

鱼类遗传与 育种



张兴忠 仇潜如 编译
陈曾龙 雍文岳
刘世英 审校

农业出版社

前 言

遗传学是一门研究能够自我繁殖的核酸的性质、功能和意义的科学。自二十世纪以来其飞速发展而成为一门庞大的学科。遗传学在自身发展过程中，随着研究对象的不断扩大而日趋分支，鱼类遗传学便是其中一个比较新兴的分支学科。鱼类遗传学乃是研究鱼类的遗传规律与改良问题。实践证明，鱼类遗传学的每一项成就无不直接或间接地促进了渔业生产的发展。

近15年来，鱼类遗传学作为一门新兴学科日益为广大科技工作者所重视。联合国粮农组织（FAO）于1971年举行鱼类遗传资源的保护和遗传育种讨论会。1975年 FAO 在日本举行国际增养殖技术会议，在会上鱼类遗传学作为一个重要议题进行了学术交流。1982年8月在爱尔兰曾召开了增养殖业中的遗传学国际会议，来自16个国家的一百余名代表分专题进行了讨论。

在国外鱼类遗传学和育种的研究发展甚为迅速，出版颇多的论文集和专著。苏联1969年出版了《鱼类遗传学、选育种及杂交育种论文集》，1973年出版了《鱼类生化遗传学论文集》，1974年出版了 Ю.П.Аптухов 的《鱼类种群遗传学》专著，1979年又出版了《鱼类生化遗传学和种群遗传学论文集》。日本1979年出版了《水产生物遗传和育种论文集》，1983年出版了小岛吉雄教授的《鱼类细胞遗传学》专著。1981年苏联出版了著名鱼类育种学家 В.С.Кирпичников 教授的《鱼类育种的遗传学基础》一书。该书叙述详尽，资料丰富，并结合了作者45年鱼类育种的宝贵经验，相继被译成英文和日文出版。

目前，我国在鱼类遗传学和育种方面的研究工作取得了不少的进展，但总的来说，不够深入，基础较为薄弱。有鉴于此，我们以 В. С. Кирпичников 教授的《鱼类育种的遗传学基础》一书为基础，并参照了 А. Ф. Карпевич 著《鱼类及水生生物的引种驯化》、Н.В.Черфас 等著《鱼类育种遗传学新方法》、日本水产学会编《水产生物遗传和育种》及其他有关资料，编译成本书。希望此书的出版，对我国的渔业生产同时对鱼类遗传学与育种的研究和教学均有所裨益。

在本书出版之际，我们向对本书部分章节（第一稿）帮助审阅的夏德全和吴融同志，以及在本书编译过程中给予热情支持的有关同志表示由衷的感谢。

限于水平，书中不当之处在所难免，恳切欢迎读者批评指正。

编译者

一九八五年六月于沙市

目 录

第一篇 鱼类遗传学

第一章 鱼类遗传的物质基础	1
第一节 鱼类染色体研究的历史和现状	1
第二节 鱼类染色体的结构	3
第三节 染色体行为的主要规律	7
第四节 染色体的多态性	13
第五节 突变变异	17
第六节 性染色体和性别遗传	20
第七节 圆口类和鱼类核型的进化	22
第八节 非染色体遗传	32
第二章 鱼类生化遗传学	33
第一节 鱼类免疫遗传的一般原理	33
第二节 经济鱼类血型的变异性	36
第三节 鱼类蛋白质的多态性	40
第四节 鱼类非酶蛋白质的遗传学	45
第五节 酶遗传学	52
第六节 鱼类蛋白质遗传的一般规律性	67
第三章 鱼类的生化变异性	70
第一节 基因在胚胎发育中表现的特性	70
第二节 同功酶(同分异构型)间及同分异构蛋白质类型间的功能差异	72
第三节 蛋白质位点的渐变变异性	74
第四节 蛋白质位点的单基因杂种优势	77
第五节 基因的各个等位基因的自然选择	79
第六节 鱼类蛋白质的进化	80
第七节 生化遗传学和分类学	83
第八节 生化遗传学及种的种群结构	87
第九节 生化多态性的适应特点	90
第四章 鱼类质量性状的遗传	93
第一节 鲤鱼质量性状的遗传	93
第二节 几种池塘养殖鱼类质量性状的遗传	103
第三节 观赏鱼类的遗传	105
第四节 野生鱼类的遗传	122
第五章 鱼类数量性状的遗传	126
第一节 数量变异的一般规律	126
第二节 鱼类遗传力的测定方法	128

第三节	数量性状遗传学的研究任务	136
第四节	鱼类体重、体长和性成熟时间及繁殖力的变异性和遗传力	137
第五节	鱼类生活力和抗病力的变异性及遗传力	140
第六节	鱼类形态学性状的变异性及遗传力	141

第二篇 鱼类的选育种

第六章	鱼类选育种的任务和方法	147
第一节	混合选择	148
第二节	个体选择或亲本选择	151
第三节	综合选择	158
第四节	天然水域中的鱼类育种	162
第七章	鱼类杂交育种和杂种优势利用	165
第一节	鱼类杂交的一般方法	165
第二节	鱼类杂交的基本类型	172
第三节	鱼类杂交的组合	173
第四节	鱼类杂种优势的利用	192
第五节	鱼类杂交中的一些问题	200
第八章	鱼类染色体组工程	202
第一节	鱼类天然雌核发育和杂种发育	202
第二节	鱼类诱导雌核发育	208
第三节	雌核发育的实际应用	212
第四节	人工诱导鱼类多倍体	213
第五节	鱼类诱导雄核发育	215
第六节	鱼类化学诱变	216
第七节	鱼类辐射育种	229
第九章	鱼类及饵料生物的引种驯化	233
第一节	选择引种驯化对象的原则和方法	233
第二节	驯化分类及其标准	234
第三节	驯化过程的分期	236
第四节	引种驯化方法及其效果的评价	236
第五节	国外引种驯化概况	237
第六节	鱼类及饵料生物引种驯化的动向	240
第十章	鱼类遗传学与育种的现状和展望	247
第一节	鱼类遗传学	247
第二节	鱼类育种	248
第三节	鱼类自然及半自然种群的遗传管理	248
第四节	鱼类遗传学和育种研究的展望	249

