

doi: 10.7541/2016.38

鲃鲂F₁、F₂及其亲本肌间骨的比较分析

蒋文枰¹ 贾永义¹ 刘士力¹ 李倩¹ 李停² 顾志敏¹

(1. 浙江省淡水水产研究所农业部淡水渔业健康养殖重点实验室, 浙江省淡水水产遗传育种重点实验室, 湖州 313001; 2. 中国水产科学院生物技术研究中心, 北京 100141)

摘要: 为研究新型鲃鲂杂交鱼的肌间骨, 采用常规测量和解剖法对鲃鲂F₁ (female *Culter alburnus* Basilewsky × male *Megalobrama amblycephala* Yih)、鲃鲂F₂ (self-crossing of F₁ hybrid of female *C. alburnus* × male *M. amblycephala*)及其母本翘嘴鲃(*C. alburnus*)、父本团头鲂(*M. amblycephala*)肌间骨的数目、形态和分布进行统计分析, 结果表明, 翘嘴鲃肌间骨数目为134—139, 平均为136.8根; 团头鲂的肌间骨数目为121—129, 平均为124.2根; 鲃鲂F₁肌间骨数目为129—134, 平均为131.6根; 鲃鲂F₂肌间骨数目为127—134, 平均为130.1根; 鲃鲂F₁、F₂与翘嘴鲃、团头鲂之间肌间骨数目差异显著($P < 0.05$); 鲃鲂F₁每一肌节所含肌间骨数目最多, 为0.8024; 鲃鲂F₂最少, 为0.7744; 翘嘴鲃和团头鲂介于鲃鲂F₁和F₂之间, 分别为0.7953和0.7763。4种鱼均含有“Y”形、“卜”形、“Y”形、一端多叉形、两端两分叉形、两端多叉形和树枝形7种类型肌间骨, 髓弓小骨比脉弓小骨多且复杂; 鱼体左右两侧肌间骨的数目不完全相等, 形态也不完全对称, 但较为接近, 且肌间骨越靠前端, 形态越复杂; 研究获得的鲃鲂F₁和F₂在肌间骨总数、复杂型肌间骨数目和躯体轴下肌肌间骨数目均较母本有所减少, 鲃鲂F₂较F₁还呈下降的趋势, 且每一肌节所含肌间骨最少, 表现出一种有利于提高食用品质和精深加工的优势。研究结果为鲃鲂属间远缘杂交培育少肌间骨新品种提供了基础资料。

关键词: 鲃鲂F₁; 鲃鲂F₂; 肌间骨; 形态学; 远缘杂交

中图分类号: Q954.6 文献标识码: A 文章编号: 1000-3207(2016)02-0277-10

肌间骨(Intermuscular bone)又称肌间刺, 即日常生活中所说的“鱼刺”, 位于椎骨两侧肌间隔中的骨质小刺, 普遍存在于真骨鱼类中^[1, 2]。根据其附着的部位可将其分为三类: 一是连接于髓弓上的髓弓小骨(Epineural bone); 二是连接于腹肋或脉弓上的脉弓小骨(Epipleural bone); 三是连接于椎体上的椎体小骨(Epicentral bone)^[2-8]。Patterson和Johnson^[2, 7]等对125属真骨鱼类的代表种进行了系统的观察和分析, 其中描述了我国鲤科鱼类鲮属的一种。而国内对鱼类肌间骨的研究始于20世纪50年代, 早期在鱼类解剖专著有所涉及, 同时对鲫(*Carassius auratus* Linnaeus)、鲢(*Hypophthalmichthys molitrix* Richardson)、草鱼(*Ctenopharyngodon idellus* Valenciennes)和青海湖裸鲤(*Gymnocypris*

przewalskii Kessler)等进行了初步观察^[1, 3-5, 9-11]。近年来研究者更加重视对鱼类肌间骨的研究, 吕耀平等^[8, 12, 13]、董再杰等^[14]、柯中和等^[15]、万世明等^[16]分别对低等真骨鱼类、瓯江彩鲤(*Cyprinus carpio* var. *color* Li)、唇鲮(*Hemibarbus labeo* Pallas)、常见鲤科鱼类、鲢和团头鲂等的肌间骨的形态、数目和骨化过程进行形态学观察和比较分析; 徐晓锋等^[17]则通过人工诱导雌核发育筛选到了生长发育正常的无肌间骨草鱼突变体。

翘嘴鲃属鲤科、鲃亚科、鲃属, 团头鲂同属鲃亚科的鲂属, 二者均为我国重要的经济鱼类^[18, 19]。近年来对鲃鲂远缘杂交有过一些研究, 郑国栋等^[20]、Xiao等^[21]分别对团头鲂(♀)×翘嘴鲃(♂)杂交品系的遗传特征、生长差异和生殖力进行了研究,

收稿日期: 2015-07-17; 修订日期: 2015-12-19

基金项目: 浙江省农业新品种选育重大科技专项(2012C12907-7, 2012C12907-9)资助 [Supported by Major Science and Technology Specific Projects of Zhejiang Province (2012C12907-7, 2012C12907-9)]

作者简介: 蒋文枰(1983—), 男, 福建漳平人; 硕士, 助理研究员; 主要从事水产种质资源与新品种选育研究。

E-mail: jordanping23@gmail.com

通信作者: 顾志敏(1963—), 男, 浙江安吉人; 本科, 研究员; 主要从事水产种质资源与新品种选育研究。E-mail: guzhimin2006@163.com

钟泽洲^[22]、何周玲^[23]等则分别对翘嘴鲌及其亲本的肌间骨和肌肉营养成分进行了比较分析。本研究团队进行了翘嘴鲌(♀)和团头鲂(♂)的属间远缘杂交,获得了鲌鲂杂交F₁两性可育个体,后经自交又得到两性可育的鲌鲂F₂。初步试验表明,其杂交子代偏杂食性,体型优、生长快、抗逆强,表现出明显的杂种优势^[24, 25]。翘嘴鲌肉质鲜嫩,但肌间骨较多,这不仅影响了鲜活鱼的食用,也增加了精深加工的难度。为此,本研究以鲌鲂F₁、F₂新型杂交鱼及其父母本为研究对象,对其肌间骨的数目、形态和分布进行深入的比较分析,以期探究通过远缘杂交育种技术手段,对肌间骨较多的翘嘴鲌进行遗传改良的可能性,为下一步培育较少肌间骨的新型杂交品种具有重要意义。

1 材料与方法

1.1 实验材料

翘嘴鲌、团头鲂、鲌鲂F₁和F₂四种实验鱼均取自浙江省淡水水产研究所实验基地,原始亲本经多年繁育选留,翘嘴鲌来自浙江诸暨市,团头鲂来自浙江德清县。为遵循育种过程采用的原始亲本,本实验的翘嘴鲌均为雌性,而团头鲂全部为雄性,鲌鲂F₁、F₂则不区分性别,样本数均为10尾,4种鱼的规格和外形见图1和表1。

