

文章编号: 1004 - 7271(2005)02 - 0186 - 06

·综述·

罗非鱼遗传育种研究

A review of genetics and breeding for tilapia

卢迈新, 黄樟翰

(中国水产科学研究院珠江水产研究所, 广东 广州 510380)

LU Mai-xin, HUANG Zhang-han

(Pearl River Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Guangzhou 510380)

关键词: 罗非鱼; 遗传学; 育种

Key words: tilapia; genetics; breeding

中图分类号: Q 311; S 917 文献标识码: A

罗非鱼(Tilapias)隶属于鲈形目(Perciformes)、丽鱼科(Cichlidae),共有 3 个属约 70 多种。作为联合国粮农组织(FAO)向全世界推广养殖的优良品种,罗非鱼养殖已遍布 75 个国家和地区,成为世界性养殖鱼类。目前制约罗非鱼养殖业发展的突出问题是种质混杂及退化。造成种质混杂及退化的原因主要有几方面,首先,由于全雄罗非鱼苗种大多是采用种间杂交的方式获得,但由于管理上的疏忽极易造成罗非鱼纯种基因的丢失^[1]。McAndrew 等^[2]就曾发现 1 个罗非鱼商业品系含有多达 4 种不同罗非鱼的基因。其次是近交衰退(inbreeding depression)。Eknath 等^[3]比较了菲律宾 4 个家养品系罗非鱼与非洲 4 个野生品系罗非鱼的生长性能,结果显示野生品系的生长性能显著优于家养品系。这也证实了其他学者的观点,即家养品系出现了近交衰退现象^[4-6]。再次是野生品种通过遗传渐渗(introgression)对遗传改良品系的基因造成了污染^[7];此外,不良养殖条件下的负选择也造成了罗非鱼种质退化。本文拟对国内外罗非鱼遗传育种相关研究作一综述,为今后进一步开展罗非鱼的遗传育种研究提供参考。

1 遗传研究

1.1 生化遗传

20 世纪 70 年代,国外学者发现尼罗罗非鱼(*Oreochromis niloticus*)、奥利亚罗非鱼(*O. aureus*)及其杂种 F₁ 的转铁蛋白(Transferrins, Tf)均有不同程度的种内多态性,其中有几条种间差异带可作为区分不同品种的遗传标记^[8]。奥利亚罗非鱼、尼罗罗非鱼和加俐略罗非鱼(*Sarotherodon galilaeus*)的雄性性蛋白(Male Sex-Protein, MSP)也存在种的特异性^[8]。对莫桑比克罗非鱼(*O. massambicus*)、荷那龙罗非鱼(*O. hornorum*)及其杂种 F₁ 以及齐利罗非鱼(*Tilapia zilli*)、伦得利罗非鱼(*T. rendalli*)不同组织乳酸脱氢酶(LDH)、脂酶(EST)和葡萄糖-6-磷酸脱氢酶(G6PD)3 种同工酶的分析表明:山丽罗非鱼属(*Oreochromis*)罗非鱼的血清 EST 和 LDH 没有显著的种间差异;但存在可区分山丽罗非鱼属和罗非鱼属(*Tilapia*)罗非鱼的谱带;而肝脏和红细胞的 G6PD 具明显的种间多态性^[9]。罗非鱼引入我国后,国内学者对其生化遗

收稿日期:2003-12-01

基金项目:广东省农业攻关项目(2003A2010501);农业部“948”资助项目(2001-479-3);中国水产科学研究院重点项目(2001-1-5)

