www.scichina.com

life.scichina.com

# 《中国科学》杂志社 SCIENCE IN CHINA PRESS

# 论 文

# 改良三倍体鲫鱼的生物学特性研究

陈松, 王静, 刘少军, 覃钦博, 肖军, 段巍, 罗凯坤, 刘锦辉, 刘筠

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

+ 同等贡献

\* 联系人, E-mail: lsj@hunnu. edu. cn

收稿日期: 2009-02-26; 接受日期: 2009-03-30

国家杰出青年科学基金(批准号: 30725028)、国家重点基础研究发展计划(批准号: 2007CB109206)、国家自然科学基金面上项目(批准号: 30871915)、湖南省研究生创新基金和湖南省"芙蓉学者"特聘教授、湖南省教育厅产业化基金(批准号: 200654-2)资助

摘要 利用鱼类远缘杂交和雌核发育相结合的方法培育出改良四倍体鲫鲤和改良二倍体红鲫,两者交配制备出一种改良三倍体鲫鱼(湘云鲫 2 号). 对改良三倍体鲫鱼的染色体数目和组型、性腺和垂体结构、外形特征、生长速度等方面进行了系统的研究. 结果表明,改良三倍体鲫鱼的染色体数目为 3n=150, 核型公式为 33m+51sm+33st+33t; 其精巢和卵巢在繁殖季节不能产生成熟配子,垂体超微结构显示, GTH 细胞内的分泌颗粒和分泌小球在繁殖季节没有大量排出,该特征从内分泌的角度证明了它们的不育性; 改良三倍体鲫鱼具有体背高、尾柄短和头部小的优良外形特征. 与三倍体湘云鲫相比,改良三倍体鲫鱼不但保留了三倍体鱼生长速度快、不育等特点,而且在体形方面表现出明显的改良特征,是一种新型改良三倍体鲫鱼.

### 关键词

改良三倍体鲫鱼 染色体 性腺 垂体 改良特征

以湘江野鲤(Cyprinus carpio L.)为原始父本(2n=100),红鲫(Carassius auratus red var.)为原始母本(2n=100),经过多代培育形成雌雄两性可育、遗传性状稳定的异源四倍体鲫鲤(AT)群体[1.2].目前,该群体已繁殖了 15 代(F<sub>3</sub>~F<sub>17</sub>).利用异源四倍体鲫鲤产生的二倍体精子与日本白鲫(Cauratus Cuvieri)产生的单倍体卵子受精获得三倍体湘云鲫<sup>[1]</sup>,在此基础上通过雌核发育、雄核发育、性反转、回交和遗传选育等生物学方法对四倍体和二倍体鱼进行遗传改良,一方面获得了多种体形美观、生长速度快、繁殖能力强的新型和改良四倍体和二倍体鱼[3-5],另一方面可用这些改良四倍体和二倍体鱼来研制优质三倍体鱼.

雌性异源四倍体鲫鲤能稳定产生二倍体卵子, 对这种二倍体卵子进行雌核发育,获得了一个能大 量产生二倍体卵子的雌核发育二倍体鲫鲤克隆体系 (G<sub>1</sub>-G<sub>2</sub>-G<sub>3</sub>-G<sub>4</sub>)<sup>[6,7]</sup>. 异源四倍体鲫鲤(AT)与雌核发育二倍体鲫鲤第一代(G<sub>1</sub>)交配得到一种改良四倍体鲫鲤(G<sub>1</sub>×AT, 4*n*=200), 其染色体数目和性腺结构已报道<sup>[8]</sup>. 这种改良四倍体鲫鲤在抗逆性、体形、繁殖力、生长速度等方面都比普通四倍体鲫鲤具有明显优势. 如雄性改良四倍体鲫鲤的产精液量是普通四倍体鲫鲤产精量的 1.6~3 倍, 雌性改良四倍体鲫鲤的繁殖时间较普通四倍体鲫鲤长 1~2个月, 其产卵量高于普通四倍体鲫鲤 30%; 改良四倍体鲫鲤的生长速度比普通四倍体鲫鲤的生长速度快 12.7%; 改良四倍体鲫鲤的抗逆性明显比普通四倍体鲫鲤的要强, 尤其是它们产后死亡率明显低于普通四倍体鲫鲤,存活率高出 10%~15%. 目前在生产上,已全部用改良四倍体鲫鲤代替普通四倍体鲫鲤来生产优质的三倍体鱼.

