

# 新型高背型鲫鱼的形成及其生物学特征研究

王静<sup>†</sup>, 覃钦博<sup>†</sup>, 陈松<sup>†</sup>, 刘少军<sup>\*</sup>, 段巍, 刘锦辉, 张纯, 罗凯坤, 肖俊, 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

<sup>†</sup> 同等贡献

<sup>\*</sup> 联系人, E-mail: lsj@hunnu.edu.cn

收稿日期: 2007-12-06; 接受日期: 2008-01-21

国家自然科学基金重点和面上项目(批准号: 30330480 和 30571444)、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)、教育部高等学校博士学科专项科研基金(批准号: 200405422001)、教育部长江学者和创新团队基金(批准号: IRT0445)、科技部农业科技成果转化基金(批准号: 2005380)和湖南省重点攻关课题(批准号: 2006NK2008)项目资助

**摘要** 利用鱼类远缘杂交技术和雌核发育方法获得了新型四倍体鲫鲤( $G_1 \times AT$ )。在 $G_1 \times AT$ 中发现 2% 的高背型个体, 其自交后代性状发生分离并形成 3 种两性可育的二倍体鱼: 高背型红鲫、高背型双尾金鱼和青灰色鲤鱼。其中高背型红鲫自交, 后代性状继续发生分离, 形成高背型红鲫、花鲫和青鲫。本文主要对这 3 种高背型鲫鱼及其自交后代的外形特征、染色体数目、性腺显微和超微结构以及繁殖力等方面进行了研究。结果表明: (i) 这 3 种高背型鲫鱼在外形上都具有体背高、尾柄短、头部小的优良特性。高背型红鲫、花鲫和青鲫的体高/体长值分别为 0.54, 0.51 和 0.54, 三者明显高于普通红鲫的体高/体长值 0.41 ( $P < 0.01$ ); (ii) 3 种高背型鲫鱼染色体数目与普通红鲫染色体数目一致, 都为  $2n=100$ ; (iii) 这 3 种高背型鲫鱼都具有正常的卵巢和精巢, 它们分别能产生成熟的卵子和精子, 为二倍体高背型鲫鱼品系的形成奠定了基础; (iv) 与普通红鲫相比, 3 种高背型鲫鱼具有产卵(产精)量大、繁殖期长、受精率和孵化率高等优点。它们通过自交培育出了具有高背特征的二倍体鲫鱼群体; (v) 3 种高背型鲫鱼既具有较高的观赏和食用价值, 也可以作为优良的二倍体亲本与四倍体鱼交配来制备高背型三倍体鲫鱼。这 3 种高背型鲫鱼的形成在生物进化研究和鱼类遗传育种研究方面都具有重要意义。

## 关键词

高背型鲫鱼  
性状分化  
外形特征  
染色体  
性腺结构

在培育出两性可育、遗传性状稳定的异源四倍体鲫鲤(AT)群体的基础上<sup>[1,2]</sup>, 本实验利用雌、雄异源四倍体鲫鲤(AT)分别能稳定产生二倍体卵子和二倍体精子的特性, 对这两种配子进行了雌核发育<sup>[3,4]</sup>和雄核发育研究<sup>[5,6]</sup>。目前国内外对单倍体卵子的雌核发育研究已有不少报道<sup>[7,8]</sup>, 较单倍体卵子雌核发育而言, 二倍体卵子雌核发育具有显著优势。单倍体卵子在雌核发育过程中必须经历一个染色体加倍处理过程, 该过程对卵子发育有很大损伤, 而利用二倍体卵

子进行雌核发育则可省去染色体加倍处理步骤, 这样不仅简化了操作流程, 而且提高了后代存活率。AT 产生的二倍体卵子在未经染色体加倍处理的情况下, 经紫外线灭活的散鳞镜鲤精子激活发育为全雌的二倍体雌核发育第一代( $G_1$ ,  $2n=100$ )<sup>[3]</sup>。  $G_1$  在外形上保留了鲫鲤杂交特性, 在生殖上表现出独特的繁殖方式, 即能大量产生二倍体卵子, 该卵子经灭活精子激活后在没有染色体加倍处理情况下形成了第二代雌核发育鲫鲤鱼( $G_2$ ,  $2n=100$ )。用同样的方法形成了  $G_3$ ,  $G_4$ 。