1.2 肌间骨的解剖和形态观察

在对实验鱼的外部形态特征进行常规测量之后,取医用纱布包裹鱼体,在不锈钢锅中蒸煮25—30min左右,冷却5min后除去纱布,并用镊子小心剥离鱼皮。肌间骨的形态分布和肌肉组织划分相互关联,以椎骨为界分背腹两部分,以腹腔后缘为界分前后两部分,划分为躯干部轴上肌、尾部轴上肌、躯干部轴下肌、尾部轴下肌4个区域^[14]。从左躯轴上开始,依次按照左躯轴上、左尾轴上、左躯轴下、左尾轴下的顺序,对鱼体进行解剖,小心剔除肌肉,取出肌间刺,并在摄影背景纸按鱼体中

的顺序位置依次排列,右侧类同。最后用 Canon EOS 5D Mark II单反相机对排列好的肌间骨进行拍照并进行图片处理。

2 结果

2.1 肌间骨数目的比较分析

由表2可知,翘嘴鲌的肌间骨数目最多,为134—139,平均为136.8根;团头鲂肌间骨数目最少,为121—129,平均为124.2根;鲌鲂F₁、F₂介于父母本之间,其中鲌鲂F₁肌间骨数目为129—134,平均为131.6根,鲌鲂F₂肌间骨数目为127—133,平均为130.1根。SPSS软件统计分析显示:翘嘴鲌与团头鲂的肌间骨数目差异显著($P < 0.05$);鲌鲂F₁、F₂与母本翘嘴鲌和父本团头鲂的肌间骨数目均差异显著($P < 0.05$);而鲌鲂F₁和F₂之间的肌间骨数目差异不显著($P > 0.05$)。

对每一肌节的平均肌间骨数统计结果表明,鲌

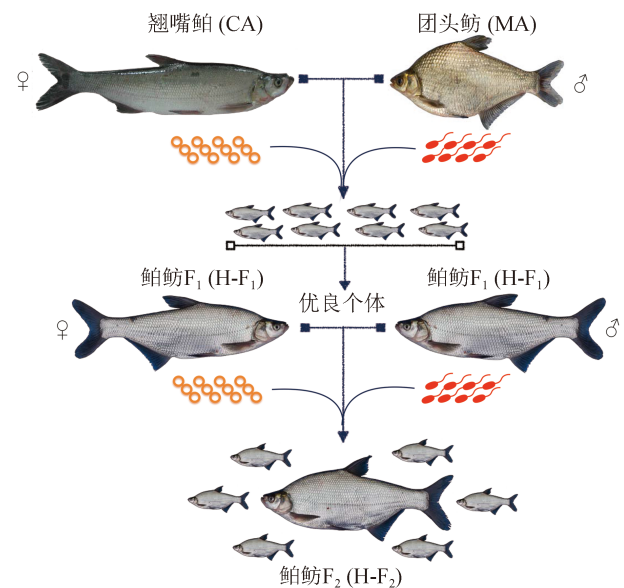


图1 鲌鲂F₁、F₂及其父母本的外形

Fig. 1 The morphology of H-F₁, H-F₂ and their parents

表1 鲌鲂F₁、F₂及其父母本的规格

Tab. 1 The size of H-F₁, H-F₂ and their parents

| 品种Species | 体重Weight (g) | | 体长Standard length (cm) | |
|-----------------------------------|---------------|---------------|------------------------|------------|
| | 范围Range | 平均值Average | 范围Range | 平均值Average |
| 翘嘴鲌CA | 1204.5—1715.3 | 1531.9±182.50 | 50.0—53.0 | 51.4±1.03 |
| 团头鲂MA | 366.2—1086.2 | 691.3±292.07 | 23.8—34.5 | 29.6±3.80 |
| 鲌鲂F ₁ H-F ₁ | 688.5—912.6 | 744.2±67.02 | 33.8—36.4 | 34.4±1.01 |
| 鲌鲂F ₂ H-F ₂ | 406.8—949.9 | 692.7±180.77 | 28.7—36.0 | 33.0±2.54 |

注: 数据以平均值±标准差和范围表示

Note: Data were expressed as Mean±SD and range

鲃F₁每一肌节所含肌间骨数目最多, 为0.8024; 鲃F₂最少, 为0.7744; 翘嘴鲃和团头鲃介于鲃F₁和F₂之间, 分别为0.7953和0.7763。通过SPSS软件统计分析显示, 鲃F₁与F₂、翘嘴鲃与团头鲃之间每一肌节所含肌间骨数差异显著($P<0.05$); 同时, 鲃F₁与父本团头鲃、鲃F₂与母本翘嘴鲃之间每一肌节所含肌间骨数差异显著($P<0.05$)。

2.2 肌间骨形态的比较分析

4种实验鱼肌间骨形态见图2, 各种形态肌间骨数目和占比见图3。

鲤科鱼类含有髓弓小骨和脉弓小骨, 不存在椎体小骨。结果表明, 4种鱼均含有髓弓小骨和脉弓小骨, 未发现椎体小骨。参照吕耀平等^[8]对其形态的7种类型的分类标准, 在所检测的样本中, 3尾翘嘴鲃的髓弓小骨含有全部7种类型肌间骨, 其余7个个体分别有“Y”形、两端两叉形、一端多叉形和树枝形等一种或几种类型肌间骨缺失, 其脉弓小骨则

全部缺失树枝形肌间骨, 但只缺失树枝形一种类型的个体有3尾, 其余均不同程度缺失2—3种类型的肌间骨, 其中一端多叉形和两端多叉形为最多; 团头鲃的髓弓小骨除1尾外, 其余均含有7种类型的肌间骨, 而其脉弓小骨均全部缺失树枝形肌间骨, 但只缺失树枝形一种类型的个体有4尾, 其余均不同程度缺失2—3种类型的肌间骨, 其中一端多叉形和两端多叉形为最多; 鲃F₁的髓弓小骨除4尾缺失“Y”型肌间骨之外, 其余均含有7种类型肌间骨, 而其脉弓小骨全部缺失树枝形肌间骨, 其中的4尾还同时缺失两端多叉形肌间骨; 鲃F₂的髓弓小骨7种类型肌间骨均含有, 而脉弓小骨全部缺失树枝形肌间骨, 其中的5尾还同时缺失一端多叉形和两端多叉形肌间骨。综上所述, 本研究的4种鱼均含有全部类型的7种形态肌间骨, 其数量除“Y”形和“两端两叉型”形外均介于父母本之间, 且同种鱼7种类型肌间骨数目差异较大。同时, 4种鱼脉弓小

表2 鲃F₁、F₂及其父母本的肌间骨数目

Tab. 2 The number of IBs of H-F₁, H-F₂ and their parents

| 品种 Species | 肌间骨数目 Number of IBs | | 平均肌间骨数/每一肌节 AN/ES | |
|----------------------------------|---------------------|-------------------------|-------------------|----------------------------|
| | 范围 Range | 平均值 Average | 范围 Range | 平均值 Average |
| 翘嘴鲃 CA | 134—139 | 136.8±1.48 ^a | 0.7791—0.8081 | 0.7953±0.0086 ^a |
| 团头鲃 MA | 121—129 | 124.2±2.78 ^c | 0.7500—0.8063 | 0.7763±0.0174 ^b |
| 鲃F ₁ H-F ₁ | 129—134 | 131.6±1.78 ^b | 0.7866—0.8171 | 0.8024±0.0108 ^a |
| 鲃F ₂ H-F ₂ | 127—134 | 130.1±2.56 ^b | 0.7560—0.7976 | 0.7744±0.0152 ^b |