第一篇 鱼类遗传学

第一章 鱼类遗传的物质基础

第一节 鱼类染色体研究的历史和现状

从前, 观察鱼类染色体很麻烦, 都是采用石蜡切片法, 而标本的制作如固定、染色等需经专门训练和需要经验。一般可供作染色体观察的组织, 在人类以及各种的动物只限于生殖腺。但鱼类的生殖腺, 可作染色体观察的时期非常短暂。雄鱼的生殖腺, 其最佳的固定时期一般定在雌鱼产卵前的一个月左右, 早于这一时期, 精原细胞分裂少, 迟了就为精子所充满而无分裂细胞了。而且, 由于鱼的种类不同产卵期并不一致, 鱼类的采集工作很费劲。由石蜡切片法所得切片上的染色体图象很小, 观察困难, 一般所见的染色体形态是呈点状和短杆状的。因其用显微照相不能充分显示, 所以, 染色体象多以绘图发表。

最先使用体外培养的细胞作人类染色体研究的, 是Hsu(1952)和Pomerat等(1953)。此后, 关于哺乳类的染色体研究有了迅速的发展。引用到鱼类上, 这方面的研究到1963年左右才有所进展。开始所采用的方法, 是先在腹腔内注入秋水仙碱, 4—5小时后取肾脏或精巢, 进行压片观察染色体。此后不久, 空气干燥法被用于观察人类的染色体, 继而也用于作鱼类染色体的研究上。用压片法很难制得可供核型分析用的标本, 因此所发表的论文都未有核型分析的报道。用空气干燥法进行鱼类染色体的核型分析, 1966年Ojima等对鲫鱼和金鱼所进行的研究是世界上最早的。

鱼类细胞的培养是1960年由Wolf等首先开始的。1961年, Clem等建立了培养细胞系。当时, 这些工作的目的不是为研究染色体的。后来才开始有了为研究染色体的鱼类细胞短期培养法, 如血液培养、鳞培养和肾脏细胞培养等。但这种短期培养只能制作一次染色体标本, 而要连续地大量地得到分裂细胞还有困难。

在研究哺乳类的染色体方面, G-带、C-带等各种的染色体显带技术有了进步。利用这些显带技术, 不仅可对各个染色体而且可以对染色体的某一部分作出鉴定。应用染色体显带技术, 制作许多合格的染色体标本是必不可少的条件。Ojima等为此进行了建立鱼类细胞株的持续研究, 建立起了鳞鳍混合培养细胞的细胞株(1976)和发眼卵培养细胞的细胞株(1976)。从而鱼类染色体研究开始有了很快进展。

1960年以来, 全世界发表的研究鱼类染色体的论文三百多篇, 研究对象的种类727种。地球上有鱼类约2万种, 因此被研究的种类仅占3%左右。Gosline(1971)把硬骨鱼类的真骨类划分为低位、中位和高位三大类。Ojima在研究鱼类染色体时, 把包括圆口类在内的全部鱼类分为8个类群进行了考察, 这8个类群为圆口类、鲨鱼类、肺鱼

类、软骨硬鳞类、全骨类、低位类、中位类、高位类。已报告了染色体研究的种类与这些类群间的关系列出如表 1—1。

表1—1 作过染色体研究的鱼类和鱼类类群的关系

类 群	分 类 目	报 告 种 数	现 存 种 数
圆 口 类	七 鳃 鳗 目	8	31
	盲 鳗 目	3	32
鲨 缸 类	鼠 鲨 目	2	199
	蝠 鲼 目	6	315
	银 鲛 目	2	52
肺 鱼 类	美 洲 肺 鱼 目	1	5
软骨硬鳞类	多 鳍 鱼 目	5	11
	鲟 形 目	8	25
全 骨 类	雀 鳝 目	1	7
	弓 鳍 鱼 目	1	1
低 位 类	骨舌鱼亚目 (骨舌)	9	15
	鲱 形 目	5	295
	鲑 亚 目	69	508
	鲤 形 目	196	3000
	鳗 鲡 目	10	603
中 位 类	灯 笼 鱼 目	13	390
	鳕 形 目	6	684
	鲱 形 目	172	827
	海 龙 目	6	200
	金 眼 鲷	2	143
高 位 类	鲈 形 目	144	6280
	鲷 形 目	16	520
	鲈 科	19	1000
	喉 盘 目	3	144
	鲷 形 目	14	32
	刺 鲀 目	3	13
	合 鳃 目	1	
	鲈 鲷 目	2	215

由表 1—1 可知, 对圆口类、鲨鱼类的研究还很少。硬骨鱼类中, 因软骨硬鳞类和全骨类整个种类数少, 所以被研究的比例相对大些, 对真骨鱼类的研究, 低位类主要集中在鲤形目和鲑亚目; 中位类主要是鲱形目; 高位类中鲈形目占了绝大多数。总之, 研究种数较多的鱼类, 除了本身属于种数多的分类目以外, 就是一些容易采集到和饲养方便的种类, 且大多为淡水鱼类。

这些年来, 在以哺乳动物为主要对象的G-带、C-带等染色体的显带技术研究正在迅速发展, 但至今这一技术几乎尚未应用到鱼类染色体研究上。其原因是鱼类的染色体小, 此外是染色体标本的制作技术还未成熟, 不容易获得能耐显带的具有良好中期分裂

相的标本。如上所述，最近由于鱼类细胞的细胞株的建立，鱼类染色体标本制作问题解决了。

现在鱼类染色体带的研究，G-带染色在一定程度上已成功。但C-带染色的应用，使得一些非常有趣的事实正在接连不断地被弄清楚。染色体含有常染色质和异染色质。异染色质又可以分为兼性异染色质和结构异染色质。在人类或小鼠等的两条X染色体中，有一条是遗传上失活的X染色体，是属于兼性异染色质的典型例子。能被C-带染色法深染（即叫作标记）的是结构异染色质，它普遍存在，有延迟DNA复制的功能，在结构异染色体中含有大量的重复DNA。此外，还有报道，人类及大猩猩的Y染色体长臂的一部分被C-带染色法深染。鲫属鱼类染色体数基本上都是 $2n=100$ ，但Ueda等(1978)对金鲫 (*Carassius auratus subsp*)、银鲫 (*C. a. laugsdorfii*)、*C. a. grandoculis*、*C. a. buergeri* 和白鲫 (*C. a. curieri*) 进行 C-带染色后发现，金鲫雌鱼的第二对近中着丝粒染色体的两条短臂均被深染（标记），雄鱼只有其中一条染色体的短臂被标记。据Kobayashi等(1970、1973)、Ojima等(1977)的研究，银鲫只有雌鱼而没有雄鱼，是以孤雌生殖的一种—雌核发育 (gynogenesis) 繁衍后代的。一般所知，银鲫是三倍性个体，其染色体数多为150左右（也还有雌、雄都有的二倍体群体和只有雌鱼的四倍体群体），其每个细胞中的DNA量为他种鲫鱼的1.5倍。通常，三倍体存在三条相同染色体，但经C-带染色发现银鲫只有两条标记染色体，因此，银鲫的染色体数恐怕应属于 $2n=150\pm$ 而并不是 $3n=150\pm$ 。其它鲫鱼未发现有金鲫、银鲫的那种标记染色体。

