业化阶段。通过二倍体转草鱼生长激素基因黄河鲤(♂)与改良四倍体鲫鲤(♀)倍间杂交研制出了转基因三倍体鱼^[112],其生长速度快、饵料利用率高且养殖性状优良。倍间杂交产生的后代是 100%三倍体,其不育的特点能解决转基因鱼生态安全问题;通过倍间杂交还可获得大量三倍体鱼,能够满足大规模的产业化需求。

红鲫(♀, $2n=100$)与团头鲂(♂, $2n=48$)的双亲染色体数目不同的远缘杂交也有较大进展^[59,113]。在杂交 F_1 中获得了两性可育的异源四倍体鲫鲂($4n=148$ 或 $2n=4X=148$)群体和不育的三倍体鲫鲂($3n=124$ 或 $2n=3X=124$)群体。第一代四倍体鲫鲂具有能同时产

生减数和不减数配子的特殊繁殖功能. 第一代四倍体鲫鲂自交选育到 F_6 , 形成了一个四倍体鲫鲂群体 ($4n=200$ 或 $2n=4X=200$). 用该四倍体鲫鲂群体与二倍体鲫鱼交配制备了三倍体鲫鲂 ($3n=150$ 或 $2n=3X=150$). 第一代四倍体鲫鲂(♀)与团头鲂(♂)回交获得了五倍体鲫鲂 ($5n=172$ 或 $2n=5X=172$), 与红鲫(♂)回交则获得另一种新型五倍体鲫鲂 ($5n=198$ 或 $2n=5X=198$); 两种五倍体鲫鲂的获得是脊椎动物中的第一例. 另外, 本实验室在鲫鲂、鲫鲂、鲂鲂、鲂鲂、草鲂等多种远缘杂交鱼研究方面也开展了系统的研究工作^[60], 有望培育出更多的多倍体鱼.

6 结论与展望

随着对多倍体生物的深入研究, 越来越多的人认为, 多倍化在生物的演化历史上扮演了重要的角色. 传统的研究多以人工产生的异源多倍体模式植物及栽培作物为对象, 如芸苔属、拟南芥、小麦、棉花、玉米(*Zea mays*)、烟草等, 已经对多倍体形成后基因组与基因变化特性有所认识. 近年来, 随着基因组测序工作的迅速发展, 运用现代分子生物学、生物

信息学技术, 开展了对一些野生多倍体的研究工作. 然而有关动植物多倍化发生的确切时间、频率、不同生物多倍化的次数以及多倍化发生的速率, 看法并不统一. 因此, 开展更多物种, 尤其是多倍体模式动物的研究, 更广泛而确切地揭示上述问题, 在进化研究上十分必要.

然而, 由于多倍体动物的研究缺乏模式类型, 进展相对缓慢. 虽然在一些模式植物中, 表观遗传对多倍体基因型与表现型影响的研究, 已达到了一个新的高度. 但在多倍体动物中表观遗传方面的研究相对较少. 异源四倍体鲫鲤体系, 多倍体鲫鲂体系无疑为开展多倍体动物的研究提供了良好的模型支持. 本实验室现在进行的异源四倍体鱼及其亲本 BAC(细菌人工染色体, bacterial artificial chromosome)文库构建、转录本测序、甲基化测定、*Sox* 基因簇、*Hox* 基因簇的鉴定以及全基因组测序等工作, 可以为多倍体的研究提供有力的数据与理论支持.

虽然目前有关多倍体的研究已有不少报道, 但是对多倍体形成的普遍规律的探索还有待进一步系统而深入的研究. 对多倍体动植物进行深入的研究, 在生物进化和遗传育种方面都具有重要意义.

参考文献

- Otto S P. The evolutionary consequences of polyploidy. *Cell*, 2007, 131: 452–462
- Ohno S. Evolution by gene duplication. New York: Springer-Verlag, 1970
- Holland P W H, Garcia-Fernandez J, Williams N A, et al. Gene duplications and the origins of vertebrate development. *Development*, 1994, Suppl: 125–133
- Meyer A, Van de Peer Y. From 2R to 3R: evidence for a fish-specific genome duplication (FSGD). *Bioessays*, 2005, 27: 937–945
- Dehal P, Boore J L. Two rounds of whole genome duplication in the ancestral vertebrate. *PLoS Biol*, 2005, 3: 1700–1708
- Blomme T, Vandepoele K, De Bodt S, et al. The gain and loss of genes during 600 million years of vertebrate evolution. *Genome Biol*, 2006, 7: R43
- Amores A, Force A, Yan Y L, et al. Zebrafish *hox* clusters and vertebrate genome evolution. *Science*, 1998, 282: 1711–1714
- Taylor J S, Van de Peer Y, Braasch I, et al. Comparative genomics provides evidence for an ancient genome duplication event in fish. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 2001a, 356: 1661–1679
- Volff J N. Genome evolution and biodiversity in teleost fish. *Heredity*, 2005, 94: 280–294
- Soltis D E, Soltis P S, Tate J A. Advances in the study of polyploidy since plant speciation. *New Phytol*, 2003, 161: 173–191
- Comai L. The advantages and disadvantages of being polyploidy. *Nat Rev Genet*, 2005, 6: 836–845
- Kassahn K S, Dang V T, Wilkins S J, et al. Evolution of gene function and regulatory control after whole-genome duplication: comparative analysis in vertebrates. *Genome Res*, 2009, 19: 1404–1418
- Soltis D E, Soltis P S. Molecular data and the dynamic nature of polyploidy. *Crit Rev Plant Sci*, 1993, 12: 243–273
- Grant V. Plant Speciation, 2nd ed. New York: Columbia University Press, 1981
- Ahuja M R, Neale D B. Evolution of genome size in conifers. *Silvae Genet*, 2005, 54: 59–69
- Hair J B. The chromosomes of the Cupressaceae. I. Tetraclineae and Actinostroboae (Callitroideae). *New Zeal J Bot*, 1968, 6: 277–284
- Gate R R. The stature and chromosomes of *Oenothera gigas* De Vries. *Arch F Zellforsch*, 1909, 3: 525–552