这样就构建了一个能稳定产生二倍体卵子的雌核发育二倍体鲫鲤克隆体系<sup>[4]</sup>。雌核发育二倍体鲫鲤产生二倍体卵子的原因在于其生殖细胞进行核内复制<sup>[1,4]</sup>。该克隆体系的形成在生物进化上具有重要的意义,它表明四倍体鲫鲤群体产生的二倍体卵子通过特殊的繁殖方式又可以形成另外一种二倍体鱼群体;同时在鱼类遗传育种方面,这种二倍体卵子的形成也为四倍体、三倍体的制备提供了重要的配子资源。 $G_1$ 产生的二倍体卵子与AT产生的二倍体精子受精形成了新型四倍体鱼( $G_1 \times AT$ ,  $4n = 200$ )。 $G_1 \times AT$ 在繁殖力、生长速度、抗病力等方面,都明显比AT要强,例如其雄鱼产生的精液量明显比AT的量多,对比养殖实验也表明 $G_1 \times AT$ 的生长速度比AT快 12.7%<sup>[9]</sup>。非常有趣的是本实验发现 98%的 $G_1 \times AT$ 通过自交产生的后代,都是体形和体色与 $G_1 \times AT$ 都保持一致的四倍体鲫鲤( $4n=200$ ),但有 2% $G_1 \times AT$ 的体高/体长值达到 0.48(一般普通异源四倍体鲫鲤和 98%  $G_1 \times AT$ 体高/体长比值只有 0.36),具有明显的高背特征。将这种 2%高背型 $G_1 \times AT$ 自交,后代出现分化并形成了 3 种两性可育的二倍体鱼:高背型双尾金鱼、青灰色鲤鱼以及第一代高背型红鲫。第一代高背型红鲫自交后代进一步

发生分化,形成了 3 种新型高背型鲫鱼:高背型花鲫、高背型青鲫和第二代高背型红鲫(图 1)。这 3 种高背型鲫鱼通过自交现已形成具有一定规模的高背型鲫鱼群体。高背型鲫鱼的形成在研究生物进化和鱼类遗传育种等方面都具有重要意义。

## 1 材料和方法

### 1.1 材料

本实验中的高背型红鲫、高背型花鲫和高背型青鲫以及作为对照的普通二倍体红鲫均取自教育部“多倍体繁殖及育种技术”工程研究中心。

### 1.2 方法

(1) 形态特征的测量。随机选取高背型红鲫、高背型花鲫和高背型青鲫以及作为对照的普通二倍体红鲫各 20 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、侧线上鳞及侧线下鳞等可数性状进行计数。并将抽样所得的可量性状的比值进行整理,用生物学统计方法和专业统计软件 SPSS 对每项比值和可数性状进行统计处理,计算平均值、标准差、主要变化数。

