

文章编号: 1004-7271(2005)01-0072-07

·综述·

我国鱼类多倍体育种的研究进展

Research progress of fish polyploid breeding in China

吴萍

(苏州大学农业科技学院, 苏州 215006)

WU Ping

(Agricultural Science and Technology College, Soochow University, Suzhou 215006, China)

关键词 鱼类; 多倍体育种; 分子生物学

Key words fishes; polyploid breeding; molecular biology

中图分类号 S 917 文献标识码: A

鱼类多倍体育种属于“染色体组工程”(genome engineering)的范畴,因其具有控制性别的潜力,已引起了生物学家、鱼类育种学家的浓厚兴趣和深入探索。由于三倍体在生长优势、群体产量及抗病力等各方面都有二倍体所无法比拟的优势,因此多倍体育种研究对水产养殖具有重大的意义。同时,由于三倍体鱼具有不育的特性,三倍体的培育对控制养殖鱼类的过度繁殖和保护天然种质资源也具有极其重要的意义,而四倍体鱼则是可育的,它与二倍体鱼杂交可获得三倍体。因此,鱼类多倍体育种的研究一直受到人们的高度重视,并取得了令人瞩目的成就。湘云鲫的繁育成功并推广,正说明了我国的鱼类多倍体育种技术无论在理论上还是实践上都取得了创造性突破,并达到国际领先水平^[1,2]。而现代分子生物学技术与多倍体育种的有机结合,更为该领域的研究展示了美好的前景^[3]。本文就我国鱼类多倍体育种研究的进展情况作一介绍。

1 历史的回顾

1.1 天然多倍体的研究

高等脊椎动物中,多倍体现象比较罕见,但鱼类中多倍体现象则较为普遍。世界上现存鱼类约有 2 万多种,已研究过染色体的鱼类约有 1 100 余种,其中多倍体至少有 60 种^[4]。胭脂鱼科(Catostomidae)几乎所有的种类都是多倍体,它们的染色体数为 $4n = 96 \sim 100$,而其亲缘种的染色体数则为 $2n = 50$ 。鲤科鱼类中,鲃(*Barbus barbus*)、鲤(*Cyprinus carpio*)和鲫(*Carassius auratus*)等鱼类的染色体数为 $2n = 100 \sim 104$,而鲫属的银鲫(*C. auratus gibelio* 或 *C. auratus langsdorfii*)中则有染色体数为 $150 \pm$ 和 $200 \pm$ 两种类型,通常称之为三倍体和四倍体。实际上,这两种鲫鱼的起源尚不清楚,它们可能是鲫多倍化所产生的^[5]。因此,多倍体是研究鱼类进化的良好材料。

通常认为,我国黑龙江流域银鲫的某些种群为天然三倍体。但沈俊宝等^[6]通过分析方正银鲫的体细胞和精子 DNA 含量,证明它已经二倍体化。而咎瑞光^[7]对染色体为 162 的滇池高背鲫进行 C 带分

析,发现染色体可按带型分为 3 条一组,因此他认为这种鲫是三倍体。我国已发现的多倍体鱼类近 30 种^[8],除中华鲟(*Acipenser sinensis*)、胭脂鱼(*Myxocyprinus asiaticus*)和泥鳅(*Misgurnus anguillicaudatus*)分属于鲟科(*Acipenseridae*)、胭脂鱼科和鳅科(*Cobitidae*)外,其余均为鲤科(*Cyprinidae*)鱼类,既有四倍体也有六倍体。四倍体分布于鲤亚科(*Cyprininae*)的鲤属(*Cyprinus*)、须鲫属(*Carassioides*)、鲫属(*Carassius*)和鲃亚科(*Barbinae*)的四须鲃属(*Barbodes*)、金钱鱼属(*Scatophagus*)、鲈鲤属(*Percocypris*)以及裂腹鱼亚科(*Schizothoracinae*)的重唇鱼属(*Diptychus*),六倍体分布于鲤亚科的鲫属和裂腹鱼亚科的裂腹鱼属(*Schizothorax*)。