- 18 Goldblatt P. Polyploidy in Angiosperms: Monocotyledons. In: Lewis W H, ed. Polyploidy: Biological Relevance. New York: Plenum Press, 1980. 219–239
- 19 Lewis W H. Polyploidy in Angiosperms: Dicotyledons. In: Lewis W H, ed. Polyploidy: Biological Relevance. New York: Plenum Press, 1980. 241–268
- 20 Masterson J. Stomatal size in fossil plants: evidence for polyploidy in majority of angiosperms. *Science*, 1994, 264: 421–423
- 21 Bowers J E, Chapman B A, Rong J K, et al. Unravelling angiosperm genome evolution by phylogenetic analysis of chromosomal duplication events. *Nature*, 2003, 422: 433–438
- 22 Soltis D E, Albert V A, Leebens-Mack J, et al. Polyploidy and angiosperm diversification. *Am J Bot*, 2009, 96: 336–348
- 23 Veron A S, Kaufmann K, Bornberg-Bauer E. Evidence of interaction network evolution by whole-genome duplications: a case study in MADS-box proteins. *Mol Biol Evol*, 2007, 24: 670–678
- 24 Albert V A, Soltis D E, Carlson J E, et al. Floral gene resources from basal angiosperms for comparative genomics research. *BMC Plant Biol*, 2005, 5: 5–16
- 25 Cui L, Wall P K, Leebens-Mack J, et al. Widespread genome duplications throughout the history of flowering plants. *Genome Res*, 2006, 16: 738–749
- 26 张旺凡, 汪友蓉. 多倍体育种技术在药用植物领域应用进展. *中医药导报*, 2006, 12: 83–85
- 27 Paterson A H, Bowers J, Burrow M, et al. Comparative genomics of plant chromosomes. *Plant Cell*, 2000, 12: 1523–1539
- 28 Severin A J, Cannon S B, Graham M M, et al. Changes in twelve homoeologous genomic regions in soybean following three rounds of polyploidy. *Plant Cell*, 2011, 23: 3129–3136
- 29 Jaillon O, Aury J M, Noel B, et al. The grapevine genome sequence suggests ancestral hexaploidization in major angiosperm phyla. *Nature*, 2007, 449: 463–467
- 30 Ming R, Hou S, Feng Y, et al. The draft genome of the transgenic tropical fruit tree papaya (*Carica papaya* Linnaeus). *Nature*, 2008, 452: 991–996
- 31 Otto S P, Whitton J. Polyploid incidence and evolution. *Annu Rev Genet*, 2000, 34: 401–437
- 32 刘祖洞. 遗传学. 北京: 高等教育出版, 1991
- 33 杨寅桂, 庄勇, 陈龙正, 等. 蔬菜多倍体育种及其应用. *江西农业大学学报*, 2006, 28: 534–538
- 34 Hilu K W. Polyploidy and the evolution of domesticated plants. *Am J Bot*, 1993, 80: 1494–1499
- 35 Fedorov A. Chromosome numbers of flowering plants. Leningrad: Acad Sci USSR Komarov Botanical Institute, 1969
- 36 戴思兰, 王文奎, 黄家平. 菊属系统学及菊花起源的研究进展. *北京林业大学学报*, 2002, 24: 230–234
- 37 金晓霞, 张启翔. 报春花属植物的育种研究进展. *植物学通报*, 2005, 22: 738–745
- 38 Gregory T R, Mable B K. Polyploidy in Animals. In: Gregory T R, ed. The Evolution of the Genome. San Diego: Elsevier, 2005. 427–517
- 39 吴敏. 动物多倍体的遗传和进化. *动物学杂志*, 1988, 23: 48–51
- 40 稻叶明彦. 软体动物的染色体和系统分类. 陈得午译. *动物学杂志*, 1985, 20: 44–48
- 41 叶名文. 动物植物中的多倍体现象及形成. *生物学通报*, 1998, 33: 21–23
- 42 李绍文. 多倍体昆虫. *昆虫知识*, 2002, 39: 147–151
- 43 Naruse K, Tanaka M, Mita K, et al. A medaka gene map: the trace of ancestral vertebrate proto-chromosomes revealed by comparative gene mapping. *Genome Res*, 2004, 14: 820–828
- 44 Woods I G, Wilson C, Friedlander B, et al. The zebrafish gene map defines ancestral vertebrate chromosomes. *Genome Res*, 2005, 15: 1307–1314
- 45 桂建芳, 周莉. 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. *中国科学: 生命科学*, 2010, 40: 97–103
- 46 Zhou L, Gui J F. Karyotypic diversity in polyploid gibel carp, *Carassius auratus gibelio* bloch. *Genetica*, 2002, 115: 223–232
- 47 Xiao J, Zou T M, Chen Y B, et al. Coexistence of diploid, triploid and tetraploid crucian carp (*Carassius auratus*) in natural waters. *BMC Genet*, 2011, 12: 20
- 48 罗建仁. 多倍体鱼与鱼类多倍体育种. *珠江水产*, 1991, 17: 69–74
- 49 Lampert K P, Scharl M. The origin and evolution of a unisexual hybrid: *Poecilia formosa*. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 2008, 363: 2901–2909
- 50 咎瑞光. 鱼类中的多倍体及其在鱼类演化中的作用. *云南大学学报*, 1985, 7: 235–243
- 51 Abbas K, Li M Y, Wang W M, et al. First record of the natural occurrence of hexaploids loach *Misgurnus anguillicaudatus* in hubei province, China. *J Fish Biol*, 2009, 75: 435–441
- 52 Ráb P, Rábová M, Bohlen J, et al. Genetic differentiation of the two hybrid diploid-polyploid complexes of loaches, genus *Cobitis*

- (Cobitidae) involving *C. taenia*, *C. elongatoides* and *C. spp.* in the czech republic: karyotypes and cytogenetic diversity. *Folia Zool*, 2000, 49: S55–S66
- 53 Boroň A, Kotusz J. The preliminary data on diploid-polyploid complexes of the genus *Cobitis* in the Odra River basin, Poland (Pisces, Cobitidae). *Folia Zool*, 2000, 49: S79–S84
- 54 李树深. 两栖动物的染色体及其演化. *动物学杂志*, 1991, 26: 47–52
- 55 李树深. 孤雌生殖的爬行动物. *动物学杂志*, 1992, 27: 41–44
- 56 李树深. 脊椎动物的多倍体. *动物学杂志*, 1980, 2: 52–54
- 57 Ramsey J, Schemske D W. Pathways, mechanisms, and rates of polyploidy formation in flowering plants. *Annu Rev Ecol Syst*, 1998, 29: 467–501
- 58 Newton W C F, Pelleo C. *Primula kewensis* and its derivatives. *J Genet*, 1929, 20: 405–467
- 59 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. *Genetics*, 2007, 176: 1023–1034
- 60 刘少军. 远缘杂交导致不同倍性鱼的形成. *中国科学: 生命科学*, 2010, 40: 104–114
- 61 Karpechenko G D. The production of polyploid gametes in hybrids. *Hereditas*, 1927, 9: 349–368
- 62 Liu S J, Liu Y, Zhou G J, et al. The formation of tetraploid stocks of red crucian carp $\times$ common carp hybrids as an effect of interspecific hybridization. *Aquaculture*, 2001, 192: 171–186
- 63 张纯, 孙远东, 刘少军, 等. 二倍体雌核发育鱼产生二倍体卵子的证据. *遗传学报*, 2005, 32: 136–144
- 64 Ullah Z, Lee C Y, DePamphilis M L. Cip/Kip cyclin-dependent protein kinase inhibitors and the road to polyploidy. *Cell Div*, 2009, 4: 10
- 65 Bretagnolle F, Trompson J D. Gametes with the somatic chromosome number: mechanism of their formation and role in the evolution of autopolyploid plants. *New phytol*, 1995, 129: 1–22
- 66 Mok D W S, Peloquin S J. Occurrence and mechanisms of $2n$ egg formation in $2X$ potato. *Genome*, 1991, 34: 975–998
- 67 Seehausen O. Hybridization and adaptive radiation. *Trends Ecol Evol*, 2004, 19: 198–207
- 68 Mallet J. Hybridization as an invasion of the genome. *Trends Ecol Evol*, 2005, 20: 229–237
- 69 Mallet J. Hybrid speciation. *Nature*, 2007, 446: 279–283
- 70 余先觉, 周曦, 李渝成, 等. 中国淡水鱼类染色体. 北京: 科学出版社, 1989
- 71 Meyer A, Salzburger W, Schartl M. Hybrid origin of a swordtail species (Teleostei: *Xiphophorus clemenciae*) driven by sexual selection. *Mol Ecol*, 2006, 15: 721–730
- 72 Saitoh K, Chen W J, Mayden R L. Extensive hybridization and tetrapolyploidy in spined loach fish. *Mol Phylogenet Evol*, 2010, 56: 1001–1010
- 73 Harlan J R, deWet J M J. On Ö. Winge and a prayer: the origins of polyploidy. *Bot Rev*, 1975, 41: 361–390
- 74 Belling J. The origin of chromosomal mutations in *Uvularia*. *J Genet*, 1925, 15: 245–266
- 75 McHale N A. Environmental induction of high frequency $2n$ pollen formation in diploid *Solanum*. *Can J Genet Cytol*, 1983, 25: 609–615
- 76 Mable B K. ‘Why polyploidy is rarer in animals than in plants’: myths and mechanisms. *Biol J Linn Soc*, 2004, 82: 453–466
- 77 Comai L. Genetic and epigenetic interactions in allopolyploid plants. *Plant Mol Biol*, 2000, 43: 387–399
- 78 Chen Z J, Ni Z F. Mechanisms of genomic rearrangements and gene expression changes in plant polyploids. *Bioessays*, 2006, 28: 240–252
- 79 Song K, Lu P, Tang K, et al. Rapid genome change in synthetic polyploids of *Brassica* and its implications for polyploid evolution. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1995, 92: 7719–7723
- 80 Kenton A, Parokony A S, Gleba Y Y, et al. Characterization of the *Nicotiana tabacum* L. Genome by molecular cytogenetics. *Mol Gen Genet*, 1993, 240: 159–169
- 81 Jellen E N, Gill B S, Cox T S. Genomic *in situ* hybridization differentiates between A/D- and C-genome chromatin and detects intergenomic translocations in polyploid oat species (genus *Avena*). *Genome*, 1994, 37: 613–618
- 82 Kellogg E A. What happens to genes in duplicated genomes. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2003, 100: 4369–4371
- 83 Se’mon M, Wolfe K H. Preferential subfunctionalization of slow-evolving genes after allopolyploidization in *Xenopus laevis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105: 8333–8338
- 84 Lee H S, Chen Z J. Protein-coding genes are epigenetically regulated in *Arabidopsis* polyploids. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2001, 98: 6753–6758
- 85 Chen Z J. Genetic and epigenetic mechanisms for gene expression and phenotypic variation in plant polyploids. *Annu Rev Plant Biol*, 2007, 58: 377–406
- 86 Liu B, Wendel J F. Epigenetic phenomena and the evolution of plant allopolyploids. *Mol Phylogenet Evol*, 2003, 29: 365–379