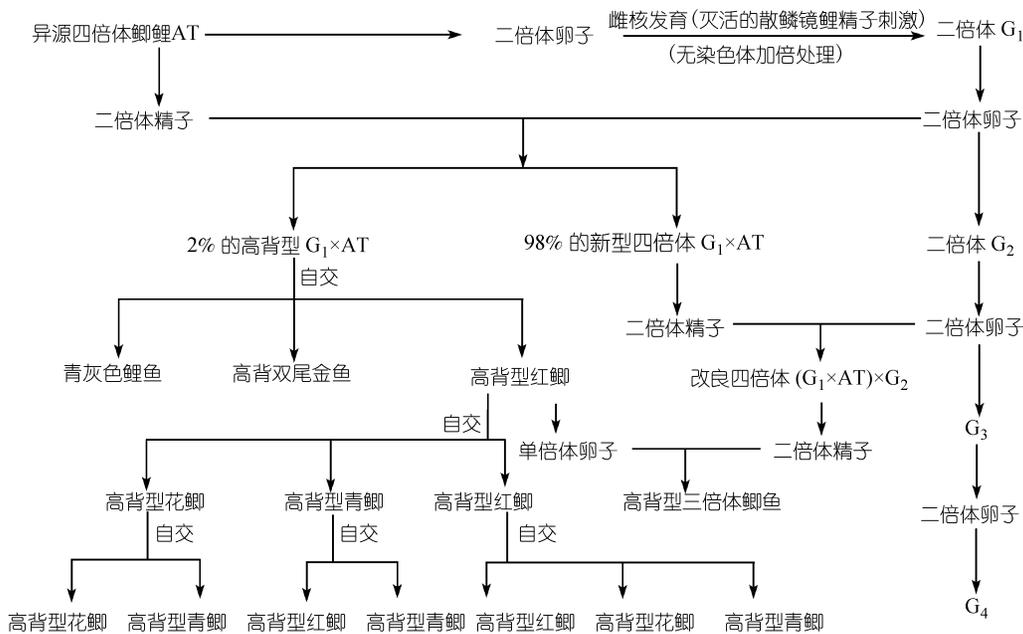


图 1 高背型鲫鱼的形成及其应用

(2) 高背型红鲫、高背型花鲫和高背型青鲫的倍性检测. 取上述实验鱼中的高背型红鲫、高背型花鲫和高背型青鲫各 8 尾用于肾细胞染色体制备. 有丝分裂中期染色体制备方法参照文献[9]. 从每尾鱼中选取 10 个有丝分裂中期分裂相, 对其染色体数的分布情况进行统计分析.

(3) 高背型红鲫、高背型花鲫和高背型青鲫性腺显微结构和超微结构观察. 当实验鱼达 7 月龄时, 取 8 尾高背型红鲫、5 尾高背型花鲫和 8 尾高背型青鲫用于性腺观察. 精巢用 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. 采用 60~70 nm 超薄切片, 醋酸双氧铀-枸橼酸铅染色, 日本 H-600 透射电子显微镜观察. 卵巢用 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<sup>[10]</sup>采用的鲤科鱼类的分期标准.

(4) 高背型红鲫、高背型花鲫和高背型青鲫繁殖力以及自交后代性状稳定性观察. 在 2007 年 4 月上

旬至中旬, 选取达到性成熟的 1 龄高背型花鲫雌、雄分别为 100 尾、50 尾; 1 龄高背型青鲫雌、雄分别为 60 尾、35 尾; 1 龄高背型红鲫雌、雄分别为 40 尾、20 尾, 分别对 3 种鱼各自进行自交实验, 并对它们的受精率和孵化率进行统计. 将 3 种高背型鲫鱼自交后代分开培育, 2 个月后将对其后代体形、体色、倍性以及性腺发育等各方面进行跟踪观察(方法同上).

## 2 结果

### 2.1 高背型红鲫、高背型青鲫和高背型花鲫与普通二倍体红鲫外形特征比较分析

3 种高背型鲫鱼在外形上具有显著高背特征(图 2). 本实验将各项可量性状转变成可比例性状, 减小了因鱼体大小不同而造成的影响. 表 1 列出了高背型红鲫、高背型青鲫、高背型花鲫和普通红鲫的可比例性状. 普通红鲫体高/体长为 0.41, 而高背型鲫鱼体高/体长为 0.53 具有明显的高背特征; 普通红鲫体长/全长为 0.77, 而高背型鲫鱼体长/全长为 0.82, 表现出体长尾短的特征; 普通红鲫头长/体长为 0.29、头高/体

