

# 水产生物遗传育种学

Genetics and Breeding in Aquaculture

吴仲庆 编著

Wu Zhongqing

厦门大学出版社

Xiamen University Press

## 前 言

水产生物遗传育种在近三十年内,取得了长足的进步,初步形成为一门独立的学科,推动着水产养殖业蓬勃发展。特别是近十年来,生物技术的兴起和渗入,不仅给水产生物开辟了新的育种途径,而且使水产生物的育种理论和实践进入了一个崭新阶段。

我国历来是水产养殖大国,应该而且已经在水产生物遗传、育种和生物技术方面做出举世瞩目的成就,建立起中国特色的水产生物遗传、育种和生物技术学科体系。本书着墨于我国的鱼、虾、贝、藻和其他水产生物,力图全面地反映这些令人振奋的成就,系统地阐述国内外水产生物遗传、育种和生物技术的基本理论和基本实践。

全书分三篇二十章。第一篇为水产生物遗传学基础,共七章,阐述了我国该领域的成就、水产生物的染色体、质量性状的遗传、数量性状的遗传、性别决定和性连锁、母性遗传、变异。第二篇为育种篇,共八章,详述了业已成熟的八种育种途径,内容涉及选择育种、杂交育种、引种、驯化、品种的提纯和复壮、性别控制、多倍体育种、雌核生殖和雄核生殖。第三篇为育种的生物技术,共五章,系统地概述了每一种水产生物技术的方法、理论、实践及其育种前景,内容深入浅出,包括了细胞核移植技术、核酸诱导技术、细胞培养技术、细胞融合技术、重组 DNA 技术。

本书的内容力求新颖,文字力求准确,资料全部查自公开发表的研究报告或专著,参考文献有 80%以上是近十年问世的力作,笔者仅此向这些文献的作者致以崇高的敬意。

将众多的水产经济动植物的遗传、育种和生物技术融为一体,进行编著,是作者的大胆尝试,希望能对该领域的生产、科研和教学有所裨益。由于文内所涉及的内容仍在飞跃发展并臻完善,也限于笔者的水平,书中错谬在所难免,恳请读者和同仁指正。

本书的编著得到厦门水产学院各级领导的关怀和支持。初稿完成后,蒙厦门大学洪水根副教授、湛江水产学院容寿柏副教授、浙江水产学院费自清副教授、大连水产学院李淑荷副教授、厦门水产学院王志勇讲师等先后审阅,并提出宝贵意见。我院图书馆的张振华同志为本书资料的查阅提供了极大方便,在此一并致以诚挚的谢意。

吴 仲 庆

一九九一年五月于厦门水产学院养殖系

# 目 录

<b>第一章 绪论</b> .....	( 1 )
一、水产生物遗传学的任务和特点 .....	( 1 )
二、水产生物育种学的任务和特点 .....	( 1 )
三、我国水产生物遗传育种现状 .....	( 2 )

## 第一篇 水产生物遗传学基础

<b>第二章 水产生物的染色体</b> .....	( 5 )
一、染色体的形态及核型分析 .....	( 5 )
二、染色体的化学组成和结构 .....	( 7 )
三、常见水生经济动植物的核型 .....	( 10 )
四、染色体的带型分析 .....	( 15 )
五、染色体的多态性 .....	( 16 )
六、染色体研究的意义 .....	( 19 )
<b>第三章 质量性状的遗传</b> .....	( 22 )
一、遗传学三大定律概述和 $\chi^2$ 检验 .....	( 22 )
二、一对等位基因差异的质量性状遗传 .....	( 24 )
三、两对相对性状和两对基因差异的相对性状的遗传 .....	( 28 )
四、多对等位基因差异的质量性状遗传 .....	( 34 )
<b>第四章 性别决定和性连锁遗传</b> .....	( 36 )
一、性染色体及其类型 .....	( 36 )
二、常染色体在性别决定中的作用 .....	( 39 )
三、个体发育中表型性别的可塑性 .....	( 39 )
四、性激素在性别决定中的作用 .....	( 41 )
五、造雄腺在虾蟹性别决定中的作用 .....	( 42 )
六、环境对性别发育的影响 .....	( 44 )
七、性染色体基因的遗传 .....	( 45 )
八、常染色体性别基因的遗传 .....	( 48 )
九、从性遗传 .....	( 49 )
<b>第五章 数量性状的遗传</b> .....	( 50 )
一、数量性状的表型特征 .....	( 50 )
二、数量性状的遗传特点 .....	( 51 )
三、数量性状易受环境影响 .....	( 54 )
四、度量和研究数量性状的一些参数 .....	( 55 )
五、遗传力 .....	( 56 )
<b>第六章 母性遗传</b> .....	( 66 )
一、水产生物的母性遗传 .....	( 66 )
二、母性遗传的育种意义 .....	( 68 )
三、母性遗传的机理及分类 .....	( 68 )

四、母性影响 .....	(68)
五、母系遗传和细胞质遗传 .....	(70)
六、细胞核基因和细胞质基因的关系 .....	(71)
<b>第七章 变异 .....</b>	<b>(74)</b>
一、有性生殖所引起的变异 .....	(74)
二、环境差异所造成的变异 .....	(75)
三、遗传物质变化所产生的变异 .....	(76)
四、人工诱变和自发突变 .....	(79)

## 第二篇 水产生物育种

<b>第八章 选择育种 .....</b>	<b>(82)</b>
一、选择育种的一般原理 .....	(82)
二、质量性状的选择育种 .....	(85)
三、影响数量性状选择效果的因素及其参数 .....	(86)
四、选择育种的方法 .....	(93)
五、选择育种的应用 .....	(100)
<b>第九章 杂交育种 .....</b>	<b>(102)</b>
一、杂交育种的原理 .....	(102)
二、杂交育种的方法 .....	(103)
三、杂交亲本的选择 .....	(107)
四、杂交种的鉴定和观测 .....	(109)
五、杂交育种的步骤 .....	(112)
六、杂交育种的应用 .....	(114)
<b>第十章 水产生物的引种 .....</b>	<b>(117)</b>
一、引种的任务和意义 .....	(117)
二、引种的条件 .....	(117)
三、引种对象的考察 .....	(118)
四、引入水域的调查研究 .....	(120)
五、引种的实施 .....	(121)
<b>第十一章 水产生物的驯化 .....</b>	<b>(124)</b>
一、驯化的概念、内容和意义 .....	(124)
二、驯化的途径 .....	(125)
三、影响驯化速度的因素 .....	(126)
四、驯化下的变异 .....	(127)
五、水产生物的驯化前景 .....	(128)
<b>第十二章 品种的提纯与复壮 .....</b>	<b>(129)</b>
一、品种的提纯 .....	(129)
二、品种的复壮 .....	(130)
<b>第十三章 性别控制 .....</b>	<b>(136)</b>
一、水产动物性别控制的意义 .....	(136)
二、水产动物性别决定的特点 .....	(136)
三、水产动物性别控制的途径 .....	(137)