在 G<sub>1</sub>×AT 中, 发现 98%的个体自交产生的后代

都是体形和体色保持一致的四倍体鱼, 但是其中有 2% 高背型个体体高/体长值达到 0.48(98%的 G1×AT 的体高/体长比值只有 0.36), 将这些 2%的高背型 G<sub>1</sub>×AT 自交,产生了 3 种类型后代: (i) 高背型红鲫; (ii) 高背型双尾金鱼; (iii) 青灰色鲤鱼. 分离出的高 背型红鲫体高/体长平均值达到 0.53. 明显比普通红 鲫的体高/体长平均值(约0.41)要高. 这种高背型红鲫 两性可育、一年性成熟, 通过自交不断扩大群体规模. 已有的研究结果表明,这种高背型鲫鱼在外形上具 有头部小、体背高、尾柄短等优良特征[9]. 同时高背 型红鲫及其自交后代在人工催产过程中表现出显著 的生殖优势, 它们具有较高的受精率和孵化率、产卵 (产精)量大、繁殖期长等特点, 这为创建一个优质二 倍体红鲫新品系奠定了基础. 以雌性改良二倍体红 鲫为母本, 雄性改良四倍体鲫鲤为父本制备出具有 显著改良性状的三倍体鲫鱼(命名为湘云鲫 2 号, 品 种登记号: GS-02-001-2008)(图 1). 本文对改良三倍 体鲫鱼外形特征、染色体数目和组型、性腺和垂体结 构以及生长速度进行了系统研究, 为多倍体鱼的遗 传育种研究提供了的生物学理论知识.

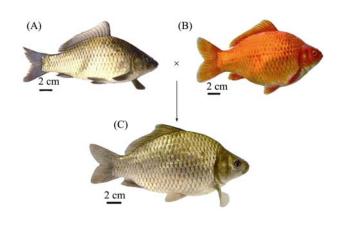


图 1 改良三倍体鲫鱼培育图

(A) 改良四倍体鲫鲤; (B) 改良二倍体红鲫; (C) 改良三倍体鲫鱼

### 1 材料和方法

### 1.1 材料

本实验中改良四倍体鲫鲤、改良二倍体红鲫、改良三倍体鲫鱼和普通红鲫均取自教育部"多倍体繁殖及育种技术"工程研究中心.

### 1.2 方法

- (1) 染色体的制备. 分别取 5 尾改良四倍体鲫鲤、5 尾改良二倍体红鲫和 8 尾改良三倍体鲫鱼,用于肾细胞染色体的制备. 肾细胞有丝分裂中期染色体制备方法参照文献[8]. 从每尾鱼中选取 10 个有丝分裂中期分裂相,检测其染色体数的分布情况,选择较好的分裂相构建染色体组型,染色体组型按 Levan 氏标准确定.
- (2) 性腺和垂体结构观察. 选取 龄改良三倍体鲫鱼 20 尾用于性腺和垂体结构观察. 性腺和垂体均用 3%的戊二醛固定, 磷酸缓冲液清洗, 锇酸固定, 系列丙酮梯度脱水, Epon812 包埋, 60~70 nm 超薄切片, 醋酸双氧铀-枸椽酸铅染色, 日本 JEOL-1230 透射电子显微镜观察. 同时性腺的一部分也用 Bouin's 液固定, 系列酒精脱水, 二甲苯透明, 石蜡包埋, 连续切片厚度为 6~8 μm, HE 染色, 中性树胶封片, Olympus 显微镜镜检并进行显微摄影. 性腺分期参照 刘筠等人[10]采用的鲤科鱼类的分期标准.
- (3) 形态特征的测量. 随机选取改良四倍体鲫鲤、改良三倍体鲫鱼和改良二倍体红鲫各 30 尾,对实验鱼的全长、体长、体高、尾柄长、尾柄高、头长和头高等可量性状(精确到 0.1 cm)进行测量;同时还对实验鱼的背鳍条、腹鳍条、臀鳍条、侧线鳞、侧线上鳞、侧线下鳞和口须等可数性状进行记数. 并将抽样所得的数据进行整理,计算平均值、标准差和主要变化数.
- (4) 生长速度检测. 2006年3月,选取同批生产的改良三倍体鲫鱼和湘云鲫各1000尾,分养于2亩水面;改良三倍体鲫鱼和普通红鲫各1000尾混养于2亩水面.于当年7~12月每月月初随机选取3个池中每种鱼各30尾,检测体重并计算其平均值.