注: 数据以平均值±标准误和范围表示; 不同字母表示差异显著($P<0.05$)

Note: Data were expressed as Mean±SE and range; The different letters within the same column indicate significant differences between groups ($P<0.05$). IBs, intermuscular bones. AN/ES, Average number of IBs each sarcomere

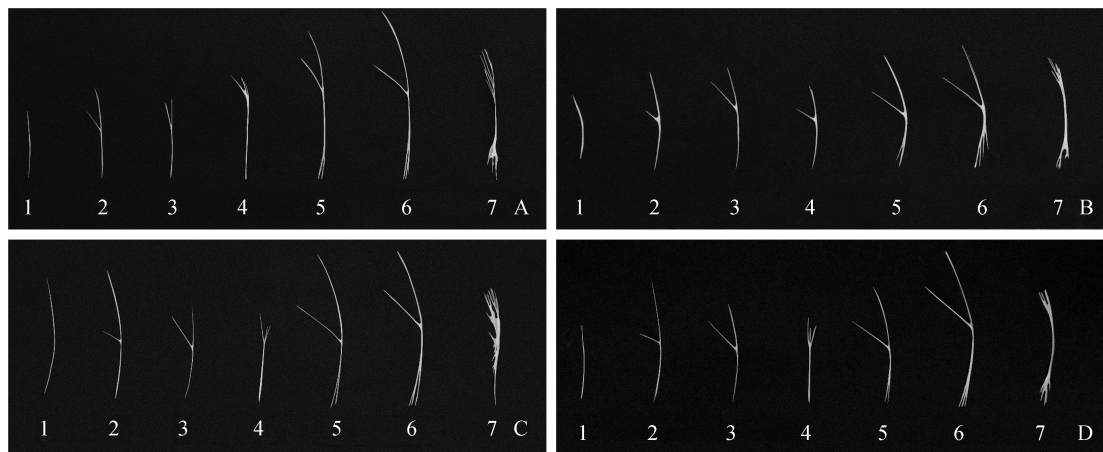


图2 鲃F₁、F₂及其父母本7种形态肌间骨的形态学观察

Fig. 2 The morphology of the 7 types of intermuscular bone of H-F₁, H-F₂ and their parents

A. 翘嘴红鲃; B. 团头鲃; C. 鲃F₁; D. 鲃F₂; 1. “I”形; 2. “T”形; 3. “Y”形; 4. 一端多叉形; 5. 两端两分叉形; 6. 两端多叉形; 7. 树枝形
A. *C. alburnus*; B. *M. amblycephala*; C. H-F₁; D. H-F₂; 1. I type (not-fork type); 2. T type (one-end-unequal-bi-fork type); 3. Y type (one-end-equal-bi-fork type); 4. one-end-multi-fork type; 5. two-end-bi-fork type; 6. two-end-multi-fork type; 7. tree-branch type

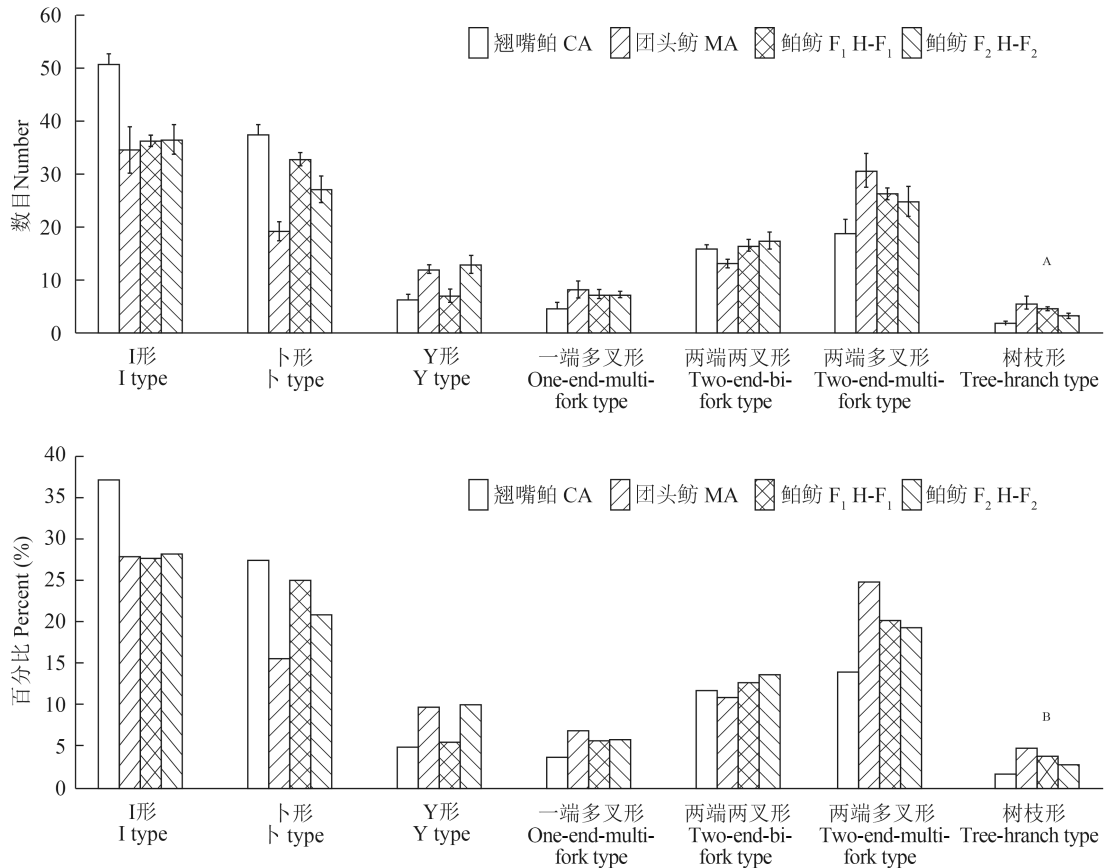


图3 鲃鲂 F_1 、 F_2 及其父母本7种形态肌间骨数目(A)和占比(B)

Fig. 3 The number (A) and proportion (B) of 7 types of intermuscular bones in H- F_1 , H- F_2 and their parents

骨均较髓弓小骨简单,且脉弓小骨大部分为“T”形、“卜”形、“Y”形三种简单形态的肌间骨,占脉弓小骨总数均超过70%。

本研究进一步提出将肌间骨的7种形态归纳为简单型(“T”形、“卜”形和“Y”形)、中间型(一端多叉形和两端两分叉形)和复杂型(两端多叉形和树枝形)三大类型。结果表明,鲃鲂 F_1 、 F_2 简单型和复杂型肌间骨数目和占比介于母本翘嘴鲌和父本团头鲂之间,中间型均高于父母本;而鲃鲂 F_2 与 F_1 相比,简单型和中间型肌间骨占比呈小幅上升,而复杂型肌间骨则呈小幅的下降(图4)。SPSS统计分析表明,鲃鲂 F_1 、 F_2 之间简单型肌间骨差异不显著,而均与父母本差异显著($P < 0.05$);4种鱼的中间型肌间骨差异均不显著;鲃鲂 F_1 的复杂型肌间骨与翘嘴鲌差异显著($P < 0.05$),而鲃鲂 F_2 与 F_1 、父母本差异均不显著。