从总体来看，鱼类是性未分化种类，其多数种类性染色体尚为不鲜明的。但在向性分化的进化途中，在低位类鱼类中标记染色体的出现，这也许意味着已出现了性分化的萌芽。

第二节 鱼类染色体的结构

在细胞核中的一些小体是细胞最主要的组成，它使得各种性状的遗传得以传递，这便是染色体。染色体在细胞有丝分裂时经专门的染色是可以看清楚的，在有丝分裂中期尤其如此。不同种类鱼的染色体，就大小和形状有着差别。染色体的类型可分为3—4种（图1—1）：

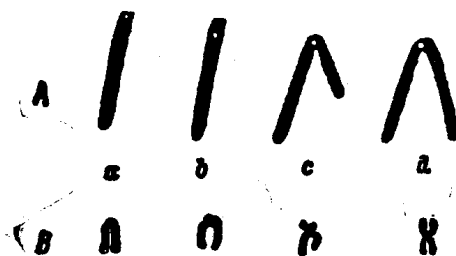


图1—1 鱼类染色体的主要类型

A. 图解 B. 鲮科 (*Megapsilon aporus*) 的染色体。

a. 近端着丝粒染色体； b. 亚端着丝粒染色体； c. 亚中间着丝粒染色体； d. 中间着丝粒染色体

1. 近端着丝粒染色体，即着丝粒在染色体一端的附近。
2. 亚端着丝粒染色体，着丝粒在染色体一端不远处，染色体的短臂颇为明显。
3. 亚中间着丝粒染色体，着丝粒在染色体中部，染色体的二臂长度不一。
4. 中间着丝粒染色体，着丝粒在正中位置，染色体臂相等。

有些种类鱼的染色体组在分裂中期时仅是一些棒型、个体不大的近端着丝粒染色体和亚端着丝粒染色体。而有些鱼类的染色体组则全由较大的中间着丝粒染色体和亚中间着丝粒染色体构成。但是最常见的染色体是由2—3种甚或所有的4种构成。发现在一些硬骨鱼类中，而尤其是软骨鱼类（鲛亚目和鳐亚目）以及软骨和硬骨的硬鳞鱼（鲟科和弓鳍科）中，在具有大型染色体的同时，并具有一些很小的颗粒状副染色体，其数量难以统计。Прокофьева曾在鲑科鱼类的其他染色体中发现一些携有随体的独特染色体。细狭的缢痕将这些染色体的小部分与主体分开。此后在其他鱼类的染色体组中也发现有随体。

可以看到每个染色体均由两部分组成，即两个外形相同、并行排立的染色单体。而每个染色单体又有一根或数根细丝组成，即染色丝。在染色丝中常可见到膨大部分——染色粒。染色丝是一根很长的双股丝，在分裂的细胞中呈螺旋形，而在未分裂的细胞核中（间期时）螺旋明显消失。在这些静止的核中细长的染色丝充满了整个核。在光学显微镜下核显得繁复而不甚清晰，形成有数簇稠密的染色质，即含1—2个核仁的染色丝网。这样的网状物却并非紊乱，不同的染色体在核中均有严格固定的位置。与核仁的联系是由染色体的专门部分——核仁器来实现的。

遗传的基本单位——基因布满在染色体的整个长度。在鱼类和其他脊椎动物中染色体所含基因可能有数百个，乃至数千个。染色丝的主要组成是脱氧核糖核酸（DNA），其结构已为Watson和Crick所阐明。脱氧核糖核酸在生物学过程中起着很重要的作用。

DNA分子系双螺旋体，它的每根线均为磷酸和脱氧核糖（ $C_5H_{10}O_5$ ）片段依序多次交替组合而成。四种含氮碱基均可与糖结合，即腺嘌呤、鸟嘌呤、胸腺嘧啶和胞嘧啶。在DNA的两条链中成对的碱基由氢键连接。碱基的活力通常使腺嘌呤仅与胸腺嘧啶相连，使鸟嘌呤仅与胞嘧啶相连（图1—2）。因而DNA分子的两条链是互为补充的，此类结构称为互补结构。

DNA分子常是含有500—1,500对碱基的片段（然而时多时少），相应于遗传的一个基本单位——基因。在DNA分子中含氮碱基的配对会形成多种不同的组合，这一排列顺序决定了基因的结构和功能特性。

DNA的构成单位由磷酸、核糖和一种碱基构成，称做核苷酸。就碱基的特性核苷酸主要有4种，即腺嘌呤脱氧核糖核苷酸、鸟嘌呤脱氧核糖核苷酸、胸腺嘧啶脱氧核糖核苷酸和胞嘧啶脱氧核糖核苷酸。现已知悉，其他尚有罕见的“小”核苷酸。在染色体中DNA与一些化学物质，主要是组蛋白和精蛋白，形成复杂的复合体。在染色体的组分中尚含有核糖核酸（RNA），其与DNA的区别是核糖替代了脱氧核糖，尿嘧啶替代了胸腺嘧啶。

染色体的DNA及细胞其他的结构成分（线粒体与质体）的DNA担负着两个极为重要的生物学功能：保证生物体的遗传性获得继承；使机体中为发育和生命活动所必需并有严格组成的高分子化合物得以合成，这首先是核糖核酸和蛋白质的合成。

