

鱼类中的多倍体

范兆廷 沈俊宝

(中国水产科学研究院黑龙江水产研究所)

任何一种真核生物都有数量和形态上相对稳定的染色体组成。在大多数动植物中,体细胞含有内容基本相同的两套染色体,这种含有两套染色体组的生物称为二倍体(用符号 $2N$ 表示)。生殖细胞通过减数分裂形成的配子只含有一套染色体组,这称为单倍体。一般说来,高等动植物的单倍体世代是非常短暂的。有一些动植物体细胞内含有三套、四套、五套、……染色体组,则它们分别为三倍体、四倍体、五倍体、……。体细胞内具有三套以上染色体组的生物也称为多倍体。

鱼类中的多倍体

在高等脊椎动物中,多倍体现象是比较罕见的,但在鱼类中多倍体现象则较为普遍。世界上现生鱼类约有二万余种,已经研究过染色体的鱼类约有一千一百余种,其中多倍体至少有60种。胭脂鱼科(Catostomidae)几乎所有的种都是多倍体。它们的染色体数为 $4N = 96 - 100$ ^[39],而它们亲缘种的二倍体则为 $2N = 50$ 。一般认为胭脂鱼是鲤科鱼类在始新世(大约50万年以前)分化而形成的^[35]。在现生鲤科鱼类中,大部分种类为 $2N = 48 - 52$,其中 $2N = 50$ 占绝大多数。胭脂鱼类的染色体数恰为其二倍,同时,胭脂鱼体细胞的DNA含量也为大部分鲤科鱼类的二倍。由此也表明胭脂鱼的多倍性^[36]。

鲑科鱼类中的多倍体现象也很普遍。早年有人提出鲑科鱼类的基础染色体数10条,所以鲑、鳟等是六倍体或八倍体^[40]。现在的研究结果证明这个观点是错误的。但鲑科鱼类几乎所有成员都是多倍体则是正确的。这主要是根据以

下几点确定的:染色体臂数的一致性及与其它亲缘种的比例关系,减数分裂中四价体的存在,核型中四条同源染色体和由同功酶证明基因位点的重复,体细胞DNA含量较亲缘种的加倍^[21,31,49,50]。鲑科鱼类的染色体数在56—86之间变化,染色体臂数则相对稳定在100—104之间,这可能是由于罗伯逊易位所造成的。根据鲑科鱼类多倍化发生的历史年代和进化程度,有人将其称为新四倍体。现代的一些研究结果证明鲑科鱼类已经不同程度经历了二倍化过程^[4,30]。

鲤科鱼类中,*Barbus barbuis*, 鲤鱼(*Cyprinus carpio*)、鲫属(*Carassius*)等种类的染色体数为100—104条, DNA含量为哺乳类的49—53% (大部分鲤科种类仅为20—38%, 染色体数为 $2N = 48 - 52$), 几种蛋白质和酶的基因位点也相应地增加。因此一些研究者将其称为四倍体^[25,29,48]。这些多倍体鱼类发生的年代较远,并且现在已经达到二倍化程度,因此又将其称为老四倍体^[4]。鲫属中的银鲫(*C. auratus gibelio* 或 *C. auratus langsdorffii*) 中有染色体数为 $150 \pm$ 和 $200 \pm$ 两种类型,有人称其为三倍体和四倍体^[5,9,11,12,17,24]。实际上这两种鲫鱼的起源还是不清楚的,它们可能是鲫鱼(*C. auratus* $2N = 100$)多倍化所产生的。但也有可能它们是鲫鱼祖先的六倍体。具有 $150 \pm$ 条染色体的银鲫以单性型群体分布于苏、日和我国等的部分地区。据报道:这样的单性型银鲫依靠异种精子行雌核发育繁殖后代^[9,23,24,17]。我们发现黑龙江水系的银鲫并非单性型,群体中存在10%左右的雄性,实验证明:雄性通过减数分裂产生形态、寿命和泳动能力正常的精子。这

说明这种银鲫是一种已经完成或正在完成二倍化的多倍体种群^[6,7]。

鲮科的 *Poeciliopsis* 属中有三个种是单性型的三倍体，它们必须与同属的二性型种混生，借助于异种雄性通过雌核发育繁衍后代。它们的核型包括 72 条染色体，同科的二倍体只有 48 条。根据细胞学等实验鉴别了每个三倍体种的染色体来源，并按其染色体组的来源不同，命名这三个种为 *P. 2monacha-lucida*、*P. monacha-2lucida* 和 *P. monacha-viriosa-lucida*^[36,38,46,47]。

