

综 述

# 鱼类的天然雌核发育

葛 伟 蒋一珪

(中国科学院水生生物研究所, 武汉)

## NATURAL GYNOGENESIS IN FISH

Ge Wei and Jiang Yigui

(Institute of Hydrobiology, Academia Sinica, Wuhan)

**关键词** 雌核发育, 异精雌核发育, 杂合发育, 银鲫

**Key words** Gynogenesis, Allogynogenesis, Hybridogenesis, *Carassius auratus gibelio*

### 1. 孤雌生殖, 雌核发育和杂合发育

单性型种群在脊椎动物中是罕见的。尽管如此, 到目前为止几乎已在各类脊椎动物中发现了单性型种群。该种群通常涉及3种繁殖方式, 即孤雌生殖 (parthenogenesis)、雌核发育 (gynogenesis) 和杂合发育 (hybridogenesis)。

孤雌生殖这一术语常被用来泛指上述3种繁殖方式。实际上只有确实无精子参与的生殖才能严格称作孤雌生殖。雌核发育是指卵子须经精子授精激发的雌核单性发育。卵子在遗传上是完全的, 因为卵子具有母本全部遗传信息, 即母本的全部染色体组成。雌核发育这一术语强调雌核的支配作用。杂合发育是另一种产单性后代的生殖类型, 杂合发育这一术语指明全部单性后代都是杂种, 显示父本性状<sup>[27, 63]</sup>。

迄今为止, 在脊椎动物中发现行孤雌生殖的有爬行类的 *Cnemidophorus* 属和 *Lacerta* 属的某些种类以及某些类型的火鸡 (turkey)<sup>[33, 54-56, 69]</sup>。雌核发育的种类主要分布在鱼类和两栖类的 *Ambystoma* 属中<sup>[23, 49]</sup>。杂合发育仅在鱼类中有发现<sup>[51]</sup>。

### 2. 天然雌核发育和杂合发育鱼类

在鱼类中, 最早发现美洲的 *Poecilia formosa* 是行雌核发育的单性鱼类<sup>[37, 38]</sup>。随后又发现银鲫 (*Carassius auratus gibelio*)<sup>[23]</sup> 和 *Poeciliopsis* 属的某些类型<sup>[63]</sup>。也是行雌核发育的。 *Menidia clarkhubbsi* 也是雌核发育的单性鱼类<sup>[27]</sup>。这些鱼类的共同特点是:

雌鱼产出的卵子具有与母本完全相同的染色体组成; 卵子经与近缘两性种类的雄鱼精子受精后开始发育; 后代不具父本性状; 除银鲫的某些类型外, 所有雌核发育后代均为雌性。

杂合发育仅在 *Poeciliopsis* 属中发现<sup>[31,51,61]</sup>, 共 3 种, 即 *P. monacha-lucida*、*P. monacha-latideus* 和 *P. monacha-occidentalis*, 均为二倍体杂种。其特点是后代为全雌性, 具父本性状。但是杂种的卵子发生时, 排除了全部父本染色体<sup>[31]</sup>。

### 3. 雌核发育鱼类的染色体组成

雌核发育鱼类的染色体组成有某些共同特点。除 *Poecilia formosa* 和 *Menidia clarkhubbsi* 的某些种类外, 大多具高倍性的染色体组成, 一般为三倍体。这一现象在孤雌生殖的爬行类和雌核发育的两栖类中均有发现。有人认为, 三倍体与单性生殖有某些必然的联系, 即由于三倍体而导致单性生殖。然而另一方面, 单性生殖可能为保留天然三倍体提供了一种重要手段, 因为一般说来, 三倍体是不能通过有性生殖而繁衍的。

*Poecilia formosa* 是二倍体鱼, 其染色体和 DNA 含量均与近缘两性种 *Poecilia latipinna* 和 *Poecilia sphenops* 相同 ( $2n=46$ )<sup>[58,64]</sup>, 但自 60 年代中期以后, 在 *Poecilia formosa* 的天然种群中以及人工繁殖的后代中, 有时可发现三倍体个体, 染色体数为  $3n=69$ , DNA 含量为二倍体的 1.5 倍。三倍体一般是由雌核发育的二倍体 *P. formosa* 与两性生殖的二倍体近缘种, 如 *P. mexicana*, 杂交而成, 前者提供二倍体母本染色体组。这一点已为形态学和血清蛋白电泳所证实<sup>[28,50,58,59,64]</sup>。到目前为止, 可以分辨出两种类型的 *P. formosa* 三倍体, 即 *P. 2 mexicana-latipinna* 和 *P. mexicana-2 latipinna*<sup>[52]</sup>。*P. formosa* 种群中的三倍体可能是偶而产生的, 但其在不良环境下具有选择性优势<sup>[28]</sup>。因此某些种群几乎均由三倍体组成<sup>[50]</sup>。在实验室以及天然情况下, 三倍体鱼仍为全雌性, 并能利用二倍体的两性生殖雄鱼繁殖三倍体后代<sup>[50,59]</sup>。因此, 其也有类似于二倍体 *P. formosa* 的雌核发育机制<sup>[67]</sup>。

*Poeciliopsis* 属中的雌核发育型种类均为三倍体, 共 3 种, 其中 2 种为 *P. monacha-2 lucida* 和 *P. 2 monacha-lucida*, 它们的染色体均为近端着丝点染色体, 无特殊的结构标记, 如异染色质次缢痕等<sup>[32]</sup>。

关于银鲫的染色体数, 目前所见报道不太一致, 这可能是种群差异造成的, 也可能是技术方面问题导致的。另外, 超数染色体可能是引起染色体差异的原因之一。除了一般报道的染色体数为  $150 \pm$  的三倍体种群外, 小林弘等还发现在三倍体种群中存在有行雌核发育的四倍体个体 ( $4n=206$ )<sup>[43,47,48]</sup>。

对于银鲫的染色体倍性目前还存在较大的争论, 一般都认为染色体数为  $150 \pm$  的种群为三倍体。胥瑞光对滇池高背鲫的 C 带研究结果, 发现 X 染色体以及其它部分染色体都有 3 条同源染色体, 因此, 认为其应为三倍体<sup>[19]</sup>。而沈俊宝等对黑龙江银鲫进行的研究发现很难用 3 条染色体配组<sup>[14,15]</sup>。同时按一般遗传学原理, 三倍体雄鱼应是不育的。而雄性银鲫却能正常地产生 DNA 减半的精子。因此认为染色体数为  $150 \pm$  的银鲫种群是二倍体, 而不是三倍体<sup>[15,1]</sup>。然而银鲫的酯酶同工酶分析表明, 银鲫表现出三倍性<sup>2)</sup>。关