1.2 鱼类多倍体育种研究的概况

我国自上世纪 70 年代中期开始鱼类多倍体育种的工作,近 30 年来,已颇有成效。早在 1976 年,水生生物研究所通过温度休克法获得了 57% 草鱼三倍体和 40% 四倍体^[9],从此打开了我国鱼类多倍体育种的大门。迄今已在鲤、鲢(*Hypophthalmichthys molitrix*)、虹鳟(*Salmo gairdneri*)、水晶彩鲫(*C. auratus transparent colored*)、白鲫(*C. auratus cuvieri*)、大鳞副泥鳅(*Paramisgurnus dabryanus*)和黄鳍(*Monopterus albus*)等 20 余种鱼类获得三倍体和四倍体试验鱼(表 1)。其中淡水鱼类占 81.5%,而海水鱼类则相对较少,仅有大黄鱼(*Pseudosciaena crocea*)、牙鲆(*Paralichthys olivaceus*)、真鲷(*Pagrosomus major*)和黑鲷(*Sparus macrocephalus*)等。

表 1 我国人工诱导鱼类多倍体的实例

Tab.1 Artificially induced polyploid fish reported in China

鱼类	倍性组成	诱导方法	剂量或温度	处理时间	持续时间	研究者	年份	文献
草鱼	三倍体	冷休克	0~2℃	受精后 3~5 min	15~20 min	水生所	1976	[9]
	三倍体	冷休克	0~2℃	受精后 3 min	30 min	苏泽古等	1983	[10]
	四倍体	冷休克	0~2℃	受精后 40~45 min	10~35 min	水生所	1976	[9]
白鲢	三倍体	冷休克	0~2℃	受精后 3 min	40 min	苏泽古等	1984	[11]
	四倍体	热休克	39~43℃	受精后 50 min	1~3 min	洪云汉	1990	[12]
丰鲤	三倍体	冷休克	0~1.5℃	受精后 3 min	30 min	吴清江等	1979	[13]
颖鲤	四倍体	热休克	40~41℃	受精后 58 min / 66 min	1~1.5 min	潘光碧等	1997	[14]
银鲫 × 鲤鱼	四倍体	冷休克	0~1.5℃	受精后 2 min	20 min	俞豪祥等	1991	[15]
白鲫 × 红鲫	四倍体	热休克	40~45℃	受精后 30~60 min	0.5~2.0 min	陈敏容等	1987	[16]
白鲫 × 红鲫	四倍体	热休克	40~42℃	受精后 37.5~50 min	60~100 s	陈敏容等	1997	[17]
水晶彩鲫	三倍体	静水压	650 kg/cm ²	受精后 4~5 min	3 min	桂建芳等	1990	[18]
	四倍体	静水压与冷休克相结合	550 kg/cm ² , 7~9℃	受精后 48~60 min	4 min	桂建芳等	1991	[19]
白鲫	三倍体	异源四倍体与二倍体杂交				杨兴棋等	1994	[20]
虹鳟	四倍体	热休克	28~36℃	受精后 5~9 h	1~12 min	马涛等	1987	[21]
黑鲷	三倍体	冷休克	0~3℃	受精后 5 min	10~20 min	尤锋	1993	[22]
	三倍体	热休克	32~35℃	受精后 5 min	3~5 min	尤锋	1993	[22]
真鲷	三倍体	冷休克	1.5℃	受精后 5 min	5 min	蔡国雄	1997	[23]
牙鲆	三倍体	冷休克	0~4℃	受精后 5 min	40~50 min	尤锋等	1995	[24]
大鳞副泥鳅	三倍体	热休克	36℃	受精后 5 min	1~10 min	李群等	1991	[25]
	四倍体	热休克	40.5℃	受精后 37 min	4.5 min	常重杰等	2002	[26]
兴国红鲤 × 草鱼	四倍体	亚科间杂交				吴维新等	1981	[27]
草鱼 × 三角鲂	三倍体	亚科间杂交				刘思阳	1987	[28]
黄鳍	三倍体	热休克	40.5℃	受精后 5~6 min	3.5 min	常重杰等	1997	[29]
湘云鲫	三倍体	白鲫♀ × 四倍体鲫♂				刘少军等	2000	[2]
四倍体鲫鲤	四倍体	红鲫♀ × 湘江野鲤♂				Liu et al	2001	[1]
复合四倍体银鲫	四倍体	异育银鲫♀ × 兴国红鲤♂				丁军等	1992	[30]
斑马鱼	三倍体	热休克	39℃	受精后 2 min	2 min	吴玉萍等	2000	[31]
淡水鲮	三倍体	静水压休克	60 mPa	受精后 4 min	1.5 min	付佩胜等	1999	[32]
大黄鱼	三倍体	静水压休克	450 kg/cm ²	受精后 2 min	2 min	林琪等	2001	[33]
兴国红鲤	三倍体	冷休克	0~2℃	受精后 5~8 min	10~15 min	洪一江等	2000	[34]
鲢鱼	三倍体	静水压休克	600~640 kg/cm ²	受精后 4~5 min	3 min	尹洪滨等	1997	[35]
胡子鲶	三倍体	冷休克	4℃	受精后 3 min	30 min	罗建仁等	1995	[36]
	四倍体	冷休克	4℃	受精后 48 min	30 min	罗建仁等	1995	[36]