- 87 Madlung A, Masuelli R W, Watson B, et al. Remodeling of DNA methylation and phenotypic and transcriptional changes in synthetic *arabidopsis* allotetraploids. *Plant Physiol*, 2002, 129: 733–746
- 88 Fedoroff N. Transposons and genome evolution in plants. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2000, 97: 7002–7007
- 89 Doyle J J, Flagel L E, Paterson A H, et al. Evolutionary genetics of genome merger and doubling in plants. *Annu Rev Genet*, 2008, 42: 443–461
- 90 Liu B, Wendel J F. Non-mendelian phenomena in allopolyploid genome evolution. *Curr Genomics*, 2002, 3: 489–506
- 91 Ma X F, Gustafson J P. Genome evolution of allopolyploids: a process of cytological and genetic diploidization. *Cytogenet Genome Res*, 2005, 109: 236–249
- 92 De Bodt S, Maere S, Van de Peer Y. Genome duplication and the origin of angiosperms. *Trends Ecol Evol*, 2005, 20: 591–597
- 93 马海渊, 张金凤, 李志丹. 植物多倍体育种技术方法研究进展. *防护林科技*, 2008, 1: 43–46
- 94 王同坤, 张京政, 齐永顺, 等. 我国果树多倍体育种研究进展. *果树学报*, 2004, 21: 592–597
- 95 孙敏红, 张蜀宁. 多倍体育种在园艺作物中的应用. *江苏农业科学*, 2004, 1: 68–72
- 96 张晓艳, 刘剑锋, 王丽品. 药用植物多倍体诱导与鉴定研究进展. *吉林师范大学学报*, 2009, 4: 128–131
- 97 袁建民, 党选民, 詹园凤. 西瓜多倍体育种研究进展. *热带农业科学*, 2009, 29: 65–70
- 98 沈益绿, 姚维志. 水产动物三倍体育种的研究进展. *水利渔业*, 2004, 24: 1–3
- 99 刘筠, 刘少军, 孙远东, 等. 多倍体鲫. *中国农业科技导报*, 2003, 5: 3–6
- 100 吴萍. 我国鱼类多倍体育种的研究进展. *上海水产大学学报*, 2005, 14: 72–78
- 101 胡玲玲, 李加儿. 鱼类多倍体育种的研究进展回顾. *水产科技*, 2009, 7–10
- 102 袁保京, 姜乃澄, 卢建平, 等. 十足类甲壳动物多倍体育种进展. *东海海洋*, 1998, 16: 64–68
- 103 王昭萍, 李慷均, 于瑞海, 等. 贝类四倍体育种研究进展. *中国海洋大学学报*, 2004, 34: 195–200
- 104 宋立民, 杨毅, 王卫民, 等. 热休克诱导黄颡鱼三倍体的研究. *水产科学*, 2010, 29: 352–355
- 105 桂建芳, 孙建民, 梁绍昌, 等. 鱼类染色体组操作的研究 I. 静水压休克诱导三倍体水晶彩鲫. *水生生物学报*, 1990, 14: 336–344
- 106 吴维新, 李传武, 刘国安, 等. 鲤与草鱼杂交四倍体及其回交三倍体草鱼杂种的研究. *水生生物学报*, 1988, 12: 355–363
- 107 桂建芳, 梁绍昌, 朱蓝菲, 等. 异育银鲫人工繁育群体中复合四倍体的发现及其育种潜力. *科学通报*, 1992, 37: 646–648
- 108 Wu C, Ye Y, Chen R, et al. An artificial multiple triploid carp and its biological characteristics. *Aquaculture*, 1993, 111: 255–262
- 109 Luo K K, Xiao J, Liu S J, et al. Massive production of all-female diploids and triploids in the crucian carp. *Int J Biol Sci*, 2011, 7: 487–495
- 110 Hu W, Zhu Z Y. Integration mechanisms of transgenes and population fitness of GH transgenic fish. *Sci China Life Sci*, 2010, 53: 401–408
- 111 胡炜, 汪亚平, 朱作言. 转基因鱼生态风险评价及其对策研究进展. *中国科学 C 辑: 生命科学*, 2007, 37: 377–381
- 112 于凡, 肖俊, 梁向阳, 等. 转生长激素基因三倍体鲤鱼的快速生长与不育特性. *科学通报*, 2010, 55: 1987–1992
- 113 Qin Q B, He W G, Liu S J, et al. Analysis of 5S rDNA organization and variation in polyploid hybrids from crosses of different fish subfamilies. *J Exp Zool(Mol Dev Evol)*, 2010, 314: 403–411