四、可供水产动物性别控制借鉴的途径 .....	(141)
<b>第十四章 水产生物的多倍体育种</b> .....	(144)
一、多倍体育种的原理 .....	(144)
二、多倍体的产生 .....	(144)
三、多倍体的鉴定 .....	(148)
四、多倍体育种的前景 .....	(150)
<b>第十五章 人工雌核生殖和雄核生殖</b> .....	(152)
一、雌核生殖的诱发 .....	(152)
二、雌核生殖的二倍化 .....	(154)
三、人工雌核生殖的应用 .....	(155)
四、雄核生殖 .....	(157)

### 第三篇 水产生物育种的生物技术

<b>第十六章 细胞核移植技术</b> .....	(160)
一、细胞核移植的方法 .....	(160)
二、细胞核移植技术的应用 .....	(164)
<b>第十七章 核酸诱导技术</b> .....	(170)
一、外源 DNA 的转化作用 .....	(170)
二、外源 mRNA 的转化作用 .....	(171)
三、外源核酸的转化机理 .....	(172)
四、外源核酸的提取和纯化 .....	(173)
五、外源核酸的导入 .....	(174)
六、核酸诱导技术改良品种的前景 .....	(175)
<b>第十八章 细胞和组织培养技术</b> .....	(176)
一、紫菜细胞和原生质体的分离和培养 .....	(176)
二、海带配子体的培养 .....	(181)
三、其他海藻的细胞和组织培养 .....	(183)
四、莲藕茎尖的离体培养 .....	(185)
五、鱼类细胞培养 .....	(186)
<b>第十九章 细胞融合技术</b> .....	(189)
一、细胞的自发融合 .....	(189)
二、人工诱导细胞融合的方法 .....	(189)
三、融合细胞的筛选 .....	(194)
四、融合体细胞核和细胞质的变化 .....	(195)
五、细胞融合技术的应用 .....	(198)
<b>第二十章 重组 DNA 技术</b> .....	(200)
一、常用的工具酶 .....	(200)
二、基因载体 .....	(203)
三、目的基因 DNA 片段的获取 .....	(209)
四、DNA 片断与载体的连接 .....	(210)
五、重组子的筛选和克隆 .....	(211)
六、基因文库 .....	(213)

七、目的基因导入宿主细胞的方法 .....	(215)
八、目的基因的表达 .....	(218)
九、目的基因注入高等生物受精卵的命运 .....	(220)
十、目的基因整合和表达的鉴定 .....	(221)
十一、重组 DNA 技术改良水产生物的前景 .....	(222)
<b>参考文献</b> .....	(224)
<b>附录:几种常见培养液的配制</b> .....	(240)

# 第一章 绪 论

随着社会的发展,人口增多,人民生活的改善,人们对水产品的数量和质量有更高的要求,因而,水产养殖业得以蓬勃发展。生产实践反复证明,水产生物的遗传育种将在发展水产养殖业中起重要作用。据信(张兴忠,1986),五十年代养殖莫桑比克罗非鱼时,鱼个体的年增长量为140克,每公顷年产量仅2.5吨。七十年代养殖莫桑比克罗非鱼与尼罗罗非鱼的杂交种福寿鱼时,鱼个体的年增长量达700克,每公顷年产量便提高到60吨。八十年代开始养红罗非鱼——一种由莫桑比克罗非鱼红色突变体与尼罗罗非鱼杂交子2代选育而成的优质品种,鱼个体年增长量可达1000克以上,每公顷年产量高达600吨以上。仅仅由于养殖对象的更换,就使鱼的亩产量得到大幅度提高,可见遗传育种之重要。

水产生物遗传育种学实际上包含遗传学和育种学两方面内容。遗传学是育种学的基础,育种学是遗传学的应用学科,两者在科学研究和生产实践中既紧密联系、互相促进,又各有偏重、互有差别。

## 一、 水产生物遗传学的任务和特点

水产生物遗传学是研究水产生物遗传与变异的科学,是遗传学(Genetics)的一个分支。

遗传(heredity)是生物世代之间的连续性和相似性。变异(variation)是生物世代之间(包括群体内个体之间)的不连续性和差异性。

水产生物遗传学的任务是揭示水产生物遗传变异的本质、规律、物质基础,并利用它们能动地改造水产生物。

水产生物遗传学的特点是面向水产,面向生产,该学科的成果可以直接为水产生物育种和生产提供科学依据,促进水产养殖业的发展。

## 二、 水产生物育种学的任务和特点

水产生物育种学是一门研究如何培育、改良品种的科学。它的任务是利用、改造现有水生生物,创造自然界所没有的新品种,提高水产品的数量和质量。除此之外,还包括对池塘养殖鱼类的驯化,对湖泊性、溯河性和海水鱼类的增殖,对野生资源的保护。

水产生物育种,与其它领域的育种相比,具有如下特点:

**潜力大** 家畜和作物已有长期人工选择的历史,四万年前,我们的祖先就懂得驯养动物,栽培植物;水生生物使用人工选择的历史,始于殷朝,至今才3100年,而且到了近代才引起人们更大的注意。虽然,在四大家鱼、鲤鱼、罗非鱼、鲑鱼、牡蛎、对虾、紫菜、海带等方面已作了大量的工作,但是空白仍然很多,大多数物种仍保持着原来的野生状态。因此,水产生物的育种潜力大,任务艰巨。

**变量量大** 家畜和农作物经过长期驯化和繁衍,杂合性较低,而水生生物大部分处于野生

状态,杂合性大,自然种群也大,因而变异量大。人们可以在更大范围内选优除劣,培育新品种。变异量大对育种工作大有好处,育种工作的许多环节,如放射育种、多倍体育种、杂交育种等都是为了扩大原始品种的变异量。