2 鱼类多倍体的人工诱导

2.1 多倍体产生的生物学原理

染色体的数目和组型是生物种属的特征,一般来说是相对稳定的,可以作为分类学的依据。多倍体是由于细胞内染色体加倍而形成的,染色体加倍则通过卵子第二极体的保留或受精卵早期有丝分裂的抑制而实现。根据鱼类受精细胞学的研究,精子入卵的时间是在第二次成熟分裂的中期,受精后排出第二极体。如果卵子受精后不排出第二极体,即它们不经过正常的减数分裂,形成了二倍体卵核,与单倍体精核结合后,就形成了三倍体,如果卵子受精后正常排出第二极体,并与单倍体精子结合形成二倍体受精卵,而受精卵的第一次卵裂受到抑制,则产生四倍体。

鱼类的多倍体大多是通过远缘杂交产生的,有的是由于受精后第二次成熟分裂受阻,不排出第二极体,于是构成由母方提供的双倍染色体($2n$)和由父方提供的单倍染色体(n)组合的三倍体^[37]。例如刘思阳^[28]证实草鱼(♀)×三角鲂(*Megalobrama terminalis*)(♂)杂种一代是三倍体($3n=72$),其中双倍染色体($2n$)来源于母本,单倍染色体(n)来源于父本,这种染色体组型的组合方式显然是在两性原核结合之前,雌核的染色体已经加倍,并且第二极体不外排的可能性最大。鱼类远缘杂交也可获得四倍体,如鲤(♀)×草鱼(♂)杂种一代的成活仔鱼就是自然产生的异源四倍体^[27]。这种异源四倍体的产生可能是在两性原核结合之后到第一次有丝分裂之前,由于双亲染色体配对时间上的延缓,导致染色体重复加倍后再进行有丝分裂,也可能是出现在两性原核结合之前,两性原核各自的染色体进行加倍之后再结合。

另外,丁军等^[30]报道了复合四倍体异育银鲫产生的机制,认为它是由天然三倍体方正银鲫的全套母本染色体组再融合加入了一整套父本(兴国红鲤)染色体组而形成。证明在极少数银鲫卵中,异源精核可以被激动发育,并与雌原核发生正常的两性融合,从而得到复合四倍体。

2.2 人工诱导鱼类多倍体的方法

鱼类染色体与其他脊椎动物相比,具有较大的可塑性,易于加倍,可使单倍体形成二倍体及由二倍体形成多倍体,这就是人工诱导多倍体的理论基础。鱼类人工诱导多倍体的方法,概括起来可以分为生物学、物理学以及化学方法3种。

2.2.1 生物学方法

异源精子通过远缘杂交诱发受精卵产生多倍体,在鲤科鱼类并非罕见。吴维新等^[27]用兴国红鲤(*Cyprinus carpio* var. *singuanensis*)和草鱼进行远缘杂交而获得四倍体杂种,染色体检查发现染色体数为142~156,多数为148~152,可能是由于 $n=24$ 的草鱼精子同 $n=50\sim 52$ 的鲤鱼卵子受精后,染色体自动加倍,形成异源四倍体。在他们观察的4尾鱼中,其中一尾有两个分裂相的染色体数为78,这种细胞是二倍体细胞,说明四倍体有可能是从二倍体加倍形成的,在少数杂种中,还有少数细胞的染色体没有加倍,依然保持二倍染色体组。