评述

附表 1 鱼类(318 种)染色体及进化地位统计表

名称(中文名/拉丁名/英文名 ^①)		染色体数目	进化地位	
白缘(鲈) <i>Liobagrus marginatus</i> Günther		2n=24	鲈形目	钝头鲈科
黄鳝 <i>Monopterus albus</i> Zuiew	Rice (paddy) field eel, Rice paddy eel	2n=24	合鳃目	合鳃科
云鳐 <i>Enedrias nebulosus</i>	Tidepool gunnel	2n=26	鲈形目	锦鳐科
短颌小绵鳐 <i>Zoarchias microstomus</i>		2n=28	鲈形目	线鳐科
拟缘(鲈) <i>Liobagrus marginatoides</i> Wu		2n=30	鲈形目	钝头鲈科
黑尾(鲈) <i>Liobagrus nigricauda</i> Regan		2n=30	鲈形目	钝头鲈科
丝背细鳞鲀 <i>Sephanolpis cirrhifer</i>	Leather fish, thread-sail filefish	2n=33	鲀形目	革鲀科
鳗尾(鲈) <i>Liobagrus anguillicauda</i>		2n=34	鲈形目	钝头鲈科
青鳉 <i>Euchiloglanis davidi</i>		2n=36	鲈形目	鳉科
鳗鲡 <i>Anguilla japonica</i> Temm.et Schl	Japanese eel	2n=38	鳗鲡目	鳗鲡科
星康吉鳗 <i>Conger myriaster</i> Brevoort	Whitespotted conger	2n=38	鳗鲡目	康吉鳗科
海鳗 <i>Muraenesox cinereu</i>	Dagger tooth pikeconger	2n=38	鳗鲡目	海鳗科
红狼牙鰕虎鱼 <i>Odontamblyopus rubicundus</i>	Rubicundus eelgoby	2n=38	鲈形目	鰕虎鱼科
中华花鳉(1) ^② <i>Cobitis sinensis</i> Sauvage et Dabry	Siberian spiny loach	2n=40	鲤形目	鳅科 花鳉亚科
鱖 <i>Hemirhamphus kurumeus</i> Jordan et Starks	Garfish	2n=40	银汉鱼目	飞鱼科 鱖亚科
松江鲈鱼 <i>Trachidermus fasciatus</i>	Rough-skinned sculpin	2n=40	鲈形目	杜父鱼科
绿鳍马面鲀 <i>Navodon septentrionalis</i>	Bluefin leatherjacket	2n=40	鲀形目	革鲀科
无须鱈 <i>Acheilognathus gracilis</i> Nichols		2n=42	鲤形目	鲤科 鲂亚科
斑鱧 <i>Channa maculate</i> Lacépède	Taiwan snakehead	2n=42	鲈形目	鱧科
匀斑裸胸鱧 <i>Gymnothorax reevesi</i>	Reeve's moray	2n=42	鳗鲡目	海鳗科
兴凯刺鲃 <i>Acanthorhodeus chankaensis</i> Dybowski	Khanka spiny bitterling	2n=44	鲤形目	鲤科 鲂亚科
大鳍刺鲃 <i>Acanthorhodeus macropterus</i> Bleeker	Largefin bitterling	2n=44	鲤形目	鲤科 鲂亚科
白河刺鲃 <i>Acanthorhodeus peihoensis</i> Fowler	Baiho bitterling	2n=44	鲤形目	鲤科 鲂亚科
越南刺鲃 <i>Acanthorhodeus tonkinensis</i> Vaillant		2n=44	鲤形目	鲤科 鲂亚科
彩副鱧 <i>Paracheilognathus imberbis</i> Günther		2n=44	鲤形目	鲤科 鲂亚科
普栉鰕虎鱼 <i>Ctenogobius giurinus</i> Rutter		2n=44	鲈形目	鰕虎鱼科
月鱧(2) <i>Channa asiatica</i> Linnaeus	Snakehead, Chinafish	2n=44	鲈形目	鱧科
加俐俐罗非鱼 <i>Tilapia galildeus</i>		2n=44	鲈形目	鲷鱼科
莫桑比克罗非鱼(1) <i>Tilapia mossambica</i>	Mozambique mouthbrooder	2n=44	鲈形目	鲷鱼科
莫桑比克罗非鱼(2) <i>Tilapia mossambica</i>	Mozambique mouthbrooder	2n=44	鲈形目	鲷鱼科
尼罗罗非鱼 <i>Tilapia nilotica</i> linnaeus	Baringo tilapia	2n=44	鲈形目	鲷鱼科
黄魮鱼 <i>Hypseleotris swinhonis</i>		2n=44	鲈形目	塘鳢科
沙塘鳢(1) <i>Odontobutis obscura</i>	Dark sleeper	2n=44	鲈形目	塘鳢科
沙塘鳢(2) <i>Odontobutis obscura</i>		2n=44	鲈形目	塘鳢科
吻鰕虎鱼 <i>Rhinogobius giurinus</i>		2n=44	鲈形目	鰕虎鱼科
神农栉鰕虎鱼 <i>Rhinogobius shennongensis</i>		2n=44	鲈形目	鰕虎鱼科
纹缟鰕虎鱼 <i>Tridentiger trionocephalus</i>	Chameleon goby	2n=44	鲈形目	鰕虎鱼科
竿鰕虎鱼 <i>Luciogobius guttatus</i>	Flat-headed goby	2n=44	鲈形目	鰕虎鱼科
矛尾鰕虎鱼 <i>Synechogobius hasta</i>		2n=44	鲈形目	鰕虎鱼科
黄鳍刺鰕虎鱼 <i>Acanthogobius flavimanus</i>	Yellowfin goby	2n=44	鲈形目	鰕虎鱼科
尾纹裸头鰕虎鱼 <i>Chaenogobius annularis</i>	Forktongue goby	2n=44	鲈形目	鰕虎鱼科
斑尾复鰕虎鱼 <i>Synechogobius ommaturus</i>	Asian freshwater goby	2n=44	鲈形目	鰕虎鱼科
红鳍东方鲀 <i>Fugu rubripes</i>	Japanese pufferfish	2n=44	鲀形目	鲀科
假睛东方鲀 <i>Fugu pseudommus</i>		2n=44	鲀形目	鲀科
菊黄东方鲀 <i>Fugu flavidus</i>	Towny puffer	2n=44	鲀形目	鲀科
花带条鳅(2) <i>Nemacheilus fasciolatus</i> Nichols et Pope		3n=44	鲤形目	鳅科 条鳅亚科

附表 1(续)

名称(中文名/拉丁名/英文名 ^①)	染色体数目	进化地位
尖头塘鳢 <i>Eleotris oxycephala</i> Temminck et Schlegel	Sharphead sleeper 2n=46	鲈形目 塘鳢科
圆尾斗鱼 <i>Macropodus chinensis</i>	Paradise fish 2n=46	鲈形目 攀鲈科
叉尾斗鱼 <i>Macropodus opercularis</i> Linnaeus	Paradise fish 2n=46	鲈形目 攀鲈科
月鳢(1) <i>Channa asiatica</i> Linnaeus	Small snakehead 2n=46	鲈形目 鳢科
大弹涂鱼 <i>Boleophthalmus pectinirostris</i>	Blue-spotted mudhopper, pond-skipper 2n=46	鲈形目 弹涂鱼科
项斑舌鰕虎鱼 <i>Glossogobius olivaceus</i>	2n=46	鲈形目 鰕虎鱼科
绒杜父鱼 <i>Hemitripterus villosus</i>	Sculpins 2n=46	鲉形目 杜父鱼科
短颌鲚 <i>Coilia brachygnathus</i> Kreyenberg et Pappenheim	Shortjaw tapertail anchovy 2n=47(♀) 2n=48(♂)	鲱形目 鲱科
草鱼(1) <i>Ctenopharyngodon idella</i> Valenciennes	Grass carp 2n=48	鲤形目 鲤科 雅罗鱼亚科
草鱼(2) <i>Ctenopharyngodon idella</i> Valenciennes	Grass carp 2n=48	鲤形目 鲤科 雅罗鱼亚科
鳊鱼 <i>Elopichthys bambusa</i> Richardson	Yellowcheck carp 2n=48	鲤形目 鲤科 雅罗鱼亚科
鲮鱼 <i>Luciobrama macrocephalus</i> Lacépède	Long spiky-head carp 2n=48	鲤形目 鲤科 雅罗鱼亚科
青鱼 <i>Mylopharyngodon piceus</i> Richardson	Piceus 2n=48	鲤形目 鲤科 雅罗鱼亚科
鳊鱼 <i>Ochetobius elongatus</i> Kner	2n=48	鲤形目 鲤科 雅罗鱼亚科
拉氏鲮 <i>Phoxinus lagowskii</i> chorensis	Amur minnow 2n=48	鲤形目 鲤科 雅罗鱼亚科
赤眼鲮 <i>Squaliobarbus curriculus</i> Richardson	Barbel chub 2n=48	鲤形目 鲤科 雅罗鱼亚科
银白鱼 <i>Anabarilius alburnops</i>	Silvery minnow 2n=48	鲤形目 鲤科 鲃亚科
安氏白鱼 <i>Anabarilius andersoni</i>	2n=48	鲤形目 鲤科 鲃亚科
高体近红鲮 <i>Ancherythroculter kurematsui</i> Kimura	2n=48	鲤形目 鲤科 鲃亚科
黑尾近红鲮 <i>Ancherythroculter nigrocauda</i> Yih et Wu	2n=48	鲤形目 鲤科 鲃亚科
汪氏近红鲮 <i>Ancherythroculter wangi</i> Tchang	2n=48	鲤形目 鲤科 鲃亚科
红鳍鲮 <i>Culter erythropterus</i> Basilewsky	Predatory carp 2n=48	鲤形目 鲤科 鲃亚科
戴氏红鲮 <i>Erythroculter dabryi</i> Bleeker	Humpback 2n=48	鲤形目 鲤科 鲃亚科
大眼红鲮 <i>Erythroculter hypselonotus</i> Lin	2n=48	鲤形目 鲤科 鲃亚科
翘嘴红鲮 <i>Erythroculter ilishaeformis</i> Bleeker	Predatory carp (Topmouth culter) 2n=48	鲤形目 鲤科 鲃亚科
蒙古红鲮(1) <i>Erythroculter mongolicus</i> Basilewsky	Mongolian redfin 2n=48	鲤形目 鲤科 鲃亚科
蒙古红鲮(2) <i>Erythroculter mongolicus</i> Basilewsky	Mongolian redfin 2n=48	鲤形目 鲤科 鲃亚科
拟尖头红鲮 <i>Erythroculter oxycephaloides</i> Kreyenberg et Pappenheim	2n=48	鲤形目 鲤科 鲃亚科
贝氏餐条 <i>Hemiculter bleekeri bleekeri</i> Warpachowsky	Minnow 2n=48	鲤形目 鲤科 鲃亚科
餐条 <i>Hemiculter leuciscus</i> Basilewsky	Sharpbelly 2n=48	鲤形目 鲤科 鲃亚科
黑尾餐条 <i>Hemiculter nigromarginis</i> Yih et Wu	2n=48	鲤形目 鲤科 鲃亚科
四川半餐 <i>Hemiculterella sauvagei</i> Warpachowsky	2n=48	鲤形目 鲤科 鲃亚科
团头鲂 <i>Megalobrama amblycephala</i> Yih	Wuchang bream (Blunt snout bream) 2n=48	鲤形目 鲤科 鲃亚科
三角鲂 <i>Megalobrama terminalis</i> Richardson	Black Amur bream 2n=48	鲤形目 鲤科 鲃亚科
长春鳊 <i>Parabramis pekinensis</i> Basilewsky	White amur bream 2n=48	鲤形目 鲤科 鲃亚科
银鲢 <i>Parapelecus argenteus</i> Günther	2n=48	鲤形目 鲤科 鲃亚科
寡鳞鲢 <i>Pseudolaubuca engraulis</i> Nichols	2n=48	鲤形目 鲤科 鲃亚科
南方拟餐 <i>Pseudohemiculter dispar</i> Peters	2n=48	鲤形目 鲤科 鲃亚科
张氏华鳊 <i>Sinibrama changi</i> Chang	2n=48	鲤形目 鲤科 鲃亚科
大眼华鳊 <i>Sinibrama macrops</i> Günther	2n=48	鲤形目 鲤科 鲃亚科
海南华鳊 <i>Sinibrama melrosei</i> Nichols et Pope	2n=48	鲤形目 鲤科 鲃亚科
逆鱼 <i>Acanthobrama simoni</i> Bleeker	2n=48	鲤形目 鲤科 鲃亚科
圆吻鲴 <i>Distoechodon tumirostris</i> Peters	2n=48	鲤形目 鲤科 鲴亚科
细鳞斜颌鲴 <i>Plagiognathops microlepis</i> Bleeker	Smallscale yellowfin 2n=48	鲤形目 鲤科 鲴亚科
银鲴 <i>Xenocypris argentea</i> Günther	Yellowfin 2n=48	鲤形目 鲤科 鲴亚科
黄尾鲴 <i>Xenocypris davidi</i> Bleeker	2n=48	鲤形目 鲤科 鲴亚科
方氏鲴 <i>Xenocypris fangi</i> Tchang	2n=48	鲤形目 鲤科 鲴亚科
四川鲴 <i>Xenocypris sechuanensis</i> Tchang	2n=48	鲤形目 鲤科 鲴亚科
彩石鲴 <i>Pseudoperilampus lighti</i> Wu	Light's bitterling 2n=48	鲤形目 鲤科 鲴亚科
高体鲴 <i>Rhodeus ocellatus</i> Kner	Rosy bitterling 2n=48	鲤形目 鲤科 鲴亚科
黑龙江鲴 <i>Rhodeus sericeus</i>	Amur bitterling 2n=48	鲤形目 鲤科 鲴亚科