鲮科的 *Poecilia* 属有二个三倍体种。研究者根据它们的血源将其称为 *P. mexicana-2latipinna* 和 *P. 2mexicana-latipinna*。这个属的三倍体也是单性型，依靠亲缘种的精子行雌核发育繁衍后代^[36]。

分布于日本的鳅科 (Cobitidae) 鱼类中、琵琶湖花鳅 (*Cobitis biwat*)，花鳅 (*C. taeniataenia*)，条纹花鳅 (*Ctaenia striato*) 的二倍体为 $2N = 48$ 或 50，多倍体为 $4N = 96$ ， $4N = 86$ 或 96， $4N = 98$ 。分析其核型进行染色体配组，证明它们已经不同程度发生了分化，或者说发生了二倍化^[43]。

有几种远古鱼类：如匙吻鲟科 (Polyodontidae) 和鲟科 (Acipenseridae) 是在二叠纪占支配地位鱼类。匙吻鲟 *Polyodon spathula* $2N = 120$ ，核型可以很容易地配成三十组，每组包含四条同源染色体。铲鲟 (*Scaphirhynchus platorhynchus*) 的核型包含 112 条染色体，前 64 条可按四个同源染色体排列成组。另一种鲟科鱼 (*Acipenser naccarii*) 的染色体数 $239 \pm$ ，为四倍体种的二倍。 *Huso* 和 *Scaphirhynchus* 两属中的几个种也存在这样的现象^[20,21,21]。

多倍体鱼类的发生

多倍体是由于细胞内染色体加倍而形成的。细胞的有丝分裂和减数分裂都经过核分裂和细胞质分裂，如果细胞核中染色体正常分裂而随后的细胞质分裂受阻，已经加倍的染色体就包含在一个细胞核中而产生多倍体细胞。如

果这一事件发生在生殖细胞，这就会导致多倍体的形成。由于卵细胞的第二次减数分裂发生在受精以后。在特殊的环境或自身因素的作用下，有些受精卵则可能不进行第二次减数分裂。这样的卵和精核结合就会发育为多倍体。有时虽然第二次减数分裂正常进行，但第二极体也有可能因某些原因未能排出并与卵核结合，这也是鱼类产生多倍体的一个途径。

不同种类杂交，可能导致产生异源多倍体。如大西洋鲑 (*Salmo salar*) 与鳟 (*Salmo trutta*) 的杂种中有多倍体。鲤鱼与鲫鱼杂交时，后代也出现多倍性的杂种 ($3N = 150 \pm$)，而且这些个体都是雌性的^[42]。我国研究者用鲤鱼与草鱼杂交，草鱼与团头鲂杂交也获得了多倍体的后代^[2]。

多倍体是研究鱼类进化、生态、遗传与育种的良好材料。自然界中有着广泛的可能性偶然发生多倍体，但发现和利用这些偶然发生的多倍体还很困难，而且也是远远不够的。因此人们试图用人工方法诱导多倍体，并且有了一些成功的报道：如用化学物质诱导产生多倍体。采用纺锤体抑制剂——秋水仙素或细胞松弛素 B 等在受精后的某一时间处理鱼卵即可获得多倍体。这样产生的多倍体可能是三倍体、四倍体或更高次的倍性。同时也有可能产生倍性不同的镶嵌体。在这方面，爱伦 (Allen) 等已有成功的报道^[44]。又如用物理方法诱导多倍体：在鱼类中主要采用高于或低于正常孵化温度来处理受精卵的方法，这称为热休克或冷休克技术。前者处理的温度范围在 $33-37^{\circ}\text{C}$ 左右，冷水鱼的处理温度要低一些，一般为 $27-30^{\circ}\text{C}$ ；后者处理的温度范围在 $0-11^{\circ}\text{C}$ 。一般在受精后立即处理或相隔一段时间后再行处理，处理时间变化范围很大，从 1 分钟到几小时不等。目前已有入利用冷休克方法获得了鲤鱼的三倍体；用热休克方法获得了三倍体和四倍体的虹鳟^[22]。再如生物学方法诱导多倍体，通过杂交，尤其是通过远缘杂交的方法诱导多倍体。前已叙及这方面已有成功的报道。