2.3 肌间骨在鱼体不同部位的分布

4种鱼肌间骨在鱼体的分布情况见图5—8。由图可知,4种实验鱼肌间骨在鱼体的躯干部轴上、躯干部轴下、尾部轴上和尾部轴下均有分布,但其形态

和数目各异;肌间骨在鱼体的排列形式遵循从复杂到简单的顺序,较为复杂的一端斜向前方,由前向后有序地埋藏于大侧肌的各个肌节之间。

4种实验鱼左右两侧肌间骨数目不完全相等,但总体上数目较为接近,与父母本相比,鲃鲂 F_1 和 F_2 左右两侧肌间骨数目则更为接近;左右两侧肌间骨的形态不完全对称,但是大致趋于一致;不同部位的肌间骨数目也有差异,躯干部轴上肌的肌间骨数目最多,而躯干部轴下肌的肌间骨最少,主要分布在靠近腹腔后缘与尾部过渡的区域,尾部轴上和轴下则较为接近,鲃鲂 F_1 和 F_2 躯体两侧轴上/轴下肌间骨均较翘嘴鲌有所减少,而尾部两侧轴上/轴下肌有所增加,即鲃鲂杂交鱼的肌间骨更集中于尾部,同时,鲃鲂 F_2 与 F_1 相比躯体轴下肌的肌间骨则进一步有所减少,详见表3和图9。

3 讨论

鲃鲂杂交鱼呈现出肌间骨持续减少趋势。翘嘴鲌为凶猛肉食性鱼类,具有生长快速、肉质细嫩、体形优美等优点,但存在着饲料成本高、鳞片

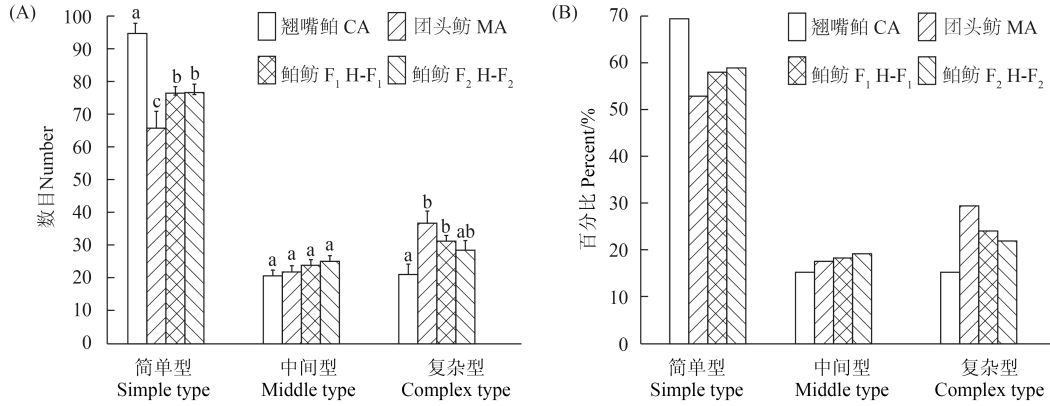


图 4 鲃鲂F₁、F₂及其父母本3种类型肌间骨数目(A)和占比(B)

Fig. 4 The number (A) and proportion (B) of 3 types of intermuscular bones in H-F₁, H-F₂ and their parents
不同字母表示差异显著(P<0.05)

The different letters indicate significant differences between groups (P<0.05)

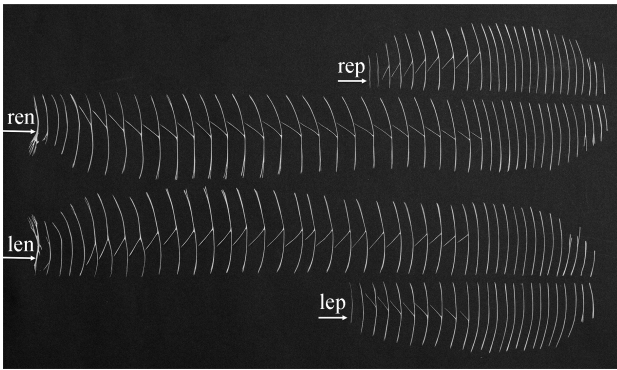


图 5 翘嘴鲃肌间骨的形态学观察

Fig. 5 Intermuscular bone morphology of *C. alburnus*

len. 左侧髓弓小骨; lep. 左侧脉弓小骨; ren. 右侧髓弓小骨; rep. 右侧脉弓小骨; 下同

len. left epineural bones; ren. right epineural bones; lep. left epi-pleural bones; rep. right epi-pleural bones; the same applies below

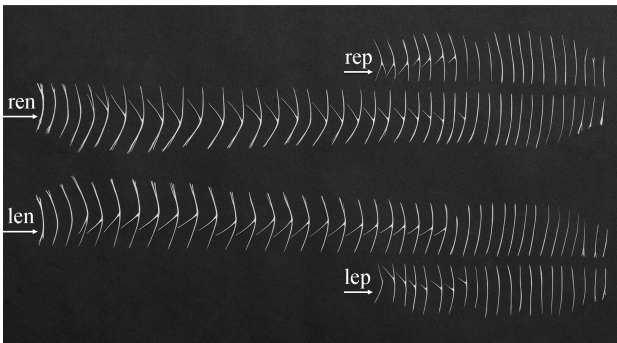


图 6 团头鲂肌间骨的形态学观察

Fig. 6 Intermuscular bone morphology of *M. amblycephala*

细小易脱落而不耐操作等诸多不足; 而团头鲂为草食性鱼类, 具有饲料成本低、鳞片大不易脱落而耐

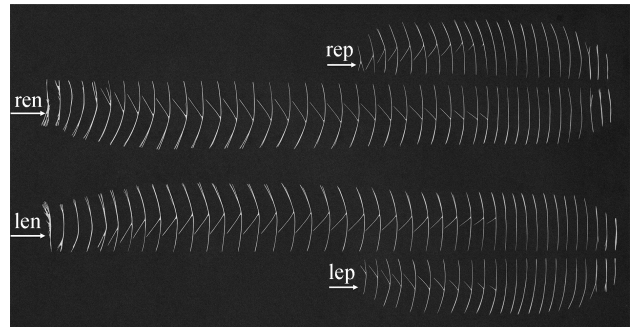


图 7 鲃鲂F₁肌间骨的形态学观察

Fig. 7 Intermuscular bone morphology of H-F₁

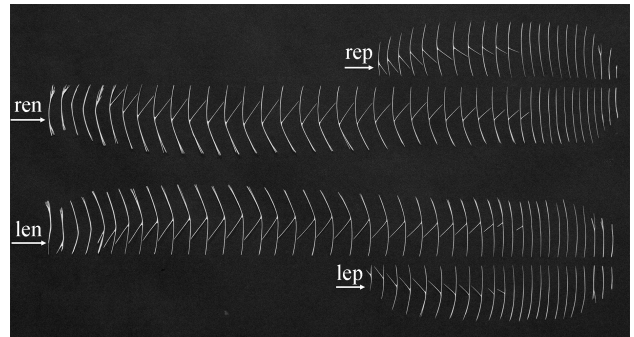


图 8 鲃鲂F₂肌间骨的形态学观察

Fig. 8 Intermuscular bone morphology of H-F₂

操作等优点。因属间杂交可以把不同种、属的特征、特性结合起来, 使杂交后代的表现型和基因型都发生改变, 突破种属界限, 扩大遗传变异, 从而创造出更符合人类经济效益的新类型或新物种^[24]。我们通过鲃鲂属间的远缘杂交, 获得了具有体形优(趋纺锤形, 体型更加美观, 游泳能力增强)、生长快(产量较翘嘴鲃增加30%以上)、食性广(摄食广, 苗