# 2 实验结果

# **2.1** 改良四倍体鲫鲤、改良二倍体红鲫和改良三倍体鲫鱼肾细胞染色体观察

在透射电子显微镜下观察肾细胞染色体制片, 从每尾鱼中选取 10 个有丝分裂中期分裂相,统计其 染色体数的分布情况(表 1). 改良四倍体鲫鲤染色体 众数分布在 190~200 范围内,所占比例为 92 %,证 明它们为四倍体 (4n=200)(图 2(A)); 改良二倍体红 鲫染色体众数分布在95~100 范围内, 所占比例为94 %, 证明它们为二倍体 (2n=100)(图 2(C)); 改良三倍 体鲫鱼染色体众数分布在 145~150 范围内, 所占比 例为 94 %, 证明它们为三倍体 (3n=150) (图 2(E)).

染色体组型按 Levan 氏标准确定, 分析每种鱼 5 个染色体分裂相. 得出改良四倍体鲫鲤、改良二倍体 红鲫和改良三倍体鲫鱼的染色体组型基本一致, 它 们的每一套染色体组均由 11 条中部着丝粒染色体、

17条亚中部着丝粒染色体、11条亚端部着丝粒染色 体和 11 条端部着丝粒染色体构成. 改良四倍体鲫鲤 染色体组型排列公式为44m+68sm+44st+44t(图2(A)); 改良二倍体红鲫染色体组型排列公式为 22m+34sm+ 22st+22t(图 2(D)); 改良三倍体鲫鱼染色体组排列公 式为 33m+51sm+33st+33t(图 2(F)).

# 2.2 改良三倍体鲫鱼性腺和垂体结构

在检测的 20 尾 龄改良三倍体鲫鱼性腺中可以

鱼名	个体数	分裂相数 -	染色体分布								
			<95	95~	100	10	1~144	1	146~150	151~189	190~200
<b>文良四倍体鲫鲤</b>	5	50								4	46
<b>文</b> 良二倍体红鲫	5	50	3	4	17						
良三倍体鲫鱼	8	80					5		75		
	(A)	4 113 9 4	3000	B) M	NHHK	KKKK	XXXX	хиих	ANNX XXX	И	
		400 00-00	200		жжж	XXXX	XXXX	KXKK	жижи		
	-4		- 46.	SM	MAMA	6648	MANA	XXXX	KAN KAN	Х	
	-	**********	A 2 5 6			****			KKK KKK	M	
	4	100	120 14	o.m		MANA		anna			
		1 - 1 - 1	De a	ST		0000	0000	AAAA	0000 0000	`	
	3 μm	P. 14 . 4 . 4 . 4 . 4 . 4 . 4 . 4 . 4 . 4	18.80	T	0000	0000	0000	nnnn	8000 000	10	
	-				0808	0000	0000	000			
	(C)	Va.	. (	D)							
		2 2 4 4	Ÿ	М	88 88	KR KR	NN NN NN	NR NX	ol.		
		SAX A	2 . A A A		ж						
		S	4 4 ye	SM		na na na			NK .		
		7 24 A A	" = ×"	СТ		NA AN					
	4 7	7 A E	N3 + 40	ST	00 00	1 00 00	na aa aa	00 00	00		
	4	* * * * *	46 4 8	T		00.00	00 00 00	00 00	nn		
	3 μn	* * * * * *	8 2 44		nn						
	(E)		(	F)							
					12111				et m. co		
		** 1 3	4 14 3	M	888	HHH I	RN NR		BRA		
		4 . A		SM	XX	8 888	מה ההה	666 6	KAA		
		A 180	12 15	SIVI	88		NA NAS	in ann	868		
		3. 1.7	Se	ST			***************************************	74.000	000		
		A 140	2000	T	00	000	******	^^ ^^			
	3 μn	7 12 1	A 05 4	1	UU			000 00	n nan		