1), 2) 范兆廷、刘青华等, 1983。黑龙江水产研究所研究报告。

表 1 雌核发育鲫的染色体组成

Tab. 1 The chromosomal composition in gynogenetic crucian carp

类 型 subspecies	组 成 Composition		中部着丝点 M	亚中部 着丝点 SM	亚端部 着丝点 ST. T	作 者 Author
	倍性 ploidy	数 Numbers				
<i>C. auratus langsdorfii</i>	3n	156	34 (17 对)	62 (31 对)	60 (30 对)	Hayashi, M., 1964 <sup>[30]</sup> Kobayasi, H., 1970 <sup>[43]</sup>
<i>C. auratus gibelio</i>	3n	156	34 (17 对)	62 (31 对)	60 (30 对)	小林弘 (Kobayasi, H.), 1972 <sup>[20]</sup>
<i>C. auratus gibelio</i>	3n	156	42 (21 对)	74 (37 对)	40 (20 对)	沈俊宝等, 1983 <sup>[44]</sup> (双凤水库)
<i>C. auratus gibelio</i>	3n	156	44 (22 对)	64 (32 对)	48 (24 对)	沈俊宝等, 1983 <sup>[13]</sup> (兴凯湖)
<i>C. auratus gibelio</i>	3n	162	32 (16 对)	52 (26 对)	78 (39 对)	王蕊芳等, 1988 <sup>[2]</sup>
<i>C. auratus gibelio</i>	3n	156				吴政安, 1980 <sup>[16]</sup> 陈国英, 1982 <sup>[11]</sup>
<i>C. auratus gibelio</i>	3n	150				Sofradzija, A., 1978 <sup>[60]</sup>
<i>C. auratus back high type</i>	3n	162	33	53	76	管瑞光, 1982 <sup>[19]</sup>
<i>C. auratus back high type</i>	3n	156	30 (15 对)	46 (23 对)	80 (40 对)	王蕊芳等, 1988 <sup>[2]</sup>
<i>C. auratus langsdorfii</i>	4n	206	44 (22 对)	82 (41 对)	80 (40 对)	Kobayasi, H., 1977, 1981 <sup>[47, 48]</sup>

于银鲫的倍性还需进一步证明 (表 1)。

此外, *Menidia* 属一新种 *M. clarkhubbsi* 是二倍体的雌核发育鱼类, 在其种群中可偶而发现三倍体个体<sup>[27]</sup>。

4. 鱼类雌核发育的细胞学

雌核发育的细胞学研究主要集中在两方面, 即卵子的发生 (oogenesis) 和成熟卵的受精生物学。前者涉及雌核发育子代倍性的保持, 后者则主要了解雌核发育卵如何阻止父本染色体参入到合子中。这两个过程保证了雌核发育的完成, 因而无论对人工雌核发育还是天然雌核发育都是必需的。在人工雌核发育中, 通过紫外线或 <sup>60</sup>Co 处理精子, 从而破坏精子的染色质, 使其不能参与胚胎发育。用处理精子受精的卵子经冷冻或热处理后, 可阻止极体排放, 使卵子的倍性恢复到正常水平<sup>[22]</sup>。而天然雌核发育鱼类可自行完成上述过程。

(1) 雌核发育型卵子的发生 Meyer (1938) 认为雌核发育的 *P. formosa* 产生的单倍体卵能和单倍体精子融合, 但雄性基因在外源细胞中并不表达<sup>[64]</sup>。在卵子发生过程中, 父本染色体通过极体排除掉。Schultz 认为这种解释不能成立, 因为 *P. formosa*

与 *P. vitta* 以及 *P. sphenops* 杂交所得少数杂种为三倍体, 表明 *P. formosa* 雌性原核在与雄性原核融合时已是二倍体。这同时也排除了二倍体胚胎是由第一次卵裂被抑制而产生的可能性。他认为 *P. formosa* 恢复其二倍体倍性可以通过下面两种途径完成。究竟是哪种方式还需证实: ①卵子发生过程中抑制减数分裂, 或者极体再入卵与卵核融合; ②前减数分裂染色体 (premeiotic chromosomes) 复制而核并不分裂, 即所谓核内有丝分裂或复制 (endomitosis or endoreplication), 这样, 初级卵母细胞为四倍体<sup>[64]</sup>。Cimino 认为第二种机制的可能性较大<sup>[30]</sup>。然而 Monaco 通过细胞显微分光光度法, 电镜分析和放射自显影等证明, *P. formosa* 恢复倍性是通过抑制第一次减数分裂完成的。首先, 雌核发育型二倍体和三倍体初级卵母细胞中分别有 46 条和 69 条染色体线, 从直径和染色深度看, 这些染色体线并非双价体 (bivalent), 而是单价体。DNA 含量分析证实了这一点; 其次, 电镜检查并未观察到 *P. formosa* 卵母细胞中存在联合复合体<sup>[52]</sup>。

*Poeciliopsis* 属中的雌核发育型三倍体 (*P. 2 monacha-lucida*, *P. monacha-2 lucida*) 卵子发生过程中发生一次核内有丝分裂, 产生六倍体卵母细胞, 再经二次正常的减数分裂产生遗传上与母本完全相同的三倍体卵子<sup>[30, 31, 63]</sup>。

在银鲫 (*C. a. gibelio* 和 *C. a. langsdorfii*) 中, Lieder (引自 Cimino) 认为欧洲的一种雌核发育型二倍体银鲫倍性的恢复是通过抑制第一次卵裂达到的。但是这将导致所有等位基因均是纯合的, 包括隐性致死基因, 因此这种观点值得怀疑<sup>[30]</sup>。苏联的三倍体银鲫在卵子发生过程中产生三极纺锤体 (tripolar spindle), 在每极集中一组染色体, 这种三极纺锤体随后退化, 三组染色体又集中在同一卵母细胞核中<sup>[29]</sup>。俞豪祥在同一尾银鲫产出的同批卵子中偶而也发现三极纺锤体存在<sup>[20]</sup>。然而小林弘在银鲫卵母细胞成熟过程中并未发现三极纺锤体<sup>[46]</sup>。因此这种三极纺锤体的存在值得进一步探讨。到目前为止, 细胞学上从未发现过银鲫第一次成熟分裂的纺锤体或第一极体, 受精后放出的极体一直存在于固定的位置, 不能看到由于放出的终止或缩回而与雌性原核再接合那样的特殊现象<sup>[7]</sup>。根据这些研究结果, 现在一般认为, 银鲫卵子发生过程中的第一次减数分裂受到抑制, 而只完成一次同型核分裂, 产生的卵子具有和母本完全相同的染色体组成。