附表 1(续)

名称(中文名/拉丁名/英文名 ^①)		染色体数目	进化地位		
中华鲮 <i>Rhodeus sinensis</i>		2n=48	鲤形目	鲤科	鲮亚科
鳊 <i>Aristichthys nobilis</i> Richardson	Bighead carp	2n=48	鲤形目	鲤科	鲮亚科
鲢 <i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	Silver carp	2n=48	鲤形目	鲤科	鲮亚科
大鳞副泥鳅 <i>Paramisgurnus dabryanus</i> Sauvage		2n=48	鲤形目	鳅科	花鳅亚科
短体条鳅 <i>Nemacheilus potanini</i> Günther		2n=48	鲤形目	鳅科	条鳅亚科
似鲶高原鳅 <i>Triplophysa siluroid</i>	Catfish-like loach	2n=48	鲤形目	鳅科	条鳅亚科
鳊 <i>Siniperca chuatsi</i> Basilewsky	Chinese perch	2n=48	鲈形目	鲈科	
大眼鳊 <i>Siniperca kneri</i> German		2n=48	鲈形目	鲈科	
暗鳊 <i>Siniperca obscura</i> Nichols		2n=48	鲈形目	鲈科	
长体鳊 <i>Siniperca roulei</i> Wu	Slender mandarin fish	2n=48	鲈形目	鲈科	
斑鳊 <i>Siniperca scherzeri</i> Steindachner	Golden mandarin fish	2n=48	鲈形目	鲈科	
波纹鳊 <i>Siniperca undulata</i> Fang et Chong		2n=48	鲈形目	鲈科	
乌鲢 <i>Channa argus</i> Cantor	Argus snakehead fish	2n=48	鲈形目	鲈科	
刺鳅 <i>Mastacembelus sinensis</i> Bleeker	Spiny eel	2n=48	鲈形目	刺鳅科	
大刺鳅 <i>Mastacembelus armatus</i> Lacépède	Large spiny eel	2n=48	鲈形目	刺鳅科	
青鳞小沙丁鱼 <i>Sardinella zunasi</i>	Japanese sardinella	2n=48	鲱形目	鲱科	
斑鲮 <i>Ckyoabidib oybctatys</i>		2n=48	鲱形目	鲱科	
鲮鱼 <i>Mugil cephalus</i>	Flathead mullet	2n=48	鲱形目	鲱科	
梭鱼 <i>Mugil soiyu</i> Basilewsky	So-iuy mullet	2n=48	鲱形目	鲱科	
花鲈 <i>Lateolabrax japonicus</i>	Japanese sea perch (Black spotted bass)	2n=48	鲈形目	鲈科	
斑带石斑鱼 <i>Epinephelus fasciatomaculatus</i>		2n=48	鲈形目	鲈科	
黑边石斑鱼 <i>Epinephelus fasciatus</i>	Banded reef cod	2n=48	鲈形目	鲈科	
六带石斑鱼 <i>Epinephelus sexfasciatus</i>	Epinephelus sexfasciatus	2n=48	鲈形目	鲈科	
鲑点石斑鱼 <i>Epinephelus fario</i>		2n=48	鲈形目	鲈科	
青石斑鱼 <i>Epinephelus awoara</i>	Banded grouper(yellow grouper)	2n=48	鲈形目	鲈科	
斜带石斑鱼 <i>Epinephelus coioides</i> Hamilton	Orange-spotted grouper	2n=48	鲈形目	鲈科	
点带石斑鱼 <i>Epinephelus malabaricus</i>	Malabar grouper	2n=48	鲈形目	鲈科	
蜂巢石斑鱼 <i>Epinephelus merra</i>	Mottled grouper	2n=48	鲈形目	鲈科	
黑边石斑鱼 <i>Epinephelus fasciatus</i>	Banded reef cod	2n=48	鲈形目	鲈科	
赤点石斑鱼 <i>Epinephelus akaara</i>	Epinephelus akaara	2n=48	鲈形目	鲈科	
云纹石斑 <i>Epinephelus bruneus</i> Bloch	Longtooth grouper	2n=48	鲈形目	鲈科	
褐点石斑鱼 <i>Epinephelus fuscoguttatus</i>	Brown-marbled grouper	2n=48	鲈形目	鲈科	
宽额鲈 <i>Promicrops lanceolatus</i>	Giant grouper	2n=48	鲈形目	鲈科	
皮氏叫姑鱼 <i>Johnius belangerii</i>	Belanger's croaker	2n=48	鲈形目	石首鱼科	
黄姑鱼 <i>Nibea albiflora</i>	White flower croaker	2n=48	鲈形目	石首鱼科	
鲉状黄姑鱼 <i>Argyrosomus amoyensis</i> Bleeker	Amoy croaker	2n=48	鲈形目	石首鱼科	
小黄鱼 <i>Pseudosciaena polyactis</i>	Small Yellow Croaker	2n=48	鲈形目	石首鱼科	
眼斑拟石首鱼 <i>Sciaenops ocellatus</i>	Red drum	2n=48	鲈形目	石首鱼科	
大黄鱼 <i>Pseudosciaena crocea</i>	Pseudosciaena crocea	2n=48	鲈形目	石首鱼科	
双棘黄姑鱼 <i>Nibea diacanthus</i>	Blackspotted croaker	2n=48	鲈形目	石首鱼科	
美国红鱼 <i>Sciaenops ocel latus</i>	Red drum	2n=48	鲈形目	石首鱼科	
红鳍笛鲷 <i>Lutjanus ery thopterus</i>	Crimson snapper	2n=48	鲈形目	笛鲷科	
紫红笛鲷 <i>Lutjanus argentimaculatus</i> Forskal	Mangrove red snapper	2n=48	鲈形目	笛鲷科	
白斑笛鲷 <i>Lutjanus bohar</i>	Two-spot red snapper	2n=48	鲈形目	笛鲷科	
约氏笛鲷 <i>Lutjanus johni</i>	John's snapper	2n=48	鲈形目	笛鲷科	
勒氏笛鲷 <i>Lutjanus russellii</i> Bleeker	Russell's snapper	2n=48	鲈形目	笛鲷科	
画眉笛鲷 <i>Lutjanus vitta</i>	Brownstripe red snapper	2n=48	鲈形目	笛鲷科	
真鲷 <i>Pagrosomus major</i>	Red sea bream	2n=48	鲈形目	鲷科	
黑鲷 <i>Sparus macrocephalus</i>	Black porgy	2n=48	鲈形目	鲷科	
黄鳍鲷 <i>Sparus latus</i>	Yellowfin seabream	2n=48	鲈形目	鲷科	
平鲷 <i>Rhaboloslargus sarba</i>	Stumpnose bream	2n=48	鲈形目	鲷科	