图 2 改良四倍体鲫鲤、改良二倍体红鲫和改良三倍体鲫鱼的染色体及其组型

(A) 改良四倍体鲫鲤染色体分裂相; (B) 改良四倍体鲫鲤染色体组型; (C) 改良二倍体红鲫染色体分裂相; (D) 改良二倍体红鲫染色体组型; (E) 改良三倍体鲫鱼染色体分裂相; (F) 改良三倍体鲫鱼染色体组型

观察到卵巢型和精巢型两种性腺. 卵巢型性腺中的大多数生殖细胞处于卵原细胞时期, 极少数细胞发育到 时相(图 3(A)), 超微结构观察发现大部分卵原细胞的染色质固缩并边聚, 细胞膜内陷, 细胞出现解体现象(图 3(C)和(D)). 精巢型性腺中可见一些精子细胞, 但这些精子细胞外表轮廓不清晰(图 3(B)),

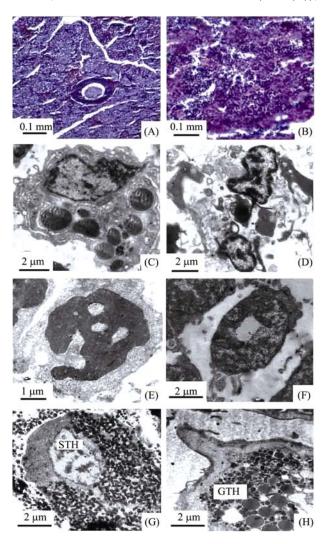


图 3 改良三倍体鲫鱼性腺和垂体结构

(A) 改良三倍体鲫鱼卵巢型性腺显微结构,绝大多数生殖细胞处在卵原细胞时期,极少数细胞发育到 时相卵母细胞;(B) 改良三倍体鲫鱼精巢型性腺显微结构,细胞轮廓模糊,精子细胞解体退化;(C) 改良三倍体鲫鱼卵巢型性腺超微结构,卵原细胞呈现出退化特征;(D) 改良三倍体鲫鱼卵巢型性腺超微结构,完全解体的卵原细胞;(E) 改良三倍体鲫鱼精巢型性腺超微结构,精原细胞的细胞核呈无规则形状,并出现空泡;(F) 改良三倍体鲫鱼精巢型性腺超微结构,可观察到极少数无核、无尾精子;(G) 改良三倍体鲫鱼垂体中 STH 细胞内含大量激素颗粒并外排;(H) 繁殖季节,改良三倍体鲫鱼垂体中 GTH 细胞内分泌颗粒和分泌小球不排出

超微结构观察发现精原细胞的细胞核呈无规则形状, 并出现空泡结构(图 3(E)), 观察到极少数"精子", 但 都为无尾和无核型(图 3(F)).

超微结构观察到繁殖季节的改良三倍体鲫鱼垂体中GTH细胞内保留着大量的分泌颗粒和分泌小球,只有极少数激素颗粒排出而形成空泡结构,而 STH细胞仍大量产生激素颗粒并外排(图 3(G)和(H)).