陈敏容等^[16]用白鲫和红鲤进行远缘杂交,在人工授精后30~60 min内将受精卵放在40~45℃的水温中进行热休克处理,持续30~120 s,结果获得3尾鲤鲫异源四倍体鱼,并养至成鱼。在此试验中四倍体的诱导成功究竟是远缘杂交的作用,还是温度休克的作用,尚不清楚。刘少军等^[1,2]用红鲫和湘田野鲤进行杂交,杂种一代是二倍体,从 F_3 一直到 F_6 都是四倍体,而且已经形成一个稳定不变的四倍体种群,以它为父本和白鲫或鲤杂交,便得到了在生长速度、抗病抗逆、肉质等方面都有明显优势的湘云鲫或湘云鲤。

至于为什么种间杂交会导致卵子第二极体的不排出或染色体组的自动加倍,其原因并不清楚。而在种内杂交中不排出第二极体的现象是比较罕见的。

此外,核移植和细胞融合是近年来尝试诱导鱼类多倍体的新方法,但并未成功地获得真正意义上的多倍体,仅得到心跳期胚胎或嵌合体仔鱼^[5]。

2.2.2 物理学方法

在鱼类,温度处理已被广泛用来抑制受精卵的第二次成熟分裂或第二极体的排出。由于它的廉价和简便,国内目前采用最多的还是此法,它可较成功地诱导三倍体。温度处理包括热休克和冷休克。若是阻止第二极体外排,采用冷休克方法时,一般将受精后鱼卵在 2~3 min 内移入 0~6 °C 的低温环境 20~30 min,再移回自然水温中孵化,采用热休克方法时,把受精后的卵在 2~3 min 内移入 41~42 °C 水中,经 2~3 min 处理,再移回自然水温中孵化。若是抑制第一次卵裂,处理的时间控制在第一次有丝分裂中期进行。马涛等^[21]、洪云汉^[12]、李群等^[25]用热休克方法分别获得了虹鳟、鳙 (*Aristichys nobilis*) 四倍体和大鳞副泥鳅三倍体,尤铎^[22]、俞豪祥等^[15]采用冷休克分别获得了黑鲟三倍体和四倍体银鲫。

进行温度处理最重要的必须确定处理的开始时间、持续时间以及温度高低。处理时刻不能过早或过迟,据尤铎^[22]的经验,选取第二极体刚刚形成至放出之前这段时间进行诱导处理,三倍体效果最佳;同样,处理时间也不能过长或过短,过长会影响受精卵的进一步发育,过短则诱导效果不佳,处理温度也是如此。

另外,静水压处理是新近发展起来的一种诱发鱼类多倍体的方法,它是进行鱼类染色体组操作的有效方法,休克的最佳条件易于掌握,处理程序易于标准化^[18]。楼允东等^[38]用水静压诱导杂合二倍体雌核发育与三倍体虹鳟分别获得成功,桂建芳等^[18]在国内首次成功地采用静水压休克诱导出三倍体水晶彩鲫。在卵受精后 4~5 min 采用 600 kg/cm² 或 650 kg/cm² 的静水压处理 3 min,不但能导致 100% 的三倍体化,而且胚胎的存活率相当高。同时,他们还进行了静水压休克和静水压与冷休克结合抑制第一次卵裂诱导水晶彩鲫四倍体的研究,获得水晶彩鲫四倍体胚胎^[19]。静水压休克虽比温度休克需要更专门的设备,但其对胚胎的损伤比温度休克小,且处理的佳条件易于掌握,是一个值得推广的有效方法。

无论是采用冷休克、热休克或静水压处理,都必须严格控制处理的起始时间和持续时间。桂建芳等^[19]在用静水压诱导水晶彩鲫四倍体过程中,发现受精卵在受精后 50、54、55 和 60 min 时的处理组中都出现了四倍体胚胎,而在受精后 48 和 48 min 以前的相同处理组中却没有。他们还发现,在抑制卵裂诱发染色体组加倍的效应期中间,存在一段对休克处理耐受性较强的时期,而在这段时间前后对休克更为敏感。