作者简介:卢迈新(1962-),男,广东兴宁人,研究员,从事水产增殖研究。Email:gzlhx@tom.com

传特性也做了大量研究,结果表明尼罗罗非鱼和加俐略罗非鱼的 LDH 及 EST 2 种同工酶均存在差异,但这 2 种同工酶在同种的雌雄个体间则没有区别^[10];利用血清蛋白聚丙烯酰胺凝胶电泳可区分尼罗罗非鱼、莫桑比克罗非鱼及其杂交种福寿鱼,而且尼罗罗非鱼的雌雄个体间有差异^[11];尼罗罗非鱼、奥利亚罗非鱼及其杂种 F₁ 的血清、肝脏、肌肉组织的 EST 同工酶分析显示 2 种罗非鱼有其特定的酶谱,杂种 F₁ 的酶谱中出现了双亲所没有的“新杂交酶带”和双亲的“互补酶带”^[12]。尼罗罗非鱼、奥利亚罗非鱼的杂交一代 LDH 同工酶兼容了双亲 LDH 同工酶酶谱特征,反映了双亲性状对子代遗传变异程度的影响程度,是杂优效应形成的遗传基础^[13]。潘锋等^[14]找出了奥利亚罗非鱼特异蛋白和特异酶带,可将它与尼罗罗非鱼、莫桑比克罗非鱼区分开来。莫桑比克罗非鱼、尼罗罗非鱼和加俐略罗非鱼的 6 种组织的 LDH 和苹果酸脱氢酶(MDH)在各个种内表现出组织特异性,在种间有明显差异,利用 LDH 同工酶的 F 基因和 MDH 同工酶 A、B、C、D 基因作为遗传标志,能将尼罗罗非鱼与其亲缘关系相近的莫桑比克罗非鱼、加俐略罗非鱼分开^[15];此外,红尼罗罗非鱼和尼罗罗非鱼的 LDH 同工酶酶谱相近,由此说明两种鱼亲缘关系较近^[16]。

尼罗罗非鱼不同品系间也存在遗传差异。“吉富”(GIFT)、“埃及”、“78”、“88”及“美国”等 5 个不同品系的尼罗罗非鱼在肝脏 EST 同工酶的表型上有明显差异;EST-2 谱带为“吉富”和“埃及”品系所特有,可作为区分其他品系尼罗罗非鱼的遗传标志^[17]。

1986 年,Macaranas 等^[7]报道菲律宾养殖的尼罗罗非鱼存在遗传渐渗。Pullin^[18]也发现在菲律宾,莫桑比克罗非鱼和尼罗罗非鱼之间遗传渐渗相当普遍。李思发等^[19]也曾通过同工酶分析,认为“78”品系尼罗罗非鱼养殖群体中存在遗传渐渗问题,而奥利亚罗非鱼由于其奠基群体(foundation population)较小,造成奥利亚罗非鱼群体呈现近交超“纯”养殖群体。尼罗罗非鱼的遗传瓶颈(genetic bottleneck)则没有奥利亚罗非鱼严重,因此其杂合度(heterozygosity)还有 0.040^[20]。

1.2 细胞遗传

罗非鱼类的核型高度相似,均有 22 对染色体,从形态上看无明显的性染色体,只有 2 对染色体可以辨别,其余 20 对无论从大小、形态均很相像^[21]。但 Carrasco 等^[22]对尼罗罗非鱼不同基因型的联会复合体分析结果表明,尼罗罗非鱼存在性染色体。国内学者对尼罗罗非鱼、奥利亚罗非鱼、莫桑比克罗非鱼和加俐略罗非鱼的染色体研究结果证明,以上 4 种罗非鱼的二倍体染色体数目均为 $2n = 44$ ^[20,23-26]。但对这几种罗非鱼核型的报道有较大的差异:李思发^[20]报道尼罗罗非鱼和奥利亚罗非鱼的核型为 $6sm + 24st + 14t$;陈敏容等^[25]对尼罗罗非鱼、莫桑比克罗非鱼和加俐略罗非鱼 3 种罗非鱼核型的研究结果都是 $8sm + 34st + 2t$;夏德全^[27]、董元凯^[28]、刘雅娟等^[24]对尼罗罗非鱼和奥利亚罗非鱼核型的研究结果与陈敏容的结果一致;而凌俊秀^[26]认为莫桑比克罗非鱼的核型为 $12sm, st + 32t$ 。染色体分析结果的差异可能是由染色体制备方法和所分析染色体时相的差异所引起的。虽然以上几种罗非鱼分属不同属或同属中的不同种,但其核型分析结果非常接近,说明这几种罗非鱼的亲缘关系是比较近的。