# **2.3** 改良四倍体鲫鲤、改良二倍体红鲫和改良三倍体鲫鱼外形特征比较分析

三种改良鱼的可数性状统计结果见表 2. 从表 2 中可知改良三倍体鲫鱼的可数性状介于父本改良四 倍体鲫鲤和母本改良二倍体红鲫之间,体现出杂交 性状.

表 3 列出了改良二倍体红鲫、改良三倍体鲫鱼和改良四倍体鲫鲤的可比例性状. 改良三倍体鲫鱼体高/体长值为 0.45, 明显高于湘云鲫体高/体长值 0.41, 表现出显著的高背特征. 从表 3 中可知改良三倍体鲫鱼的可比例性状与可数性状一样介于父母本之间.

### 2.4 改良三倍体鲫鱼生长速度的检测

相同养殖条件下改良三倍体鲫鱼的生长速度与湘云鲫的生长速度相近,当年平均体重可达 460 g(表 4),其生长速度约为普通红鲫生长速度的 1.43 倍(表 5).

# 3 讨论与分析

### 3.1 改良三倍体鲫鱼的快速生长性及其不育性

改良三倍体鲫鱼是在对三倍体湘云鲫父母本进行遗传改良的基础上形成的,其性腺发育与湘云鲫性腺发育很相似,至今也没有发现可育的个体[11.12]. 关于三倍体鱼的生殖性问题,国内外已有不少的报道,大部分三倍体鱼是不育的,其中人工杂交三倍体多为不育型[13.14],自然界中也存在可育的三倍体鱼,它们是以天然雌核发育的方式繁殖后代[15]. 改良三倍体鲫鱼的异源性和三倍体性使得生殖细胞在减数分裂中染色体不能正常配对,最终导致生殖细胞败育或非正常的配子的产生,从而造成不育. 其性腺发育受到抑制与观察到的垂体 GTH 细胞中的激素分泌异常有密切关系. 一般情况下 GTH 细胞的形态、结构、数量会随生殖活动发生变化,即在繁殖季节 GTH 细胞中的激素颗粒会大量释放而出现空泡状结构,

而改良三倍体鲫鱼在繁殖季节 GTH 细胞内只有极少数的空泡状结构存在,大部分的分泌小球和分泌颗粒不排出,因此从另一个角度证明了改良三倍体鲫鱼的不育性.由于性腺发育受到抑制,其生殖发育的能量就能转化为生长能量,促进生长速度加快,并且不育的特性可避免因激素分泌造成的肉质的改变、产后易染病死亡等现象.不育三倍体鱼不仅生长速度快而且不与自然界中其他鱼交配,这在鱼类种质资源保护方面也具有重要的意义.

### 3.2 改良三倍体鲫鱼显著的改良特征

与三倍体湘云鲫相比,改良三倍体鲫鱼在外形上具有显著的改良特征.三倍体湘云鲫的体高/体长平均值为 0.41,而改良三倍体鲫鱼的体高/体长平均值达 0.45.改良三倍体鲫鱼表现出明显的背部高而厚、腹部小的特征,从而大大提高了含肉率.另外改良三倍体鲫鱼完全无口须、体背两侧呈青灰色、腹部呈浅黄色,其整个鱼体体色光亮(故也称之为湘云金

鲫),它们在外形上更接近野生鲫鱼.这些改良特征的形成与其亲本的制备过程以及亲本所具有的生物学特征很大关系,因为远缘杂交可以把不同种属间的特征结合起来,突破种属界限,扩大遗传变异,使得后代可能在生活力、生长势、抗逆性、产量、品质等方面表现出杂种优势[16];而雌核发育方法是一种非常有效的鱼类提纯育种技术,它能使后代有效地继承母本的优良性状并使之稳定的遗传和体现,同时又有异精效应存在的可能,可以使得雌核发育后代在外形、生长速度甚至遗传特性等方面与母本相比都会发生一些改变[17-20].将远缘杂交和雌核发育这两种育种技术有机结合起来,获得了具有优良性状的改良四倍体鲫鲤和改良二倍体红鲫,并且这些改良特征能稳定的遗传它们的杂交后代改良三倍体鲫鱼.