表 3 鲃鲂F₁、F₂及其父母本各部位不同形态类型肌间骨数目(仅统计鱼体左侧)
Tab. 3 The number of various types of IBs in the left side of H-F₁, H-F₂ and their parents

| 种类Species | 分布位置Location | 各种形态类型肌间骨的数目Amounts of various type of IB | | | | | | | 肌间骨总数Amount of IB |
|-----------------------------------|--------------|---|----------------|----------------|---|-----------------------------------|---|-----------------------------|-------------------|
| | | “T”形 I type | “卜”形 卜 type | “Y”形 Y type | 一端多叉形 One-end- multi-fork type | 两端两叉形 Two-end-bi- fork type | 两端多叉形 Two-end- multi-fork type | 树枝形 Tree- branch type | |
| 翘嘴鲃CA | 左躯轴上LTOA | 0.9 | 9 | 0.5 | 1.5 | 3.2 | 9.3 | 1 | 25.4 |
| | 左尾轴上LTHS | 11.8 | 4.3 | 0.6 | 0.5 | 0.7 | — | — | 17.9 |
| | 髓弓小骨EN | 12.7 | 13.3 | 1.1 | 2 | 3.9 | 9.3 | 1 | 43.3 |
| | 左躯轴下LTUA | 0.7 | 3.3 | 0.7 | 0.1 | 3.4 | 0.6 | — | 8.8 |
| | 左尾轴下LTHU | 11.1 | 3 | 1.1 | 0.4 | 0.2 | 0.1 | — | 15.9 |
| | 脉弓小骨EP | 11.8 | 6.3 | 1.8 | 0.5 | 3.6 | 0.7 | — | 24.7 |
| 团头鲂MA | 左躯轴上LTOA | 0.4 | 0.9 | 0.7 | 0.9 | 2.3 | 13 | 3 | 21.2 |
| | 左尾轴上LTHS | 9.2 | 4.1 | 1.6 | 1.7 | 1.8 | 1.1 | — | 19.5 |
| | 髓弓小骨EN | 9.6 | 5 | 2.3 | 2.6 | 4.1 | 14.1 | 3 | 40.7 |
| | 左躯轴下LTUA | 0.9 | 0.5 | 1.2 | 0.1 | 0.1 | 0.3 | — | 3.1 |
| | 左尾轴下LTHU | 7.4 | 4.2 | 1.6 | 1.4 | 2.2 | 1.4 | — | 18.2 |
| | 脉弓小骨EP | 8.3 | 4.7 | 2.8 | 1.5 | 2.3 | 1.7 | — | 21.3 |
| 鲃鲂F ₁ H-F ₁ | 左躯轴上LTOA | — | 4.3 | 0.5 | 1 | 4 | 11.8 | 2.3 | 23.9 |
| | 左尾轴上LTHS | 8.8 | 6.6 | 0.6 | 0.8 | 1.3 | 0.4 | — | 18.5 |
| | 髓弓小骨EN | 8.8 | 10.9 | 1.1 | 1.8 | 5.3 | 12.2 | 2.3 | 42.4 |
| | 左躯轴下LTUA | 0.3 | 2.9 | 1.6 | 0.1 | 1.6 | — | — | 6.5 |
| | 左尾轴下LTHU | 8.5 | 3.7 | 0.4 | 1.9 | 1.7 | 0.6 | — | 16.8 |
| | 脉弓小骨EP | 8.8 | 6.6 | 2 | 2 | 3.3 | 0.6 | — | 23.3 |
| 鲃鲂F ₂ H-F ₂ | 左躯轴上LTOA | 0.5 | 2.9 | 1.6 | 1.1 | 5.2 | 11 | 1.7 | 24 |
| | 左尾轴上LTHS | 9.2 | 4.5 | 1.2 | 1.5 | 1.5 | 0.7 | — | 18.6 |
| | 髓弓小骨EN | 9.7 | 7.4 | 2.8 | 2.6 | 6.7 | 11.7 | 1.7 | 42.6 |
| | 左躯轴下LTUA | 0.2 | 1.8 | 1.6 | — | 1.8 | 0.2 | — | 5.6 |
| | 左尾轴下LTHU | 7.9 | 4.7 | 1.9 | 0.9 | 1 | 0.5 | — | 16.9 |
| | 脉弓小骨EP | 8.1 | 6.5 | 3.5 | 0.9 | 2.8 | 0.7 | — | 22.5 |

注：“—”表示不存在该类型肌间骨

Note: “—” indicates no intermuscular bone.; LTOA, left trunk along axis; LTHS, left tail hindquarters shaft; EN, epineural bone; LTUA, left trunk under axis; LTHU, left tail hindquarters under shaft; EP, epipleural bone

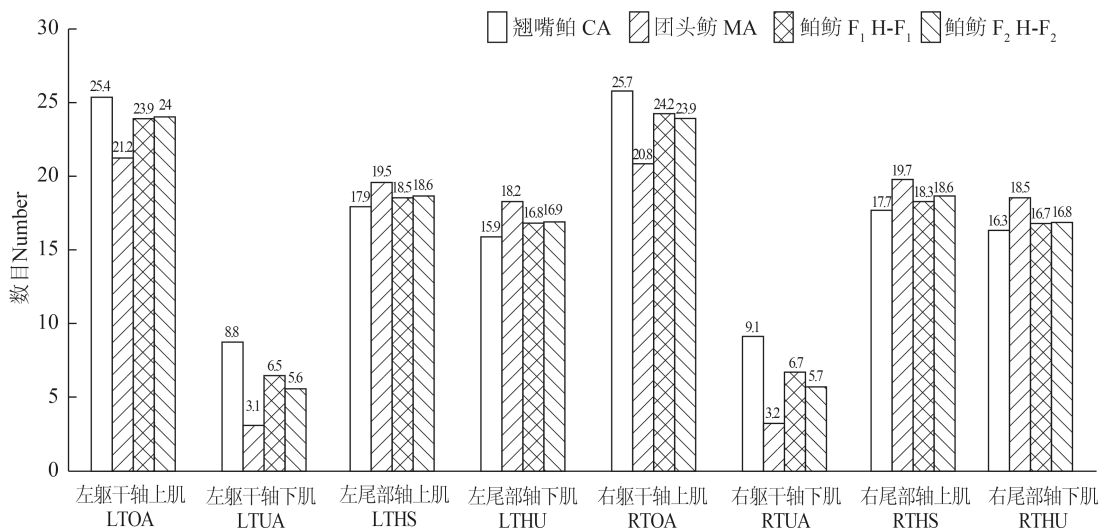


图 9 鲃鲂F₁、F₂及其父母本不同部位肌间骨的分布

Fig. 9 Distribution of intermuscular bones in H-F₁, H-F₂ and their parents in different parts