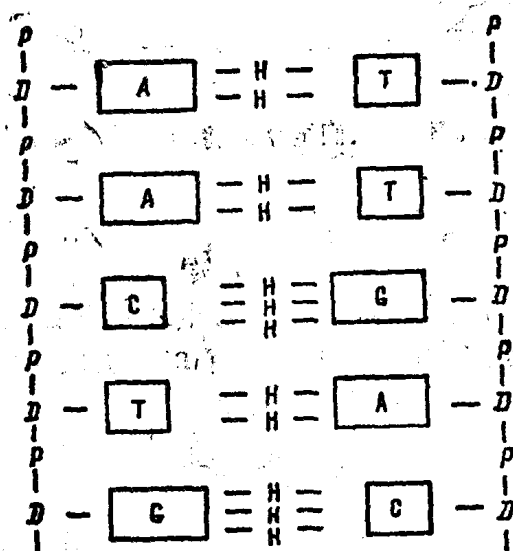


图 1—2 脱氧核糖核酸结构
A, G. 腺嘌呤和鸟嘌呤; T, C. 胸腺嘧啶
和胞嘧啶; P. 磷酸残基; D. 脱氧核
糖体; H. 碱基间氢键。

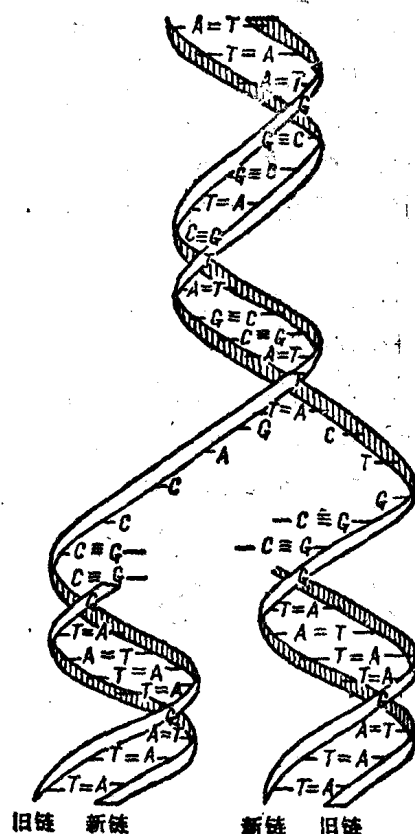


图 1—3 DNA的复制
A, G. 腺嘌呤和鸟嘌呤;
T, C. 胸腺嘧啶和胞嘧啶。

在细胞每次分裂(复制)过程中, DNA具精确复制自身结构的能力。这使得遗传信息能世代相传。复制过程是以互补碱基对间氢键有顺序的断裂开始的, 即DNA分子的双链开始离解。继后一些新的互补核苷酸与离解的碱基相结合(图 1—3)。由此一个双链形成为两个双链, 它们完全相同, 在每个子分子中碱基对的顺序也相同。很难设想, 其他机制在生殖过程中能如此准确地保持复杂物质的专一化结构。

DNA的第二个功能是控制蛋白质的合成, 这是分阶段实现的。第一阶段(转录)是在DNA双链分子的一条链上由模板核糖核酸或是仅使核糖核酸建造与其互补的新单链分子。该分子在合成完毕后便脱离染色体, 进入细胞质。细胞常储存有信使核糖核酸。第二阶段(转译)是以信使核糖核酸做为合成蛋白链(多肽)的基础(模板)。有关转译这一极为复杂、至今尚未完全破译的过程, 作者在此仅能提供最一般的概念。在mRNA中 3 个相邻的核苷酸构成密码子, 该密码子的信息决定了 20 种“普通”氨基酸的某一种成为合成多肽的组分。在此起决定作用的是密码中碱基的顺序。密码子共 64 个(4 个中每 3 个一组的组合数)。

密码子结构与蛋白链中氨基酸间的关系称为遗传密码或生物密码(表 1—2)。密码是会“衰退”的。某些氨基酸是由 2 种、3 种、4 种乃至 6 种不同的碱基组合编码而成。在此密码中第三个“字母”最不显著。有 3 个密码子被认为是无“意义”的, 不含

有氨基酸结合的信息，在这些密码子的位置上蛋白质分子的合成便会中断（终止）。密码在六十年代中期才完全破译，为所有动植物和微生物共有。在保障生命过程中密码有着重大的意义。一个合成的最终产物——多肽，在多数情况下是与一个基因相对应的。但是这一在不久前还是无可争议的立论现却有许多的例外。基因、信使核糖核酸和蛋白质间的关系是很复杂的，作用也不是单一的。但是人们至今仍将功能看作是基因的主要依据。

蛋白质的合成大体上是这样的：信使核糖核酸与核糖体相结合，核糖体则是细胞内特定核糖体核糖核酸（rRNA）和蛋白质合成的微小颗粒。特定转移核糖核酸（tRNA）小分子的一端携带有20种氨基酸的一种。在与核糖体结合的过程中tRNA有顺序地逐一与mRNA结合。在此过程中氨基酸合成为连续的链（多肽），而tRNA片段则部分脱落（图1—4）。多次复制的专化基因控制着rRNA和tRNA的合成。

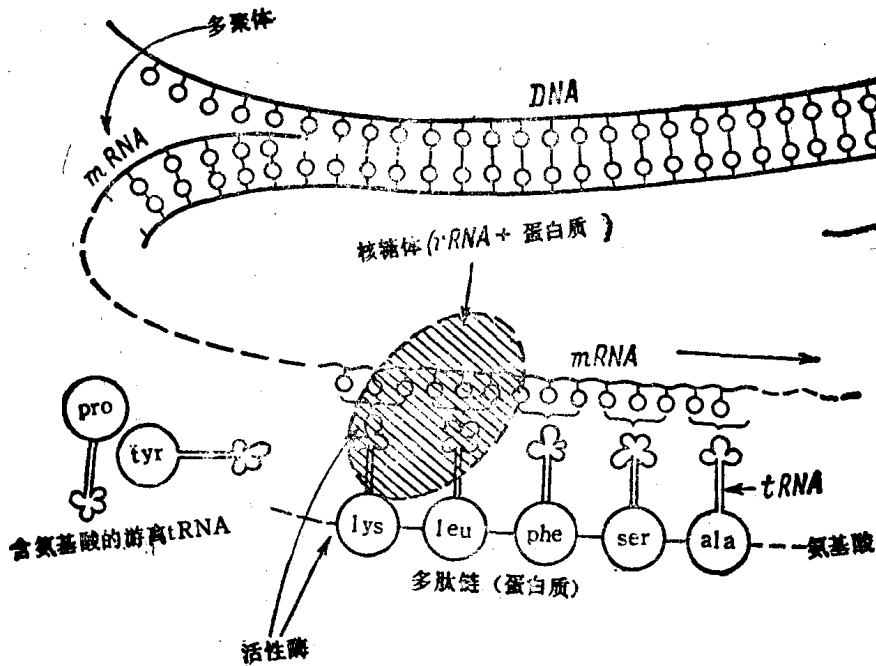


图1—4 蛋白质分子合成示意图

pro. 脯氨酸; tyr. 酪氨酸; lys. 赖氨酸; leu. 亮氨酸; phe. 苯丙氨酸; ser. 丝氨酸; ala. 丙氨酸。

tRNA的反密码子对应于mRNA的每一个密码子，这保证了蛋白质链合成的精确性。密码子和反密码子中互补碱基的结合是迅速的。对于mRNA中所有活跃的密码子来说，在细胞质中均具有专一化的tRNA分子。含一定反密码子的tRNA是具有严格限定的氨基酸的载体。