**选择面大** 鱼类和许多无脊椎动物的产卵量比陆生脊椎动物大,例如2斤重的鲤鱼可产卵4万多粒,4斤重的鲤鱼可产卵10万多粒。鲢鱼怀卵量可达320~480万粒。数目如此巨大的卵子在受精后产生众多的后代,供选择的对象多,可提供更好的育种对象。而且被确定为选择对象的个体能大量繁衍后代,为进一步选择提供大量的材料,使选择更易奏效。

**体外受精、体外发育** 大部分水生生物在繁衍后代时均按该方式进行,这不仅有助于人工控制下的定向变异,而且有利于人工控制下的种间杂交、诱变育种、性别控制等育种手段的进行。

**性别容易改变** 许多水生无脊椎动物(如贝类)和水生脊椎动物(如鱼类)的性别发育,具有巨大的可塑性,只要认识它们的规律,细心研究,就可以控制它们的性别,产生单性后代,实行单性养殖。目前鲤鱼、罗非鱼和其它鱼类(如虹鳟、大西洋鲑、金鱼等)性别控制的研究成果已经为此展示了光明的前景。

**种间杂交的后代往往有生活力甚至可育** 如鲤鱼♀×鳊鱼♂、青鱼♀×草鱼♂、尼罗罗非鱼♀×鲫鱼♂、团头鲂♀×鳊鱼♂、鳊鱼♀×鲢鱼♂等杂交组合的后代有生活力,而且具有杂种优势。鳊鱼♀×鲢鱼♂、莫桑比克罗非鱼♀×尼罗罗非鱼♂等杂交组合的后代不仅具有杂种优势,而且可育。水产动物的这种特点同陆生脊椎动物的种间杂交不育,甚至不能成活比起来,具有无比的优越性。育种工作可以借此培育新品种,改良原有品种,或者产生具有杂种优势的子代投入生产。

鉴于此,水产动物(特别是鱼类)的育种,不仅可以借鉴高等动物所采用的选择育种、杂交育种和诱变育种的方法,也可以使用在高等脊椎动物所不能使用的其它方法,如性别控制、雌核生殖等,前景是不可估量的。

### 三、我国水产生物遗传育种的现状

建国以来,我国水产生物遗传育种得到迅速发展,国外所采取的研究方法和育种途径,我国都基本上建立起来了并取得一定的成绩。

**在遗传学方面** 我国水产科技工作者已深入地揭示金鱼的遗传规律(陈桢,1959;王春元,1979),查明我国鲤鱼鳞型和体色的遗传特点(吴清江等,1980;张建森等,1983),探讨过海带叶长、叶宽、叶厚、含碘量的遗传机理(方宗熙等,1984),测定了鲤鱼、海带、对虾等水产生物的一些遗传参数(张建森等,1981;方宗熙等,1964;王清印,1984;吴仲庆等,1990),研究了一些水产生物的母性遗传和核-质关系,广泛地研究了我国水产经济动植物的染色体数目和核型(余先觉等,1989;吴仲庆,1990),还确定一些养殖对象的性别决定机制,如海带(方宗熙等,1979)、莫桑比克罗非鱼(杨永铨等,1980)、娃娃鱼(杨干荣等,1990)等。

我国水产生物育种的基础雄厚,成就喜人,已引起全世界的瞩目:

**在选择育种方面** 我国是世界上最早对鱼类定向选择的国家之一,早在南宋年间,就从鲫鱼中选育出金鱼。明朝时期,又从鲤鱼中选育出洛鲤——现在荷包红鲤的祖先。解放后,我国科技人员在鲤鱼杂交实验中,又选育出红镜鲤(双隐性重组类型)(吴清江等,1980)。海带经自



交和定向选择已培育出一系列高产优质的海带新品种,如海青 1~5 号及海带的高产高碘品种(方宗熙等,1984)。

**在杂交育种方面** 解放以来我国科技人员在经济鱼类进行了至少 70 组以上的种内或种间杂交实验(刘筠,1979)。基本掌握了现有家化淡水鱼之间的杂交情况,培育出丰鲤、岳鲤、芙蓉鲤和荷元鲤等具有杂种优势的杂交种。在海水鱼类方面,中国科学院南海研究所,最近从石斑鱼种间杂交中培育出新的杂交种“青红斑”。在牡蛎、珠母贝和蚌等贝类中,也进行了一些杂交探索。在海藻的大量杂交试验中,我国已培育出具有杂种优势的“单杂 10 号”杂交种(方宗熙等,1985)和江蕨新品种(曾淑芳等,1990)。

**在性别控制方面** 我国已跃入世界先进行列,在莫桑比克罗非鱼的性别控制和单性养殖中,首创“三系”(即原系、雄性纯合系、雄性纯合转化系)的理论和实践,获得全雄罗非鱼,使群体产量平均提高 36%。尼罗罗非鱼、鲤鱼、牛蛙的性别控制研究也都获得成功,其中,鲤鱼全雌苗的生产和应用已获得极大成功,也居世界领先地位(吴清江等,1990)。

**在多倍体育种方面** 全世界的水产研究者仍在不懈地探讨和摸索,我国也不例外。中国科学院水生生物研究所的科技人员报告,草鱼♀×团头鲂♂可产生三倍体和四倍体。红鲤♀×镜鲤♂杂交所产生的三倍体,在孵化后五个月内体重为二倍体的 2.60~2.63 倍(吴清江等,1979)。吴维新等(1981)报告,兴国红鲤♀×草鱼♂杂交产生异源四倍体的发育良好。在海带的单倍体育种方面,我国做出了世界第一流的工作,建立了海带单倍体雌性和雄性克隆(方宗熙等,1985)。在珠母贝、杂色鲍、皱纹盘鲍、栉孔扇贝和虾夷扇贝等的多倍体方面也做了些有意义的探讨(姜卫国等,1987;容寿柏等,1990;王子臣等,1990)。

**在雌核生殖方面** 我国的研究起步较晚,但进展较快,已在草鱼、鲤鱼、鲫鱼等获得雌核发育鱼。其中,培育出高产的异育银鲫和两个红鲤鱼雌核生殖纯系(吴清江,1990),都居世界领先地位。

此外,我国科技人员还成功地获得了泥鳅雄核发育纯合二倍体成鱼(刘汉勤等,1987)。

**在品种的提纯和复壮方面** 江西省水产工作者(1973)对十分混杂的洛鲤进行了连续十年的提纯和选优,使荷包红鲤从濒于绝灭的洛鲤中提纯出来,成为性状稳定的良种,并推广到全国。在克服草鱼、鲢鱼和鳙鱼的退化方面,我国水产界在黑龙江、长江、珠江水系间的种内不同类群间进行了杂交,并对原种进行考察,收集和亲鱼更换的研究,也获得良好的效果。