2.2.3 化学方法

应用某些化学药品,如常用的秋水仙素 (colchicine)、细胞松弛素 B (cytochalasin B) 和聚乙二醇 (polyethylene glycol) 在适当时刻处理鱼类受精卵,可以抑制第二极体的排出或抑制第一次有丝分裂,从而达到产生三倍体或四倍体的目的。秋水仙素和细胞松弛素 B 的作用机理都是影响纺锤丝内微管的形成,从而抑制减数分裂或有丝分裂纺锤体的正常收缩,导致第二次成熟分裂不排出第二极体或使受精卵第一次有丝分裂前染色体重复加倍。应用化学方法处理鱼类受精卵获得三倍体或四倍体,国内外都有成功的报道。水生生物研究所用秋水仙素溶液和冷休克处理草鱼 × 团头鲂杂种及草鱼的受精卵,获得了三倍体草鱼和团草四倍体囊胚^[39]。

由于温度休克与静水压处理诱导鱼类多倍体效果较好,方法也比较简便,成本又低,而化学方法则成功率要比物理学方法低,且试验材料(受精卵)能用于试验处理的数量也受到限制,所以实践中应用化学方法的不多。

3 多倍体的鉴定

无论采用何种技术方法人工诱导多倍体,成功与失败是并存的,因此,试验结果中是否有真正多倍体鱼的存在,必须经过严格的鉴定才能认可。由于多倍体是以原二倍体的染色体数和核型组成为模式产生的,因此,必须有一个准确无误的方法来确定染色体的倍性。核体积测量、蛋白质电泳、生化分析、形态学检查、染色体计数、DNA 含量测定以及流式细胞计数等都可用于鉴定多倍体鱼,其中染色体计数和核型公式的分析是最可靠的。国内对于鱼类多倍体的鉴定,绝大多数都采用染色体计数的方法,而很

少用蛋白质电泳、生化分析和形态学检查等间接法^[12,16,18,19]。染色体计数法比较费时,且必需有好的染色体标本,但它是鉴定鱼类多倍体的最准确的方法。质量好的染色体标本可以从胚胎获得,因为胚胎具有较高的有丝分裂指数。流式细胞计数法是又一准确测定细胞核内 DNA 含量的方法。将红细胞用荧光染料染色,这些荧光物质能和细胞核内的 DNA 进行特异性结合,在激光或紫外光的照射下发射出一定波长的荧光,再用流式细胞仪测出荧光值,并绘出频率曲线,从而可以清楚地显示出样品中各种倍性细胞的比例^[5]。

如果对群体进行多倍体鉴定,可以采用红细胞核体积测量法,它已被广泛用来作为鉴定多倍体鱼的手段。其中以核体积之比最为常用,不过也有用核面积甚至单独用核长轴或短轴之比来表示的,这种方法的理论依据是染色体数目倍增与细胞核体积增大是平行变化的。总的来说,多倍体的红细胞要比二倍体的红细胞大得多。朱蓝菲等^[40]进行了人工同源和异源三倍体鲢的红细胞观察,发现三倍体鲢的红细胞及其核的长径都明显地比二倍体大,相对应的体积也都大于二倍体。

红细胞核体积测量是简便的,无需特殊仪器设备,因此被认为是一个鉴定染色体倍性的好方法。不过,也有学者认为这种方法不能准确地反映倍性,其潜在的不准确性是难以准确鉴定多倍体与二倍体的嵌合体。为使所得的结论更加准确可靠,在测量红细胞核体积的基础上,可再作 DNA 含量的测定,因为染色体数目的倍增,不仅使细胞(核)体积增大,而且 DNA 的含量也会相应提高。沈俊宝等^[6]通过显微光度法测定了黑龙江银鲫与普通鲫雄性个体的红细胞和精子的 DNA 含量,前者分别为 112.81 和 57.57 单位,其比值为 1.96:1;后者分别为 77.22 和 37.57 单位,其比值为 2.06:1。由此证明雄性银鲫的精子发生与普通鲫一样能正常完成减数分裂,因而认为黑龙江银鲫不是三倍体而是一个二倍体种群。

因此,鉴定多倍体鱼时,应把红细胞(核)体积、DNA 含量以及染色体数目和核型公式综合比较分析,如果各方面的数据是彼此吻合的,就可确认。

4 多倍体的实际应用

人工诱导多倍体鱼,主要有两个目的:一是希望多倍体鱼的生长速度快于同类二倍体,二是利用三倍体鱼的不育性控制养殖鱼类的过度繁殖和防止其对自然资源的干扰。

多倍体鱼类具有比较强的生活力、适应性和生长势。我国科技工作者得到了兴国红鲤和散鳞镜鲤三倍体杂种,其生长明显优越于二倍体杂种,并据此提出了利用三倍体达到杂种优势的多代利用问题^[13]。云南滇池的高背鲫已被确认为是雌核发育的三倍体^[41],由于它的发展使滇池的鲫产量在 8 年内由以前仅占渔获量的 2~3% 上升到 60% 以上。