在染色体中远非所有的基因均具有最终的蛋白质产物。合成的过程常由于转录而结束。rRNA和tRNA分子是在复制DNA链的同时形成的，两者积极参与了蛋白质的合成，然而它们不能作为合成蛋白质分子的模板。在细胞中需要大量的rRNA和tRNA分子。在染色体组中与每种RNA类型相对应的通常有数百个，乃至数千个相同基因。这类基因因称作复基因。

表1—2 遗传密码

第一 字母	碱基三联体(密码子)及与其相应的氨基酸				第三 字母
	第 二 字 母				
	U	C	A	G	
U	UUU } 苯丙氨酸 UUC } UUA } 亮 氨 酸 UUG }	UCU } UCC } 丝 氨 酸 UCA } UCG }	UAU } 酪 氨 酸 UAC } UAA — UAG —	UGU } 半胱氨酸 UGC } UGA — UGG 色 氨 酸	U C A G
C	CUU } CUC } 亮 氨 酸 CUA } CUG }	CCU } CCC } CCA } 脯 氨 酸 CCG }	CAU } CAC } 组 氨 酸 CAA } CAG } 谷 酰 胺	CGU } CGC } CGA } 精 氨 酸 CGG }	U C A G
A	AUU } AUC } 异亮氨酸 AUA } AUG 蛋 氨 酸	ACU } ACC } 苏 氨 酸 ACA } ACG }	AAU } AAC } 天冬氨酸 AAA } AAG } 赖 氨 酸	AGU } 丝 氨 酸 AGC } AGA } 精 氨 酸 AGG }	U C A G
G	GUU } GUC } GUA } 缬 氨 酸 GUG }	GCU } GCC } GCA } 丙 氨 酸 GCG }	GAU } GAC } 天冬酰胺 GAA } GAG } 谷 酰 胺	GGU } GGC } GGA } 甘 氨 酸 GGG }	U C A G

第三节 染色体行为的主要规律

染色体的配对及其在有丝分裂和减数分裂中的行为 在鱼类的核型中, 除性染色体外, 大小和形状相同的染色体均是成对的。在研究不同组织和器官的染色体组时可清楚见到这样的同源染色体对。所有染色体在有丝分裂中均精确的分离, 在性细胞成熟(减数分裂)过程中染色体数量减半, 而在配子融合时又恢复至原来数量, 这使得染色体的配对性世代相传。

鱼类细胞的有丝分裂或间接分裂情况与其他动物相似。一个亲细胞经历4个阶段(前期、中期、后期和末期)后, 形成两个子细胞。此两子细胞各含一个核, 每个核含亲体核的一套染色体。在末期后是间期, 此时核中染色体的螺旋消失, 大多难以辨认。在光学显微镜下观察它们是很细小的。

间期又分为三个期, 有丝分裂后期(G_1)、合成期(S)和有丝分裂前期(G_2)。细胞核在合成期时出现有染色体的再复制, 此时RNA的合成非常活跃。与此同时, 在染色体螺旋多已消解的某一部位, mRNA和tRNA也在合成。

在所有染色体中均可找到异染色质区。在此区域中染色丝(和DNA)螺旋紧密, RNA则合成停滞。然而, 真正恒定的异染色质区是在接近着丝点和核仁器的部位。各种基因在不同组织和各发育阶段中均具有活性, 这些基因的活性调节着专一化的机制。核仁器中的一些专化基因会作连续的复制, 在这些专化基因的控制下rRNA在核仁中大量合成。显然, 核糖体也是在核仁中形成的。

减数分裂包括性细胞两次连续的分裂，因此每对同源染色体中仅一个可进入成熟性细胞。初级性细胞（性原细胞）作连续分裂，继后开始生长，在这些细胞的核中染色体进行着复杂的重组。在雄体性腺中精原细胞渐而转化为初级精母细胞，并迅速开始第一次成熟减数分裂。

减数分裂的前期和中期可分为几个各具特性的阶段：细线期（细染色线期），偶线期（同源染色体配对期），粗线期（染色体缩短变粗期），双线期（配对的同源染色体开始分裂），终变期（染色体渐呈螺旋）。在双线期每对染色体仍互相连接，形成独特的外形——交叉。在交叉断裂的过程中同源染色体会部分交换，产生所谓“交叉”或联会。在对花鳍科的某些观赏鱼种类作遗传研究时观察到了鱼类染色体的交换，不久前也发现了家鲤中的交换。

在精子发生过程（图 1—5、1—6）中二倍体的初级精母细胞分裂为两个小的次级精母细胞，其中已含染色体组的半数染色体（单倍）。第二次均等分裂形成两个精子细胞，渐而变成活动的精子。染色体的复制只是在第一次分裂前进行的。成熟的精子含有同样单倍的核型。