附表 1(续)

名称(中文名/拉丁名/英文名 ^①)	染色体数目	进化地位
横带髯鲷 <i>Hapalogenys mucronatus</i>	Belted beard grunt 2n=48	鲈形目 石鲈科
斜带髯鲷 <i>Hapalogenys nitens</i> Richardson	Skewband grunt 2n=48	鲈形目 石鲈科
花尾胡椒鲷 <i>Plectorhinchus cinctus</i>	Crescent sweetlips 2n=48	鲈形目 石鲈科
鸡冠鲷 <i>Alectrias benjamini</i>	2n=48	鲈形目 线鲷科
六线鲷 <i>Ernogrammus hexagrammus</i>	2n=48	鲈形目 线鲷科
绵鲷 <i>Zoarces elongates</i> Kner	Eelpout 2n=48	鲈形目 绵鲷科
长鳍金枪鱼 <i>Thunnus alalunga</i>	Albacore Tuna 2n=48	鲈形目 金枪鱼科
黄鳍金枪鱼 <i>Thunnus albacares</i>	Yellowfin Tuna 2n=48	鲈形目 金枪鱼科
鲣 <i>Katsuwonus pelamis</i>	Oceanic bonito 2n=48	鲈形目 金枪鱼科
乌塘鳢 <i>Bostrichthys sinensis</i>	Chinese black sleeper 2n=48	鲈形目 塘鳢科
褐昌鲉 <i>Sebastes marmoratus</i>	Brown rockfish 2n=48	鲉形目 鲉科
许氏平鲉 <i>Sebastes schlegeli</i>	Sebastods schlegeli 2n=48	鲉形目 鲉科
铠平鲉 <i>Sebastes hubbsi</i>	2n=48	鲉形目 鲉科
黑平鲉 <i>Sebastes nigricans</i>	2n=48	鲉形目 鲉科
欧氏六线鱼 <i>Hexagrammus otaii</i>	2n=48	鲉形目 六线鱼科
大拢六线鱼 <i>Hexagrammus otakii</i>	2n=48	鲉形目 六线鱼科
斑头鱼 <i>Hexagrammos agrammus</i>	Spottybelly greenling 2n=48	鲉形目 六线鱼科
鲷 <i>Playcephalus indicus</i>	Flathead 2n=48	鲉形目 鲷科
牙鲆 <i>Paralichthys olivaceus</i>	Bastard halibut 2n=48	鲽形目 牙鲆科
桂皮斑鲆 <i>Pseudorhombus cinnamomeus</i>	Temminck et Schlegel 2n=48	鲽形目 牙鲆科
木叶鲽 <i>Pleuronichthys cornutus</i>	Finespotted flounder(horny turbot) 2n=48	鲽形目 鲽科
黄盖鲽 <i>Pseudopleuronectes yokohamae</i>	Marbled sole 2n=48	鲽形目 鲽科
石鲽 <i>Kareius bicoloratus</i>	Stone flounder 2n=48	鲽形目 鲽科
油鲽 <i>Microstomus achne</i>	Slime flounder 2n=48	鲽形目 鲽科
光唇鱼 <i>Acrossocheilus fasciatus</i>	2n=50	鲤形目 鲤科 鲃亚科
珠江虹彩光唇鱼 <i>Acrossocheilus iridescens zhu jiangensis</i> Wu et Lin	2n=50	鲤形目 鲤科 鲃亚科
云南光唇鱼(1) <i>Acrossocheilus yunnanensis</i> Regan	2n=50	鲤形目 鲤科 鲃亚科
云南光唇鱼(2) <i>Acrossocheilus yunnanensis</i> Regan	2n=50	鲤形目 鲤科 鲃亚科
半刺厚唇鱼 <i>Acrossocheilus hemispinus</i> Nichols	2n=50	鲤形目 鲤科 鲃亚科
侧条厚唇鱼 <i>Acrossocheilus parallens</i> Nichols	2n=50	鲤形目 鲤科 鲃亚科
北江厚唇鱼 <i>Acrossocheilus beiji Jiangensis</i> Wu et Lin	2n=50	鲤形目 鲤科 鲃亚科
洱海四须鲃 <i>Barbodes daliensis</i>	2n=50	鲤形目 鲤科 鲃亚科
湖四须鲃 <i>Barbodes lacustris</i>	2n=50	鲤形目 鲤科 鲃亚科
条纹二须鲃 <i>Capoeta semifasciolata</i> Günther	Chinese barb 2n=50	鲤形目 鲤科 鲃亚科
鲮鱼(1) <i>Cirrhinus molitorella</i> Cuvier et Valenciennes	Mud carp 2n=50	鲤形目 鲤科 鲃亚科
鲮鱼(2) <i>Cirrhinus molitorella</i> Cuvier et Valenciennes	Mud carp 2n=50	鲤形目 鲤科 鲃亚科
四须盘鮠 <i>Discogobio tetrabarbus</i> Lin	2n=50	鲤形目 鲤科 鲃亚科
东方墨头鱼 <i>Garra orientalis</i> Nichols	Oriental sucking barb 2n=50	鲤形目 鲤科 鲃亚科
墨头鱼(1) <i>Garra pingi pingi</i> Tchang	Beardless sucking bard 2n=50	鲤形目 鲤科 鲃亚科
墨头鱼(2) <i>Garra pingi pingi</i> Tchang	2n=50	鲤形目 鲤科 鲃亚科
露斯塔野鲮 <i>Labeo rohita</i>	Rohu 2n=50	鲤形目 鲤科 鲃亚科
异华鲮 <i>Parasinilabeo assimilis</i> Wu et Yao	2n=50	鲤形目 鲤科 鲃亚科
唇鱼 <i>Semilabeo notabilis</i> Peters	2n=50	鲤形目 鲤科 鲃亚科
泉水鱼 <i>Semilabeo prochilus</i> Sauvage et Dabry	2n=50	鲤形目 鲤科 鲃亚科
桂华鲮 <i>Sinilabeo decorus</i> Peters	2n=50	鲤形目 鲤科 鲃亚科
湘华鲮 <i>Sinilabeo decorus tungting</i>	2n=50	鲤形目 鲤科 鲃亚科
华鲮 <i>Sinilabeo rendahli</i> Kimura	2n=50	鲤形目 鲤科 鲃亚科
瓣结鱼 <i>Folifer brevifilis</i> Peters	2n=50	鲤形目 鲤科 鲃亚科
细长白甲鱼 <i>Onychostoma elongates</i> Fang	2n=50	鲤形目 鲤科 鲃亚科
南方白甲鱼 <i>Onychostoma gerlachi</i> Peters	2n=50	鲤形目 鲤科 鲃亚科
白甲鱼 <i>Onychostoma sima</i> Sauvage et Dabry	2n=50	鲤形目 鲤科 鲃亚科

附表 1(续)