Monaco 等将雌核发育分为两种类型, 即减数分裂型 (meiotic) 和非减数分裂型 (ameiotic)。前者显示染色体联会、交换、双价体形成以及染色体数减半等典型的减数分裂特征, 后者则没有联会、双价体形成以及染色体数减半等。联会是辨别这两种类型的重要标志<sup>[52]</sup>。根据这一划分, *Poeciliopsis* 属的雌核发育类型属减数分裂型, 而 *P. formosa* 与银鲫属非减数分裂型。

(2) 雌核发育的受精生物学 Schultz (引自 Moore) 推断 *Poeciliopsis* 属的雌核发育三倍体以及 *P. formosa* 中, 雌雄原核并不融合, 父本染色体不能参入到合子中, 精子的唯一作用是刺激卵子发育<sup>[52, 64]</sup>。到目前为止, *P. formosa* 雌核发育过程中使雄性染色体组失活或排除的机制仍是个谜<sup>[52]</sup>。

在银鲫中, 无论是同源的还是异源的精子, 进入卵中后均受到抑制, 保持致密的状态, 不能转化为雄性原核, 也不和雌性原核融合。卵裂后, 精子进入一分裂球中, 并以原来的状态存在于子核的旁边<sup>[7, 17, 20, 21]</sup>。因此整个个体发育所需遗传信息均来自雌核。

## 5. 鱼类雌核发育的生物化学

用生物化学手段开展鱼类雌核发育研究,至今所见报道较少。DNA 含量分析、血清蛋白和肌肉蛋白表型以及等位基因酶谱(allozyme pattern)分析等方面的研究,为说明雌核发育鱼类的倍性以及它们的起源提供了有效的证据<sup>[15,28,52,57,58,60]</sup>。

刘青华对黑龙江省内七个水体银鲫和鲫的酯酶同功酶进行了比较分析。结果表明,方正县双凤水库的银鲫(方正银鲫)存在与扎龙湖鲫(二倍体两性鲫)相同的 Est 2-a、Est 2-b 和 Est 2-c 3 个等位基因。从理论上说,在一个随机交配的群体中,3 个等位基因自由组合可以产生六种表现型,其频率分布符合 Hardy-Weinberg 定律。然而方正银鲫的酯酶表现型分布则相反,频率值极端地分布在表型 BC 上,高达 0.902。这种频率分布的极端现象和方正银鲫雌核发育特性是一致的。减数分裂机制异常是造成 Hardy-Weinberg 不平衡的原因。另外,在方正银鲫中还发现少数个体为 ABC 异质谱型。即在 Est 2 位点上,a、b、c 3 个等位基因同时存在于一个个体中,表现为三倍性<sup>[1]</sup>。

同样,雌核发育型 *Menidia clarkhubbsi* 在同功酶电泳图谱方面有较小的变异性,并且在若干位点上显示固定的杂合性(fixed heterozygosity)。在 pgm-B (Phosphoglucosmutase 磷酸葡糖变构酶)位点上有 3 个等位基因 c、g、i,其中 i 为 *M. clarkhubbsi* 所特有。偶而发现的三倍体个体具有 pgm-B<sup>c/g/i</sup> 基因型<sup>[27]</sup>。朱蓝菲等在方正银鲫和异育银鲫中鉴定出四种具有不同血清蛋白表型和肝脏酯酶同工酶谱型的雌核发育系。这些不同的生化表型在各个雌核发育系中可稳定地传给后代<sup>[4]</sup>。

从上述资料来看,雌核发育型鱼类在同功酶基因组成方面具有某些共同性,即极端的频率分布和固定的基因型。

## 6. 鱼类雌核发育的免疫学

鱼类雌核发育现象在移植免疫学方面得到了进一步证实。根据免疫学原理,当两个个体之间具有完全相同的基因组时,可以彼此接受组织移植。而在两性融合生殖情况下,由于减数分裂时的基因重组和受精时两亲本基因组的混合,基因型完全相同的个体几乎是不存在的。

在 *P. formosa* 中进行的组织移植试验表明,不同种的雄鱼与同一尾 *P. formosa* 产生的后代具有完全相同的基因组。可以彼此接受组织移植。并可以和母本相互移植,这表明后代组织中没有任何雄性抗原<sup>[34,40,41]</sup>。因此由同一雌鱼产生的子代构成了一个无性繁殖系(clone)。Kallman 等的研究结果表明,*P. formosa* 的自然种群是由若干克隆构成的,同 1 克隆的个体间可以相互接受组织移植,而不同克隆的个体间则相互排斥<sup>[42]</sup>。类似的实验证明,雌核发育三倍体 *P. 2 monacha-lucida* 的种群亦是由若干克隆组成的,同一克隆的个体间可以互相接受脾脏移植<sup>[53]</sup>。

上述实验从另一角度证实了细胞学上观察到的雌核发育过程,即卵子在发生过程中并未发生同源染色体间的重组,精子在受精后并不提供任何遗传物质。

## 7. 雌核发育鱼类的种群生物学

雌核发育鱼类有其独特的种群构成,除银鲫的某些种群外(黑龙江水系),所有雌核发育鱼类都和某一近缘的两性种同地共居(sympatric),并利用后者的雄鱼繁殖后代。

*P. formosa* 分布在美国德克萨斯州南部和墨西哥北部。除少数情况下可发现 *P. formosa* 的个别雄鱼外<sup>[39]</sup>,其种群均由雌性构成。在北部分布区,*P. formosa* 与两性生殖的 *P. latipinna* 同地共居,并利用后者的雄鱼繁殖后代。而在南部分布区,则和 *P. sphenops* 复合种(complex)同地共居。*P. formosa* 的种群是二倍体和三倍体的混合群体,其中二倍体和三倍体的比例从 1:0.24 到 1:34.0 不等<sup>[28]</sup>。

*Poeciliopsis* 属的雌核发育型三倍体 *P. 2 monacha-lucida*、*P. monacha-2 lucida* 均产于墨西哥西北部,它们也是和一两性近缘种同地共居,其中 *P. monacha* 为前者提供雄鱼,而 *P. lucida* 雄鱼为后者提供精子<sup>[31]</sup>。

*Menidia clarkhubbsi* 分布于墨西哥湾的沿海地区,与两性型 *M. peninsulae* 和 *M. beryllina* 同地共居,并利用后两者的精子繁殖后代<sup>[27]</sup>。