三倍体鱼类还具有抗病力强、肉质鲜美等特点。通过对二倍体与三倍体虹鳟鱼肉成分分析,发现三倍体比二倍体的脂质含量高许多^[42]。如湘云鲤是目前鲤中味道最好的种类,胴体比普通鲤鱼厚 1/3 左右,湘云鲫也同样具有肉质细嫩鲜美、细刺较少、胴体厚、个体大的优点^[43]。一般认为,三倍体在抗病性上具有潜力,但这方面的研究报道极少。雌虹鳟与雄银大麻哈鱼(*Oncorhynchus kisutch*)杂交,然后通过高温诱发处理获得三倍体是利用异源三倍体提高杂种存活率和增强对病毒性出血病败血症(VHS)抗性的一个典型例子^[44]。已知银大麻哈鱼对 VHS 的抗性强,而虹鳟对 VHS 的抗性弱,通过这两种鱼间的杂交获得的子一代存活率只有 0~3% 左右,而异源三倍体的存活率可高达 80%,而且具有对 VHS 很强的抗性。

另外,三倍体鱼类的不育性,除了能提高生长速度外,对种质资源的保护更有重要意义。例如三倍体鲤自身不能繁殖,也不同其他鲤混杂产生子代,进入天然水域后,不会干扰鲤原种,可投放到任何水域养殖,有可能解决我国鲤鱼养殖的混杂局面。

四倍体鱼的诱导,在育种工作中起着重要的作用。刘筠等^[45]研究成功的四倍体鱼,经过 6 代繁殖,各代的基本性状都是稳定不变的,已经成为一个四倍体基因库种群,这在国内外尚属少见。经过多代的试验养殖,四倍体鱼本身未能显示明显的生长优势,但利用这个四倍体基因库种群同二倍体鱼杂交,可以获得具有生长优势的三倍体鱼。湘云鲫是多倍体育种成功的典型实例,与亲本相比,其生长优势明

显,个体增重比父本快 388.3%,比母本快 48.2%,群体增重比父本快 547.4%,比母本快 55.5%^[46]。

5 前景展望

自上世纪 70 年代中期以来,我国在鱼类多倍体育种方面已取得了一定的成就,但仍然存在以下问题:人工诱导四倍体的技术尚未完全过关,即使得到了四倍体,所占比例还是很低,主要原因是难以掌握给予各种刺激的准确时间,静水压处理是诱导多倍体的较好方法,但由于其需要专门的设备而难于推广,由于诱导并不一定成功,因此寻求一个准确而又简便的方法来确定染色体的倍性就显得十分重要,虽然染色体计数法被公认为最好的方法,但对成鱼的倍性鉴定用此法并不十分合适,所以鉴定倍性的方法还有进一步改进的必要。

迄今为止,有关三倍体鱼类的人工诱导方法和生理特性等方面的研究较为详细,但关于三倍体的耗氧量、抗逆性和抗病性方面的研究则相对欠缺,而后者却往往与养殖品种的存活率、生产的区域性及产量的稳定性密切相关。因此,这方面的研究工作尚有待进一步完善。

三倍体由于染色体不平衡而不能进行减数分裂,因此也就不能达到性成熟。鱼类因在性成熟过程中要消耗能量维持生殖细胞的生长和生殖活动,从而导致生长的停止及肉质的下降。利用三倍体的这一特点,可提高商品鱼的产量和质量。但是三倍体鱼不能繁育后代,而目前人工诱导三倍体培育商品鱼又无成熟可靠的方法,且在经济上也不理想,四倍体鱼类有可能达到性成熟并繁育后代,而用四倍体与二倍体杂交可得到三倍体。因此诱导鱼类四倍体是一个极有价值的研究课题。