在现生鱼类中，有些鱼类虽不是多倍体或

已经二倍化,但在自然条件下,仍有一些自生多倍体现象^[44,38,43]。索加德(Thorgaard)等就曾报道过在虹鳟家系中发现了自生的三倍体^[42]。

现代科学技术的迅速发展,许多新方法,新技术的出现,这都促进了鱼类多倍体的诱导工作。并且使几种方法综合起来成为可能。如应用化学方法诱导鱼类的多倍体细胞,再通过细胞工程方法使多倍体细胞发育成一个个体来达到产生多倍体的目的已经不是十分遥远的了。

多倍体鱼类的繁殖方式

一些现存的多倍体鱼类,如 $4N = 100$ 的鲤鱼、鲫鱼等,胭脂鱼科和鲑科等的某些种类,它们都是偶倍性的多倍体,并且基本上达到或者完成了二倍化。一般来说它们具有正常的性比。其生殖方式也是典型的精卵结合,与二倍体鱼类无明显区别。某些多倍体鱼类(多为三倍体),目前它们尚未二倍化或尚未达到完全的二倍化,大部分种群几乎全部由雌性构成,这被称之为单性型种群。如苏联和日本的银鲫单性型种群。这样的单性型种群是以雌核发育的特殊形式繁衍后代的^[19,24,36]。

雌核发育的实质是卵细胞需要精子刺激而不需要精子提供遗传物质。因此有人认为雌核发育是罕见的有性生殖类型。但也有人认为雌核发育过程中虽必须精子刺激,但精子并不为后代提供遗传物质,进入卵内的精子不与雌核结合,而在卵细胞的原生质体内解体,胚胎发育和胚后发育都是按照母本的基因型进行的,因此雌核发育是一种无性生殖方式。

我们知道,每一种生物都有相对稳定的染色体数。在正常生殖情况下,染色体数的恒定是通过减数分裂形成染色体减半的雌雄配子,然后通过性过程雌雄配子的结合来维持的。雌核发育群体的世代间无疑也需要保持染色体数目的稳定性,但雌核发育排除了父本的染色体,这只有靠卵细胞染色体数目不减半来维持。切尔伐斯(Cherfas),小林弘、周嘉申等认为不减半是卵细胞只进行一次减数分裂达到的^[3,9,17,24]。而舒尔茨(Schultz),卡尔曼(Kallman)等指出:

在减数分裂以前,卵母细胞也有可能发生核内

有丝分裂(染色体加倍而无相应的细胞分裂)。雌核发育不存在实质性的雌雄遗传物质的结合,所得到的后代类同于母本。这在建立近交系中是非常有价值的。据南吉(Nagy)等认为:一个雌核发育世代、大约等于8至11代近亲交配所得到的近交系^[26]。现在已经成功地解决了普通二倍体鱼类雌核发育的方法问题、加之雌核发育本身所具有的特点,因此而被广泛应用于鱼类的育种和遗传实验中。

在鱼类中还有两倍体的单性型种群以杂种发育方式繁衍后代。杂种发育的种群必须与两性型的亲缘种混生。父本的染色体组在减数分裂中完全被排斥掉,由母本的一套染色体组构成卵核。这样的卵与亲缘种雄性的精子结合形成的新个体又恢复了原来的杂种结构^[15,18,37,46,47]。

一些人工诱导或自然散发的多倍体,如冷休克诱导的三倍体鲤鱼,自生的三倍体虹鳟、三倍体的比目鱼、刺鱼等。由于它们的染色体不平衡导致减数分裂不能进行。同时它们又不具备雌核发育的能力,因此这些多倍体不能达到性成熟并繁衍后代^[14,22,33,42]。

多倍体鱼类的细胞遗传学

在现已进行细胞遗传学研究的多倍体鱼类中有相当大的一部分只报道了染色体数量。70年代以来。随着染色体制片技术的不断完善,克服鱼类,尤其是多倍体鱼类染色体小而且数量多的矛盾成为可能。对鱼类的核型进行深入的分析也随之广泛开展起来。如大部分鲑科和鲤科的多倍体鱼类的核型都是70年代以后报道的^[51]。近年来,多倍体鱼类染色体的分带研究也逐步开展起来。