1.3 分子遗传

近年来,罗非鱼分子遗传学研究主要涉及对其基因组多态性(genome DNA polymorphism)的研究。对尼罗河上游和下游 2 个不同地方种群尼罗罗非鱼的线粒体 DNA(mtDNA)进行酶切分析表明这 2 个种群 mtDNA 大小分别为 16 909bp 和 16 912bp,每一群体内个体间均存在 mtDNA 酶切片段长度多态现象^[29]。对“78”、“85”、“埃及”和“吉富”等 4 个品系的尼罗罗非鱼的 mtDNA 的 ND5/6 基因进行了 6 种酶的限制性片断长度多态(RFLP)分析表明不同品系间存在显著的遗传差异^[30]。曹莹等^[31]用 mtDNA 酶切技术测得奥利亚罗非鱼和尼罗罗非鱼的 mtDNA 大小约为 16.83 kb;2 种鱼 mtDNA Pvu II 的酶切结果不同,可作为鉴别这 2 种鱼的遗传标记。

夏德全等^[32]应用 RAPD 技术,研究了罗非鱼的遗传多样性,并探讨 RAPD 技术在预测杂种优势(heterosis/hybrid vigor)的应用。结果显示奥利亚罗非鱼和尼罗罗非鱼在群体内或群体间存在遗传差异。其中 4 个引物都有 1 个扩增片段具有种的特异性,可作为鉴别这 2 种罗非鱼的分子遗传标记。在所研

究的 3 个尼罗罗非鱼群体中,群体内的遗传相似性指数在 0.795 ~ 0.824,显示这 3 个群体虽经历了引进过程遗传瓶颈效应的影响,但均保留了较高水平的遗传变异。在比较了亲本及杂交子代的遗传关系后发现正交子代(尼罗罗非鱼♀ × 奥利亚罗非鱼♂)与两亲本的相似程度无明显的倾向性,而反交子代(奥利亚罗非鱼♀ × 尼罗罗非鱼♂)则与母本极相似。正、反交子代与两亲本遗传相似性有明显不同,表明遗传性状介于两亲本之间的杂交子代更有可能形成显著的杂种优势^[33]。许玉德等^[34]对尼罗罗非鱼、奥利亚罗非鱼及其杂交一代的 RAPD 分析结果表明,其中 2 个引物在尼罗罗非鱼和奥利亚罗非鱼之间扩增出特异片段,可作为鉴定 2 种鱼的分子标记。杂交一代呈现更为丰富的多态性,这种多态性的形成既源于双亲的遗传又源于杂交后代的遗传变异,这是杂种优势得以形成的重要分子生物学基础。

鱼类微卫星 DNA 的分离在过去几年中进展很快,在罗非鱼的人工雌核发育个体中,已用微卫星 DNA 标记检测到父本精子小片段遗传物质整合的影响^[35]。遗传连锁图谱不仅对鱼类的遗传学基础研究有重要意义,同时对鱼类的育种也很有帮助,它将使标记辅助选育成为现实,从而可能从根本上改变传统的育种方法^[36]。Kocher 等^[37]利用微卫星和 AFLP 指纹技术构建了尼罗罗非鱼包含全部 22 条染色体的遗传连锁图;Agresti 等^[38]利用微卫星和 AFLP 指纹技术构建了罗非鱼的遗传连锁图并进行了部分数量性状基因位点(QTL)如体色、抗寒、耐盐和肉质等的定位研究。王进科等^[39]用 DIG 标记 Jeffreys 人源小卫星探针 33.6 和 33.15 与奥利亚罗非鱼、尼罗罗非鱼基因组 DNA 进行 Southern 杂交,获得高度多态和个体特异的 DNA 指纹图谱。

2 育种研究

2.1 选择育种

选择育种是鱼类育种最根本的方法。王黎凡等^[40]采用近交加定向选择的方法对红罗非鱼进行选育,经 4 代选育,红色率达 96%,选育出生长速度较快、体色遗传稳定、体型好的红罗非鱼改良种。有学者认为,经 6 代选育,每代选育效应可达 15% 以上^[41]。但也有学者认为,使用混合选择法选育尼罗罗非鱼通常得不到理想的结果^[5-6]。Pullin 等认为亚洲现有尼罗罗非鱼养殖品系的遗传变异过低,种质混杂严重,不宜用来选育^[42]。因此,从 1989 年起,国际水生生物资源管理中心(ICLARM)会同有关科研机构,从不同来源的 8 个品系尼罗罗非鱼经混合选育,成功培育出吉富品系尼罗罗非鱼^[43],其生长速度比菲律宾的一般商业性品系快 60%,成活率高 50%^[3]。1994 年我国引进了吉富品系尼罗罗非鱼,并以吉富品系为基础群体,在 3 个不同的试验场进行研究,采用混合选育(mass selection),选育系 F₃ 形态特征更符合尼罗罗非鱼标准,日增重率比对照系有明显提高。但不同试验点的选育系的选育效应差异较大,因此在罗非鱼选育过程中应重视遗传因子 - 环境因子互作的研究;尼罗罗非鱼平均每代选育效应 2.5% ~ 4.7% 是可信的,按此选育效应坚持下去,到 F₆ 时,选育系将比对照系生长快 16% ~ 30%^[44]。