此外,表 1 显示,在人工诱导的多倍体鱼类中,大多为淡水鱼类,海水鱼类仅占 14.8%,海洋鱼类的多倍体育种相对薄弱。而海水鱼类经济价值相对较高,因此,进行海水鱼类的多倍体育种具有更大的潜力。同时,多倍体育种工作不能仅停留在实验室阶段,应与生产实践相结合,只有培育出的品种能尽快应用于养殖生产,多倍体育种才能有强大的生命力。

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[J]. *Aquaculture*, 2001, 192: 171 - 186.
- [2] 刘少军,胡芳,周工建,等.三倍体湘云鲫繁殖季节的性体结构观察[J]. *水生生物学报*, 2000, 24(4): 301 - 306.
- [3] 曾志强,胡炜,汪亚平,等.四倍体鱼的种质改良研究[J]. *高技术通讯*, 2000(7): 12 - 16.
- [4] 范兆廷,沈俊宝.鱼类中的多倍体[J]. *动物学杂志*, 1985, 20(3): 52 - 57.
- [5] 楼允东. *鱼类育种学* [M]. 北京:中国农业出版社, 1999. 117 - 147.
- [6] 沈俊宝,范兆廷,李素文,等.方正银鲫与扎龙湖鲫体细胞、精子的 DNA 含量及倍性的比较研究[J]. *动物学报*, 1984, 30(1): 7 - 13.
- [7] 管瑞光.滇池两种类型鲫鱼的性染色体和 C——带核型研究[J]. *遗传学报*, 1982, 9(1): 32 - 39.
- [8] 桂建芳.多倍体鱼类的开发和利用[J]. *水库渔业*, 1985(3): 53 - 56.
- [9] 湖北省水生生物研究所.用理化方法诱导草鱼(♀)×团头鲂(♂)杂种和草鱼的三倍体、四倍体[J]. *水生生物学集刊*, 1976, 1(1): 111 - 112.
- [10] 苏泽古,许克圣,白国栋.草鱼三倍体及其核型的研究[C]. *鱼类学论文集(第三辑)*. 北京:科学出版社, 1983. 53 - 60.
- [11] 苏泽古,许克圣,陈尚萍,等.白鲢三倍体及其核型的研究[J]. *动物学研究*, 1984, 3(3增刊): 15 - 20.
- [12] 洪云汉.热休克诱导鳙鱼四倍体的研究[J]. *动物学报*, 1990, 36(1): 70 - 75.
- [13] 吴清江,柯鸿文,陈荣德,等.鲤鱼杂种优势多代利用的探讨[J]. *水生生物学集刊*, 1979, 4(4): 445 - 452.
- [14] 潘光碧,胡德高,邹桂伟,等.热休克诱导鲤四倍体的研究[J]. *水产学报*, 1997, 21(增刊): 1 - 8.
- [15] 俞豪祥,徐皓,关宏伟,等.冷休克诱导天然雌核发育银鲫♀×鲤鱼♂四倍体[J]. *水产科技情报*, 1991, 18(6): 165 - 168.
- [16] 陈敏容,阎康,刘汉勤,等.人工诱导白鲫(♀)×红鲫(♂)异源四倍体鱼的初步研究[J]. *水生生物学报*, 1987, 11(1): 96 - 98.
- [17] 陈敏容,杨兴棋,俞小牧,等.人工诱导白鲫(♀)×红鲫(♂)异源四倍体鱼的倍性操作及其生殖力的研究[J]. *水生生物学报*, 1997, 21(3): 197 - 206.
- [18] 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[J]. *水生生物学报*, 1990, 14(4): 336 - 344.
- [19] 桂建芳,梁绍昌,孙建民,等.鱼类染色体组操作的研究 II. 静水压处理和静水压与冷休克结合处理诱导水晶彩鲫四倍体[J]. *水生*

生物学报, 1991, 15(4): 333 - 342.