银鲫的种群构成有一定的地理差异。在银鲫分布区内,自西向东,银鲫种群的性比有一梯度变化。在西部,从苏联的鄂毕河以西至中欧的银鲫为单性种群,完全没有雄鱼或雄鱼极少(0—2%)。这些单性银鲫和黑鲫(*C. carassius*)同地共居。生殖季节银鲫和黑鲫的雄鱼或当地的鲤、丁鲃的雄鱼婚配。在东部黑龙江水系,银鲫大多是两性型种群,雄鱼占 10—20%,与普通鲫的分布区重叠。生殖季节雌性银鲫和雌性银鲫或雄鲫婚配繁殖。蒋一珪等认为,银鲫和不同亲缘关系的雄鱼婚配,后代具有不同比例的雄鱼。亲缘关系越远,后代中雄性越少或没有。在西部分布区,因婚配的亲缘关系较远,故子代中没有雄鱼<sup>[13,14,23]</sup>。

东部分布区雄性银鲫产生的遗传机制到目前还不清楚。

## 8. 雌核发育鱼类的起源和进化

杂交起源假说目前在所有天然单性脊椎动物包括鱼类的起源和进化研究方面占主导地位,已为大多数人所接受<sup>[54,70]</sup>。

早在 Hubbs 等 1932 年发现 *P. formosa* 的雌核发育现象时,就提出 *P. formosa* 是由两性型 *P. latipinna* 和 *P. sphenops* 杂交起源的<sup>[37]</sup>。现在一般认为是由 *P. latipinna* 和 *P. mexicana* 杂交起源的<sup>[34]</sup>。但在实验室中一直未能通过 *Poecilia* 属的种间杂交人工合成雌核发育型 *P. formosa*<sup>[68]</sup>。现已证实,*P. formosa* 种群中的雌核发育三倍体是由 *P. formosa* 与两性生殖的近缘种杂交产生<sup>[28,50,58-60,64]</sup>。天然发生的三倍体在 *Poecilia* 的物种演化中起什么作用目前尚不清楚。它们很可能在 *P. formosa* 和 *P. mexicana* 或 *P. latipinna* 等之间起一种遗传桥(genetic bridge)的作用,从而使它们之间能进行有限的遗传交流。但这一点还需进一步证明,尤其对 *P. formosa* 和其近缘的两性种的减数分裂机制需作进一步研究<sup>[60,67]</sup>。

*Poeciliopsis* 属是研究生殖类型起源和进化的极好材料。到 1973 年为止,在 *Poeciliopsis* 属中共发现 6 种单性型种类,其中 3 种(*P. monacha-lucida*, *P. monacha-lati-*

*deus*, *P. monacha-occidentalis*) 为二倍体, 均为杂合发育型; 3 种 (*P. monacha-2 lucida*, *P. 2 monacha-lucida*, *P. monacha-viriosa-lucida*) 为三倍体, 行雌核发育<sup>[71]</sup>。

在 *Poeciliopsis* 属的一个复合种群中有 5 种类型, 3 种为全雌性, 2 种为两性型, 即 *P. monacha* 和 *P. lucida*。形态学研究表明, 3 种全雌性鱼为后两种的杂种, 其中一种与两性型一样, 为二倍体 ( $2n = 46$ ), 染色体组成为 *P. monacha-lucida*, 行杂合发育, 另 2 种为三倍体雌核发育型, 染色体组成为 *P. 2 monacha-lucida* 和 *P. monacha-2 lucida*。在自然界 *P. lucida* 为 *P. monacha-2 lucida* 和 *P. monacha-lucida* 提供精子, 而 *P. 2 monacha-lucida* 则与 *P. monacha* 雄鱼婚配<sup>[31]</sup>。Schultz 第一次在实验室通过两性鱼的杂交 (*P. monacha* ♀ × *P. lucida* ♂) 人工合成了杂合发育型后代, 并可持续地产生全雌性后代<sup>[65]</sup>。这种杂合发育型后代可偶而产生二倍体卵子, 再由一两性型雄鱼(如 *P. lucida*) 受精即可产生三倍体雌核发育型个体<sup>[30]</sup>。由此可见, 杂合发育在进化上处于两性融合 (amphimixis) 生殖与雌核发育之间, 是雌核发育机制产生过程中的一个过渡阶段。这种生殖方式和孤雌生殖或雌核发育一样提供了一种隔离机制<sup>[61, 62]</sup>。雌核发育的进化地位处在有性生殖向孤雌生殖特化的过渡阶段, 它既没有和有性生殖彻底分化, 又没有完全达到孤雌生殖, 而以其独特的过渡型机制——须经精子激发的卵子雌核发育, 在两个方向上与有性生殖和孤雌生殖保持着联系<sup>[23]</sup>。

综上所述, 鱼类生殖方式的进化途径可能是这样的: 两性融合生殖型  $\xrightarrow{\text{杂交}}$  杂合发育型  $\xrightarrow{\text{杂交}}$  雌核发育型  $\rightarrow$  孤雌生殖。

杂交  $\rightarrow$  二倍体单性生殖 (*P. formosa*, *P. monacha-lucida*, *M. clarkhubbsi*)  $\rightarrow$  再杂交  $\rightarrow$  多倍体单性生殖 (*P. formosa*, *P. 2 monacha-lucida*, *P. monacha-2 lucida*, *M. clarkhubbsi*), 这现象在鱼类、两栖类和爬行类中均可发现<sup>[28, 60]</sup>。

关于银鲫的起源问题, 目前还缺乏充分的报道。沈俊宝认为, 黑龙江水系现存的鲫鱼系来自中国江河平原区系的二倍体种, 以后由于冰河期等环境急变或天然杂交等, 一些二倍体鲫鱼特化成三倍体。这种特化了的银鲫具有相对强的繁殖力和物种稳定性, 因此在黑龙江水域的大部分相对静止的水体中逐渐代替了二倍体, 成为优势种<sup>[13]</sup>。王蕊芳等认为, 滇池三倍体高背鲫可能是由二倍体鲫鱼未减数的配子 ( $2n$ ) 与正常配子 ( $n$ ) 结合而形成的三倍体合子。进行雌核发育的三倍体鱼比两性亲缘种可能有更强的适应能力, 从而形成优势种<sup>[2]</sup>。小林弘通过两性型银鲫 ( $2n$ )、金鲫 ( $2n$ ) 和白鲫 ( $2n$ ) 的种间杂交, 成功地获得了雌核发育型四倍体。这种四倍体可以通过雌核发育保持下去<sup>[8]</sup>。表明了两性融合型鲫鱼通过杂交产生雌核发育型鲫鱼的可能性。

最近发现的雌核发育型新种 *M. clarkhubbsi* 明显是由类似于 *M. beryllina* 和 *M. peninsulac* 的祖先杂交起源的<sup>[27]</sup>。