2.2 性别控制

2.2.1 性激素处理法

类固醇激素(steroid hormone)处理是罗非鱼性别控制的有效途径之一^[45],通过投喂和浸泡性激素可使罗非鱼产生生理性别的逆转。1975 年,Guerrero^[46]用 3 种人工合成的激素丙酸脱氢睾酮(1-dehydrotestosterone)、17 α -乙炔基睾酮(17 α -ethynyltestosterone)和 17 α -甲基睾酮(17 α -methyltestosterone),按不同剂量投喂性腺未分化的奥利亚罗非鱼 3 周,获得全雄群体。Desprez 等^[47]用 11 β -羟雄烯二酮(11 β -hydroxyandrostenedione, 11 β OHA4),投喂红罗非鱼稚鱼,也获得性转化雄鱼。Gale 等^[48]用 17 α -甲基二氢睾酮(17 α -methyl-dihydrotestosterone, MDHT)和 17 α -甲基睾酮,按不同剂量浸泡刚孵出的尼罗罗非鱼稚鱼,约有 70% ~ 90% 的群体转化为雄性。以上结果表明,直接投喂性激素比浸泡的效果更好。此外,Jensen 等^[49]按不同剂量的雌性激素二乙基己烯雌酚(diethylstilbestrol)和乙烯雌二醇(ethynylestradiol)投喂尼罗罗非鱼和奥利亚罗非鱼,90% 以上的群体转化为雌性。我国于 20 世纪 70 年代开始用类固醇激素诱导罗非鱼性逆转的研究,获得成功并应用于生产,取得了较好的效果^[50-52]。

2.2.2 种间杂交

1960年, Hickling 首先报道罗非鱼种间杂交可以获得单一性别后代^[53]。后来, Pruginin^[54]用尼罗罗非鱼和荷那龙罗非鱼进行杂交, 也获得了全雄子代。随后, Pruginin 等^[55]报道了尼罗罗非鱼与奥利亚罗非鱼杂交可获得全雄子代的结果。还有一些组合(尼罗罗非鱼 × 易变罗非鱼(*O. variabilis*); 尼格拉罗非鱼(*O. spilurus niger*) × 荷那龙罗非鱼; 瓦肯尼罗非鱼(*O. vulcani*) × 荷那龙罗非鱼; 瓦肯尼罗非鱼 × 奥利亚罗非鱼)其子代的雄性率可达 98% ~ 100%^[55]。台湾培育的莫桑比克罗非鱼 × 尼罗罗非鱼杂种 F₁ (俗称福寿鱼), 85% 为雄性, 具有明显的生长优势^[56]。1981年, 我国一些科研单位相继引进奥利亚罗非鱼, 与尼罗罗非鱼进行了种间杂交试验, 获得了杂交 F₁, 雄性最高可达 94.63% ~ 97.87%; 群体产量比母本高 18.72% ~ 37.05%, 比父本高 41.54% ~ 85.89%; 抗寒能力比母本提高 2.5℃ ~ 3.0℃; 起捕率较母本高 2.7 倍^[57], 我国从此开展并推广奥尼杂交鱼的养殖。

此外, 有些学者利用性逆转与杂交相结合的方法进行了 YY 超雄罗非鱼的研究^[50, 58-62]。但由于超雄鱼与一般的雄鱼在外形上很难区分, 筛选超雄鱼的工作相当繁琐费时^[63], 故影响这一成果的推广。国外在这方面的工作做得较多, 并已在商业性生产上应用^[62, 64-65]。