**在引种与驯化方面** 我国先后从国外引进不少经济水产生物,例如:从越南引进莫桑比克罗非鱼,从朝鲜引进虹鳟,从日本引进尼罗罗非鱼、白鲫、长牡蛎和牛蛙,从印度引进麦瑞加拉鲮鱼,从孟加拉引进唇耙,从泰国引进露斯塔野鲮、孔明鱼、须鲃、蟾胡子鲈、大头胡子鲈、鲢鲈、齐氏罗非鱼、红罗非鱼和罗氏沼虾,从埃及引进革胡子鲈,从以色列引进欧利亚罗非鱼、桑给巴罗非鱼和黑边罗非鱼,从苏联引进镜鲤和鳞鲤,从美国引进斑点叉尾鲟、绿鲍和海湾扇贝,从加拿大引进长腿海带,从墨西哥引进巨藻,从南美洲引进白对虾……,外国经济水产生物的引入,丰富了我国的水产资源和育种对象。在国内,也对不同水域或地区的优良养殖对象进行了广泛的引种,如海带、紫贻贝和中国对虾的南移,江西太湖银鱼引到云南滇池、福建等,荷包红鲤在全国不少省市试养成功。另外,鲷属鱼类、东北银鲫、湟鱼、鲟鱼以及中华绒螯蟹等的移植也取得程度不同的经济效益,其中,中华绒螯蟹的繁殖技术居世界领先地位。在驯化方面,解放以来,除了对青、草、鲢、鳙进一步驯化外,还对许多其它野生生物进行驯化或驯养,其中,团头鲂已从野生变为家养并推广到 20 多个省市饲养;尼罗罗非鱼经海水驯化已获成功;胭脂鱼经浙

江等省驯化养殖,已初步证明起捕率高、生长迅速,是一种适合大水面养殖的鱼类;瓦氏雅罗鱼和鲤鱼在内蒙驯化养殖已见成效;鲟鱼在人工繁殖成功后又进行了内塘及水库驯养试验,并取得明显成果。

**在生物技术方面** 我国已做了大量的工作,已在海藻中开展原生质体的分离、融合和培养工作,并从石莼、礁膜、海带、紫菜和鹧鸪菜等原生质体中培养出植株,在鱼类的细胞培养研究中,已建立了鲫鱼异倍体细胞系、团头鲂尾鳍细胞系、草鱼尾鳍二倍体及四倍体细胞系、草鱼肾细胞系和草鱼囊胚细胞系。在细胞核移植研究中,我国首先将该技术应用于经济鱼类,获得鲤与鲫、团头鲂和草鱼的“核质杂种”。其中,鲤鲫移核鱼繁衍了后代,在生产应用中初获成效。在核酸诱导方面,童第周和牛满江等做了大量工作(童第周,1978)。他们将鲫鱼和鲤鱼 mRNA 注入金鱼受精卵,使金鱼具有鲫鱼和鲤鱼的某些外部性状(如单尾鳍)和生化性状(如乳酸脱氢酶的谱型),有的性状还能遗传给后代。此外,陈宏溪等(1986)还将连续传代达 53~59 次的鲫鱼囊胚细胞的细胞核移植到同种鲫鱼的去核卵细胞中,培育出世界第一尾传代细胞的无性繁殖鲫鱼。在基因工程方面,我国朱作言等(1986、1989)做了极其有意义的工作,建立了鱼类转基因模型,使该领域也达到了国际先进水平,他们将外源基因转移到多种不同鱼类受精卵内,追踪了外源基因在鲫鱼、金鱼、泥鳅发育过程中的行为,初步证明了外源基因整合到成体鱼的基因组中,培育出生长速度快的巨型泥鳅,还从转基因金鱼的第二代中检测出含有外源基因的个体(Maclean 等,1987)。

总之,我国的水产生物遗传育种水平与国外相近,尤其是鱼类和海带,有的还处于领先地位。但是,基础理论的研究还较薄弱,研究设施和手段在许多方面还不及国外先进水平,有些领域还未达到国外先进水平(如牡蛎的三倍体育种等),海水鱼、虾、贝和饵料生物的遗传育种工作尚零散,缺乏系统研究。

# 第一篇 水产生物遗传学基础

自从 1900 年人们重新发现孟德尔(Mendel)的《植物杂交试验》论文以来,遗传学突飞猛进,几乎波及生物学的各个领域,从个体和细胞水平发展到群体和分子水平。遗传学的一系列重大发现和成果,都在水产生物中得到证实,找到应用,从而促进了水产生物遗传学的产生和发展。本篇分六章,对业已揭示的水产生物遗传变异规律及其物质基础进行阐述。

## 第二章 水产生物的染色体

染色体(chromosome)作为生物主要遗传物质的载体,是细胞的一种重要结构,在有丝分裂中期和后期能被碱性染料(如苏木精、番红和结晶紫等)和溶于醋酸的染料(如洋红、地衣红等)染色,形成光学显微镜下可以看到的杆状或粒状小体。染色体在细胞周期中呈周期性变化,通常要在有丝分裂中期和后期才明显可见。在细胞分裂间期,由于染色体在细胞核内极度伸长变细,失去染色体的形态,只有相对浓缩的部位才被染上颜色,因而在显微镜下只能看到细胞核内出现许多不规则的网状染色物质,称为染色质(chromatin)。近来的研究证明,染色质和染色体实际上是同一物质在细胞周期中不同时期的两种运动形态:在有丝分裂间期,染色体解螺旋表现为分散而略呈网状的染色质;在分裂期,染色质则高度螺旋化表现为一定形态构造的染色体(李国珍,1985)。可见染色质是伸展型的染色体,是染色体的基本物质。染色质有两种状态,一种是常染色质(euchromatin),在细胞分裂中期和后期染色特别深,但是在细胞分裂间期染色又很浅或不着色。另一种是异染色质(heterochromatin),在细胞分裂中期和后期染色很浅或不着色,而在细胞分裂间期、分裂早期和末期染色又特别深。