# 3.3 改良三倍体鲫鱼的应用前景

目前,我国成规模养殖的鲫鱼品种有近 10 种, 主要为选育种和杂交种,选育种的不足之处在于其

表 2 改良三倍体鲫鱼及其父母本的可数性状

种类	侧线鳞	侧线上鳞	侧线下鳞	背鳍条数	腹鳍条数	臀鳍条数	口须
改良二倍体红鲫	28.2±0.79 (27~29)	5.3±0.48 (5~6)	66.024(6.7)	+16.4±0.24	9.5.0.25 (9.0)	$+6.7\pm0.21$	无
			6.6±0.24 (6~7)	( +16~17)	8.5±0.25 (8~9)	( +6~7)	
16 0 10 14 14 14 14 14 14 14 14 14 14 14 14 14	20.0 . 0.74 (20. 21)	5.0.070 (5.7)	65.025(6.7)	$+17.9\pm0.69$	0.1.0.60 (7.0)	$+6.5\pm0.25$	т:
改良三倍体鲫鱼	30.9±0.74 (29~31)	5.8±0.78 (5~7)	6.5±0.25(6~7)	( +17~19)	8.1±0.69 (7~9)	( II+6~7)	无
改良四倍体鲫鲤	31.2±0.79 (30~33)	5.4±0.51 (5~6)	6.3±1.01(5~7)	$+16.4\pm0.24$	0.6.004(0.0)	+6.6±0.24	一对短口须
				( +16~17)	8.6±0.24 (8~9)	( +6~7)	

### 表 3 改良三倍体鲫鱼及其父母本的可比例性状

种类	体长/全长	体高/体长	头长/体长	头高/头长	尾柄高/尾柄长	头高/体高
改良二倍体红鲫	$0.82 \pm 0.01$	$0.53 \pm 0.02$	$0.26 \pm 0.01$	$0.87 \pm 0.04$	$1.4\pm0.03$	0.45±0.02
改良三倍体鲫鱼	$0.82 \pm 0.01$	$0.45 \pm 0.02$	$0.27 \pm 0.01$	$0.88 \pm 0.02$	$1.25 \pm 0.02$	$0.53\pm0.03$
改良四倍体鲫鲤	$0.83 \pm 0.01$	$0.36 \pm 0.01$	$0.27 \pm 0.01$	$0.93 \pm 0.03$	$0.80 {\pm} 0.02$	$0.71 \pm 0.03$

#### 表 4 改良三倍体鲫鱼与湘云鲫生长速度对比情况(单位: g)

	7 月	8 月	9 月	10 月	11 月	12 月
改良三倍体鲫鱼	48	142	227	322	387	460
湘云鲫	47	146	230	315	390	456

#### 表 5 改良三倍体鲫鱼与普通红鲫生长速度对比情况(单位: g)

	7 月	8 月	9 月	10 月	11 月	12 月
改良三倍体鲫鱼	42	130	189	274	332	380
普通红鲫	40	100	150	230	248	265

种质纯度会随着繁殖代数的增加而降低,而简单鲫鲤杂交种它们的外形和肉质与野生鲫鱼相差甚远.本研究利用远缘杂交技术并结合雌核发育方法,经多代选育获得了优良的四倍体和改良二倍体鱼,再通过倍间交配来制备改良三倍体鲫鱼,这样就克服选育种和简单鲫鲤杂交种所存在的问题,使其成为一种优良的养殖新品种.同时,改良三倍体鲫鱼的父母本改良四倍体鲫鲤与改良二倍体红鲫都具有繁殖力高和抗逆性强的特点.改良四倍体鲫鲤的产精量