2.3 生物技术育种

应用雌核发育技术, 或染色体组操作技术可生产 YY 同配型超雄鱼, 并已应用于生产^[62, 64-65]。用雌核发育技术建立了尼罗罗非鱼纯合克隆系, 并获得全雌二代克隆鱼, 但成活率只有 4%, 平均体重与对照组无显著差异, 但克隆鱼的体重变异系数较小^[66]。通过冷休克或热休克、静水压与冷休克相结合的方法可诱导罗非鱼产生多倍体^[67-69]。四倍化胚胎的死亡率高是鱼类四倍体诱导中普遍遇到的现象, 但 Don 等^[67]仍得到了奥利亚罗非鱼四倍体成活个体。有学者分别将人生长激素基因和鲑鱼生长激素基因转入罗非鱼获得转基因罗非鱼^[70-71], 其生长速度有显著提高, 个体平均重量是对照组的 3 倍^[71]。但转基因鱼的研究仍存在很多尚需突破的“瓶颈”性技术, 国内外尚无转基因鱼商业性生产的报道。此外, 释放转基因鱼的安全性问题已受到广泛的关注^[72], 因此, 转基因鱼商品化的前提是必须证实其应用的安全性。

3 结束语

罗非鱼因其性成熟早、繁殖快, 在池塘养殖中通常造成繁殖过剩、密度过大、个体过小, 从而影响产量的提高。罗非鱼雄鱼生长速度比雌鱼快 30% 左右, 且个体大。所以, 进行罗非鱼单雄性养殖可有效控制其养殖密度, 减少生殖耗能, 有利于提高罗非鱼的养殖产量和效益。通过罗非鱼种间杂交生产全雄罗非鱼子代是目前生产上采取的主要措施。但由于罗非鱼容易发生种间杂交, 易使品种混杂, 降低子代雄性率, 优良经济性状退化。同时由于我国引入的罗非鱼有效繁殖群体较小, 因而产生了“遗传瓶颈”, 发生了“随机遗传漂变”, 相当程度地改变了群体的等位基因频率。因此, 在强化种质管理的同时, 优良品种的培育和性别控制仍将是今后罗非鱼育种研究的主要任务。正如本文所述罗非鱼遗传标记包括生化、细胞染色体和现阶段的分子遗传标记等不同层次。并且随着现代分子生物学的发展和分子标记技术的成熟, 寻找与主要经济性状基因连锁的遗传标记已成为可能。利用这些遗传标记进行分子标记辅助选育 (Marker-assisted selection, MAS) 以及杂种优势预测, 可提高传统育种工作的预见性和加速育种的进程。

参考文献:

- [1] McAndrew B J. Sex Control in Tilapiines[A]. In Recent Advances in Aquaculture IV[C]. Oxford: Blackwell Scientific Publishing, 1993, 87 - 98.
- [2] McAndrew B J, Roubal F R, Roberts R J, et al. The genetics and histology of red, blond and associated colour variants in *Oreochromis niloticus* [J]. *Genetica*, 1988, 76:127 - 137.
- [3] Eknath A E, Tayamen M M, Palada - de Vera M S, et al. Genetic improvement of farmed tilapias: the growth performance of eight strains of *Oreochromis niloticus* tested in different farm environments[J]. *Aquaculture*, 1993,111: 171 - 188.
- [4] Tave D, Smitherman R O. Predicted response to selection for early growth in *Tilapia nilotica*[J]. *Trans Amer Fish Soc*, 1980, 109: 439 - 445.
- [5] Hulata G, Wohlfarth G W, Halevy A. Mass selection for growth rate in the Nile Tilapia(*Oreochromis niloticus*)[J]. *Aquaculture*, 1986,57:177 - 181.
- [6] Teichert-Coddington D R, Smitherman R O. Lack of response by *Tilapia nilotica* to mass selection for rapid early growth[J]. *Trans Amer Fish Soc*, 1988,117: 297 - 300.
- [7] Macaranas J M, Taniguchi N, Pante M J R, et al. Electrophoretic evidence for extensive hybrid gene introgression into commercial *Oreochromis niloticus* L. Stocks in the Philippines[J]. *Aquaculture and fisheries Management*, 1986, 17:248 - 258.
- [8] Avtalion R R. Genetic markers in Sarotherodon and their use for sex and species identification[A]. In R.S.V. Pullin and R.H. Lowe-McConnell (eds.) *The biology and culture of tilapias*[M]. International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila, Philippines, 1982. 269 ~ 277.
- [9] Chen F Y, Tsuyuki H. Zone electrophoretic studies on the plasma proteins of *Tilapia mossambica* and *T. Hornorum* and their F₁ hybrids, *T. zillii* and *T. melanopleura*[J]. *J Fish Res Board Can*, 1970,27:2167 - 2177.
- [10] 易健华,曾治义,郝广勤.罗非鱼和鲢鱼乳酸脱氢酶及脂酶同工酶的电泳研究[J].*淡水渔业*,1982,6:22 - 25.
- [11] 刘荣臻,王浩,陈洁平.两种罗非鱼及其杂交种血清蛋白的聚丙烯酰胺凝胶电泳分离及其雌性特异蛋白[J].*水产学报*,1985,9(3):265 - 273.
- [12] 李生武,雷逢玉,田习初.尼罗罗非鱼(♀)、奥利亚罗非鱼(♂)及其杂种(F₁)酯酶(EST)同工酶的研究[J].*淡水渔业*,1988,3:22 - 24.
- [13] 许玉德,钟建兴,郑森林,等.单性罗非鱼及其亲本精巢的组织学和 LDH 同工酶的比较[J].*厦门大学学报(自然科学版)*,1999,38(4):628 - 632.
- [14] 潘锋,胡玫,王和海.奥利亚罗非鱼血清蛋白和组织同工酶电泳图谱特异性研究[J].*淡水渔业*,1993,23(2):7 - 10.
- [15] 杨兴棋,邓初夏,陈宏溪.几种罗非鱼乳酸脱氢酶和苹果酸脱氢酶同工酶的电泳研究[J].*遗传学报*,1984,11(2):132 - 140.
- [16] 白俊杰,马仲波.红尼罗罗非鱼和尼罗罗非鱼乳酸脱氢酶同工酶的分析比较[J].*淡水渔业*,1987,4:35 - 36.