在产卵期间硬骨鱼类的精巢大多充满精液，在交配的雄鱼精巢中可以见到具有精子细胞、次级或初级精母细胞的精壶以及在继续分裂的部分精原细胞（图 1—6 c、d）。

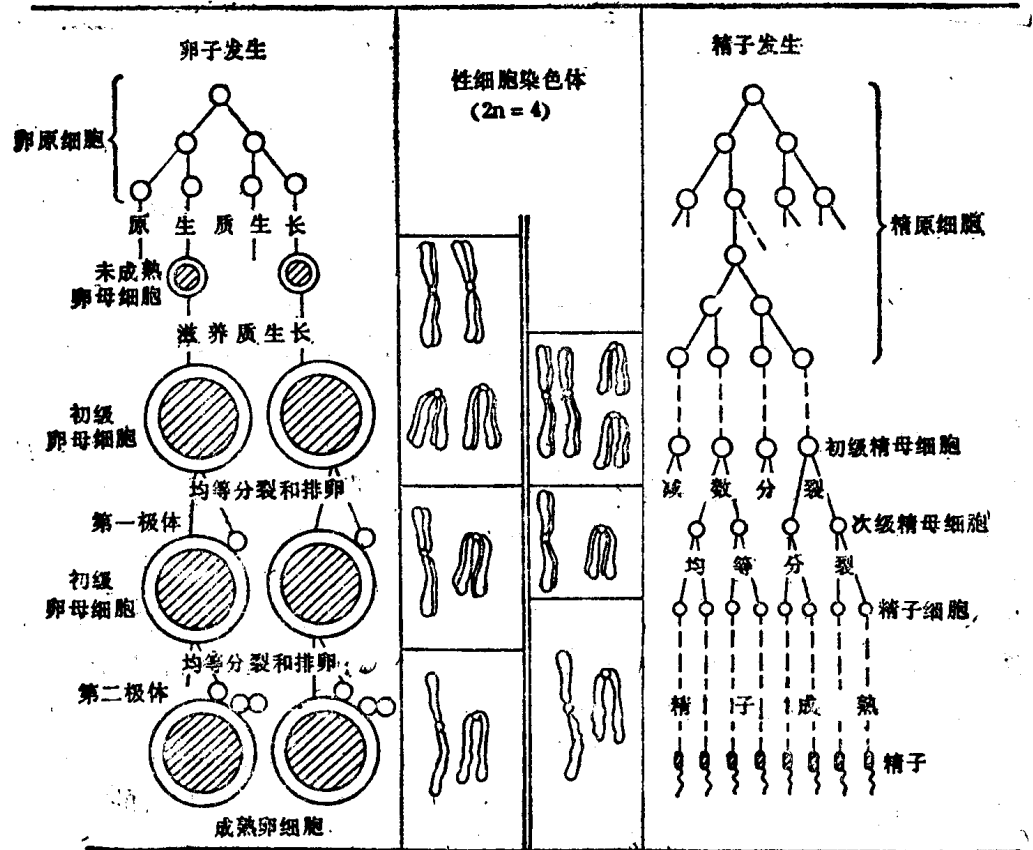


图 1—5 卵子和精子发生示意图
成熟分裂过程中染色体的减数分裂

卵子发生不同于精子发生的首先是，在成熟分裂开始前由于卵黄的积累卵细胞已变得很大。两次分裂在卵细胞大生长期末进行的。

在原生质生长期（小生长期）（图1—6a）中卵原细胞转化为初级卵母细胞，此时其由于细胞质的增加而增大数十倍。滋养质生长过程（大生长过程）在某些鱼类中持续达1—2年，甚或更长（图1—6b）。此时卵母细胞积累大量卵黄。第一次成熟分裂在时间上常与排卵过程相吻合，也即与卵细胞自周围滤泡细胞中分离而出成卵球进入体腔或卵巢的时间相吻合。卵子成游离态时便能受精和继续发育。鱼类的第二次分裂是与精子入卵同时进行的，或入卵后开始。在第一次减数分裂时染色体组的一半留在卵子的胞质中，另一半进入微小的极体中。第二次均等分裂时分离出同样大小的第二极体，此时第一极体有分裂为二的。

二倍染色体的初级卵母细胞第一次分裂后成单倍的次级卵母细胞，再后变为成熟的卵细胞。雌体单倍的核（原核）与雄体的核融合成为受精卵细胞的二倍体核。每个卵母细胞在成熟过程中只是为一个卵细胞奠定基础，贮有为胚胎营养所需的全部卵黄。此时极体消失。

多数性过程正常的鱼类，在减数分裂中具有染色体数减半的特点。减数分裂使半数成熟的性细胞获得每对两个染色体中的一个，另一半则获得其余的染色体。在原核融合过程中这些染色体的随机结合是以孟德尔第一法则为基础的，即遗传性状不同的个体作随意交配时，在第二代中会出现分离比3:1或1:2:1。

在鱼类的孤雌生殖或雌核发育中有时减数分裂会消失，此时雄核不参与胚胎的发育。在这样情况下配子（卵细胞）的核具染色体的数量与亲体细胞核中的数量相同。具正常性过程的鱼有时无减数分裂，这会形成二倍体的雄性配子和雌性配子。因此受精会伴随出现个别的三倍体（ $3n$ ）胚胎，甚或四倍体（ $4n$ ）胚胎。

染色体的个体性 各对染色体就大小和结构与其他对染色体比较均有所不同。这些差异包括：着丝点位置，即着丝粒在染色体的中心还是一端，染色体臂长之比，有无缢痕和随体，等等。在固定组织前给鱼体注射低剂量秋水仙素和制备“压片”便能对不同染色体作鉴别。近来细胞学研究者广泛地使用了染色体显带法，此法可显示出各对染色体在结构上较细微的差异。用奎吖因制剂处理可使染色体的某些区域产生荧光现象（Q-显带法）。显带法现已取得了令人鼓舞的结果。在鲑科鱼类（*Salvelinus leucomaenis*, *S. malma*）中应用此法已成功地显示出对不同染色体间的明显差别。目前在鱼类上已成功地应用G-显带法，即用胰蛋白酶处理染色体，然后按吉姆萨氏法染色（图1—7）。现也应用了C-显带法。

染色体在减数分裂过程中的独立分配 多数动物和植物，人类也是如此，在性细胞成熟过程中不同对的染色体分配至子细胞中是完全独立的。这一规律是以孟德尔第二法则为基础的。杂交种二代性状独立分配的规律完全适用于鱼类。配子中染色体各种组合的数量取决于染色体的对数（ n ），相等于 2^n 。在合子的核中这些染色体的组合数等于 4^n 。在业已研究过的所有鱼类中，半数以上鱼类的核型由48或50个染色体组成（ $n=24$ 和25）。当 $n=24$ 时，配子类型的数量可能在1,600万以上，而合子数量达 10^{14} 。在鲤科和胭脂鱼科中一些多倍体种类的 $2n$ 接近于100（ $n=50$ ），各种配子的数量等于 10^{30} ，