LTOA, left trunk along axis; LTHS, left tail hindquarters shaft; LTUA, left trunk under axis; LTHU, left tail hindquarters under shaft; RTOA, right trunk along axis; RTHS, right tail hindquarters shaft; RTUA, right trunk under axis; RTHU, right tail hindquarters under shaft

种更易驯化, 膨化料和沉性料均可摄食)、抗逆强(鳞片大不易脱落, 耐操作能力增强)等优良特性的新型杂交鱼。本研究结果进一步表明, 鲃属间远缘杂交获得的鲃F₁和F₂在肌间骨总数、复杂型肌间骨数目和躯体轴下肌肌间骨数目均较母本翘嘴鲃有所减少, 同时鲃F₂较F₁还具有一个下降的趋势, 而鲃F₂则更进一步在每一肌节的平均肌间骨数上比父母本和鲃F₁均有所减少, 表现出一种肌间骨持续减少、有利于提高食用品质和精深加工的优势, 兼具体形优、生长快、食性广、抗逆强等集合双亲优良特性于一身的新型杂交鱼, 为培育无肌间骨或少肌间骨的选育提供了一个新的遗传改良方法。

4种鱼含有全部7种形态的肌间骨, 且均为鲤科鱼类的常见类型。蒋燕等^[26]发现从海鲢总目开始出现椎体小骨, 到鲢形总目明显减少, 到了骨鲮总目的鲤形目、脂鲤目和鲴形目, 均未发现椎体小骨, 本研究4种鱼均不具有椎体小骨印证了该结果。而与董再杰等^[14]的认为鲤科鱼类的几种鱼都含有全部三类肌间骨的研究结果不一致。鱼类的肌间骨形态表现出多样性^[27], 而有关肌间骨的形态分类, 最早由孟庆闻等^[9]将鲢的肌间骨归纳为“T”形(前后端无大的分叉而略有分支)、“卜”形(两端稍分叉)、“Y”形和树枝形(粗短且两端分支颇多)4种。董再杰等^[14]认为肌间骨分为“T”形和“Y”形, 其余均是在这两种类型的基础上分化形成的。而吕耀平等^[8]则根据其复杂程度, 将其系统地归纳为“T”形、“卜”形、“Y”形、一端多叉形、两端两分叉形、两端多叉形和树枝形7种类型。本文采用吕耀平等^[8]的分类方法对4种鱼的肌间骨进行形态统计, 分析显示4种鱼均含有全部7种类型肌间骨, 但种内个体间所含肌间骨类型和数目并不完全一致, 或多或少存在一种或几种肌间骨的缺失。另外, 吕耀平等^[8]认为低等真骨鱼类髓弓小骨的演化表现为两个途径: ①“T”形—“卜”形—“Y”形—一端多叉形; ②“T”形—“卜”形—“Y”形—两端两叉形—两端多叉形—树枝形。且在鲢、鳙(*Hypophthalmichthys nobilis* Richardson)、翘嘴鲃和草鱼中存在两端两叉型而没有一端多叉型, 表明第2种演化方向有更大的可能性。而本研究4种鱼髓弓小骨存在一端多叉形肌间骨, 这将为低等真骨鱼类的肌间骨演化途径提供新的证据和补充; 同时, 本研究的4种鱼“卜”形肌间骨比例均超过了15%, 可认定为鲤科鱼类的一种常见的肌间骨类型, 与吕耀平等^[8]认为的“卜”形肌间骨在鲤科鱼类很少出现, 在演化进程中是一种过渡类型的观点不一致。

鲃F₂躯体轴下肌肌间骨的进一步减少, 可能与鲃F₂体型更为接近鲃型有关。本研究4种鱼肌间骨在鱼体的分布遵循由复杂到简单的排列形式, 左右两侧肌间骨的数目不完全相等, 形态也不完全对称分布, 但基本趋向于一致, 由此可见, 鱼类的肌间骨分布并不像椎骨和肋骨那样有规律。同时, 本研究发现, 鲃F₁和F₂躯体两侧轴上/轴下肌肌间骨均较翘嘴鲃有所减少, 而鲃F₂与F₁相比躯体轴下肌肌间骨则进一步减少。为此, 我们对鲃F₁和F₂进行了行形态学测量, 分析发现鲃F₁的体长/体高平均为3.28, 而鲃F₂则为3.09, 更偏向于团头鲃体型(鲃型), 因此, 鲃F₂躯体轴下肌肌间骨的进一步减少, 可能与鲃F₂体型更为接近鲃型有关。

吕耀平等^[8]提出鱼类的肌间刺可能是一种已经没有实际功能的进化痕迹器官, 马良骁等^[28]认为由于高等真骨鱼类并无肌间刺, 所以鱼类有无肌间刺对其本身生命活动无影响有极大的可能性, 而万世明等^[16]认为肌间骨形成之前抑制其骨化出现, 理论上不会对鱼体主要骨骼的分化发育与生长产生影响, 徐晓锋等^[17]则进一步证明了草鱼肌间刺的发育和骨化有不同于脊椎骨和附肢骨的发育遗传调控机制, 其并不是草鱼支撑和运动所必需的结构, 通过现代生物技术可以人工培育淡水主养鱼类的无肌间刺品种。而随着斑马鱼(*Danio rerio* Hamilton)^[29]、鲤^[30]等有肌间刺鱼类和大西洋鲑(*Salmo salar* Linnaeus)、青鳉(*Oryzias latipes* Temminck & Schlegel)^[31]、尼罗罗非鱼(*Oreochromis niloticus* Linnaeus)、菊黄东方鲀(*Takifugu flavidus* Li, Wang et Wang)^[32]、半滑舌鳎(*Cynoglossus semilaevis* Gunther)^[33]等无肌间刺鱼类相继完成了全基因组测序, 以及基因沉默、基因敲除和荧光蛋白技术^[34-37]在斑马鱼上的成功运用, 预示着水产动物遗传改良的分子设计育种的时代已经到来, 这对进一步探究肌间骨形成的分子调控机制打下坚实的基础。未来可以尝试采用传统杂交选育结合现代生物技术等方法研究培育出肌间刺更少、食用品质更高的新品种。

致谢:

感谢浙江省淡水水产研究所曹铮老师在肌间骨图片拍摄, 李飞、陈雪峰助理研究员对数据分析提供的帮助。

参考文献:

- [1] Deng Z Z. On the study of the skeleton of *Carassius auratus* L. (in Chinese) [J]. *Acta Zoologica Sinica*, 1959,

