

## 条石鲷雌雄鱼核型及 C-带的比较分析

徐冬冬<sup>1,2</sup> 尤锋<sup>2</sup> 楼宝<sup>1</sup> 耿智<sup>1</sup> 李军<sup>2</sup> 肖志忠<sup>2</sup> 辛俭<sup>1</sup>

(1. 浙江省海洋水产研究所, 浙江省海水增殖重点实验室, 舟山 316100; 2. 中国科学院海洋研究所, 青岛 266071)

### COMPARATIVE ANALYSIS OF KARYOTYPE AND C-BANDING IN FEMALE AND MALE *Oplegnathus fasciatus*

XU Dong-Dong<sup>1,2</sup>, YOU Feng<sup>2</sup>, LOU Bao<sup>1</sup>, GENG Zhi<sup>1</sup>, LI Jun<sup>2</sup>, XIAO Zhi-Zhong<sup>2</sup> and XIN Jian<sup>1</sup>

(1. Key Lab of Mariculture and Enhancement, Marine Fishery Institute of Zhejiang Province, Zhoushan 316100, China;  
2. Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China)

关键词: 条石鲷; 核型; C-带; 性染色体

Key words: *Oplegnathus fasciatus*; Karyotype; C-banding; Sex chromosome

中图分类号: Q343.2<sup>+</sup>2 文献标识码: A 文章编号: 1000-3207(2012)03-0552-06

染色体核型和带型分析是鱼类细胞遗传学研究的重要内容之一, 不仅对认识鱼类的分类系统、进化关系及染色体演化过程具有重要意义, 还可为鱼类遗传育种提供细胞遗传学依据。我国从 20 世纪 70 年代开始开展鱼类细胞遗传学方面的研究, 到目前为止, 有关鱼类染色体核型已有很多报道。在海水鱼类中, 据不完全统计, 至 2006 年, 国内已经进行染色体研究的种类有 67 种, 分别隶属于 7 目 24 科, 大多为重要经济鱼类, 约占我国近 3100 种海水鱼类的 2.4%, 其中鲈形目最多, 共 12 科 51 种, 其他如鲉形目, 鲽形目, 鲑形目等的一些种类也有报道<sup>[1,2]</sup>。在已进行过染色体分析的鱼类中(包括淡水鱼), 大多没有发现性染色体, 涉及性染色体的鱼类约 80 种, 其中可以从细胞学上鉴别出性染色体的鱼类只有近 40 种<sup>[3]</sup>。

条石鲷 (*Oplegnathus fasciatus*) 隶属于鲈形目 (Perciformes)、石鲷科 (Oplegnathidae)、石鲷属 (*Oplegnathu*), 自然分布于太平洋和印度洋沿岸, 我国产于黄海、东海和台湾海峡, 是一种暖温性海洋中下层鱼类<sup>[4]</sup>。它生长速度快、肉质鲜美、抗病力强、色泽艳丽, 具有较高的食用价值和观赏价值。早在 20 世纪 70 年代, 日本学者就开展条石鲷的人工养殖及繁育的研究<sup>[5]</sup>, 随后开展了个体发育<sup>[6]</sup>、

杂交育种<sup>[7]</sup>等方面的研究。我国条石鲷的人工繁育和养殖起步较晚, 在 21 世纪初才开始进行人工繁育。然而, 随着条石鲷人工繁育的成功, 其养殖迅速开展起来, 预计将成为我国重要的海水养殖品种。目前, 国内外关于条石鲷的研究主要集中在发育生物学<sup>[5,6]</sup>、人工繁育<sup>[8]</sup>、养殖<sup>[9]</sup>及病害<sup>[10]</sup>等方面, 有关条石鲷染色体的细胞遗传学研究报道仅见于周伯春等<sup>[11]</sup>。本研究通过核型和 C-带对条石鲷雌雄鱼的染色体进行比较分析, 揭示染色体之间细微的结构差异, 不仅为鲷科鱼类种质资源和系统演化研究提供参数, 而且为今后条石鲷的杂交等遗传育种研究的开展奠定基础。