有些多倍体鱼类的染色体数并不是较其亲缘种绝对成倍增加的。鲫鱼很可能起源于 $2N = 50$ 的种类,但现存鲫鱼的染色体数分别为100、156—162和206,染色体臂数分别为148—160、252和352^[6,8,10,11,12,51]。这些数值与理论推测值均有所差异。在鲑科、鳅科也有类似现象。鳊

(*Salmo trutta*) 体细胞的染色体数在 77 到 82 之间变化,但其染色体臂数则稳定在 102。这是由于罗伯逊易位现象所造成的。据报道,罗伯逊易位广泛存在于鲑科鱼类。

一些多倍体的核型并不能按照倍性找出相应的几条同源染色体来。日本的银鲫 ($3N = 156$) 的核型,报道为 78 对同源染色体、而不是三个同源染色体构成的 52 组^[27,24]。鲃亚科和其它一些老多倍体鱼类也是如此。这说明这些多倍体鱼类正在或者已经达到了二倍化程度。通过观察减数分裂时染色体的行为可以准确分析同源染色体的配对。然而目前的技术还不能提供十分理想的减数分裂时相。有些研究者报道了某些鱼类减数分裂时染色体的行为^[27,28,31]。但结果不十分理想,且制片成功率也很低。这样一来利用分带来研究这些问题就显得容易了,泽尼尔 (Zeneer) 等 (1975) 进行 C-带分析发现鱧的核型中一部分染色体为二价体,而另外的染色体则为四价体、由此证明鱧是四倍体起源,现正处于二倍化过程之中^[50]。小岛吉雄对鲫的 C-带分析表明:日本的银鲫和金鲫 (*C. auratus* *subsp* $2N = 100$) 一样,核型中只有两条带标志的同源染色体,因此认为银鲫可能是二倍体 ($2N = 156$)^[22]。替瑞光 (1982) 用 C-带分析了滇池具有 162 条染色体的鲫鱼,他发现其染色体可按带型分为三条一组,因此他认为这种鲫鱼是三倍体^[40]。分析黑龙江银鲫体细胞和精子的 DNA 含量则证明这种银鲫已经达到二倍化^[7]。

多倍体在鱼类进化中的作用

有人认为:在动物的进化中,多倍体并未起十分重要的作用^[56]。其理由是:a) 基因的大量重复能冲淡新变异的作用;b) 大部分脊椎动物受生殖形式限制,多倍体产生以后,因不能产生后代而灭绝;c) 现存动物中多倍体远较二倍少得多。事实上,在动物的进化中,多倍体起着一定程度的作用。有人指出多倍体曾发生于哺乳类早期的进化中,在某些哺乳类物种(包括人类在内)中,有些非同源染色体的形态极其相

似,这对上一论点是一个有力的支持^[9]。在鱼类和两栖类中、DNA 含量相差甚多,即或在鱼类的同一科同一属中变化范围也很大。这说明了动物界多倍体的存在和种群进化的关系。

在鱼类中存在如此可观数量,进化位置不同多倍体,且这些多倍体在现存鱼类中又占有十分重要的位置。因为发生的年代久远,有些多倍体可找到亲缘种,但有些则不能。鲫鱼为老四倍体,但在自然界中没有发现 $2N = 50$ 的鲫鱼。这可能说明多倍体类型的鲫鱼较其亲缘种具有更强的生存能力。而不适应环境的亲缘种则可能被自然界所淘汰。当然也有可能 $2N = 100$ 的鲫鱼起源于另外一种老四倍体的鲤科鱼类,经过演化,它们已没有多少相似之处了。这说明多倍化导致了鲫鱼的发展和进化。

近年来,关内大量从黑龙江移植 $2N = 156$ 的银鲫。池养结果表明:它比关内 $2N = 100$ 的鲫鱼有着更强的适应能力和较快的生长速度^[1]。云南滇池的三倍体鲫鱼是在 1975 年以后出现的,其体背高,生长速度快,个体大,这种鲫鱼很快在滇池形成种群优势^[40]。从这种鲫鱼的生物学和种群发展来看,它比当地原有的鲫 ($2N = 100$) 有着更强的适应环境的能力和活力。