- 11(2): 236—252 [邓之真. 鲫鱼骨骼的研究. 动物学报, 1959, 11(2): 236—252]
- [2] Patterson C, Johnson G D, The intermuscular bones and ligaments of teleostean fishes [J]. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 1995, 559: 1—85
- [3] Meng Q W, Su J X, Li W R. Comparative Anatomy of Fish [M]. Beijing: Science Press. 1987, 102—103 [孟庆闻, 苏锦祥, 李婉瑞. 鱼类解剖学. 北京: 科学出版社. 1987, 102—103]
- [4] Li S Z, Wang H M. The China Pleuronectiformes fish bone research II. Vertebrae, ribs, ribs and muscle phrenic bone spurs [J]. *Acta Zoologica Sinica*, 1987, 33(3): 267—276 [李思忠, 王惠民. 中国鲽形目鱼类骨骼的研究 II. 脊椎骨、肋骨、上肋骨及肌膈骨刺. 动物学报, 1987, 33(3): 267—276]
- [5] Gao W J. Research on morphology and distribution of intermuscular bone (*Os. intermusculare*) in grass carp [J]. *Journal Publishing Department of Agricultural University of Hebei*, 1984, 7(4): 178—184 [高维竞. 草鱼的肌间骨 (*Os. intermusculare*) 形态及其分布的研究. 河北农业大学学报, 1984, 7(4): 178—184]
- [6] Gemballa S, Britz R. Homology of intermuscular bones in acanthomorph fishes [J]. *American Museum Novitates*, 1998, 3241: 1—25
- [7] Johnson G D, Patterson C. The intermuscular system of acanthomorph fish: a Commentary [J]. *American Museum Novitates*, 2001, 3312: 1—24
- [8] Lü Y P, Bao B L, Jiang Y, et al. Comparative analysis of intermuscular bones in lower teleosts [J]. *Journal of Fisheries of China*, 2007, 31(5): 661—668 [吕耀平, 鲍宝龙, 蒋燕, 等. 低等真骨鱼类肌间骨的比较分析. 水产学报, 2007, 31(5): 661—668]
- [9] Meng Q W, Su J X. System Anatomy of Silver Carp [M]. Beijing: Science Press. 1960, 44—46 [孟庆闻, 苏锦祥. 白鲢的系统解剖. 北京: 科学出版社. 1960, 44—46]
- [10] Cong S P, Xu J, Li J K. Preliminary study on *Os. Intermusculares* of *Gymnocypris przewalskii przewalskii* [J]. *Journal of Northwest Normal University (Natural Science Edition)*, 1982, 2: 80—83 [丛淑品, 徐剑, 李家坤. 青海湖裸鲤肌间骨 (*Os. intermusculare*) 的初步观察. 西北师范大学学报 (自然科学版), 1982, 2: 80—83]
- [11] Bing Z. The observation of side muscle compartment spicules in young carp [J]. *Acta Zoologica Sinica*, 1962, 14(2): 175—178 [秉志. 幼鲤大侧肌膈骨针的观察. 动物学报, 1962, 14(2): 175—178]
- [12] Lü Y P, Chen J, Bao B L, et al. The ossificational process of the intermuscular bones in *Hemibarbus labeo* [J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2012, 21(4): 549—553 [吕耀平, 陈洁, 鲍宝龙, 等. 唇鲮肌间小骨的骨化过程. 上海海洋大学学报, 2012, 21(4): 549—553]
- [13] Lü Y P, Zhou C C, Yang L M, et al. Ossification pattern of the intermuscular bone in *Cyprinus carpio var. color* [J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2014, 23(1): 58—63 [吕耀平, 周晨晨, 杨丽美, 等. 瓯江彩鲤肌间小骨的骨化模式. 上海海洋大学学报, 2014, 23(1): 58—63]
- [14] Dong Z J, Huang D Z, Li L J, et al. Preliminary study on intermuscular bones of several cultured cyprinids [J]. *Journal of Shanghai Fisheries University*, 2006, 15(4): 425—429 [董在杰, 黄代中, 李丽娟, 等. 几种常见鲤科养殖鱼类肌间骨的初步研究. 上海水产大学学报, 2006, 15(4): 425—429]
- [15] Ke Z H, Zhang W, Jiang Y, et al. Developmental morphology of the intermuscular bone in *Hypophthalmichthys molitrix* [J]. *Chinese Journal of Zoology*, 2008, 43(6): 88—96 [柯中和, 张炜, 蒋燕, 等. 鲢肌间小骨发育的形态学观察. 动物学杂志, 2008, 43(6): 88—96]
- [16] Wan S M, Yi S K, Zhong J, et al. Developmental and morphological observation of intermuscular bones in *Megalobrama amblycephala* [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2014, 38(6): 1143—1151 [万世明, 易少奎, 仲嘉, 等. 团头鲂肌间骨发育的形态学观察. 水生生物学报, 2014, 38(6): 1143—1151]
- [17] Xu X F, Zheng J B, Qian Y Q, et al. Normally grown and developed intermuscular bone-deficient mutant in grass carp, *Ctenopharyngodon idellus* [J]. *Chinese Science Bulletin*, 2015, 60(1): 52—57 [徐晓锋, 郑建波, 钱叶青, 等. 生长发育正常的无肌间刺草鱼突变体. 科学通报, 2015, 60(1): 52—57]
- [18] Hu T J, Zhou Z M, Zhang W M, et al. Biological characteristics and artificial breeding technique for *Culter alburnus* [J]. *Reservoir Fisheries*, 2003, 23(1): 20—21 [胡廷尖, 周志明, 章文敏, 等. 翘嘴红鲌的生物学特性及繁育技术. 水利渔业, 2003, 23(1): 20—21]
- [19] Gao Z X, Wang W M, Jiang E M, et al. Research advances on germplasm resources and genetic improvement of blunt snout bream (*Megalobrama amblycephala*) [J]. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 2014, 33(3): 138—144 [高泽霞, 王卫民, 蒋恩明, 等. 团头鲂种质资源及遗传改良研究进展. 华中农业大学学报, 2014, 33(3): 138—144]
- [20] Zheng G D, Zhang Q Q, Li F G, et al. Genetic characteristics and growth performance of different *Megalobrama amblycephala* (♀) × *Erythroculter ilishaeformis* (♂) hybrids [J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2015, 22(3): 402—409 [郑国栋, 张倩倩, 李福贵, 等. 团头鲂(♀)×翘嘴鲌(♂)杂交后代的遗传特征及生长差异. 中国水产科学, 2015, 22(3): 402—409]
- [21] Xiao J, Kang X W, Xie L H, et al. The fertility of the hybrid lineage derived from female *Megalobrama ambly-*