### 一、染色体的形态及核型分析

染色体具有一定的形态。在高倍显微镜下,典型的形态由两条染色单体组成。这两条单体互称姐妹染色单体。染色体由主缢痕(primary constriction)、着丝粒(centromere)、次缢痕(secondary constriction)、随体(satellite)、长臂(longarm)和短臂(shortarm)组成(图 2~1)。

主缢痕是染色体上着色浅而缢缩的部位,内含着丝粒,由异染色质组成。

着丝粒由染色线和染色粒构成(图 2~2),外部疏松,内部致密,中部透明。着丝粒的 DNA 含量少,染色线螺旋化程度低,所以着色浅或者根本不着色。着丝粒具有两个属性:一能自我分裂;二能长出轴纤维,变成纺锤体上纤维的一部分,而且由于它的收缩使中期的染色体分裂为二。着丝粒在染色体上的位置是固定的,不同的染色体,着丝粒的位置不同。

次缢痕是染色体上染色线螺旋化较低或没有螺旋化的节段,也由异染色质组成,不大着

色。细胞分裂末期,通常核仁在出现次缢痕的地方重新形成,所以有的染色体的次缢痕也叫核仁形成区(nucleolar organizer)。次缢痕处上下两端的染色体片段保持直线,一般不能弯曲,这是它与主缢痕的区别之处。

随体是有些染色体短臂上的一个球形或棒状的突出物。有的随体是核仁组成区。随体的DNA具有高度重复的核苷酸顺序,重复次数在 $10^5$ 以上,不能转录。具有随体的染色体称为随体染色体(sat-chromosome)。

长臂和短臂位于主缢痕的两侧,是染色体的主干部分,由高度螺旋化的DNA和组蛋白组成。根据着丝粒在染色体的不同地方,把染色体分为单臂和双臂染色体。

染色体的典型形态由上述几部分组成,但是并非所有的染色体都具有上述结构。同种细胞内染色体的形态、相对大小、着丝粒位置、有无次缢痕和随体等,都是相对固定的,因此,可作为识别染色体的标记。

依据着丝粒在染色体上的位置,即长臂与短臂长度之比——臂比(arm ratio),可将染色体分为四种形态:

中部着丝粒染色体(metacentric chromosome),简称m染色体,其臂比在1.0~1.7之间,为双臂染色体。

亚中部着丝粒染色体(submetacentric chromosome),简称sm染色体,其臂比在1.7~3.0之间,为双臂染色体。

亚端着丝粒染色体(acrocentric chromosome),简称st染色体,其臂比为3.0~7.0之间,亦为双臂染色体,但多数人将其计为单臂染色体(管瑞光,1984;余先觉等,1989)。

端着丝粒染色体(telocentric chromosome),简称t染色体,其臂比为7.0以上,为单臂染色体。

依据染色体与性别决定的关系远近,分为性染色体和常染色体:那些与性别决定直接相关的染色体为性染色体;那些与常规性状直接相关,而与性别决定无关或间接相关的染色体为常染色体。

核型(karyotype)就是把生物某一个体或某一分类群体细胞染色体按它们相对稳定的特征,配对找出同源染色体,再按染色体的长短、形态或着丝粒的位置等特征,给染色体分组、编号、排列成一定的图型。同源染色体(homologous chromosomes)指形态相同,在减数分裂中能配对的两条染色体,这两条染色体含有相同的基因序列,一条来自父本,一条来自母本。核型代表一个物种或个体在染色体水平上的表型。

核型分析一般有两种方法:一是按臂比值将染色体依次分为m、sm、st、t四种染色体,在每组中再按长度递减,将染色体按顺序排列起来(短臂向上,也可向下)。带随体的染色体可排

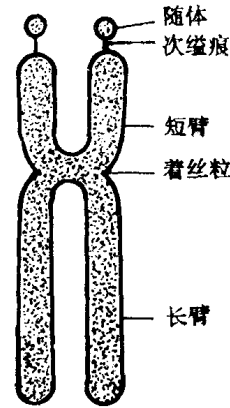


图 2~1 染色体模式图

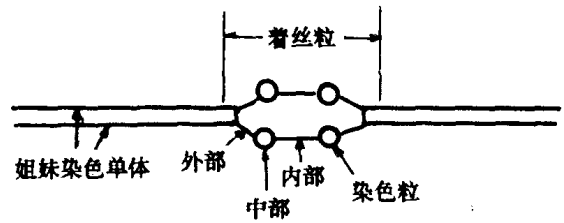


图 2~2 着丝粒结构的示意图

在最前或最后以示区别,也可单独分别排列。如有性染色体或 B 染色体也应单独列出。B 染色体指一些超数染色体 (supernumerary chromosome), 在许多方面不同于正常染色体 (A 染色体), 详见本章第六部分。二是按染色体长度或短臂长度递减排列染色体。

无论何种方法, 都应说明染色体的相对长度、着丝粒位置、臂数 (fundamental arm number, NF)。因为染色体的长度不仅依生物的不同而不同, 而且与它所出现的细胞状态有关。胚胎早期染色体较长, 有丝分裂前期末和早中期染色体也较长。在核型分析中, 用于比较染色体长短的方法只能取其相对长度, 就是每一个染色体长度占整套单倍体染色体总长度的千分值。

## 二、染色体的化学组成和结构

### 1、染色体的化学组成

染色体主要由 DNA、组蛋白 (histone)、非组蛋白 (nonhistone chromosomal protein) 和 RNA 等化学成分构成。DNA 约占染色体重量的 0.3~0.4; 组蛋白与 DNA 的含量比较恒定, 比率大致相当 (组蛋白 : DNA  $\cong$  1.1~1.3); RNA 含量很少, 约占 DNA 量的 0.05; 非组蛋白的含量因不同组织、不同细胞变动较大, 约占组蛋白的 0.2~1.5。

原核生物没有“典型”的染色体, 其遗传物质不和蛋白质构成核蛋白体, 所谓的染色体只是简单的 DNA 或 RNA 分子, 每个细胞仅有一条 DNA 分子, 所以, 原核生物是单倍体 (haploid), 没有二倍体 (diploid)。