- [17] 赵金良,李思发,李晨红,等.不同品系尼罗罗非鱼生化遗传标志研究[J].*上海水产大学学报*,1997,6(3):166 - 171.
- [18] Pullin R S V. *Tilapia Genetic Resources for Aquaculture*[M]. ICLARM, 1988,108.
- [19] 李思发,蔡完其.我国尼罗罗非鱼和奥利亚罗非鱼养殖群体的遗传渐渗[J].*水产学报*,1995,19(2):105 - 111.
- [20] 李思发.中国淡水主要养殖鱼类种质研究[M].上海:上海科学技术出版社,1998.89,107,111.
- [21] Majumdar K C and McAndrew B J. Relative DNA content of somatic nuclei and chromosomal studies in three genera, *Tilapia*, *Sarotherodon*, and *Oreochromis* of the tribe Tilapiini (Pisces, Cichlidae)[J]. *Genetica*, 1986, 68:175 - 188.
- [22] Carrasco L A P, Penman D J, Bromage N. Evidence for the presence of sex chromosomes in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) from synaptonemal complex analysis of XX, XY and YY genotypes[J]. *Aquaculture*, 1999,173:207 - 218.
- [23] 王蕊芳,马昆,施立明,等.尼罗罗非鱼染色体的 C 带、Ag 带和减数分裂联会复合体的研究[J].*动物学研究*,1990,11(4):349 - 354.
- [24] 刘雅娟,余其兴.六种鱼的精母细胞联会复合体的电镜观察[J].*遗传学报*,1991,18(5):407 - 414.
- [25] 陈敏容,陈宏溪.三种罗非鱼染色体组型的比较研究[J].*遗传学报*,1983,10(1):56 - 62.
- [26] 凌俊秀.八种鱼染色体组型的研究[J].*武汉大学学报(自然科学版)*,1982,2:109 - 112.
- [27] 夏德全.奥利亚罗非鱼[A].主要淡水养殖鱼类种质研究[M].北京:中国科学技术出版社.1991,31 - 34.
- [28] 董元凯.尼罗罗非鱼和草鱼的染色体组型与细胞核 DNA 含量的研究[A].主要淡水养殖鱼类种质研究[M].北京:中国科学技术出版社,1991,163 - 172.
- [29] 夏德全,吴晓渊.两种不同地方种群尼罗罗非鱼遗传差异和分子遗传标记[J].*中国水产科学*,1997,4(3):7 - 12.
- [30] 吕国庆,李思发.吉富等五品系尼罗罗非鱼的多态分析[J].*淡水渔业*,2002,32(2):14 - 17.
- [31] 曹莹,夏德全.尼罗非鲫和奥利亚非鲫线粒体 DNA 遗传差异的研究[J].*水产学报*,1997,21(4):360 - 365.
- [32] 夏德全,曹莹,吴婷婷,等.用 RAPD 分析对罗非鱼遗传变异的研究及对杂种优势的应用[J].*水产学报*,1999,23(1):27 - 32.
- [33] 夏德全,曹莹,杨弘.罗非鱼杂交 F₁ 代与亲本的遗传关系及其杂交优势利用[J].*中国水产科学*,1999,6(2):29 - 32.
- [34] 许玉德,许莉,钟建兴.杂交一代(尼罗罗非鱼♀ × 奥利亚罗非鱼♂)及其亲本基因组 DNA 的比较[J].*水产学报*,2001,25(1):16 - 19.
- [35] Carter R E, Mair G C, Skibinski D O E, et al. The application of DNA fingerprinting in the analysis of gynogenesis in tilapia [J]. *Aquaculture*, 1991,95:41 - 52.
- [36] 林红,夏德全,杨弘.遗传连锁图谱及其在鱼类遗传育种中的应用[J].*中国水产科学*,2000,7(1):95 - 98.
- [37] Kocher T D, Lee W J, Sobolewska H, et al. A genetic linkage map of a Cichlid fish, the tilapia (*Oreochromis niloticus*)[J]. *Genetics*, 1998, 148:1225 - 1232.
- [38] Agresti J J, Seki S, Cnaani A, et al. Breeding new strains of tilapia: development of an artificial center of origin and linkage map based on AFLP and microsatellite loci[J]. *Aquaculture*, 2000,185:43 - 56.
- [39] 王进科,夏德全.9 种鱼类非放射性 DNA 指纹图谱[J].*中国水产科学*,2000,7(2):14 - 17.
- [40] 王黎凡,方建山,陈远生,等.红罗非鱼提纯选育技术研究[J].*中国水产*,1999,6:18 - 19,17.