组织移植试验表明, *P. formosa* 和 *Poeciliopsis* 属的雌核发育型三倍体种群均由若干克隆构成, 克隆之间不能互相接受组织移植<sup>[34, 40, 41, 53]</sup>。这些克隆之间缺乏遗传交流, 因此它们是独立进化的。导致克隆间遗传差异或者说新克隆产生的原因是多方面的。雌雄原核的偶而融合是种群中多克隆产生的重要原因之一, 因为无需精子刺激的单性爬行类 *Cnemidophorus tesselatus* 的种群是纯一的。除此之外, 也不能排除重组、染色体缺

失、染色体或染色体组丢失可能成为新克隆产生的途径。至于点突变在克隆变异中占什么位置目前还不清楚<sup>[53]</sup>。

朱蓝非用生化方法证明, 银鲫种群中同样存在不同的雌核发育系(克隆)<sup>[4]</sup>。作者最近的工作发现, 雄性银鲫精子在银鲫卵中可以解凝, 以及和雌核部分结合。从而在雌雄核间实现有限的遗传交流。这一机制可能是导致银鲫种群克隆分化的重要原因之一。

### 9. 雌核发育鱼类的性别控制及雌核发育雄鱼的生物学特性

关于 *Poeciliopsis* 属中单性鱼的起源和性别控制, Schultz 提出了下面的假设: ①两性种的杂交表明, 同属中不同种在性决定的强度上是不同的。这样, 当来自具有强决定机制种的雄鱼和具弱决定机制种的雌鱼杂交时, 后代主要是雄鱼, 反交时则主要为雌鱼; ② *Poeciliopsis* 属的全雌性“种”在自然界是由强性雌鱼和弱性雄鱼杂交而产生的<sup>[62]</sup>。这一假说也许可以推广到其它据认为是杂交起源的雌核发育单性鱼类。

在实验室中用甲基睾丸酮 (methyltestosterone) 处理雌性 *P. formosa*, 可促使其向雄性转化, 出现雄性特征, 如生殖足和身体比例, 其表型与 Hubbs 等发现的雄鱼是一致的。Haskins 等认为, 控制雄性性征的基因在雌核发育型 *P. formosa* 种群中仍然存在<sup>[35]</sup>。在银鲫中也进行了类似的转性试验, 所得雄鱼能正常地产生精子<sup>[10, 22]</sup>。

关于黑龙江水系银鲫种群中雄性个体产生的遗传学过程, 目前还无所知。初步的研究表明, 银鲫种群中具少量雄鱼是一种种群遗传特征, 不能用性逆转和选择性致死<sup>[5, 6]</sup>来解释这种低比例雄性现象。这种雌核发育型雄鱼精子具有正常的泳动能力、寿命和受精能力。但精液的精子浓度仅为普通鲫的一半, 另一方面, 两种鲫鱼每毫升精液中所含精子的总体积却是相同的。电镜观察表明, 银鲫的精子发生过程是正常的, 未见因减数分裂受阻而导致的精母细胞死亡和异常细胞的出现。最终产生的精子的 DNA 含量为红血球的二分之一<sup>[15, 21]</sup>。银鲫精子的碱性蛋白为 H<sub>1</sub>、H<sub>2a</sub>、H<sub>2b</sub>、H<sub>3</sub> 及 H<sub>4</sub> 5 个主要组分的组蛋白, 与体细胞核组蛋白无明显差异。成熟精子保存了核小体基本单元<sup>[18]</sup>。然而, 雄性银鲫的精子功能不同于正常两性融合鲫鱼的精子, 银鲫精子虽能使两性融合鱼类的成熟卵受精发育, 但胚胎发育至尾部游离前后死亡。染色体分析表明, 这种胚胎是非整倍体发育, 细胞间的染色体数差异较大 (50—142), 其中 34% 的胚胎细胞染色体数在 76—86 之间<sup>[12, 22]</sup>。受精细胞学研究结果揭示, 胚胎发育中的染色体排斥, 以及多极分裂, 可能是导致产生非整倍体发育的原因。同时表明, 在银鲫和两性融合鱼类染色体间, 可能存在某种不相容性<sup>[24]</sup>。

### 10. 鱼类雌核发育子代中的父本性状

雌核发育鱼类是全雌性种群, 精子在鱼类雌核发育过程中仅刺激卵子发育, 而其本身的染色体并不参入到合子中。这已在形态学、细胞学、免疫学和生物化学等方面得到了充分的证明。尽管如此, 在雌核发育鱼类的子代中常可以发现父本的影响甚至杂种。

Haskins 在 *P. formosa* 和 *Limia vittata* 之间做了 5 个组合的杂交, 每个组合的

1) 解玉浩等, 1973 年。大伙房水库鲤、鲫资源增殖研究 II。

F<sub>1</sub> 个体在形态和体色上表现了 *L. vittata* 的特征, 并且雄性占优势。当 F<sub>1</sub> 雄鱼与 *P. formosa* 回交时, 用同一尾雄鱼的精子使同一尾雌鱼产出的卵受精, 后代是混杂的, 即有的是两性生殖产生的, 有的是雌核生殖产生的, 这两者之间存在着竞争性。Haskins 强调指出, 并非所有 *L. vittata* 群体或 *P. formosa* 群体的所有个体都能进行上述有性生殖<sup>[35]</sup>。Kallman 1962a 在 *P. formosa* 与 *P. vittata* 以及 *P. sphenops* 雄鱼杂交所得几千尾后代中, 发现 14 尾显示了父本性状, 如色型 (pigment patterns)、形态等。另有 2 尾显示镶嵌 (mosaic) 色型。具有父本性状的子代可以接受母本移植物, 但不能进行相反的移植。这表明杂种后代具有雄性抗原<sup>[40]</sup>。Schultz 在与 Kallman 同样的杂交组合中, 得到 18 尾杂种 (1%), 其中 3 尾来自 *P. vittata* 雄鱼, 15 尾来自 *P. sphenops* 雄鱼, 杂种为三倍体 ( $3n = 69$ )<sup>[64]</sup>。Kallman 认为, 在罕见的情况下, 雌雄原核可以相互融合, 从而产生上述的杂种后代。另外, 来自雄核的单一染色体可偶而地组合到某些或全部胚胎细胞的核中, 从而导致镶嵌型后代的产生。