- cephala* × male *Culter alburnus* [J]. *Animal Reproduction Science*, 2014, **151**(1—2): 61—70
- [22] Zhong Z Z. Comparative Analysis of Intermuscular Bones in Hybrid of (Blunt Snout Bream×Topmouth Culter) (♀) × Blunt Snout Bream (♂) and Its Parents [D]. Thesis for Master of Science. Hunan Normal University, Hunan. 2014 [钟泽洲. 翘嘴鲮及其亲本肌间骨的比较分析. 硕士学位论文, 湖南师范大学, 湖南. 2014]
- [23] He Z L, Liu S J, Xiao J, *et al.* Muscle nutrients of back-cross progeny of female diploid F₁ hybrid (blunt snout bream × topmouth culter) × male blunt snout bream and its parents [J]. *Journal of Fisheries of China*, 2014, **38**(10): 1786—1792 [何周玲, 刘少军, 肖军, 等. 翘嘴鲮及其亲本肌肉营养成分分析. 水产学报, 2014, **38**(10): 1786—1792]
- [24] Gu Z M, Jia Y Y, Ye J Y, *et al.* Studies on morphological characteristics and genetic analysis of the hybrid F₁, *Erythroculter ilishaeformis* (♀)×*Megalobrama amblycephala* (♂) [J]. *Journal of Fisheries of China*, 2008, **32**(4): 533—544 [顾志敏, 贾永义, 叶金云, 等. 翘嘴红鲮(♀)×团头鲂(♂)杂种F₁的形态特征及遗传分析. 水产学报, 2008, **32**(4): 533—544]
- [25] Jia Y Y, Gu Z M, Ye J Y, *et al.* Analysis on genetic variations of *Erythroculter ilishaeformis* (♀)×*Megalobrama amblycephala* (♂) Hybrids F₁ by SRAP markers [J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2011, **20**(2): 198—203 [贾永义, 顾志敏, 叶金云, 等. 翘嘴红鲮(♀)×团头鲂(♂)杂种F₁的SRAP标记分析. 上海海洋大学学报, 2011, **20**(2): 198—203]
- [26] Jiang Y, Yang L L, Bao B L. The epicentrals in several lower teleosts [J]. *Journal of Shanghai Fisheries University*, 2008, **17**(4): 493—496 [蒋燕, 杨琳琳, 鲍宝龙. 几种低等真骨鱼类的椎体小骨. 上海水产大学学报, 2008, **17**(4): 493—496]
- [27] Karsenty G, Wagner E F. Reaching a genetic and molecular understanding of skeletal development [J]. *Developmental Cell*, 2002, **2**(4): 389—406
- [28] Ma L R, Dong Z J, Su S Y, *et al.* The research progress on intermuscular bones of teleosts [J]. *Jiangsu Agricultural Science*, 2012, **40**(4): 234—235 [马良骁, 董在杰, 苏胜彦, 等. 鱼类肌间刺的研究进展. 江苏农业科学, 2012, **40**(4): 234—235]
- [29] Howe K, Clark M D, Torroja C F, *et al.* The zebrafish reference genome sequence and its relationship to the human genome [J]. *Nature*, 2013, **496**(7446): 498—503
- [30] Xu P, Zhang X, Wang X, *et al.* Genome sequence and genetic diversity of the common carp, *Cyprinus carpio* [J]. *Nature Genetics*, 2014, **46**(11): 1212—1219
- [31] Kasahara M, Naruse K, Sasaki S, *et al.* The medaka draft genome and insights into vertebrate genome evolution [J]. *Nature*, 2007, **447** (7145): 714—719
- [32] Gao Y, Gao Q, Zhang H, *et al.* Draft sequencing and analysis of the genome of pufferfish *Takifugu flavidus* [J]. *DNA Research*, 2014, **21**(6): 627—637
- [33] Chen S, Zhang G, Shao C, *et al.* Whole-genome sequence of a flatfish provides insights into ZW sex chromosome evolution and adaptation to a benthic lifestyle [J]. *Nature Genetics*, 2014, **46**(3): 253—260
- [34] Han L Q, Li S J, Yu L Y, *et al.* The application of RNA interference in fishes [J]. *South China Fish Science*, 2009, **5**(3): 67—73 [韩林强, 李胜杰, 于凌云, 等. RNA干扰技术在鱼类中的研究进展. 南方水产科学, 2009, **5**(3): 67—73]
- [35] Duan C M, Ding J, Peter J, *et al.* A zebrafish view of the insulin-like growth factor (IGF) signaling pathway [J]. *Acta Zoologica Sinica*, 2003, **49**(4): 421—431
- [36] Teng P, Cao Y, Wang W X, *et al.* The *shh* promoter of zebrafish directs the expression of GFP in notochord [J]. *Acta Genetica Sinica*, 2004, **31**(1): 39—42 [滕鹏, 曹莹, 王为先, 等. 斑马鱼shh启动子指导绿色荧光蛋白基因在脊索中的表达. 遗传学报, 2004, **31**(1): 39—42]
- [37] Chen H, Yang J, Wang Y X, *et al.* Development of a transgenic zebrafish in which the expression of EGFP is driven by vtg1 promoter [J]. *Progress in Biochemistry and Biophysics*, 2006, **33**(10): 965—970 [陈浩, 杨健, 王跃祥, 等. 卵黄蛋白原1(vtg1)启动子调控绿色荧光蛋白表达的转基因斑马鱼的构建. 生物化学与生物物理进展, 2006, **33**(10): 965—970]

COMPARATIVE ANALYSIS OF INTERMUSCULAR BONES IN HYBRID F₁, F₂ OF (*C. ALBURNUS*) (♀) × (*M. AMBLYCEPHALA*) (♂) AND ITS PARENTS

JIANG Wen-Ping¹, JIA Yong-Yi¹, LIU Shi-Li¹, Li Qian¹, LI-Ting² and GU Zhi-Min¹

(1. Agriculture Ministry Key Laboratory of Healthy Freshwater Aquaculture, Key Laboratory of Freshwater Aquatic Animal Genetic and Breeding of Zhejiang Province, Zhejiang Institute of Freshwater Fisheries, Huzhou 313001, China; 2. The Center for Applied Aquatic Genomics, Chinese Academy of Fishes Sciences, Beijing 100141, China)

Abstract: To study the intermuscular bone (IB) of the new hybrid strain of (female *C. alburnus*) × (male *M. amblycephala*), we analyzed the number, morphology, and distribution of IB in four fishes including topmouth culter (*C. alburnus*) (Abbr.CA), blunt nose bream (*M. amblycephala*) (Abbr.MA), F₁ hybrid of female *C. alburnus* × (male *M. amblycephala*) (Abbr.H-F₁) and self-crossing of F₁ hybrid of (female *C. alburnus*) × (male *M. amblycephala*) (Abbr.H-F₂). The results indicated that CA had the largest number of IBs ranged from 134 to 139 ($\bar{X}=136.8$), and the MA has the fewest number of IB ranged from 121 to 129 ($\bar{X}=124.2$), and the number of IBs in H-F₁ and F₂ were at the middle level, which were ranged from 129 to 134 ($\bar{X}=131.6$) and 127 to 134 ($\bar{X}=130.1$), respectively. The average number of IBs in H-F₁, F₂ and CA, MA was significant difference ($P<0.05$). The average number of IBs were 0.8024 (H-F₁), 0.7953 (CA), 0.7763 (MA) and 0.7744 (H-F₂). There are seven shape categories of the IBs, including non-forked (I), one-end-unequal-bi-fork (卜), one-end-equal-bi-fork (Y), one-end-multi-fork, two-end-bi-fork, two-end-multi-fork and tree-branch types. The number of epineural bone was bigger and more complex than epipleural bone. The number and shape of IB were similar but not equal between the left and right sides of the body. The morphology of IBs in the anterior was more complexed than that in the posterior of the body. Compared with the maternal, all the four strains significantly reduced the total number of IBs, the average number of IBs in each sarcomere and the trunk under the axis muscle, which greatly improved the eating quality of the fish. These results imply that intergeneric hybridization of CA and MA would gain new strains with fewer IBs, high eating quality and graceful form.

Key words: Hybrid F₁; Hybrid F₂; Intermuscular bone; Morphology; Distant Hybridization