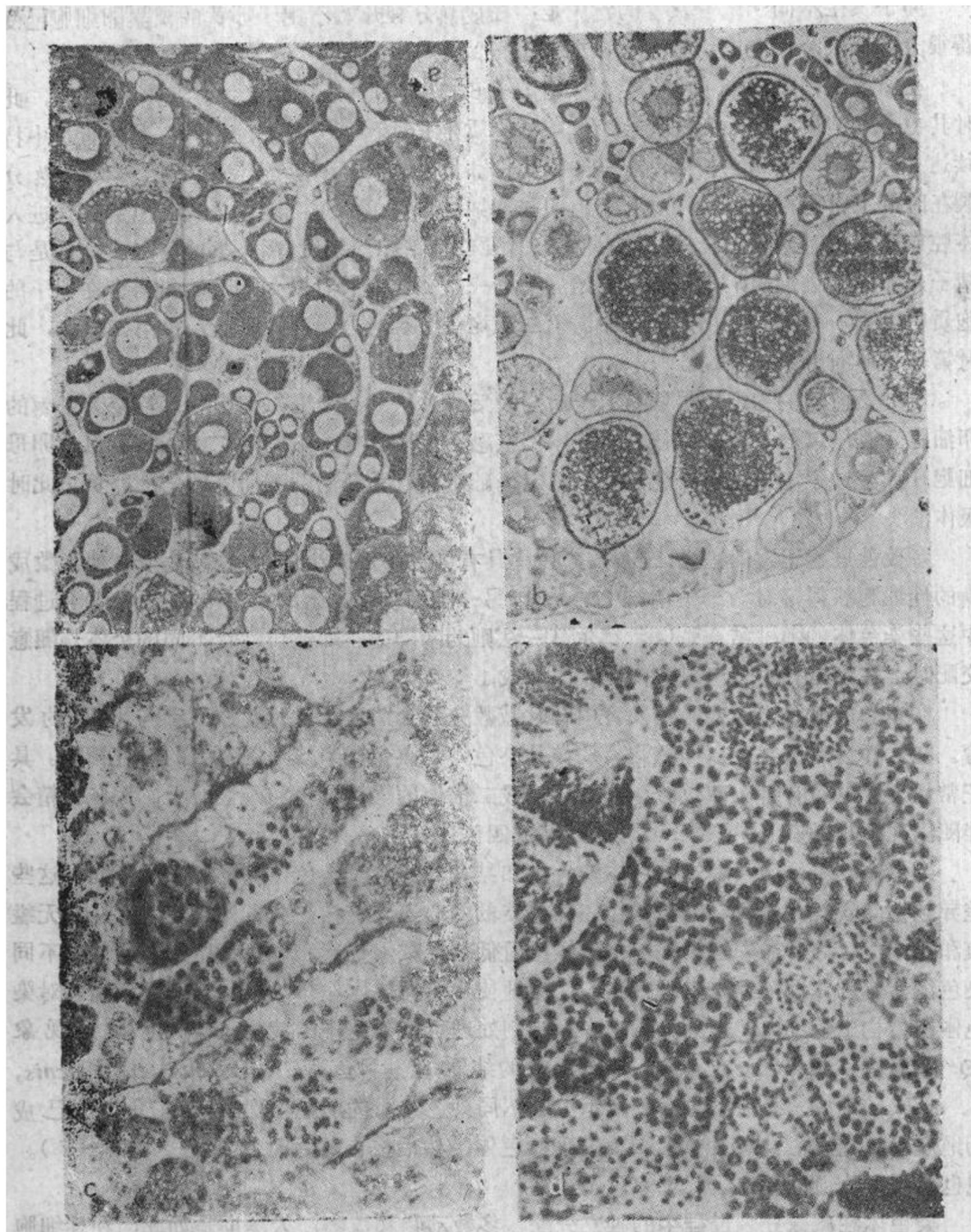


图 1—6 鱼类的卵子发生和精子发生

- a. 梅花鲈的卵巢，具有原生质生长期的卵母细胞；b. 梅花鲈的卵巢，具有滋养质生长期的卵母细胞（卵黄积累）；c. 梅花鲈的精巢，具有各发育期的精原细胞；d. 梅花鲈精巢，具有初级精母细胞，次级精母细胞，成熟精子。

而合子数量在 10^6 以上。在鱼类有性繁殖过程中合子可能形成类型的多样性使天然种群内形态、生理和生化性状的遗传变异保持在很高的水平上。

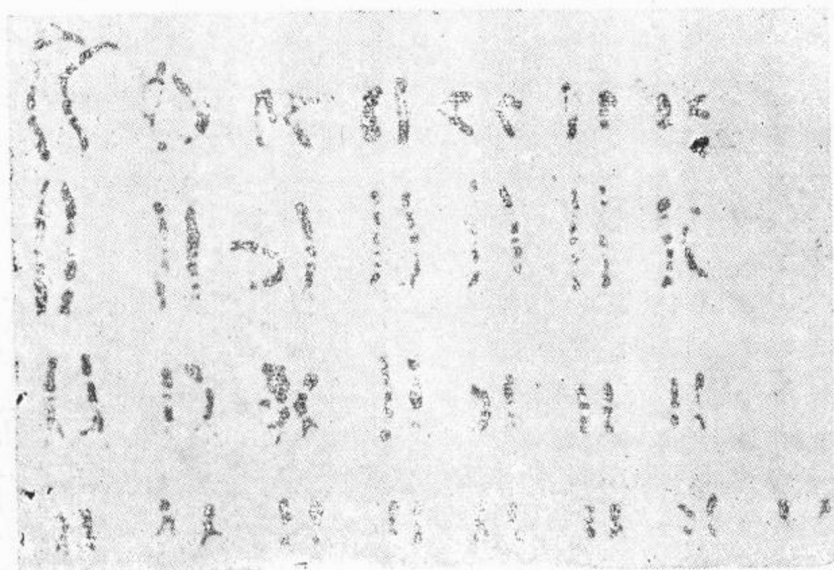
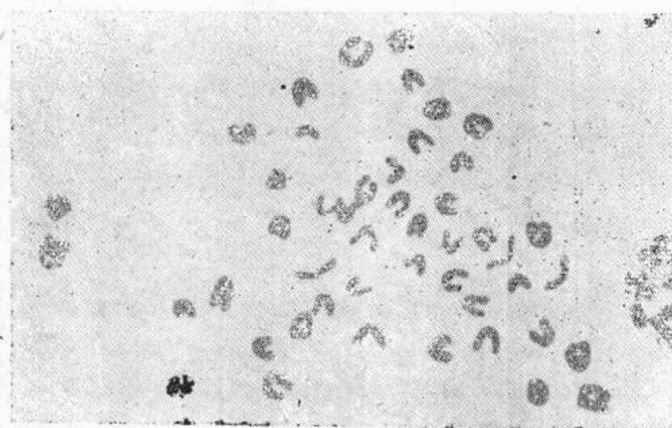


图1—7 鱼类染色体个性
用G-显带法显示的大西洋鲑染色体。

染色体独立分配规律出现紊乱的情况前有所闻。亚洲鱼类中攀鲈 (*Scharchichthys osipomnoides*) 的情况便是明显的例子。在该种鱼中共发现16个大型染色体, 其中14个为中间着丝点染色体。在精母细胞中这些染色体形成5种结构, 即3个正常的二价体、1个四价体(呈环形)和1个六价体。六价体中6个染色体由末端连结形成一个大环。看来, 对这一高度专一化的种类来说, 染色体的非随机分配对于限止遗传变异是不无益处的。