### 1 材料与方法

#### 1.1 实验材料

首批实验鱼为 6 月龄幼鱼, 体重 40—60 g, 取自浙江省海水增殖中试基地(舟山, 西轩岛), 共 10 尾。第二批实验鱼取自舟山海域采集的野生成鱼, 共 10 尾, 体重 168—325 g, 全长 18.5—26.4 cm。对第二批条石鲷成鱼, 在染色体制片前首先根据每个个体的性腺形态分辨雌雄。在成体中, 雄鱼的精巢呈细带状、淡红色, 而雌鱼的卵巢呈扁

收稿日期: 2011-04-02; 修订日期: 2012-01-18

基金项目: 国家自然科学基金项目(No.41106114); 国家科技支撑计划(No.2011BAD13B08); 中国科学院创新性前沿项目(No. KSCX2-YW-N-47-08); 浙江省科技计划项目(No.2010F20006; No.2010R50025)资助

作者简介: 徐冬冬(1982—), 男, 山东临沂人; 博士; 主要从事鱼类遗传育种研究。E-mail: xudong0580@163.com

通讯作者: 尤锋, 研究员, 博导; E-mail: youfeng@ms.qdio.ac.cn; 楼宝, 教授级高工; E-mail: loubao6577@163.com

带状, 肉红色, 很容易进行分辨。

1.2 染色体标本的制备

在室温下按 5 μg/g 活体注射 PHA 于腹腔内, 过夜培养 12 h 后按 3 μg/g 注射秋水仙素溶液, 3h 后解剖取肾, 剪刀剪碎后用尼龙纱绢过滤收集肾细胞, 于 0.075 mol/L KCl 室温下低渗 30 min。最后用新鲜配制的卡诺氏液(甲醇 冰醋酸=3 1, 体积比)固定 3 次, 每次 30min, 采用冷片法滴片, 空气干燥过夜。干燥后的染色体玻片用 10% Giemsa 染液染色 25min, 显微镜观察计数。

1.3 C-带带型制备

采用 Sumner<sup>[12]</sup>的方法并稍作修改: 选取 5—7d 片龄的染色体制片在 60℃的 5%Ba(OH)<sub>2</sub> 水溶液中处理 9—12min, 然后在 0.4 mol/L HCl 中室温处理 11min, 最后在 60℃的 2×SSC 溶液中孵育 1h, 最后用 10% Giemsa 染液染色 20 min, 蒸馏水冲洗干净, 自然干燥后镜检。

1.4 核型和 C-带分析

核型分析选取 50 个染色体中期分裂相进行染色体计数, 并选出 10 个清晰的中期分裂相进行显微照相、放大和测量。染色体的类型按照 Levan, *et al.*<sup>[13]</sup>标准确定。染色体相对长度计算公式为: 染色体相对长度=(实测单条长度×2/全部染色体长度总和)×100。

C-带分析选出 10 个清晰的中期分裂相进行拍照、测量及分析。根据染色体 C-带位置将 C-带分为着丝粒带、端带和居间带, 统计 C-带带纹总数和异染色质含量(异染色质含量=C-带带纹总长度/染色体长度总和×100%)<sup>[14]</sup>。

根据测得的染色体 C-带的相对长度(C-带相对长度=染色体带纹长度/该染色体长度×100%), 在 Excel 中绘制条石鲷染色体 C-带模式图。

2 结果

2.1 条石鲷染色体的核型分析

在显微镜下对条石鲷分散良好的染色体中期分裂相进行计数。结果发现条石鲷的染色体分裂相具有两种类型: 一种具有 1 条巨大的中部着丝粒的异型染色体(图 1a), 另一种不具有异型染色体(图 1b)。10 尾幼鱼中 6 尾具有异型染色体, 4 尾不具有异型染色体。第二批的 10 尾成鱼中, 通过性腺解剖发现有 6 尾雄鱼, 4 尾雌鱼。对这 10 尾成鱼染色体制片上的染色体中期分裂相观察发现, 6 尾雄鱼具有异型染色体, 4 尾雌鱼不具有异型染色体。

挑选两种类型的染色体分裂相各 50 个进行观察, 染色体计数结果(表 1)。观察结果表明雌鱼的染色体众数为 48, 核型为 2m + 46t, 臂数 NF = 50, 雄鱼的染色体中期分裂相众数为 47, 核型为 3m + 44t, 臂数 NF=50。