二倍体 *P. formosa* 种群中可出现三倍体个体, 同样, 在三倍体银鲫种群中也发现有四倍体存在<sup>[43, 47, 48]</sup>。实验室中, 三倍体银鲫和白鲫交配产生的 F<sub>1</sub> 中, 曾出现过四倍体的类型, 它们全部是雌的。从核型、C 带型和电泳带型 (肌蛋白和酯酶) 的分析来看, 这些后代并非雌核发育产生的, 显然应当是精核象正常受精一样, 同卵核 (三倍体) 融合的结果。这种四倍体的出现, 显示了四倍体银鲫起源的一种可能性<sup>[9]</sup>。在 *M. clarkhubbsi* 的二倍体种群中可偶尔发现三倍体, 这些三倍体可能是 *M. clarkhubbsi* 的二倍体卵与两性型 *M. peninsulae* 的单倍体精子偶尔融合而成<sup>[27]</sup>。

蒋一珪发现, 黑龙江银鲫虽然行雌核发育, 但异源精子 (红鲤、红鲫) 却能影响银鲫雌核发育子代的性状。在与异源精子受精的雌核发育子代中, 有少数个体的部分鳞片是红色的。另外, 银鲫和与其婚配的雄鱼的亲缘关系可以影响它们子代的性比。方正银鲫子代中雄鱼约占 18.2%, 与雄鲫和雄红鲫杂交所得后代的雄鱼分别占 15.6% 和 2.5%, 而与雄红鲤杂交所得子代中未发现有雄性个体。更为重要的是, 雄性亲本可明显地影响银鲫雌核发育子代的生长速度。以红鲤或红鲫为父本的银鲫子代的生长速度较对照组银鲫子代平均快 34.7% 和 19.1%。可见不同种的异源精子对银鲫雌核发育子代具有不同的效应。上述异源精子影响银鲫子代的效应可能是片断 DNA 杂交的结果<sup>[23]</sup>。许昌光等进一步证实了异精效应的存在, 并发现异精效应主要表现在对数量性状的影响上, 这种影响并不表现确定的方向性, 其强弱则随精子的不同来源而异<sup>[3]</sup>。

综上所述, 鱼类雌核发育作为一种特化的繁殖适应机制是真实存在的, 但其雌核发育机制仅具有相对的稳定性。因此常常可见到两性融合生殖过程在雌核发育群体中的存在, 从而导致雌核发育子代中父本性状的出现。父本性状在鱼类雌核发育子代中出现的机制大致可有以下 3 种: ①雄性原核可偶尔形成, 并可以和雌性原核融合; ②雄核中的少数染色体参入到部分或全部胚胎细胞中; ③来自雄核的 DNA 片段整合到雌核 DNA 上。

## 11. 鱼类天然雌核发育的机理

有关鱼类天然雌核发育机理的研究, 目前国内外所见报道甚少。我们自 1982 年起, 首先对银鲫的雌核发育机理进行了探索研究, 并初步提出了雌核发育银鲫卵控制精核发

育的双重控制模型。根据这一模型,雌核发育银鲫卵对异源精子具有双重控制(double control)作用。我们分别称之为初级控制(primary control)和次级控制(secondary control)。初级控制的作用性较强。导致异源精子原核化功能完全丧失。次级控制的作用较弱,能阻碍和延缓解凝精核进一步向雄性原核发育。在银鲫雌核发育中,次级控制可能起辅助性作用,它只有在消除了初级控制后才能表现出来<sup>[25]</sup>。进一步的研究揭示,转性异育银鲫精子在银鲫卵中可以解凝或初步原核化,表现出一种独特的发育历程,这可能是由于精子在入卵时没有收到初级控制作用的缘故。这一结果同时表现银鲫雌核发育功能的实现并不完全依赖于银鲫卵单方面的功能,而是精卵相互作用的结果<sup>1)</sup>。

苏联学者 Caar 等也开展了有关银鲫卵控制精核发育的研究。他们认为,银鲫卵中存在有诱导精核原核化的因子<sup>[73]</sup>。

## 12. 鱼类天然雌核发育的开发利用

天然雌核发育鱼类中,仅银鲫具有经济意义,是黑龙江水域主要经济鱼类之一,产量占 70% (湖泊和水库)。在相同生长条件下,银鲫的主要经济性状均优于普通鲫鱼<sup>[4]</sup>。

蒋一珪等自发现异源精子对银鲫雌核发育子代的生物学效应后,用兴国红鲤(*Cyprinus carpio red variety*)作父本,成功地得到了具有优良经济性状的子代——异育银鲫(allogynogenetic crucian carp),为淡水渔业增加了一个新的养殖对象。异育银鲫既有银鲫的全部形态特征,又反映了鲤鱼生长速度快的特点。其生长速度比亲本方正银鲫平均快 34.7%,到目前为止,异育银鲫已在 23 个省市推广养殖,产生了重大的经济效益。

在湖北省,异育银鲫经 164 天饲养后,最大个体达 0.46 公斤;在广东潮安,异育银鲫与鳊鱼混养 8 个月后,最大个体达 0.98 公斤。

另一方面,鉴于通过雌核发育产生的银鲫仔鱼从遗传学观点来看全部是同型的,因此这种实验材料,在致癌试验以及免疫试验上是最值得开发利用的好材料<sup>[46]</sup>。

## 13. 鱼类天然雌核发育的研究前景

雌核发育是一种有趣的生殖现象。人们目前对雌核发育本身的了解是非常有限的。开展鱼类(银鲫)雌核发育机理的研究对于充分利用这一稀有而珍贵的遗传资源是必需的。在这方面有许多问题尚待解决。诸如银鲫种群中雄鱼产生的遗传学过程,雌雄配子单性生殖功能差异的遗传背景;异源精子在银鲫雌核发育子代中的生物学效应的遗传学基础以及天然雌核发育的起源和调控。在这一基础上,可以采用生物工程技术进一步探讨雌核发育功能的基因定位、染色体和基因转移等,进而能够创造出具有优良性状的雌核发育型鱼类。这将对我国的淡水养殖产生深远的影响。

## 参 考 文 献

- [1] 丁瑞华, 1977. 池养条件下银鲫与鲫鱼生物学特性比较及其在生产上的意义. 水生生物学集刊, 6: 163—176.