**DNA** 真核生物的每一条染色体含有一条线状 DNA 分子。随 DNA 的半保留复制, 染色体也进行半保留复制, 复制后至分裂前的染色体有两条染色单体, 每一染色单体均含有 1 条 DNA。真核生物的 DNA 序列可分为三类: (1) 高度重复的 DNA, 也叫随体 DNA (satellite DNA): 这部分 DNA 具有高度重复的核苷酸顺序, 重复次数在  $10^5$  以上, 重复顺序短。该部分 DNA 只占 DNA 总量的 10% 左右, 不能转录。在细胞间期, 它们集中在异染色质和核仁附近。在分裂中期主要位于着丝粒、端粒及异染色区。(2) 重复 DNA (repeated DNA): 该 DNA 所含的重复顺序比随体 DNA 长得多, 但重复次数较少, 复本一般在  $10^2$ — $10^5$  之间, 约占细胞 DNA 总量的 15% 左右。它们散布在结构基因之间, 构成结构基因的间隔区, 能被转录。有些在细胞分化中能扩增, 有些还参与基因表达的调节 (黄华樑, 1982)。(3) 单一 DNA (unique DNA): 该部分 DNA 是基因组中具有基因功能的特异性核苷酸顺序, 一般只出现一次至几次, 能转录为 mRNA, 是蛋白质的密码, 约占细胞 DNA 总量的 70%。原核生物的 DNA 都是单一 DNA, 没有重复顺序。

**组蛋白** 这是一类碱性蛋白质, 带正电荷, 主要含有赖氨酸、精氨酸等碱性氨基酸, 没有色氨酸。碱性蛋白质在体内代谢稳定性接近于 DNA。现已查知, 组蛋白有五种: 组蛋白 H<sub>1</sub>、H<sub>2</sub>A、H<sub>2</sub>B、H<sub>3</sub> 和 H<sub>4</sub>。其中组蛋白 H<sub>1</sub> 含有大量的赖氨酸, 分子量 21000。组蛋白 H<sub>2</sub>A 和 H<sub>2</sub>B 含有较多的赖氨酸, 分子量分别为 14500 和 13700。组蛋白 H<sub>3</sub> 和 H<sub>4</sub> 含有较多的精氨酸, 分子量分别为 15300 和 11300。组蛋白 H<sub>2</sub>A、H<sub>2</sub>B、H<sub>3</sub> 和 H<sub>4</sub> 具有极高的进化稳定性, 在不同的生物和组织器官中分别具有非常近似的氨基酸序列, 极少发生变异, 尤其是 H<sub>3</sub> 和 H<sub>4</sub>。从组蛋白的结构序列分析知道: 鲨鱼、鲤鱼和小鸡的组蛋白 H<sub>3</sub> 的一级结构都是一样的, 它们与小牛的组蛋白 H<sub>3</sub> 仅有一个氨基酸残基的差别 (小牛的丝氨酸-96 代替了半胱氨酸)。海胆和小牛的组蛋白 H<sub>4</sub> 也仅有一个氨基酸残基的差别——小牛的半胱氨酸-73 代替了苏氨酸。小牛胸腺和豌豆幼苗的组

蛋白 H<sub>1</sub>, 其一级结构的 102 个氨基酸残基中仅有两处有差别, 即豌豆的组蛋白 H<sub>1</sub> 中, 缬氨酸-60 代替了异亮氨酸, 而赖氨酸-77 代替了精氨酸。组蛋白 H<sub>1</sub> 则是进化中最不稳定的组蛋白, 例如哺乳类和昆虫类的组蛋白 H<sub>1</sub>, 一级结构和分子量都有显著差别。但是, 组蛋白 H<sub>1</sub> 在同种生物的不同组织中只有很少的特异性。在成年的脊椎动物的不同组织和细胞中, 组蛋白有相对恒定的含量。在生长与发育的个体中, 组蛋白含量有所改变。值得一提的是, 动物精子的碱性蛋白质进化速度可能大大超过体细胞常规蛋白质, 因为精子染色质中的组蛋白变动较大 (Варшавский, 1976): 在蟹的精子中, 一般找不到与 DNA 结合的碱性蛋白质。在一些鱼类 (如鲑鱼) 的精子中, 组蛋白完全被精蛋白 (也是一种碱性蛋白质) 取代。在蛙类, 精子中却含有通常的体细胞组蛋白。组蛋白在染色体中的作用还不十分清楚, 可能与决定染色质结构的性质, 特别使 DNA 双螺旋增加稳定性有关, 还可能具有抑制染色体上基因转录的能力, 因为人们已经证明, 组蛋白与 DNA 的比率会影响染色体样板的活动, 组蛋白的磷酸化是调节染色体活动的机理之一。

**非组蛋白** 这是一类酸性蛋白质, 带负电荷, 主要含有天门冬氨酸、谷氨酸等酸性氨基酸。染色体非组蛋白的种类可能有 20 到 115 种, 其中大约有 15~20 种主要的非组蛋白成分占全部染色体非组蛋白的 50~70%, 非组蛋白的分子量从 10000 至 200000。其中已知的有 DNA 修复、复制、转录和化学修饰的酶, 催化组蛋白和其它染色体蛋白质甲基化、磷酸化和乙酰化的酶, 参与 DNA 复制并能在 DNA 链生长点附近减轻 DNA 变性的结构性非组蛋白。有些非组蛋白具有组织和种属特异性, 与 DNA 的结合有选择性, 它们在基因表达中起一定的调控作用, 在基因活化过程中, 起着结构上和酶学上的作用, 甚至还可能决定转录的专一性。

## 2、染色体的结构

染色体是高度螺旋化的染色质, 因而, 了解染色质的基本结构对于了解染色体的四级结构是必要的。

**核小体 (nucleosome)** 核小体是染色质的基本结构单位, 由组蛋白和一条具有 200 核苷酸对的 DNA 片段组成 (图 2~3)。其中组蛋白 H<sub>2</sub>A、H<sub>2</sub>B、H<sub>3</sub> 和 H<sub>4</sub> 各以 2 个分子共同形成一个八聚体分子。该八聚体构成核小体的核心颗粒, 是一种 110 Å × 110 Å × 57 Å 的扁球形颗粒, DNA 双螺旋在组蛋白八聚体分子表面盘绕 1¼ 圈, 相当于 140 个核苷酸对, 其余 60 个核苷酸对则游离于球外, 与另一个核小体相连, 该连接处称为连接线 (linker), 在连接线上结合着一个组蛋白 H<sub>1</sub> 分子。其中八聚体分子表面的 DNA 螺距为 28 Å, 螺旋直径为 90 Å。连接在两个核小体间隔的组蛋白 H<sub>1</sub> 的氨基酸数目和磷酸化可能直接影响间隔区的大小及染色体的结构和变化。