表 1 条石鲷雌鱼和雄鱼染色体数目统计  
Tab. 1 Chromosome number of both sexes in *Oplegnathus fasciatus*

	< 46	46	47	48	49	> 49
雌性 Female (%)	3(7.5)	5(10)	1(2.5)	39(78)	1(2.5)	1(2.5)
雄性 Male (%)	3(6)	5(10)	35(70)	5(10)	2(4)	0

注: 括号内数字表示出现频率

Note: Numbers in parentheses indicated frequencies of chromosome number

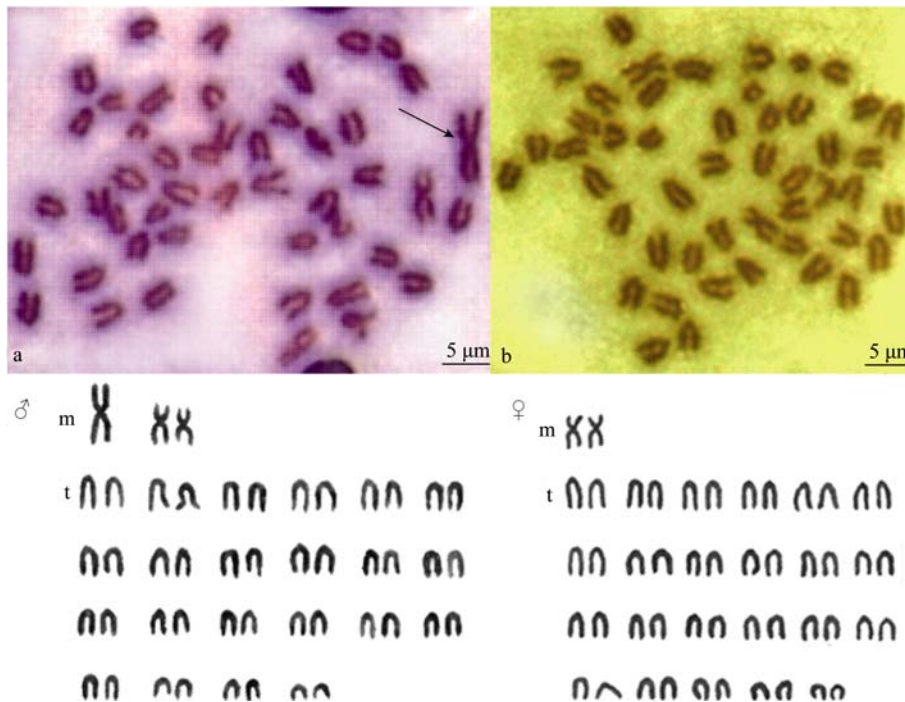


图 1 条石鲷雄鱼(左)和雌鱼(右)的中期分裂相及核型

Fig. 1 The metaphase chromosomes and karyotype of male (left) and female (right) *Oplegnathus fasciatus*  
箭头所示为雄鱼的异型染色体

The arrow indicated the large metacentric chromosome exclusively in the males

## 2.2 染色体相对长度分析

条石鲷的染色体相对长度及染色体类型(表 2), 雄鱼具有 1 条特有的异型染色体, 1 对中部着丝粒染色体和 22 对端部着丝粒染色体; 雌鱼不具有异型染色体, 具有 1 对中部着丝粒染色体和 23 对端部着丝粒染色体。对同源染色体按相对长度呈递减趋势进行编号, 雄鱼的异型染色体相对长度为(9.15±0.91), 其相对长度最大, 没有其他染色体与其配对, 最小的染色体相对长度为(2.51±0.33); 雌鱼染色体的相对长度最大为(5.62±0.37), 最小为(2.67±0.34)。

## 2.3 C-带分析

条石鲷雌雄鱼的染色体均具有大小不一的 C-带深染, 雌鱼和雄鱼的带纹总数分别为 41 和 42, 异染色质含量分别为(41.49±0.71)%和(40.56±0.38)%。根据统计的 C-带相对长度绘制条石鲷雌雄鱼的 C-带带型模式图(图 2)。条石鲷 C-带带纹可分为着丝粒带、端带和居间带。雄鱼的异型染色体有 1 条中部着丝粒带和 2 条端带; 雌鱼和雄鱼的 No.5 染色体均有 1 条居间带, No.24 染色体整条染色体均