1) 葛伟等, 本刊待发表。

- [2] 王蕊芳等, 1988. 不同地理区域鲫鱼染色体银染核仁组织者的比较研究. 动物学研究, **9**: 165—169.
- [3] 许昌光、荣顺秀、赵永明, 1985. 异精激发银鲫雌核发育所获后代的比较研究. 齐鲁渔业, (4): 26—32.
- [4] 朱蓝菲、蒋一珪, 1987. 银鲫种内的遗传标记及其在选种中的应用. 水生生物学报, **11**(2): 105—111.
- [5] 李 璞, 1959. 长期饥饿状态对鲫鱼性比的影响. 动物学报, **11**: 42—48.
- [6] 李 璞, 1959. 鲫鱼性比的变异和选择性死亡. 动物学报, **11**: 149—156.
- [7] 杨兴棋译(小林弘著), 1981. 鲫鱼的分类以及银鲫中所见到的雌核发育的细胞学研究. 淡水渔业, (1): 36—40.
- [8] 李喜文译(小林弘著), 1984. 多倍体鲫鱼的起源(4). 吉林渔业(译文专辑), (2): 43.
- [9] 李喜文译(高井明德著), 1984. 鲫属的染色体及生物化学特征及其种的分化. 吉林渔业(译文专辑), (2): 42.
- [10] 陈本德, 1982. 甲基睾丸酮诱导鲫鱼雌核发育子代性转化的研究. 水产学报, **6**: 147—152.
- [11] 陈国英、陶南基, 1982. 银鲫白鲫杂种优势的利用和雌核发育问题的探讨. 安徽水产科技, (3): 22—24.
- [12] 单仕新、梁绍昌、蒋一珪, 1985. 三倍体方正银鲫( $\sigma^7$ )同二倍体红鲫( $\varphi$ )杂交胚胎的非整倍体发育. 水产学报, **9**: 199—201.
- [13] 沈俊宝、王国瑞、范兆廷, 1983. 黑龙江主要水域鲫鱼倍性及其地理分布(1). 水产学报, **7**: 87—94.
- [14] 沈俊宝、范兆廷、王瑞国, 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**: 133—136.
- [15] 沈俊宝等, 1984. 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. 动物学报, **30**: 7—13.
- [16] 吴政安等, 1980. 鱼类细胞遗传研究 II. 遗传学报, **7**: 370—375.
- [17] 周嘉申、沈俊宝、刘明华, 1983. 黑龙江方正银鲫雌核发育的细胞学初步探讨. 动物学报, **29**: 11—16.
- [18] 赵 晔, 1987. 银鲫(*Carassius auratus gibelio*)成熟精子染色质的结构和碱性蛋白的研究. 实验生物学报, **20**: 155—169.
- [19] 眭瑞光, 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**: 32—59.
- [20] 俞豪祥, 1982. 银鲫雌核发育的细胞学观察. 水生生物学集刊, **7**(4): 481—487.
- [21] 崔悦礼、眭瑞光, 1981. 滇池高背型鲫鱼雌核发育的研究. 云南大学学报(自然科学版: 生物专辑), (2): 74—79.
- [22] 蒋一珪等, 1982. 鲫鱼的人工和天然雌核发育. 水生生物学集刊, **7**(4): 471—477.
- [23] 蒋一珪等, 1983. 异源精子在银鲫雌核发育子代中的生物学效应. 水生生物学集刊, **8**(1): 1—13.
- [24] 葛 伟、蒋一珪, 1985. 银鲫精子在两性融合生殖鱼类卵质中的受精特征. 水生生物学报, **9**(2): 111—116.
- [25] 葛 伟、蒋一珪, 1985. 雌核发育银鲫卵抑制异源精子原核化的作用模式初探. 水生生物学报, **9**(3): 203—208.
- [26] 小林弘, 1972. アムール水系 Silver Crucian carp (*Carassius auratus gibelio*) の染色体について. 動物學雜誌, **81**: 320—321.
- [27] Anthony, A. E. and Mosier, D. T., 1982. *Menidia clarkhubbsi* n. sp. (Pisces: Antherinidae), an all-female species. *Copeia*, (3): 533—540.
- [28] Balsano, J. S., Darnell, R. M. and Abramoff, P., 1972. Electrophoretic evidence of triploid associated with populations of the gynogenetic teleost *Poecilia formosa*. *Copeia*, (2): 292—297.
- [29] Cherfas, N. B., 1966. Natural triploid in female of the unisexual form of the goldfish (*C. auratus gibelio* Bloch). *Genetika*, **12**(5): 16—24.
- [30] Cimino, M. C., 1972a. Meiosis in triploid all-female fish (*Poeciliopsis*, *Poeciliidae*). *Science*, **175**(4029): 1484—1486.
- [31] Cimino, M. C., 1972b. Egg production, polyploidization, and evolution in diploid all-female fish of the genus *Poeciliopsis*. *Evolution* **26**: 294—306.
- [32] Cimino, M. C., 1973. Karyotype and erythrocyte size of some diploid and triploid fishes of the genus *Poeciliopsis*. *J. Fish. Res. B. Canada*, **30**(11): 1736—1737.
- [33] Cuellar, O., 1978. Parthenogenetic lizards. *Science*, **201**(4360): 1155.
- [34] Darnell, R. M., Lamb, E. and Abramoff, P., 1967. Matroclinal inheritance and clonal structure of a Mexican population of the gynogenetic fish *Poecilia formosa*. *Evolution*, **21**: 168—178.
- [35] Haskins, C. P., Haskins, E. F. and Hewitt, R. E., 1960. Pseudogamy as an evolutionary factor in the poeciliid fish *Mollienisia formosa*. *Evolution*, **14**: 473—483.
- [36] Hayashi, M., 1964. A cell line from teleost fish: establishment and cytogenetic characterization of the cells. *Jpn. J. Genetics*, **51**(1): 65—68.
- [37] Hubbs, C. L. and Hubbs, L. C., 1932. Apparent parthenogenesis in nature, in a form of fish of hybrid origin. *Science*, **76**(1983): 628—630.
- [38] Hubbs, C. L. and Hubbs, L. C., 1946. Breeding experiments with the invariably female, strictly matroc-