染色体数量的恒定性
有丝分裂时子细胞核中的染色体数量与亲体核中的相同(成二倍体数)。如我们所见, 减数分裂使染色体数量减半; 受精后不仅恢复染色体的配对, 并恢复至该种特有的数量。每种鱼类均有其严格规定的染色体数量(图1—8)。然而也有例外的情况。在许多种鱼类中出现有染色体的多态性。



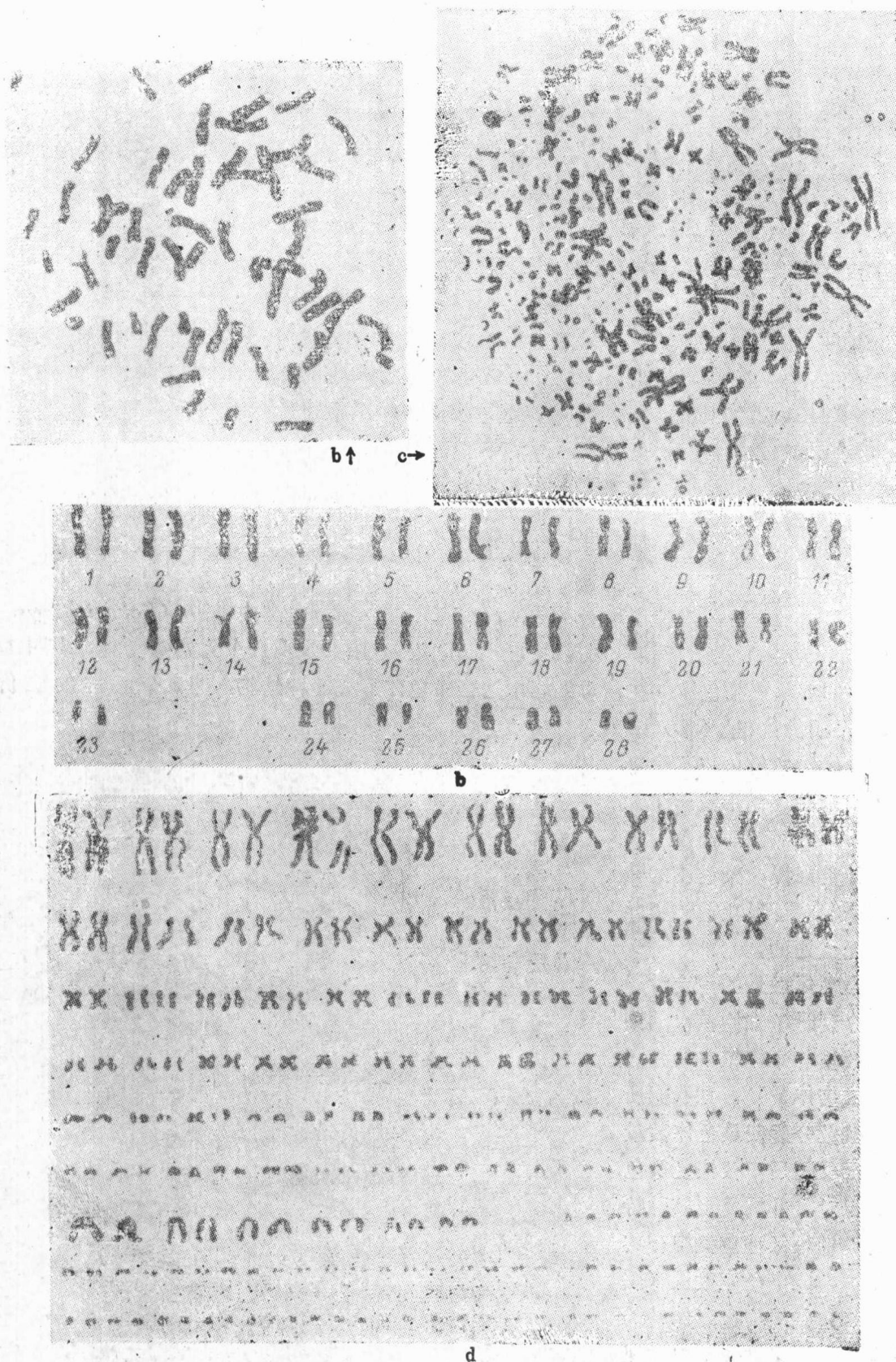


图 1—8 鱼类的染色体组型

a. 鲈虎鱼 $2n=46$, 中期板和核型; b. 红大麻哈鱼 $2n=56$;
c和d 鲟鱼 *Acipenser naccarii* $2n=239 \pm 7$, 中期板和核型。

多态性与某些染色体在着丝区的结合和分离能力有关（着丝粒融合和分离）。在此情况下染色体臂的数量不会变化。出现其他的紊乱也是可能的。在鱼类中出现此类情况比在鸟类和哺乳类中会多些，然而总的来说不会破坏染色体数量恒定的法则。

综上所述，有关核型的结构以及有关染色体在有丝分裂和减数分裂中行为的主要规律，均适用于鱼类。

第四节 染色体的多态性

现已看到，鱼类染色体数量变化的幅度是大的。对染色体的着丝粒融合的不同（罗伯逊易位）是此类变化中的一个重要机制。如果此类重组在群体中被保存下来的话，那么重组产生的第一个结果便是染色体数量的多态性。染色体的多态性可分为三个级别：

1. 同一个体中细胞的多态性（个体发生级）。
2. 在一个家系或群体内个体间的差异（群内级）。
3. 在一个种内群体间的差异（群间级）。

不同细胞中染色体数量的变异 在许多鱼类中出现有此类变异。发眼期虹鳉胚胎的变异性是很显著的。在含大量有丝分裂细胞胚胎的有丝分裂板中可见到如下染色体的数量：

染色体数量	61	62	63	64		
其中具端着丝粒染色体数	16	18	20	22	24	
中期细胞数量						
第 1 个胚胎	2	15	6	1	-	3
第 2 个胚胎	3	4	-	8	1	2
第 3 个胚胎	1	21	2	1	1	-

对发育较晚阶段虹鳉各种组织的有丝分裂研究表明，染色体数量变化是幼鱼和成鱼大多数组织的特点。在不同组织中具有不同的染色体数。

对“罗普莎”虹鳉的种群胚胎作家系分析时，获得了同样的结果（表1—3）。

在家系之间，以及家系内的各个胚胎之间，均发现有巨大差异。各个胚胎变异性的幅度是不太大的。偶数染色体组稍占多数，这与Ohno氏的试验结果相同。

据Кайланова 摄制的良好相片（图1—9）可以认为，计算中的误差是很小的。在所有情况下染色体臂数几乎都相同——104。