呈 C 带阳性; 雌鱼的 No.1 染色体短臂和雄鱼 No.2 短臂也呈 C-带阳性(图 2)。

## 3 讨论

我国学者已进行了多种海产鲈形目鱼类的核型分析, 结果表明多数鱼种的染色体数目为  $2n=48$ 。因此,  $2n=48$  视为鲈形目最基本的核型特征, 尚未发现异型染色体<sup>[1, 2]</sup>。在本研究中, 条石鲷雌鱼二倍体的染色体数目为 48, 但雄鱼二倍体的染色体数目为 47, 且具有 1 条巨大的中部着丝粒染色体, 属于异型染色体, 可能是性染色体—Y 染色体。具有与条石鲷类似的异型染色体的鱼种并不常见。Murofushi, *et al.*<sup>[15]</sup>报道了丝背细鳞鲑(*Stephanolepis cirrhifer*)的核型: 雌鱼为  $2n=34$ ,  $NF=34$ ; 雄鱼为  $2n=33$ ,  $NF=34$ , 也具有 1 条特有的异型染色体且比雌鱼少了 1 条染色体。Brum, *et al.*<sup>[16]</sup>报道了南大西洋一种名为 *Brevoortia aurea* 的鱼, 其雌鱼核型为  $2n=2m+2sm+42t$ , 雄鱼核型为  $2n=3m+2sm+40t$ , 雄鱼也具有 1 条异型染色体。Ueno 和 Takai 研究表明鲈形目的 *Lutjanus quinquelineatus* 的雌鱼

表 2 条石鲷中期染色体相对长度  
Tab.2 Metaphase chromosome relative length in *Oplegnathus fasciatus*

编号 No. of chromosome	雄性 Male			雌性 Female		
	相对长度±标准差 Relative length ± SD	臂比 Arm ratio	类型 Type	相对长度±标准差 Relative length ± SD	臂比 Arm ratio	类型 Type
1	9.15±0.91	1.11±0.08	m	5.62±0.37	1.31±0.18	m
2	5.84±0.28	1.27±0.08	m	5.14±0.13	∞	t
3	4.83±0.24	∞	t	4.96±0.13	∞	t
4	4.64±0.17	∞	t	4.79±0.16	∞	t
5	4.56±0.16	∞	t	4.74±0.18	∞	t
6	4.32±0.06	∞	t	4.67±0.23	∞	t
7	4.28±0.10	∞	t	4.60±0.15	∞	t
8	4.21±0.09	∞	t	4.49±0.08	∞	t
9	4.17±0.10	∞	t	4.43±0.16	∞	t
10	4.10±0.10	∞	t	4.32±0.07	∞	t
11	4.05±0.09	∞	t	4.23±0.09	∞	t
12	3.98±0.07	∞	t	4.16±0.14	∞	t
13	3.95±0.07	∞	t	4.10±0.12	∞	t
14	3.86±0.10	∞	t	4.06±0.10	∞	t
15	3.81±0.11	∞	t	4.01±0.08	∞	t
16	3.73±0.11	∞	t	3.90±0.06	∞	t
17	3.65±0.08	∞	t	3.86±0.06	∞	t
18	3.58±0.08	∞	t	3.77±0.09	∞	t
19	3.54±0.08	∞	t	3.71±0.06	∞	t
20	3.52±0.09	∞	t	3.60±0.22	∞	t
21	3.33±0.11	∞	t	3.55±0.22	∞	t
22	3.29±0.10	∞	t	3.43±0.29	∞	t
23	3.08±0.18	∞	t	3.20±0.15	∞	t
24	2.51±0.33	∞	t	2.67±0.34	∞	t