名称(中文名/拉丁名/英文名 ^①)		染色体数目	进化地位		
似鲮棒花鱼 <i>Abbottina labeoides</i> Nichols et Pope		2n=50	鲤形目	鲤科	鲮亚科
棒花鱼 <i>Abbottina rivularis</i> Basilewsky	Chinese false gudgeon	2n=50	鲤形目	鲤科	鲮亚科
似鲮 <i>Belligobio nummifer</i> Boulenger		2n=50	鲤形目	鲤科	鲮亚科
圆口铜鱼 <i>Coreius guichenoti</i> Sauvage et Dabry		2n=50	鲤形目	鲤科	鲮亚科
铜鱼 <i>Coreius heterodon</i> Bleeker	Brass gudgeon	2n=50	鲤形目	鲤科	鲮亚科
银色颌须鲃 <i>Gnathopogon argentatus</i> Sauvage et Dabry		2n=50	鲤形目	鲤科	鲮亚科
短须颌须鲃 <i>Gnathopogon imberbis</i> Sauvage et Dabry		2n=50	鲤形目	鲤科	鲮亚科
西湖颌须鲃 <i>Gnathopogon sihuensis</i> Chu		2n=50	鲤形目	鲤科	鲮亚科
唇鲃 <i>Hemibarbus labeo</i> Pallas	Barbel steed	2n=50	鲤形目	鲤科	鲮亚科
长吻鲃 <i>Hemibarbus longirostris</i> Regan		2n=50	鲤形目	鲤科	鲮亚科
花鲃 <i>Hemibarbus maculatus</i> Bleeker	Spotted steed	2n=50	鲤形目	鲤科	鲮亚科
嵯县胡鲃 <i>Huigobio chenhsienensis</i> Fang		2n=50	鲤形目	鲤科	鲮亚科
似刺鲃 <i>Paracanthobrama guichenoti</i> Bleeker		2n=50	鲤形目	鲤科	鲮亚科
花棘似刺鲃 <i>Paracanthobrama umbrifer</i> Lin		2n=50	鲤形目	鲤科	鲮亚科
片唇鲃 <i>Platysmacheilus exiguus</i> Lin		2n=50	鲤形目	鲤科	鲮亚科
桂林似鲃 <i>Pseudogobio vaillanti guilinensis</i> Yao et Yang		2n=50	鲤形目	鲤科	鲮亚科
似鲃 <i>Pseudogobio vaillanti vaillanti</i> Sauvage		2n=50	鲤形目	鲤科	鲮亚科
麦穗鱼 <i>Pseudorasbora parva</i> Temminck et Schlegel	Stone moroko	2n=50	鲤形目	鲤科	鲮亚科
圆筒吻鲃 <i>Rhinogobio cylindricus</i> Günther		2n=50	鲤形目	鲤科	鲮亚科
吻鲃 <i>Rhinogobio typus</i> Bleeker		2n=50	鲤形目	鲤科	鲮亚科
长鳍吻鲃 <i>Rhinogobio ventralis</i> Sauvage et Dabry		2n=50	鲤形目	鲤科	鲮亚科
江西鳊 <i>Sarcocheilichthys kiangsiensis</i> Nichols		2n=50	鲤形目	鲤科	鲮亚科
黑鳍鳊 <i>Sarcocheilichthys nigripinnis nigripinnis</i> Günther	Rainbow gudgeon	2n=50	鲤形目	鲤科	鲮亚科
小鳊 <i>Sarcocheilichthys parvus</i> Nichols		2n=50	鲤形目	鲤科	鲮亚科
华鳊 <i>Sarcocheilichthys sinensis sinensis</i> Bleeker	Chinese fat minnow	2n=50	鲤形目	鲤科	鲮亚科
蛇鲃 <i>Saurogobio dabryi</i> Bleeker	Longnose gudgeon	2n=50	鲤形目	鲤科	鲮亚科
长蛇鲃 <i>Saurogobio dumerili</i> Bleeker		2n=50	鲤形目	鲤科	鲮亚科
光唇蛇鲃 <i>Saurogobio gymnocheilus</i> Lo, Yao et Chen		2n=50	鲤形目	鲤科	鲮亚科
宜昌鳊鲂 <i>Gobiobotia ichangensis</i>		2n=50	鲤形目	鲤科	鳊鲂亚科
南方长须鳊鲂 <i>Gobiobotia longibarba meridionalis</i> Chen et Tsao		2n=50	鲤形目	鲤科	鳊鲂亚科
短身鳊鲂 <i>Gobiobotia abbreviate</i> Fang et Wang		2n=50	鲤形目	鲤科	鳊鲂亚科
异鳊鳊(1) <i>Xenophysogobio boulengeri</i> Tchang		2n=50	鲤形目	鲤科	鳊鲂亚科
异鳊鳊(2) <i>Xenophysogobio boulengeri</i> Tchang		2n=50	鲤形目	鲤科	鳊鲂亚科
平舟原缨口鳊 <i>Vanmanenia pingchowensis</i> Fang		2n=50	鲤形目	平鳍鳊科	
广西沙鳊 <i>Botia kwangsiensis</i> Fang		2n=50	鲤形目	鳊科	沙鳊亚科
长薄鳊 <i>Leptobotia elongata</i> Bleeker	Elongate loach	2n=50	鲤形目	鳊科	沙鳊亚科
桂林薄鳊 <i>Leptobotia guilinensis</i> Chen		2n=50	鲤形目	鳊科	沙鳊亚科
薄鳊 <i>Leptobotia pellegrini</i> Fang		2n=50	鲤形目	鳊科	沙鳊亚科
紫薄鳊 <i>Leptobotia taeniops</i> Sauvage		2n=50	鲤形目	鳊科	沙鳊亚科
斑纹薄鳊 <i>Leptobotia zebra</i> Wu		2n=50	鲤形目	鳊科	沙鳊亚科
花斑副沙鳊 <i>Parabotia fasciata</i> Dabry		2n=50	鲤形目	鳊科	沙鳊亚科
漓江副沙鳊 <i>Parabotia lijiangensis</i> Chen		2n=50	鲤形目	鳊科	沙鳊亚科
点面副沙鳊 <i>Parabotia maculosa</i> Wu		2n=50	鲤形目	鳊科	沙鳊亚科
泥鳅(1) <i>Misgurnus anguillicaudatus</i> Cantor	Oriental weatherfish	2n=50	鲤形目	鳊科	花鳊亚科
美丽小条鳊 <i>Micronemacheilus pulcher</i> Chen		2n=50	鲤形目	鳊科	条鳊亚科
花带条鳊(1) <i>Nemacheilus fasciolatus</i> Nichols et Pope		2n=50	鲤形目	鳊科	条鳊亚科
红鳍条鳊 <i>Znemacheilus incertus</i> Nichols		2n=50	鲤形目	鳊科	条鳊亚科
长须黄颡鱼 <i>Pelteobagrus eupogon</i> Boulenger		2n=50	鲶形目	鲶科	
长脂拟鲿 <i>Pseudobagrus adiposalis</i> Oshima		2n=50	鲶形目	鲶科	
石爬鮡 <i>Euchiloglanis davidi</i>	Catfish	2n=50	鲶形目	鮡科	
粗唇鮡 <i>Leiocassis crassilabris</i> Günther		2n=52	鲶形目	鮡科	

附表 1(续)