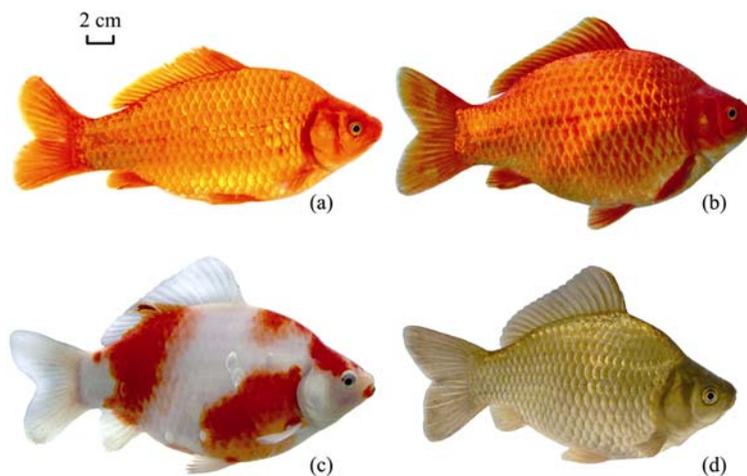


图 2 普通红鲫、高背型红鲫、高背型花鲫和高背型青鲫的外形

(a) 普通红鲫; (b) 高背型红鲫; (c) 高背型花鲫; (d) 高背型青鲫

表 1 普通红鲫与高背型鲫鱼的可比例性状

	体高/体长	体长/全长	头长/体长	头高/头长	尾柄高/尾柄长	头高/体高
普通红鲫	0.41±0.02	0.77±0.01	0.29±0.03	0.85±0.03	1.24±0.02	0.60±0.03
高背型红鲫	0.54±0.02	0.82±0.01	0.26±0.01	0.86±0.04	1.58±0.03	0.48±0.02
高背型花鲫	0.51±0.02	0.81±0.02	0.25±0.01	0.89±0.02	1.87±0.04	0.47±0.02
高背型青鲫	0.54±0.01	0.83±0.01	0.26±0.02	0.88±0.01	1.20±0.01	0.53±0.03

高为 0.60, 高背型鲫鱼头长/体长为 0.26、头高/体高为 0.49, 表现出头部小的特征. 通过统计软件 SPSS 对可比例性状数据进行统计分析, 结果表明与普通二倍体红鲫相比, 高背型红鲫、高背型花鲫和高背型青鲫在体长/全长、体高/体长值方面均具有显著性差异( $P < 0.01$ ), 但是高背型红鲫、高背型花鲫和高背型青鲫在体长/全长、体高/体长上彼此无显著性差异( $P > 0.01$ ).

高背型红鲫、高背型青鲫、高背型花鲫和普通红鲫的可数性状统计结果见表 2. 从表 2 中可知 3 种高背型鲫鱼与普通红鲫在可数性状上基本保持一致.

### 2.2 高背型红鲫、高背型花鲫和高背型青鲫肾细胞染色体观察

在显微镜下观察 8 尾高背型红鲫、8 尾高背型青鲫和 8 尾高背型花鲫的肾细胞染色体片, 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 3). 高背型红鲫中染色体众数主要分布在 95~100 范围内, 所占比例为 93%; 高背型青鲫中染色体众数主要分布在 95~100 范围内, 所占比例为 91%; 高背型花鲫中染色体众数主要分布在 95~100 范围内, 所占比例为 95%, 表明高背型红鲫、高背型青鲫和高背型花鲫均为二倍体鱼( $2n = 100$ ) (图 3 示 3 种高背型鲫鱼有丝分离中期染色体).

### 2.3 二倍体高背型红鲫性腺显微和亚显微结构观察

由于 3 种高背型鲫鱼性腺发育基本同步, 本文以高背型红鲫性腺为例来说明这 3 种高背型鲫鱼的性腺发育情况. 从 7 月龄的雄性高背型红鲫中可以挤出乳白色精液, 从 9 月龄的雌性高背型红鲫中可挤出接近成熟的卵子. 解剖实验鱼, 可看见雌性高背型红鲫

的卵巢发育正常, 两个卵巢几乎充满了整个腹腔, 卵巢呈长椭圆形, 手触后有松软感. 切片观察发现 7 月龄卵巢发育至 IV 期卵巢, 卵黄几乎充满整个卵母细胞(图 4(a)), 卵母细胞具有正常的受精孔(图 4(b)). 雄性高背型红鲫的精巢两边对称, 外表呈乳白色, 发育状态良好. 通过电子显微镜对高背型鲫鱼精巢超微结构进行观察, 精细小管内可观察到精原细胞、精子细胞和大量的成熟精子(图 5). 其成熟精子结构与普通二倍体红鲫的相似, 精子由头部、中段和尾部组成, 头部的细胞核呈圆形, 染色质致密; 中段紧连在核的后端, 由中心粒复合体和“袖套”组成(图 5(b)), “袖套”中有丰富的线粒体和囊泡(图 5(c)); 精子尾部从袖套腔中伸出, 尾部的轴丝与基体相接, 轴丝具有典型的“9+2”型双联微管结构(图 5(a)). 高背型鲫鱼精子头部大小与普通红鲫一致, 确定为单倍体精子.