**染色体的四级结构** DNA 盘绕在八聚体表面形成直径约为 100 Å 的核小体念珠串纤丝, 形似绳珠, 构成染色体的一级结构, 这就是染色质的绳珠模型。在一级结构中, 由于 DNA 双链盘绕在组蛋白八聚体上, DNA 分子的长度压缩为原来的 1/7。其后, 由核小体连成的染色质丝经螺旋化, 形成外径为 300 Å, 间距为 110 Å 的中空螺旋线管 (solenoid), 该螺旋线管的每个螺旋包括 6 个核小体, 此阶段, DNA 长度又压缩为念珠串纤丝的 1/6, 形成染色体的二级结构。再由二级结构盘旋形成直径为 4000 Å (0.4 微米) 的超螺旋线管 (supersolenoid), DNA 长度又随之压缩为螺旋线管的 1/40, 形成三级结构。最后, 超螺旋线管进一步螺旋和折迭, 压缩为三级结构长度的 1/5, 形成染色体, 就是四级结构 (图 2~4)。DNA 由双螺旋结构经过四次螺旋, 总长度压缩为原来的  $1/8400 = (1/7 \times 1/6 \times 1/40 \times 1/5)$ 。

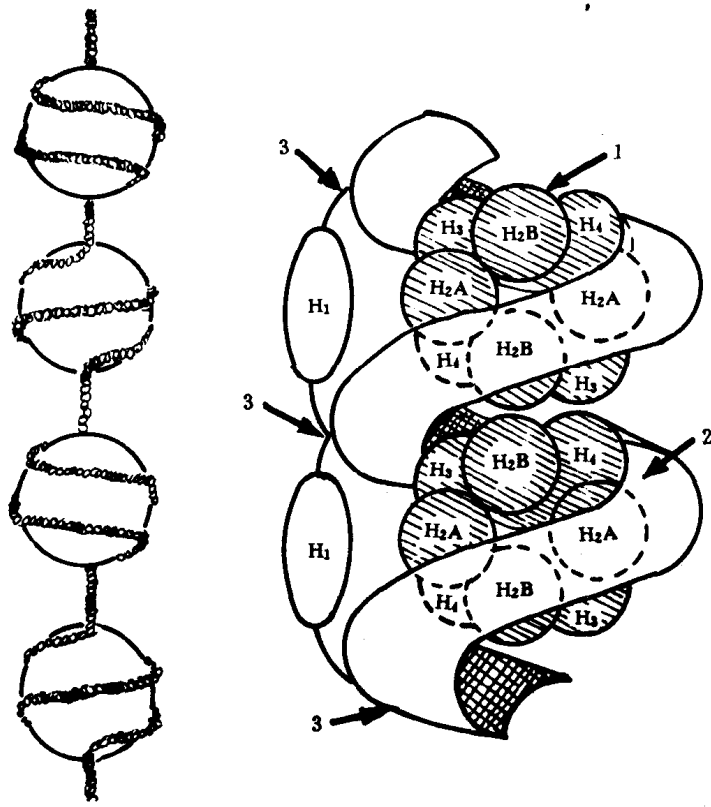


图 2~3 染色质结构的核小体模式图

左：串珠式核小体模型

右：核小体结构模式图解

1. 扁球状八聚体组蛋白核心； 2. 盘绕的 DNA； 3. 核酸酶位点。

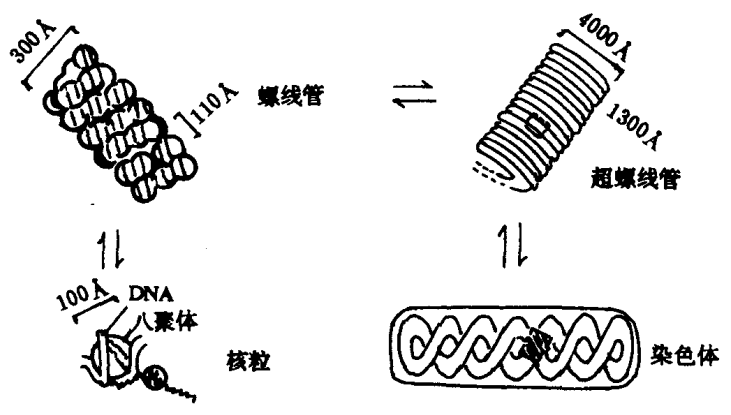


图 2~4 从染色质到染色体的四级结构模型

常染色质与异染色质在化学性质上找不到什么差别，两者在结构上是连续的，只是染色质存在的状态不同而已，它们的差别可能涉及 DNA 核苷酸顺序的排列、折迭及染色质的凝缩程

度不同。常染色质丝折迭疏松,其中含有单一和重复顺序的 DNA,能进行转录,是活动的染色质。异染色质丝折迭紧密,大部分由随体 DNA 组成,螺旋化和固缩程度远大于常染色质,其 DNA 复制落后于常染色质,大多不能转录,是些不活动的染色质,如着丝粒和核仁组织者区都是异染色质的主要部位。

### 三、 常见水生经济动植物的核型

生物的性状以及性状的遗传变异规律都与染色体有关,遗传学的研究表明:各种生物在世代相传中,染色体的数目维持相对稳定,每一物种都有相对稳定的染色体数。同一个体的体细胞一般具有相同的染色体数,而性细胞只有体细胞染色体数的一半。遗传学将各种生物性细胞所具有的染色体数称为单倍体数,写为  $n$ 。将体细胞的染色体数称为二倍体数,写为  $2n$ 。现将一些常见水产经济动植物的染色体数及其核型列于表 2~1。表中所列的生物大多是二倍体或经二倍化的多倍体。其中核型公式中的  $m$ 、 $sm$ 、 $st$ 、 $t$  连同前面的系数,分别表示中部、亚中部、亚端部和端部着丝粒染色体的条数。例如,鲶鱼的核型公式为  $2n=58=20m+24sm+10st+4t$ ,  $NF=102$ ,意味着鲶鱼有 58 条染色体,其中 20 条为中部着丝粒染色体,24 条为亚中部着丝粒染色体,10 条为亚端部着丝粒染色体,4 条为端部着丝粒染色体,全部染色体中共有 102 个臂。