通过以上分析可以看出,多倍体在鱼类进化中的作用主要表现在:a) 有相当一部分鱼类是多倍体或由多倍体进化而来;b) 多倍化导致的基因重复并没有妨碍鱼类的进化,相反多倍化的鱼类有着更强的生存能力。笔者认为鱼类多倍体的产生和进化与雌核发育这种特殊的生殖方式是分不开的,最起码是一部分多倍体鱼类克服性别障碍所经历过的生殖方式。由于雌核发育,当某一种群一旦产生多倍体,哪怕只有一条雌性,它也可以依靠亲缘种或异种的精子繁衍后代,并逐渐形成种群。种群经过演化就有可能达到二倍化程度,而随着二倍化过程,其生殖方式也就有可能逐渐过渡为两性生殖。日本的四倍体鲫鱼就有可能是由单性型的雌核发育向两性型正常生殖过渡的一种形式。黑龙江的银鲫已达到一定程度的二倍化,群体中存

在一定比例的雄性意味着它不单单依靠雌核发育繁衍后代、精卵结合的两性生殖也在种群延续上起着作用。随着雄性比例在群体中的不断增加、两性的精卵结合生殖方式在种群中将占有更大的优势。这正是单性型的雌核发育多倍体种群向两性型的、行正常精卵结合生殖的、二倍化的多倍体种群过渡的中间类型。

多倍体在渔业生产中的地位

乌依诺 (Uyeno) 等认为北美的胭脂鱼类和鲤鱼等对生态环境的适应能力在大部分鱼类中居于首位^[44]。它们体大、长命、生长速度快、适应性强、这些性状都可能起源于基因量的增加。鲑科和鲫鱼等的一些优良性状：如高产、早熟、抗病、繁殖力强等也证明重复基因系统对环境的高度适应。

在世界性的养殖鱼类中，多倍体占有相当重要的地位。鲤鱼和虹鳟是养殖范围最广、商品性最高的品种，胭脂鱼、鲫鱼等均为优良的养殖品种。在野生资源方面，许多朔河的鲑科鱼，其产量和价值都是较高的。鲟科鱼类一般分布在高纬度地区，它们在苏联天然河流渔获物中占有一定的比重。我国的黑龙江也能捕获一定数量的鲟鳇鱼。鲤科的多倍体种类在世界范围分布尤为广泛，其天然捕捞量和经济价值都是相当可观的。

日本的鳅属鱼类中，有一种四倍体的 *Spinous loach*，平均体长为 8.62 厘米，而二倍体平均体长为 5.3 厘米，相差极其显著，这说明这种多倍体的生长优势^[43]。滇池的三倍体鲫鱼比当地的二倍体鲫鱼，黑龙江银鲫比南方鲫均有明显的优势。然而有时倍性不同的同一种鱼类生长速度并无明显差异。如二倍体鲫与三倍体银鲫的生活力和生长速度在一龄时均无不同；二倍体和三倍体的虹鳟，在性成熟前生长速度等也无明显区别^[42, 43]。对鲤鱼不同倍性的幼苗进行短期试验得到的结果也是如此^[42]。

许多报告指出：鲫、鳊、刺鱼、鲮、鲑和罗非鱼等的多倍体细胞或细胞核的体积以及表面积较其亲缘种与倍性成正比增加^[17, 19, 33, 45]。在植物

界，多倍体的细胞也比较大、相应植株的体积也增大了。在大部分鱼类中，虽然体细胞增大了，但身体的体积和生长速度并无明显改变。这大概是在细胞体积增大的同时，机体代偿性地减少了细胞数量所造成的。这也许正是一部分多倍体鱼类不具有生长优势的原因。

尽管有些多倍体鱼类没有生长优势，人们对其利用的前景还是很广阔的。因为较之二倍体，多倍体在抗寒、抗病等方面具有更大的潜力。更重要的是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，而鱼类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，从而导致生长速度的下降或停止，以及肉质的下降。这样就可以利用三倍体的这一特点提高产量和商品鱼的质量。目前许多研究者试图利用各种方法诱导培育鱼类多倍体。鲤鱼等已经得到了三倍体或镶嵌倍性的鱼苗。虽然三倍体在渔业中有许多有益之处，但它们不能繁育后代，而目前人工方法诱导三倍体培育商品鱼又无成熟可靠的方法，在经济上也是不合算的。因此诱导四倍体鱼类是一个极有价值的研究课题。四倍体鱼类有可能达到性成熟并繁育后代，用四倍体与二倍体杂交产三倍体后代。这与植物中无籽西瓜培育的原理是一致的，只要繁育一定数量的四倍体和二倍体，每年就可如同正常繁殖的鱼类一样，不需特别的方式、也不需很高的成本、就可商品生产三倍体的鱼苗。目前已有报道获得四倍体的虹鳟。相信这在其它鱼类方面的努力也将获得成功，并能尽快地应用于鱼类的商品生产之中。