### 2.4 高背型红鲫、高背型花鲫和高背型青鲫繁殖力及自交后代性状观察

达性成熟的 1 龄的高背型花鲫、高背型青鲫和高背型红鲫的 3 种鱼的自交实验表明, 它们都具有较高的受精率和孵化率, 其中高背型红鲫的受精率为 89.76%、孵化率为 85.37%, 获得约 10 万自交后代; 高背型花鲫的受精率为 91.32%、孵化率为 87.43%, 获得约 70 万自交后代; 高背型青鲫的受精率为 93.65%、孵化率为 88.24%, 获得约 30 万自交后代(表 4). 另外本实验发现高背型鲫鱼繁殖期较长, 普通二倍体红鲫的繁殖时期主要是在 4 月份, 到 5 月份其卵子质量就趋于退化, 而高背型鲫鱼卵巢经修复可多次产卵, 产卵期从 4 月初开始持续到 8 月底, 目前 8 月份生产的高背型红鲫自交后代都生长良好.

表 2 普通红鲫与高背型鲫鱼的可数性状

	侧线鳞	侧线上鳞	侧线下鳞	背鳍条	腹鳍条	臀鳍条
普通红鲫	28.90±0.88 (28~30)	5.40±0.51 (5~6)	6.50±0.25 (6~7)	+18.90±0.69 (+18~20)	8.60±0.24 (8~9)	+6.60±0.24 (+6~7)
高背型红鲫	28.20±0.79 (27~29)	5.30±0.48 (5~6)	6.60±0.24 (6~7)	+16.40±0.24 (+16~17)	8.50±0.25 (8~9)	+6.70±0.21 (+6~7)
高背型花鲫	27.70±0.48 (27~28)	5.50±0.53 (5~6)	6.70±0.21 (6~7)	+17.50±0.25 (+17~18)	8.60±0.24 (8~9)	+6.80±0.16 (+6~7)
高背型青鲫	28.90±0.74 (27~29)	5.80±0.78 (5~7)	6.30±1.21 (5~8)	+17.60±0.24 (+17~18)	8.10±0.69 (7~9)	+6.50±0.25 (+6~7)

注: 代表硬鳍条的数目

表 3 3 种高背型鲫鱼染色体分布情况

鱼名	个体数	分裂相数	染色体分布		
			<90	91~95	95~100
高背型红鲫	8	80	2	4	74
高背型青鲫	8	80	1	6	73
高背型花鲫	8	80	1	3	76

对 3 种高背型鲫鱼自交后代跟踪观察发现 3 种高背型鲫鱼自交后代都为二倍体鱼且继续保持高背这一特性. 同时发现养殖 1 个月后 3 种高背型鲫鱼自交后代开始出现体色分化, 至 8 月初体色分化基本稳定, 高背型红鲫自交后代仍然分化形成高背型红鲫、高背型青鲫和高背型花鲫, 比例约为 2 : 1 : 2; 高背型花鲫自交后代分化形成高背型花鲫和高背型青鲫, 比例约为 3 : 1; 高背型青鲫自交后代分化形成高背型青鲫和高背型红鲫, 比例约为 1 : 1(表 5). 通过观察发现这些自交后代两性性腺发育正常, 与亲本一致.

### 3 讨论与分析

#### 3.1 新型高背型鲫鱼的形成在生物进化上的意义

远缘杂交与雌核发育是鱼类遗传育种中的重要方法, 本研究将这两种方法相结合, 获得了具有显著优良性状的新品系鱼.

远缘杂交可以把整套外源基因组转入卵子中, 从而改变杂交后代基因的表达调控以及相互作用方式<sup>[11-14]</sup>, 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<sup>[15]</sup>. 目前, 鱼类在远缘杂交领域已取得了显著成果<sup>[16]</sup>. 值得一提的是已有的研究证明远缘杂交还能够形成两性可育的四倍体后代<sup>[12, 17]</sup>, 这在生物进化和遗传育种上都具有重要意义. 同时, 雌核发育技术是一种有效的遗传改良方法, 在雌核发育过程中存在“异精效应”作用, 即精子的 DNA 片段融合在卵子的遗传物质中, 可以使得雌核发育后代在外形、生长速度甚至遗传特

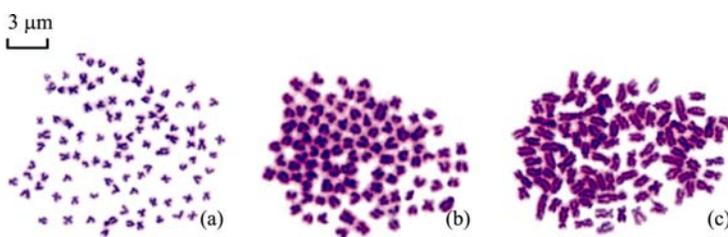


图 3 3 种高背型改良鲫鱼有丝分裂中期染色体

(a) 高背型红鲫有丝分裂中期染色体(2n=100); (b) 高背型花鲫有丝分裂中期染色体(2n=100); (c) 高背型青鲫有丝分裂中期染色体(2n=100)