为普通四倍体鲫鲤产精量的 1.6~3 倍;改良二倍体红鲫产卵量大、繁殖期长(从 4 月初开始持续到 8 月底);改良四倍体鲫鲤与改良二倍体红鲫抗逆性强主要表现在产后死亡率低,这些特点为产业化生产改良三倍体鲫鱼奠定了基础.更重要的是改良三倍体鲫鱼是通过倍间交配形成的三倍体鱼,其形成过程中没有任何外来的不安全因素加入,在食用方面是安全的.开发和研究多种新型三倍体鱼在基础理论研究和生产应用方面都具有非常重要的意义.

# 参考文献 \_

- 1 Liu S J, Liu Y, Zhou G J, et al. The formation of tetraploid stocks of red crucian carp×common carp hybrids as an effect of interspecific hybridization. Aquaculture, 2001, 192: 171—186[DOI]
- 2 孙远东, 张纯, 刘少军, 等. 异源四倍体鲫鲤 F<sub>9</sub>~F<sub>11</sub>染色体和性腺观察. 遗传学报, 2003, 30(5): 414—418
- 3 Liu S J, Qin Q B, Xiao J, et al. The formation of the polyploidy hybrids from different subfamily fish crossing and its evolutionary significance. Genetics, 2007, 176: 1023—1034
- 4 Liu S J, Sun Y D, Zhang C, et al. Production of gynogenetic progeny from allotetraploid hybrids red crucian carp×common carp. Aquaculture, 2004, 236 (1-4): 193—200[DOI]
- 5 段巍, 覃钦博, 陈松, 等. 用雄核发育方法制备改良异源四倍体鲫鲤群体. 中国科学, 2007, 37(5): 530—539
- 6 刘少军, 段巍, 陶敏, 等. 雌核发育二倍体鲫鲤杂交克隆品系建立.中国科学, 2007, 37(1): 28-34
- 7 Liu S J, Wang J, Duan W, et al. Establishment of a diploid gynogenetic hybrid clonal line of red crucian carp × common carp, and its application. Cybium, 2008, 32(2) suppl: 290—293
- 8 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(2): 136—144
- 9 王静, 覃钦博, 陈松, 等. 新型高背型鲫鱼的形成及其生物学特征研究. 中国科学, 2008, 38 (7): 635—642
- 10 刘筠. 中国养殖鱼类繁殖生理学. 北京: 农业出版社, 1993. 22—30
- 11 刘少军, 胡芳, 周工建, 等. 三倍体湘云鲫繁殖季节的性腺结构观察. 水生生物学报, 2000, 24(4): 301—306
- 12 刘少军, 孙远东, 黎双飞, 等. 三倍体湘云鲫性腺指数分析. 水产学报, 2002, 26(2): 111—114
- 13 Gervai J, Peter S, Nagy A, et al. Induction triploidy in carp, Cyprinus carpio L. . J Fish Biol, 1980, 17: 667—671
- 14 尹洪滨, 孙中武, 潘伟志, 等. 三倍体鲶鱼的性腺发育研究. 海洋与湖沼, 2000, 31(2): 123-129
- 15 吴清江, 桂建芳. 鱼类遗传育种工程. 上海: 上海科技技术出版社, 1999. 40-41
- 16 楼允东,李小勤. 中国鱼类远缘杂交研究及其在水产养殖上的应用. 中国水产科学, 2006, 13(1): 151—158
- 17 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. 水生生物学集刊,1983,8(1):1-13
- 18 赵俊, 陈湘粦. 异源精子激发彭泽鲫雌核发育子代的表型分化现象. 动物学研究, 2003, 24(4): 297—301
- 19 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
- 20 Kallman K D. Gynogensis in teleost Mollienissia formosa with a discussion of the detection of parthenogenesis in vertebrates by tissue transplantation. J Genet, 1962, 58(1): 7—12[DOI]