- linous fish, *Mollicienis formosa*. *Genetics*, **31**(2): 218.
- [39] Hubbs, C. L., Drewry, G. E. and Warburton, B., 1959. Occurrence and morphology of a phenotype male of a gynogenetic fish. *Science*, **129**(3375): 1227.
- [40] Kallman, K. D., 1962a. Gynogenesis in the teleost *Mollicienis formosa* with a discussion of the detection of parthenogenesis in vertebrates by tissue transplantation. *J. Genet.*, **58**(1): 7—12.
- [41] Kallman, K. D., 1962b. Population genetics of the gynogenetic teleost, *Mollicienis formosa*. *Evolution*, **16**: 497—504.
- [42] Kallman, K. D., 1964. Homozygosity in a gynogenetic fish, *Poecilia formosa*. *Genetics*, **50**(2): 260—262.
- [43] Kobayasi, H., Kawashima, Y. and Takeuchi, N., 1970. Comparative chromosome studies in the genus *Carassius*, especially with a finding of polyploid in the gimbuna (*Carassius auratus langsdorfii*). *Jpn. J. Ichthy.*, **17**(3): 153—160.
- [44] Kobayasi, H. and Ochi, H., 1972. Chromosome Studies of the hybrids, gimbuna (*Carassius auratus langsdorfii*) X kinbuna (*Carassius auratus* subsp.) and gimbuna X loach (*Misgurnus anguillicaudatus*). *Zool. Mag.*, **81**(1): 67—71.
- [45] Kobayasi, H., Ochi, H. and Takeuchi, N., 1973. Chromosome studies in the genus *Carassius*: comparison of *C. auratus grandoculis*, *C. auratus buergeri*, *C. auratus langsdorfii*. *Jpn. J. Ichthy.*, **20**(1): 7—12.
- [46] Kobayasi, H., 1976. A cytological study on the maturation division in the oogenic process of the triploid gimbuna (*Carassius auratus langsdorfii*). *Jpn. J. Ichthy.*, **22**(3): 234—240.
- [47] Kobayasi, H., Kazue Nakans and Mosizumi Nakamura, 1977. On the hybrids, 4n gimbuna (*C. auratus langsdorfii*) X kinbuna (*C. auratus* subsp.) and their chromosome. *Bull. Jpn. Society of Sci. Fish.*, **43**(1): 31—37.
- [48] Kobayasi, H., 1981. Origin of the polyploid funa(3). *Zool. Mag.*, **90**(4): 619.
- [49] Macgregor, H. C. and Uzzell, T. M., 1964. Gynogenesis in salamanders related to *Ambystoma jefferson anum*. *Science*, **143**(3610): 1043—1045.
- [50] Menzel, B. W. and Darnell, R. M., 1973. Morphology of naturally-occurring triploid fish related to *Poecilia formosa*. *Copeia*, (2): 350—352.
- [51] Miller, R. R. and Schultz, R. J., 1959. All-female studies of the teleost fishes of the genus *Poeciliopsis*. *Science*, **130**(3389): 1656—1657.
- [52] Monaco, P. J., Ellen M. Rasch and Joseph S. Balsano, 1984. Apomictic reproduction in the Amazon Molly, *Poecilia formosa*, and its triploid hybrids. In: *Evolutionary Genetics of Fishes* (Bruce J. Turner, ed.), pp. 311—328.
- [53] Moore, W. S., 1977. A histocompatibility analysis of inheritance in the unisexual fish *Poeciliopsis 2 monacha-lucida*. *Copeia*, (2): 213—227.
- [54] Naeves, W. B. and Gerald P. S., 1968. Lactate dehydrogenase isozymes in parthenogenetic teiid lizards (*Cnemidophorus*). *Science*, **160**(3831): 1004—1005.
- [55] Olsen, M. W. and Marsden, S. J., 1954. Natural parthenogenesis turkey eggs. *Science*, **120**(3118): 545—546.
- [56] Poole, H. K., 1959. The meiotic chromosomes of parthenogenetic and normal turkeys. *J. Hered.*, **50**(4): 150—154.
- [57] Rasch, E. M., Darnell, R. M., Kallman, K. D. and Abramoff, P., 1965. Cytophotometric evidence for triploidy in hybrids of the gynogenetic fish, *Poecilia formosa*. *J. Exp. Zool.*, **160**(2): 155—170.
- [58] Rasch, E. M., 1968. Use of desribonucleic acid-Feulgen levels as an index of triploidy in naturally occurring interspecific hybrids of Poeciliid fishes. *J. Histochem.*, **16**(8): 508—509.
- [59] Rasch, E. M. and Balsano, J. S., 1973. Cytogenetic studies of *Poecilia* (Pisces) III. Persistence of triploid genomes in the unisexual progeny of triploid females associated with *Poecilia formosa*. *Copeia*, (4): 810—813.
- [60] Rasch, E. M., Monaco, P. J. and Balsano, J. S., 1978. Identification of a new form of triploid hybrid fish by DNA-Feulgan cytophotometry. *J. Histochem.*, **26**(3): 218.
- [61] Scheultz, R. J., 1961. Reproductive mechanism of unisexual and bisexual strains of the viviparous fish *Poeciliopsis*. *Evolution*, **15**: 302—325.
- [62] Schultz, R. J., 1966. Hybridization experiments with an all-female fish of the genus *Poeciliopsis*. *Biol. Bull.*, **130**(3): 415—429.
- [63] Schultz, R. J., 1967. Gynogenesis and triploid in the viviparous fish *Poeciliopsis*. *Science*, **157**(3797): 1564—1567.
- [64] Scheultz, R. J. and Kallman, K. D., 1968. Triploid hybrids between the all-female teleost *Poecilia formosa*

- and *Poecilia sphenops*. *Nature*, 219(5151): 280.
- [65] Scheultz, R. J., 1973. Unisexual fish: laboratory synthesis of a "species". *Science*, 179(4069): 180—181.
- [66] Sofradzija, A., Berberovic, L. J. and Hadziselimovic, R., 1978. Chromosome set of *Carassius carassius* and *Carassius auratus gibelio*. *Acta Biol. Jugosl. (E. Ichthyol.)*, 10(1): 135—143.
- [67] Strommen, C. A., Rasch, E. M. and Balsano, J. S., 1975b. Cytogenetic studies of *Poecilia* (Pisces) V. Cytometric evidence for the production of fertile offspring by triploid related to *Poecilia formosa*. *J. Fish. Biol.*, 7(5): 667—676.
- [68] Turner, B. J., Brett, B. L. H. and Miller, R. R., 1980. Interspecific hybridization and the evolutionary origin of a gynogenetic fish, *Poecilia formosa*. *Evolution*, 34(5): 917—922.
- [69] Uzzel, T. M. and Darevsky, I. S., 1975. Biochemical evidence for the hybrids origin of the parthenogenetic species of the *Lacerta saxicola* complex (Sauria: Lacertidae), with a discussion of some ecological and evolutionary implications. *Copeia*, (2): 204—222.
- [70] Vrijenhoek, R. C. and Schultz R. J., 1974. Evolution of a triploid unisexual fish (*Poeciliopsis*, Poeciliidae). *Evolution*, 28: 306—319.
- [71] Vrijenhoek, R. C., 1984. The evolution of clonal diversity in *Poeciliopsis*. In: *Evolutionary Genetics of Fishes* (Bruce J. Turner, eds.), pp. 399—429.
- [72] Гомельский Б. И., Черкас Н. Б., 1982. Гормональная инверсия пола у самок однополых форм серебряного карася. *Онтогенез*, 13(3): 235—243.
- [73] Саат Т. В., Юронен Э. И., 1985. Изменения ядра спермия при оплодотворении у бисексуальной и гиногенетической форм серебряного карася. *Онтогенез*, 16(5): 492—496.