- [20] 杨兴棋, 陈敏容, 俞小牧, 等. 三倍体白鲫的生物学特性 [J]. 水生生物学报, 1994, 18(2): 156 - 163.
- [21] 马涛, 朱才宝, 朱秉仁. 热休克诱导虹鳟四倍体 [J]. 水生生物学报, 1987, 11(4): 327 - 336.
- [22] 尤锋. 黑鲟三倍体的人工诱导研究 [J]. 海洋与湖沼, 1993, 24(3): 248 - 255.
- [23] 蔡国雄. 真鲷三倍体诱导初步研究 [J]. 热带海洋, 1997, 16(4): 95 - 98.
- [24] 尤锋, 刘静. 三倍体牙鲆的核型证明 [J]. 海洋与湖沼, 1995, 26(5) 增刊: 115 - 118.
- [25] 李群, 宁小军, 刘思阳, 等. 人工诱导鱼类三倍体的实验 [J]. 动物学杂志, 1991, 26(5): 10 - 11.
- [26] 常重杰, 杜启艳. 人工诱导四倍体大鳞副泥鳅的研究 [J]. 河南师范大学学报(自然科学版), 2002, 30(4): 70 - 73.
- [27] 吴维新, 林临安, 徐大义. 一个四倍体杂种——兴国红鲤 × 草鱼 [J]. 水生生物学报, 1981, 7(3): 433 - 436.
- [28] 刘思阳. 三倍体草鲂杂种及其双亲的细胞遗传学研究 [J]. 水生生物学报, 1987, 11(1): 52 - 58.
- [29] 常重杰, 杜启艳, 卢龙斗, 等. 热休克诱导三倍体黄鳝的研究 [J]. 河南师范大学学报(自然科学版), 1997, 25(2): 60 - 63.
- [30] 丁军, 蒋一珪, 单仕新, 等. 复合四倍体异育银鲫产生的细胞学机制 [J]. 水生生物学报, 1992, 16(2): 186 - 187.
- [31] 吴玉萍, 叶玉珍, 吴清江. 热休克诱导斑马鱼异源三倍体的研究 [J]. 海洋与湖沼, 2000, 31(5): 465 - 470.
- [32] 付佩胜, 魏光, 赵金山, 等. 静水压休克诱导淡水鲢鱼三倍体的研究 [J]. 山东农业科学, 1999, (2): 9 - 11.
- [33] 林琪, 吴建绍, 曾志南. 静水压休克诱导大黄鱼三倍体 [J]. 海洋科学, 2001, 25(9): 7 - 9.
- [34] 洪一江, 胡成钰. 人工诱导兴国红鲤三倍体最佳诱导条件 [J]. 动物学杂志, 2000, 35(4): 2 - 4.
- [35] 尹洪滨, 潘伟志, 孙中武, 等. 静水压休克诱导三倍体鲢鱼的研究 [J]. 水产学杂志, 1997, 10(1): 10 - 13.
- [36] 罗建仁, 马进, 鄢国民, 等. 人工诱导胡子鲶多倍体试验研究 [J]. 南海研究与开发, 1995, (4): 56 - 61.
- [37] 刘筠. 生物工程 bioengineering 应用于鱼类育种技术研究的现状及其发展前景 [J]. 现代渔业信息, 1991, 4(11): 1 - 6.
- [38] Lou Y D, Purdom C E. Polyploidy induced by hydrosatic pressure in rainbow trout, *Salmo gairdneri* [J]. J Fish Biol, 1984, 25: 665 - 670.
- [39] 中科院水生生物研究所. 草鱼、团头鲂人工诱导多倍体的研究 [J]. 遗传学报, 1979, 6(1): 77.
- [40] 朱蓝菲, 桂建芳, 梁绍昌, 等. 人工同源和异源三倍体鲢的红细胞观察 [J]. 水生生物学报, 1992, 16(1): 84 - 86.
- [41] 崔悦礼, 詹瑞光. 滇池高背型鲫鱼雌核发育的研究 [J]. 云南大学学报(自然科学版·生物专辑), 1981, (2): 71 - 79.
- [42] 张涌泉. 三倍体虹鳟的形质 [J]. 中国水产(台湾), 1989, 442: 43 - 46.
- [43] 程献, 周工建. 工程鲫(鲤)养殖技术 [J]. 内陆水产, 1997, (12): 16 - 17.
- [44] 吴融. 遗传育种新技术在鱼类养殖上的应用 [J]. 现代渔业信息, 1990, 5(9): 7 - 11.
- [45] 刘筠. 中国养殖鱼类繁殖生理学 [M]. 北京: 农业出版社, 1993. 25 - 56.
- [46] 朱桂华. 湘云鲫(白鲫♀ × 四倍体鱼♂)生长的初步研究 [J]. 淡水渔业, 1999, 29(9): 12 - 13.