参 考 文 献

- [1] 丁瑞华 1977 池养条件下银鲫与鲫鱼的生物学特性比较及其在生产上的意义。水生生物学集刊, 6(2): 163—176。
- [2] 中国科学院水生生物研究所二室多倍体小组等 1979 草鱼、团草人工诱导多倍体的研究。遗传学报, 6(1): 77。
- [3] 江乃萼, 方宗熙译 1981 “人和动物的细胞遗传学”, 科学出版社, 83。
- [4] 李树琛 1980 脊椎动物中的多倍体。动物学杂志, 2: 52—54。
- [5] 沈俊宝等 1983 黑龙江主要水域鲫鱼倍性及其地理分布。水产学报, 7(2): 87—94。

- [6] ——等 1983 黑龙江一种银鲫(方正银鲫)群体三倍体雄鱼的核型研究。遗传学报, 10(2): 133—136。
- [7] ——等 1984 方正银鲫与扎龙湖鲫鱼体细胞、精子的DNA含量及倍性的比较研究。动物学报, 30(1): 7—13。
- [8] 吴政安等 1980 鱼类细胞遗传学的研究 II 鱼类淋巴细胞培养及其染色体组型分析。遗传学报, 7(4): 370—374。
- [9] 周嘉申等 1983 黑龙江一种银鲫(方正银鲫)雌核发育的细胞学初步探讨。动物学报, 29(1): 11—16。
- [10] 管瑞光 1982 滇池两种类型鲫鱼的性染色体和C-带核型研究。遗传学报 9(1): 32—39。
- [11] 小林弘 1978 フナノ分類と、ギンブナにみられる雌原發生の細胞遺傳學的検討。遺傳 32(7): 28—37。
- [12] 小島吉雄 1978 魚類の細胞遺傳學概論。遺傳 32(7): 4—10。
- [13] 上野絃一等 1980 シマドジョウ属にみられた染色体多型と倍数性、ならびにそれらの染色体型の地理的分布。日本水産学会誌, 46(1): 9—18。
- [14] Allen, S. K. et al. 1978 Reproductive sterility in polyploid brook trout, *Salvelinus fontinalis*. *Trans. Am. Fish. Soc.* 107 (3): 473—478.
- [15] Angus, R. A. et al. 1979 Clonal diversity in the unisexual fish *Poeciliopsis monacha-lucida*, a tissue graftanalysis. *Evolution* 33: 27—40.
- [16] Bender, K. et al. 1968 Duplication of the Autosomally inherited 6-phosphogluconate dehydrogenase gene locus in tetraploid species of cyprinid fish. *Biochem. Genet.* 2: 101—107.
- [17] Cherfas, N. B. 1966 Natural triploidy in females of the goldfish (*Carassius auratus gibelio*). *Genetica* 12(5): 16—24.
- [18] Cimino, M. C. 1972 Meiosis in triploid all-female fish (*Poeciliopsis*, *Poeciliidae*). *Science* 175: 1484—1486.
- [19] —— 1973 Karyotypes and erythrocyte size of some diploid and triploid fishes of the genus *Poeciliopsis*. *J. Fish. Res. Board. Can.* 30(11): 1736—1737.
- [20] Digerkus, G. et al. 1976 Karyotypic analysis and evidence of tetraploidy in the North American paddle fish, *Polyodon spathula*. *Science*. V. 194: 842—844.
- [21] Engel, W. et al. 1970 Genduplikation durch polyploide evolution, die Isoenzyme der sorbitdehydrogenase bei herings-und lackartigen fischen (*Isospondyli*). *Humangenetik* 9: 157—163.
- [22] Gervai, J. et al. 1980 Induced triploidy in carp, *Cyprinus carpio* L. *J. Fish Biol.* 17(6): 667—671.
- [23] Kobayasi, H. 1976 Comparative study of karyotypes in the small and large races of spinous loaches (*Cobitis biwae*). *Zool. Mag.* 85: 84—87.
- [24] —— 1971 A Cytological study on gynogenesis of the triploid ginbuna (*Carassius auratus langsdorffii*). *Zool. Mag.* 80: 316—322.
- [25] Muramoto, J. et al. 1968 On the diploid state of the fish order Osdariophisi. *Chromosoma* 24 (1): 59—66.
- [26] Nagy, A. et al. 1979 Genetic analysis in carp (*Cyprinus carpio*) using gynogenesis. *Heredity* 43: 35—40.
- [27] Nygren, A. et al. 1976 Cytological studies in Cyprinidae (Pisces). *Hereditas* 81(2): 165—172.
- [28] ——, Nilsson, B. et al. 1972 Cytological studies in the smelt (*Osmerus eperlanus* L.) *Hereditas* 67(2): 283—286.