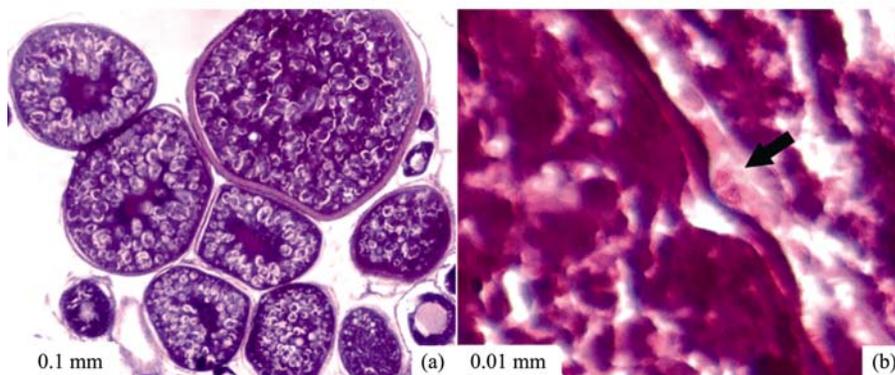


图 4 高背型红鲫卵巢结构

(a) 高背型红鲫卵巢中IV期卵巢, 卵黄颗粒几乎充满整个细胞; (b) 高背型红鲫IV期卵母细胞, 黑色箭头示受精孔位置

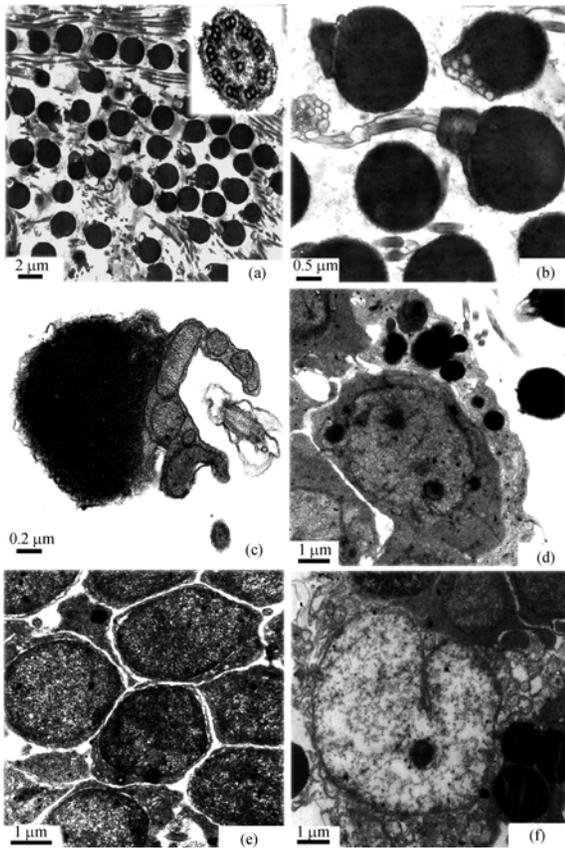


图5 高背型红鲫精巢结构

(a) 高背型红鲫成熟精巢, 精巢小叶中丰富的成熟精子头部和尾部, 右上图示精子尾部中的“9+2”微管结构; (b) 高背型红鲫成熟精子, 头部为染色质高度浓缩的细胞核, 线粒体均集中在“袖套”状颈部为精子运动供能, 尾部细而长; (c) 高背型红鲫的精子纵切面, 示颈部丰富的线粒体; (d) 高背型红鲫精巢小叶中的精原细胞和附着在周边的可能与性激素合成有关的颗粒物质; (e) 高背型红鲫精子细胞, 细胞核占据整个细胞大部分空间; (f) 精细小管间的间质细胞

性等方面与母本相比都会发生一些改变<sup>[18-21]</sup>。本实验对雌核发育二倍体鲫鱼G<sub>1</sub>进行RAPD分析发现G<sub>1</sub>可能含有部分散鳞镜鲤基因片段<sup>T1221</sup>, 表明了雌核发育过程中存在“异精效应”作用。