表 2~1 常见水生生物的染色体数目和核型

物种名称	染色体数	核型公式	臂数	研究者
莲藕 ( <i>Nelumbo nucifera</i> )	16	$8m+4sm+2st+2t$	28	何子灿等,1983
海带 ( <i>Laminaria japonica</i> )	44			戴继勋等,1977
甘紫菜 ( <i>Porphyra tenera</i> )	6			曾呈奎等,1986
条斑紫菜 ( <i>P. yezoensis</i> )	6			曾呈奎等,1986
边紫菜 ( <i>P. marginata</i> )	6			曾呈奎等,1986
少精紫菜 ( <i>P. oligospermatangia</i> )	6			曾呈奎等,1986
				戴继勋,1987
坛紫菜 ( <i>P. haitanensis</i> )	10			曾呈奎等,1986
半边紫菜华北变种 ( <i>P. katadai</i> <i>var. hemisiphylla</i> )	10			曾呈奎等,1986
江蓠 ( <i>Gracilaria verrucosa</i> )	31			曾呈奎等,1985
提江蓠 ( <i>G. tikvahiae</i> )	24			曾呈奎等,1985
盘鲍 ( <i>Haliotis discus</i> )	36	$20m+16sm$	72	Arai 等,1982
皱纹盘鲍 ( <i>H. discus hannai</i> )	36	$20m+16sm$	72	
杂色鲍 ( <i>H. diversicolor</i> )	36	$22m+14sm$	72	王桂云等,1988
中国圆田螺 ( <i>Cipangopaludina chinensis</i> )	18	$10m+6sm+2st$	34	周瞰等,1988
中华圆田螺 ( <i>C. cathayensis</i> )	18	$10m+6sm+2st$	34	
方形环棱螺 ( <i>Bellamyia quadrata</i> )	16	$4m+8sm+4st$	28	
铜锈环棱螺 ( <i>B. aeruginosa</i> )	16	$4m+8sm+4st$	28	
角形环棱螺 ( <i>B. angularis</i> )	16	$4m+8sm+4st$	28	
钉螺 ( <i>Oncomelania hupensis</i> )	34	$18m+8sm+8st+t$	60	周瞰等,1988
水泡蛾螺 ( <i>Buccinum pemplicum</i> )	30	$16m+10sm+4st$	56	王先志等,1990



香螺 ( <i>Neptunea cumingi</i> )	60	$30m+22sm+8st$	112
河蚬 ( <i>Corbicula fluminea</i> )	36	$2m+26sm+8st$	64 黄勤, 1988
土蚬 ( <i>C. japonica</i> )	38	$2m+2sm+34st$	42 Okamoto 等, 1986
黄蚬 ( <i>C. sandai</i> )	36	$2m+2sm+32st \cdot t$	42
蚬 ( <i>C. leana</i> )	54	$3m+12sm+39st \cdot t$	69
褶牡蛎 ( <i>Crassostrea cucullate</i> )	20	$12m+8sm$	40 林加涵等, 1986 转自吴融, 1985
长牡蛎 ( <i>C. gigas</i> )	20		
近江牡蛎 ( <i>C. rivularis</i> )	20		
密鳞牡蛎 ( <i>Ostrea denseimellosa</i> )	20		
团聚牡蛎 ( <i>O. glomerata</i> )	20		
叶片牡蛎 ( <i>O. folium</i> )	20		
合浦珠母贝 ( <i>Pinctada martensii</i> )	28	$14m+6sm+6st+2t$	48 姜卫国等, 1986
大珠母贝 ( <i>P. mazima</i> )	28	$16m+4sm+6st+2t$	48
珠母贝 ( <i>P. margaritifera</i> )	28	$14m+6sm+8st$	48
黑珠母贝 ( <i>P. nigra</i> )	28	$4m+4st+20t$	32
射肋珠母贝 ( <i>P. radiata</i> )	28	$4m+4st+20t$	32
长耳珠母贝 ( <i>P. chemnitzii</i> )	22	$8m+2sm+2st+10t$	32
厚壳贻贝 ( <i>Mytilus coruscus</i> )	28	$12m+10sm+6st$	50 卞小庄, 1984
栉孔扇贝 ( <i>Chlamys farreri</i> )	38	$6m+10sm+22st$	54 王梅林等, 1990
中国鲎 ( <i>Tachypleus tridentatus</i> )	26	$10m+10sm+6st$	46 Sekiguchi, 1988
东方鲎 ( <i>Tachypleus gigas</i> )	28	$24m+2sm+2st$	54
蝎鲎 ( <i>Carcinoscorpius rotundicauda</i> )	32	$20m+10sm+2st$	62
美洲鲎 ( <i>Limulus polyphemus</i> )	52	$28m+24sm$	104
锯缘青蟹 ( <i>Scylla serrata</i> )	106		Niiyama, 1942
齿突斜纹蟹 ( <i>Plagusia dentipes</i> )	106		Niiyama, 1937
细点圆趾蟹 ( <i>Ovalipes punctatus</i> )	103		Niiyama, 1940
肉球近方蟹 ( <i>Hemigrapsus sanguineus</i> )	128		Niiyama, 1938
绒毛近方蟹 ( <i>Hemigrapsus penicillatus</i> )	138		Niiyama, 1959
粗腿厚纹蟹 ( <i>Pachygrapsus crassipes</i> )	118		
平背蜆 ( <i>Gastrea depressus</i> )	152		
日本绒螯蟹 ( <i>Eriocheir japonicus</i> )	148		Niiyama, 1937
中华绒螯蟹 ( <i>Eriocheir sinensis</i> )	146		堵南山等, 1986
罗氏沼虾 ( <i>Macrobrachium siwalikensis</i> )	100		Mittal 等, 1971
中国对虾 ( <i>Penaeus orientalis</i> )	88		相建海, 1988
	88	$54m+20m \cdot sm+10sm+4sm \cdot st$	戴继勋等, 1989
日本对虾 ( <i>P. japonicus</i> )	92		Niiyama, 1959
	86		Hayashi 等, 1988
斑节对虾 ( <i>P. monodon</i> )	88		相建海, 1990
墨吉对虾 ( <i>P. merguensis</i> )	88		相建海等, 1991
长毛对虾 ( <i>P. penicillatus</i> )	88		周令华等, 1991
短沟对虾 ( <i>P. semisulcatus</i> )	90		
万氏对虾 ( <i>P. vannamei</i> )	92	$14m+78st$	Mayorga, 1982
兰色对虾 ( <i>P. stilyrostris</i> )	92	$14m+78st$	
中美白对虾 ( <i>P. occidentalis</i> )	92	$14m+78st$	
加洲对虾 ( <i>P. californiensis</i> )	92	$14m+78st$	