名称(中文名/拉丁名/英文名 ^①)		染色体数目	进化地位	
钝吻鲶 <i>Leiocassis crassirostris</i>		2n=52	鲶形目	鲶科
长吻鲶 <i>Leiocassis longirostris</i> Günther	Longsnout catfish	2n=52	鲶形目	鲶科
黄颡鱼 <i>Pelteobagrus fulvidraco</i> Richardson	Yellow catfish	2n=52	鲶形目	鲶科
光泽黄颡鱼 <i>Pelteobagrus nitidus</i> Sauvage et Dabry		2n=52	鲶形目	鲶科
瓦氏黄颡鱼 <i>Pelteobagrus vachelli</i> Richardson		2n=52	鲶形目	鲶科
凹尾拟鲿 <i>Pseudobagrus emarginatus</i> Regan		2n=52	鲶形目	鲶科
细体拟鲿 <i>Pseudobagrus pratti</i> Günther		2n=52	鲶形目	鲶科
圆尾拟鲿 <i>Pseudobagrus tenius</i> Günther		2n=52	鲶形目	鲶科
切尾拟鲿 <i>Pseudobagrus truncatus</i> Regan		2n=52	鲶形目	鲶科
乌苏里拟鲿 <i>Pseudobagrus ussuriensis</i> Dybowski	Ussuri catfish	2n=52	鲶形目	鲶科
福建纹胸鮡 <i>Glyptothorax fokiensis</i> Rendahl		2n=52	鲶形目	鮡科
斑点胡子鲶 <i>Clarias macrocephalus</i>	Bighead catfish	2n=54	鲶形目	胡子鲶科
胡子鲶(1) <i>Clarias fuscus</i> Lacépède	Whitespotted clarias	2n=56	鲶形目	胡子鲶科
胡子鲶(2) <i>Clarias fuscus</i> Lacépède	Whitespotted clarias	2n=56	鲶形目	胡子鲶科
革胡子鲶 <i>Clarias leather</i>		2n=56	鲶形目	胡子鲶科
繸鲮 <i>Azuma emmion</i>		2n=56	鲈形目	繸鲮科
鲶 <i>Silurus asotus</i> Linnaeus	Oriental sheatfish	2n=58	鲶形目	鲶科
南方大口鲶 <i>Silurus soldatovi meridionalis</i> Chen		2n=58	鲶形目	鲶科
长鳊 <i>Mystus elongatus</i> Günther		2n=60	鲶形目	鲶科
斑鳊 <i>Mystus guttatus</i> Lacépède	Spotted longbarbel catfish	2n=60	鲶形目	鲶科
大鳍鳊 <i>Mystus macropterus</i> Bleeker		2n=60	鲶形目	鲶科
马口鱼(1) <i>Opsariichthys bidens</i> Günther	Chinese hooksnout carp	2n=74	鲤形目	鲤科 雅罗鱼亚科
中国长臀鲶 <i>Cranoglanis boudierus</i>	Helmet catfish	2n=74	鲶形目	长臂鲶科
马口鱼(2) <i>Opsariichthys bidens</i> Günther	Chinese hooksnout carp	2n=76	鲤形目	鲤科 雅罗鱼亚科
宽鳍鱮 <i>Zacco platypus</i> Schlegel	Pale chub	2n=78	鲤形目	鲤科 雅罗鱼亚科
中华花鲈(2) <i>Cobitis sinensis</i> Sauvage et Dabry	Siberian spiny loach	2n=90	鲤形目	鲈科 花鲈亚科
拉萨裸裂尻鱼 <i>Schizopygopsis younghusbandi</i>		2n=90	鲤形目	鲤科 裂腹鱼亚科
扁咽齿鱼 <i>Platypharodon extremus</i>	Wide tooth schizothoracin	2n=90	鲤形目	鲤科 裂腹鱼亚科
异齿裂腹鱼 <i>Schizothorax oconnori</i>		2n=92	鲤形目	鲤科 裂腹鱼亚科
拉萨裂腹鱼 <i>Schizothorax waltoni</i>		2n=92	鲤形目	鲤科 裂腹鱼亚科
尖裸鲤 <i>Oxygymnocypris stewarti</i>	Naked schizothoracin	2n=92	鲤形目	鲤科 裂腹鱼亚科
黄河裸裂尻鱼 <i>Schizopygopsis pylzovi</i> Kessler		2n=92	鲤形目	鲤科 裂腹鱼亚科
骨唇黄河鱼 <i>Chuanchia labiosa</i>	Huanghe naked carp	2n=92	鲤形目	鲤科 裂腹鱼亚科
花斑裸鲤 <i>Gymnocypris eckloni</i>		2n=94	鲤形目	鲤科 裂腹鱼亚科
金线鱼 <i>Sinocyclocheilus grahami</i>	Golden-line barbel	2n=96	鲤形目	鲤科 鲃亚科
抚仙金线鱼(1) <i>Sinocyclocheilus grahami tingi</i>		2n=96	鲤形目	鲤科 鲃亚科
抚仙金线鱼(2) <i>Sinocyclocheilus grahami tingi</i>		2n=96	鲤形目	鲤科 鲃亚科
抚仙金线鱼(3) <i>Sinocyclocheilus grahami tingi</i>		2n=96	鲤形目	鲤科 鲃亚科
斑金线鱼 <i>Sinocyclocheilus maculatus</i>		2n=96	鲤形目	鲤科 鲃亚科
重口裂腹鱼 <i>Schizothorax davidi</i> Sauvage	David's schizothoracin	2n=98	鲤形目	鲤科 裂腹鱼亚科
重唇鱼 <i>Diptychus</i> sp.	Scaly osman	2n=98	鲤形目	鲤科 裂腹鱼亚科
鲈鲤 <i>Percocypris pingi</i>		2n=98	鲤形目	鲤科 鲃亚科
胭脂鱼 <i>Myxocyprinus asiaticus</i>	Chinese sucker	2n=100	鲤形目	胭脂鱼科
刺鲃 <i>Spinibarbus caldwelli</i> Nichols		2n=100	鲤形目	鲤科 鲃亚科
倒刺鲃 <i>Spinibarbus denticulatus</i> Oshima		2n=100	鲤形目	鲤科 鲃亚科
中华倒刺鲃 <i>Spinibarbus sinensis</i> Bleeker		2n=100	鲤形目	鲤科 鲃亚科
须鲃 <i>Carassiodes cantonensis</i> Heincke		2n=100	鲤形目	鲤科 鲃亚科
鲫(1) <i>Carassius auratus auratus</i> Linnaeus	Crucian carp	2n=100	鲤形目	鲤科 鲤亚科
鲫(2) <i>Carassius auratus auratus</i> Linnaeus	Crucian carp	2n=100	鲤形目	鲤科 鲤亚科
鲫(3) <i>Carassius auratus auratus</i> Linnaeus	Crucian carp	2n=100	鲤形目	鲤科 鲤亚科
鲤 <i>Cyprinus carpio haematopterus</i> Temminck et Schlegel	Common carp	2n=100	鲤形目	鲤科 鲤亚科

附表 1(续)

名称(中文名/拉丁名/英文名 ^①)	染色体数目	进化地位
杞麓鲤 <i>Cyprinu carpio chilia</i>	2n=100	鲤形目 鲤科 鲤亚科
华南鲤 <i>Cyprinu carpio rubrofusculus</i>	2n=100	鲤形目 鲤科 鲤亚科
春鲤 <i>Cyprinu longipectoralis</i>	Long pectoral carp(Longfin carp)	2n=100 鲤形目 鲤科 鲤亚科
大眼鲤 <i>Cyprinu megalophthalmus</i>	Bigeye carp	2n=100 鲤形目 鲤科 鲤亚科
洱海大头鲤 <i>Cyprinu pellegrini barbatus</i>	Barbless carp	2n=100 鲤形目 鲤科 鲤亚科
抚仙湖小鲤 <i>Cyprinu micristuius fuxianensis</i>		2n=100 鲤形目 鲤科 鲤亚科
岩原鲤 <i>Procyprius rabaudi</i> Tchang	Rock carp	2n=100 鲤形目 鲤科 鲤亚科
美丽沙鳅 <i>Botia pulchra</i> Wu		2n=100 鲤形目 鳅科 沙鳅亚科
泥鳅(2) <i>Misgurnus anguillicaudatus</i> Cantor	Oriental weatherfish	2n=100 鲤形目 鳅科 花鳅亚科
塘胡子鲶 <i>Clarias batrachus</i>	Walking catfish	2n=100 鲶形目 胡子鲶科
齐口裂腹鱼 <i>Schizothorax prenanti</i> Tchang	Prenant's schizothoracin	2n=148 鲤形目 鲤科 裂腹鱼亚科
大理裂腹鱼 <i>Schizothorax taliensis</i>	Dali Schizothoracin	2n=148 鲤形目 鲤科 裂腹鱼亚科
昆明裂腹鱼 <i>Schizothorax grahami</i>		2n=148 鲤形目 鲤科 裂腹鱼亚科
裂腹鱼 <i>Schizothorax</i> sp.	Common marinka	2n=148 鲤形目 鲤科 裂腹鱼亚科
银鲫(2) <i>Carassius auratus gibelio</i> Bloch	Silver prussian carp	2n=156 鲤形目 鲤科 鲤亚科
银鲫(1) <i>Carassius auratus gibelio</i> Bloch	Silver prussian carp	2n=162 鲤形目 鲤科 鲤亚科
中华鲟 <i>Acipenser sinensis</i> Gray	Chinese sturgeon	2n=264 鲟形目 鲟科

① 只包括部分能查到的英文名; ② 括号表示不同亚种