- [41] Gjedrem T. Genetic improvement of cold-water fish species[J]. *Aquac Res*, 2000, 31:25-33.
- [42] Pullin R S V, Capili J B. Genetic improvement of tilapia: problems and prospects[A]. *The Second International Symposium on Tilapia in Aquaculture*[C]. ICLARM Conference Proceeding 15. Manila, Philippines, 1988.
- [43] Pullin R S V. The genetic improvement of farmed tilapia (GIFT) project: The story so far[J]. *NAGA, The ICLARM Quarterly*, 1991, 14(2):3-6.
- [44] 李思发, 李晨虹, 李家乐, 等. 尼罗罗非鱼选育三代效果评价[J]. *上海水产大学学报*, 2001, 10(4):289-292.
- [45] Guerrero R D. Control of tilapia reproduction[A]. *The biology and culture of tilapias*[M]. International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila: Philippines, 1982, 309-316.
- [46] Guerrero R D. Use of androgens for the production of all-male *Tilapia aurea* (Steindachner)[J]. *Trans Amer Fish Soc*, 1975, 2:342-348.
- [47] Desprez D, Geraz E, Hoareau M C, et al. Production of a high percentage of male offspring with a natural androgen, 11 β -hydroxyandrostenedione (11 β OH Δ 4), in Florida red tilapia[J]. *Aquaculture*, 2003, 216:55-65.
- [48] Gale W L, Fitzpatrick M S, Lucero M, et al. Masculinization of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) by immersion in androgens[J]. *Aquaculture*, 1999, 178:349-357.
- [49] Jensen G L and Shelton W L. Effects of estrogens on *Tilapia aurea*: implications for production of monosex genetic male tilapia[J]. *Aquaculture*, 1979, 16:233-243.
- [50] 杨永铨, 张中英, 林克宏, 等. 莫桑比克罗非鱼性别生理遗传控制的初步研究[J]. *遗传学报*, 1979, 6(3):305-310.
- [51] 张中英, 杨永铨, 林克宏. 鱼类性别的人工控制研究介绍[J]. *动物学杂志*, 1983, 5:55-57.
- [52] 李家乐, 李思发, 韩风进. 甲基睾丸酮诱导吉富品系尼罗罗非鱼雄性的研究[J]. *水产学报*, 21(增刊):1997, 107-110.
- [53] Hickling C F. The Malacca Tilapia hybrids[J]. *J. Genet.* 1960, 57:1-10.
- [54] Pruginin Y. The culture of carp and Tilapia hybrids in Uganda[M]. *FAO Fish. Rep.* 1968, 44(4):223-229.
- [55] Pruginin Y, Rothbard S, Wohlfarth G, et al. All-male broods of *Tilapia niloticus* \times *T. aurea* hybrids[J]. *Aquaculture*, 1975, 6:11-21.
- [56] Chen T P. Aquaculture practices in Taiwan[M]. Surrey, England: Fishing News Books Ltd., 1976.
- [57] 王楚松, 夏德全, 胡 玫, 等. 奥尼鱼杂种优势利用研究[J]. *淡水渔业*, 1989, 13(6):14-15.
- [58] 杨永铨, 张中英, 林克宏. 莫桑比克罗非鱼 YY 型超雄鱼的生物学研究[J]. *淡水渔业*, 1979, 10:1-4.
- [59] 杨永铨, 张中英, 林克宏. 应用性别三系配套途径产生遗传上全雄莫桑比克罗非鱼[J]. *遗传学报*, 1980, 7(3):241-246.
- [60] 魏于生, 万松良, 齐彩霞. 莫桑比克罗非鱼 YY 型雄性配体雌性转化研究[J]. *淡水渔业*, 1993, 23(6):19-21.
- [61] Scott A G. The "YY" supermale in *O. niloticus* (L) and its potential in aquaculture[J]. *Aquaculture*, 1989, 78:237-251.
- [62] Mair G C, Abucay J S, Beardmore J A, et al. Growth performance trials of genetically male tilapia (GMT) derived from YY-males in *O. niloticus* L.: On station comparisons with mixed sex and sex reversed male populations[J]. *Aquaculture*, 1995, 137:313-322.
- [63] 万松良, 黄二春, 齐彩霞, 等. YY 型莫桑比克罗非鱼雌性转化后测交筛选的研究[J]. *水产科技情报*, 1994, 21(5):195-199.
- [64] Mair G C. Chromosome-set manipulation in tilapia: techniques, problems and prospects[J]. *Aquaculture*, 1993, 111:227-244.
- [65] Mair G C, Abucay J S, Skibinski D O F, et al. Genetic manipulation of sex ratio for the large-scale production of all-male tilapia, *Oreochromis niloticus* [J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 1997, 54: 396-404.
- [66] Muller-Belecke A and Horstger-Schwark G. Performance testing of clonal *Oreochromis niloticus* lines[J]. *Aquaculture*, 2000, 184:67-76.
- [67] Don J, Avtalion R R. Comparative study on the induction of triploid in tilapias, using cold and heat-shock techniques[J]. *J Fish Biol*, 1988, 32: 665-672.
- [68] Myers J M, Penman D J, Basavaraju Y, et al. Induction of diploid androgenetic and mitotic gynogenetic Nile tilapia (*Oreochromis niloticus* L) [J]. *Theor Appl Genet*, 1995, 2:205-210.
- [69] Byamungu N, Darras V M, Kuhn E R. Growth of heat-shock induced triploids of blue tilapia, *Oreochromis aureus*, reared in tanks and in ponds in Eastern Congo: feeding regimes and compensatory growth response of triploid females[J]. *Aquaculture*, 2001, 198:109-122.
- [70] Brem G, Brenig B, Horstgen-Schwark, et al. Gene transfer in tilapia (*Oreochromis niloticus*)[J]. *Aquaculture*, 1988, 68:209-219.
- [71] Rabam M A, Maclean N. Growth performance of transgenic tilapia containing an exogenous piscine growth hormone gene[J]. *Aquaculture*, 1999, 173:333-346.
- [72] Hallerman E M, Kapuscinski A R. Ecological and regulatory uncertainties associated with transgenic fish[A]. *Transgenic fish*[C]. Singapore: World Scientific Publication Company, 1992, 209-228.