本研究将远缘杂交和雌核发育方法结合起来, 利用二倍体雌核发育鲫鲤克隆体系产生的二倍体卵

子与雄性异源四倍体鲫鲤产生的精子受精, 最终获得了 98%的与普通四倍体外形相似的新型四倍体鲫鲤(G<sub>1</sub>×AT)和 2%的在外形上特殊的高背型四倍体鲫鲤个体(图 1)。2%高背型四倍体鲫鲤的形成, 说明雌核发育异精效应在少数新型四倍体鱼中起到了明显特殊的作用。

非常有趣的是在 15 代异源四倍体鲫鲤(F<sub>3</sub>~F<sub>17</sub>)自交后代中从来没有出现过性状分离现象, 而 2%的高背型G<sub>1</sub>×AT通过自交, 却形成了在体色和外形上具有明显分化的 3 种鱼, 即高背型红鲫、高背型双尾金鱼和具有两对须的青灰色鲤鱼。这 3 种分化出来的二倍体鱼都具有两性可育性, 其形成的原理值得探讨。本研究推测 2%高背型G<sub>1</sub>×AT自交过程中可能存在天然雌核发育和天然雄核发育过程, 其中天然雄核发育过程是导致两性二倍体个体的形成的主要原因。同时在二倍体高背型红鲫、高背型双尾金鱼和青灰色鲤鱼中, 发现其雄性个体少于雌性个体, 这也支持了本研究的推测。2%高背型G<sub>1</sub>×AT发生天然雌核发育和天然雄核发育现象, 可能与它们的祖先经历过雌核发育过程有关。2%高背型G<sub>1</sub>×AT自交产生 3 种后代, 也与其祖先来源于红鲫与鲤鱼的远缘杂交有关。而高背型金鱼的出现表明金鱼与红鲫、鲤鱼的遗传关系较近。

高背型红鲫的自交后代体色发生分化, 进一步证明了经历了雌核发育过程的远缘杂交后代在自交过程中易发生性状分离。在生物进化方面, 可以看到以红鲫为母本、鲤鱼为父本, 通过远缘杂交方式可在其后代中演化形成四倍体鱼, 这种四倍体鱼经历雌核发育过程又可演化形成类似于其原始父母本又不完全同于原始父母本的多二倍体鱼。这充分显示了在自然界中, 通过倍性的变化可以形成形形色色的不同倍性或相同倍性的鱼类, 因此本研究在生物进化方面 also 具有重要意义。

表4 3种高背型鲫鱼受精率和孵化率

鱼名	亲本数/尾	受精率(%)	孵化率(%)	成鱼数/尾
高背型红鲫	40 (♀)/20 (♂)	89.76%	85.37%	10 万
高背型花鲫	100(♀)/50(♂)	91.32%	87.43%	70 万
高背型青鲫	60(♀)/35(♂)	93.65%	88.24%	30 万

表 5 3 种高背型鲫鱼自交后代性状的分化比率

亲本 \ 子代	高背型红鲫	高背型花鲫	高背型青鲫
高背型红鲫	40%	40%	20%
高背型花鲫	—	75%	25%
高背型青鲫	50%	—	50%

### 3.2 新型高背型鲫鱼群体的形成在遗传育种上的意义

高背型鲫鱼两性可育, 通过自交繁殖至今已有 3 代(图 1), 现已形成大规模的高背型鲫鱼群体. 该群体染色体数目恒定为  $2n=100$ , 且高背型特征稳定, 为建立新型二倍体高背型鲫鱼品系奠定了遗传基础. 研究结果也表明, 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, 如其体高/体长值可达 0.53, 相比普通二倍体红鲫体高/体长值 0.41, 具有明显的高背特征. 这正是鱼类形态改良所追求的目标之一. 利用该高背型二倍体鲫鱼为母本来制备高背型三倍体鲫鱼, 可以提高产肉率, 从而提高养殖效益.

高背型鲫鱼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, 且产卵(产精)量大、繁殖期长, 利用其为母本来制备高背型三倍体鲫鱼, 可以直接提高高背型三倍体鲫鱼的生产率, 最终为提高经济效益服务. 总之,

该二倍体高背型鲫鱼群体的形成为鱼类遗传育种提供了优良的种质资源.