- [29] Ohno, S. 1974 "Animal Cytogenetics" Vol. 4, Chordata 1. Gerbruder Borntraeger, Berlin.
- [30] ——, Wolf, U. et al. B. 1968 Evolution from fish to mammals by gene duplication *Hereditas*. 59(1): 169—187.
- [31] ——, Murramoto, J. et al. 1967 Diploid-tetraploid relationship among old-world members of the fish family Cyprinidae. *Chromosoma* 23(1): 1—9.
- [32] ——, Stenius C. et al. 1969 Microchromosomes in Holocephalian Chondrosteian and Holostean fishes. *Chromosoma* 26 (1): 35—40.
- [33] Purdom, C. E. 1972 Induced polyploidy in plaice (*Pleuronectes*). *Heredity* 29(1): 11—24.
- [34] Quiroz-Gutierrez, A. et al. 1970 The evidence of gene duplication for s-form NADP-linked isocitrate dehydrogenase in carp and goldfish. *Biochem. Genet.* 4: 98—99.
- [35] Romer, A. S. 1966 "Vertebrate paleontology" University of Chicago Press, Chicago.
- [36] Schultz, R. J. 1979 Role of polyploid in evolution of fishes. International Conference on Polyploid Biological Relevance. St. Louis. 313—340.
- [37] —— 1961 Reproductive mechanisms of unisexual and bisexual strains of the viviparous fish *Poeciliopsis*. *Evolution* 15: 302—325.
- [38] —— 1966 Hybridization experiments with an all female fish of the genus *Poeciliopsis*. *Biol. Bull.* 130: 415—429.
- [39] Sezaki, K. et al. 1978 Comparison of erythrocytes size between diploid and tetraploid in spinous loach, *Cobitis biwae*. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* 44(8): 851—854.
- [40] Svardson, G. 1945 Chromosome studies on Salmonidae *Medd. Undersokn Anst. Satvattensfisk.* Stockh. 23: 1—151.
- [41] Swarup, H. 1959 Effect of triploidy on the body size, general organisation and cellular structure in *Gasterosteus acculeatus* (L.). *J. Genet.* 56: 143—155.
- [42] Thorgaard, G. H. et al. 1979 Adult triploids in a rainbow trout family. *Genetics* 93(4): 961—973.
- [43] ——, Jazwin M. E. et al. 1981 Polyploidy induced by heat shock in rainbow trout. *Trans. Am. Fish. Soc.* 110: 546—550.
- [44] Uyeno, T. et al. 1972 Tetraploid origin of the karyotype of catostomid fishes. *Science* 175: 644—646.

(下转第45页)

(上接第 57 页)

- [45] Valenti, R. J. 1975 Induced polyploidy in *Tilapia aurea* (Steindachner) by means of temperature shock treatment. *J. Fish Biol.* 7: 519—528.
- [46] Vrijenhoek, R. C. et al. 1974 Evolution of a trihybrid unisexual fish (*Poeciliopsis*, *Poeciliidae*). *Evolution* 28: 306—319.
- [47] ————— 1972 Genetic relationships of unisexualhybrid fishes to their progenitors using

lactate dehydrogenase isozymes as gene markers (*Poeciliopsis*, *Poeciliidae*). *Amer. Nat.* 106: 754—766.

- [48] Wolf, U. et al. 1969 Polyploidization in the fishes family Cyprinidae, order Cypriniformes. *Humangenetik* 7(2): 240—244.
- [49] —————, Engel, W. et al 1970 Zum merchanismus der diploidisierung in der wirbel-tierevolution: Koexistenz von tetrasomen diso-

(下转第 3 页)