远缘杂交可以把不同种属间的特征、特性结合起来, 突破种属界限, 扩大遗传变异, 从而制备新的变异类型或新物种, 它最大的意义在于有些远缘杂种能表现出非常明显的优势, 但其自交后代有可能发生性状分离; 而雌核发育技术是一种非常重要的鱼类提纯育种技术, 它能有效地继承母本的优良性状并使之稳定的遗传和体现, 又有异精效应存在的可能. 本研究将远缘杂交和雌核发育这两种育种技术有机结合起来, 研究结果证明两者互补能起到很好的改良作用, 不仅获得了具有优良性状的高背型鲫鱼, 而且所获得的改良性状能稳定的遗传给后代, 为优良品种的选育奠定了基础.

总之, 高背型鲫鱼的形成可以构建一个生长速度快、性状优良、繁殖能力强的新型二倍体鲫鱼品系. 利用两性可育、高背特性可遗传的二倍体鲫鱼群体, 深入而广泛地开展多种二倍体高背型鲫鱼的定向培育和改良三倍体鱼的制备, 在理论和生产应用方面都具有非常重要的意义. 2%高背型 $G_1 \times AT$ 自交后代以及二倍体高背型红鲫自交后代性状的分化为研究鱼类性状遗传特性奠定了基础. 二倍体高背型鲫鱼的形成证实远缘杂交和雌核发育在鱼类育种和改良中具有显著效应.

### 参考文献

- 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 [\[DOI\]](#)
- 孙远东, 张纯, 刘少军, 等. 异源四倍体鲫鲤 $F_9 \sim F_{11}$ 染色体和性腺观察. *遗传学报*, 2003, 30(5): 414—418
- Liu S J, Sun Y D, Zhang C, et al. Production of gynogenetic progeny from allotetraploid hybrids of red crucian carp  $\times$  common carp. *Aquaculture*, 2004, 236: 193—200 [\[DOI\]](#)
- 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 C 辑: 生命科学*, 2007, 50(2): 186—193
- Sun Y D, Zhang C, Liu S J, et al. Induced interspecific androgenesis using diploid sperm from allotetraploid common carp  $\times$  red crucian carp hybrids. *Aquaculture*, 2007, 264: 47—53 [\[DOI\]](#)
- 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 C 辑: 生命科学*, 2007, 37(5): 530—539
- Hulata G. Genetic manipulations in aquaculture: a review of stock improvement by classical and modern technologies. *Genetica*, 2001, 111: 155—173 [\[DOI\]](#)
- Pandian T, Koteeswaran R. Ploidy induction and sex control in fish. *Hydrobiologia*, 1998, 384: 167—243 [\[DOI\]](#)
- 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
- 刘筠. *中国养殖鱼类繁殖生理学*. 北京: 农业出版社, 1993. 22—30
- 樊翠芹, 陈希勇, 孙其信. 作物杂种优势的遗传表现和生理生化基础. *中国农学通报*, 1996, 12(3): 15—17
- 明道绪, 张征锋, 刘永建. 作物杂种优势遗传基础的研究进展. *四川农业大学学报*, 2002, 20(2): 177—181

- 13 D P Biradar, A Lane Rayburn. Maize heterosis and nuclear DNA content. *Heredity*, 1993, 71(3): 300—304[DOI]
- 14 Smith O S, Smith J S C, Bowen S L, et al. Similarities among a group of elite maize inbreds as measured by heterosis and RFLPs. *TAG*, 1990, 80: 833—840
- 15 朱军. 遗传学(第二版). 北京: 农业出版社, 1996. 107—111
- 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 Liu S J, Qin Q B, Xiao J, et al. The formation of the polyploid hybrids from different subfamily fish crossings and its evolutionary significance. *Genetics*, 2007, 176: 1023—1034[DOI]
- 18 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
- 19 赵俊, 陈湘舜. 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
- 20 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
- 21 Kallman K D. Gynogenesis in teleost *Mollinissia formosa* with a discussion of the detection of parthenogenesis in vertebrates by tissue transplantation. *J Genet*, 1962, 58(1): 7—12
- 22 Yan J P, Liu S J, Sun Y D, et al. RAPD and microsatellite analysis of diploid gynogens from allotetraploid hybrids of red crucian carp (*Carassius auratus*) × common carp (*Cyprinus carpio*). *Aquaculture*, 2005, 243: 49—60[DOI]