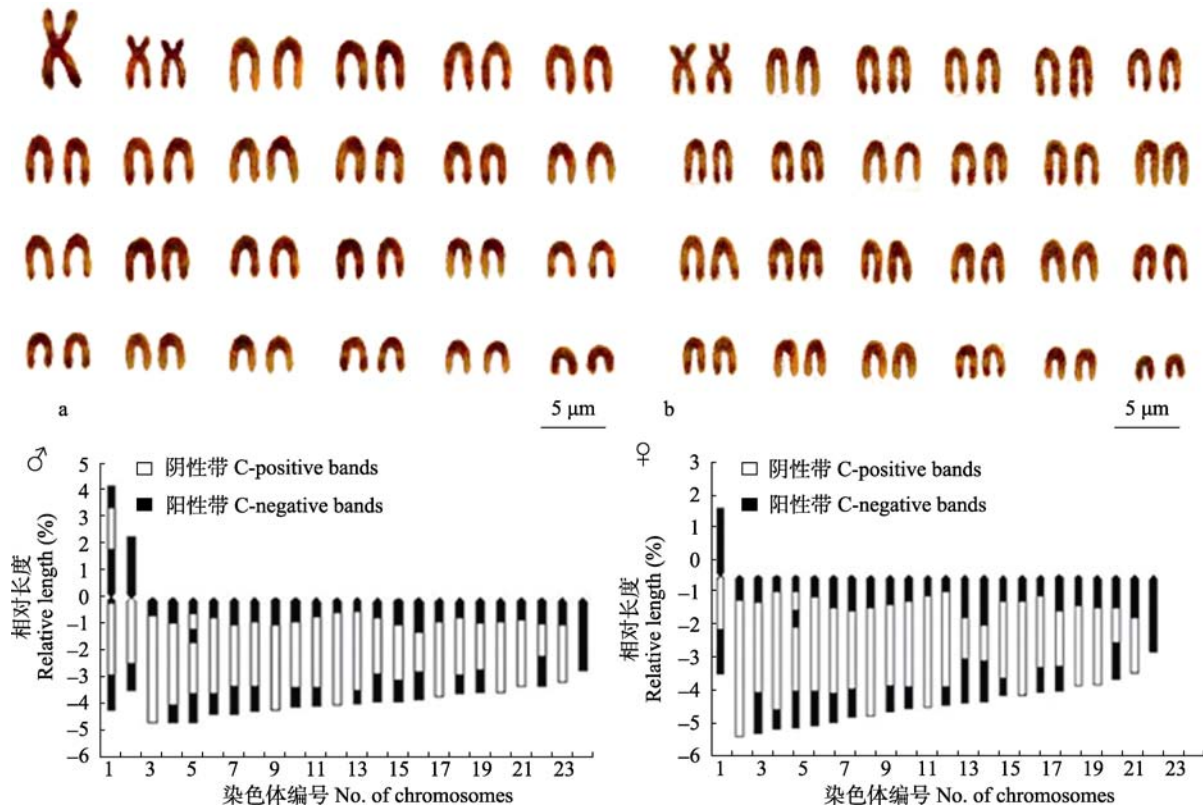


图 2 条石鲷雄鱼(左)和雌鱼(右)的 C-带核型和模式图

Fig.2 The karyotype stained by C-banding and schema chart in males (left) and females (right) of *Oplegnathus fasciatus*

核型为  $2n=48t$ , 雄鱼核型为  $m+46t^{[17]}$ , 雄鱼具有 1 条特有的异型染色体。异型染色体可能是由罗伯逊易位 (Robertsonian translocation) 演化而成的, 由原始的 Y 染色体和常染色体通过着丝粒融合形成巨大的中部着丝粒染色体<sup>[18]</sup>, 因此, 雄性染色体数目比雌性少 1 条, 而雌雄染色体臂数相同。

周伯春等<sup>[11]</sup>也曾对条石鲷核型进行研究, 结果发现条石鲷的染色体二倍体数目为 48, 核型为  $2m+2st+44t$ , 没有报道异型染色体。这一结果与本研究的雌鱼二倍体染色体数目相同, 核型略有差异。有关不同研究者报道的同种鱼类染色体核型存在差异的现象屡见不鲜, 染色体制备方法不同或者染色体的多态性可能是不同研究结果存在差异的原因<sup>[1, 2]</sup>。如张庆恒等报道斑头鱼 (*Agrammus agrammus*) 核型为  $2n=8m+26sm+14st^{[19]}$ ; 郑家声等<sup>[20]</sup>报道斑头鱼具有性染色体, 其核型为  $2n=8m+32sm+8st$  (雌),  $2n=7m+33sm+8st$  (雄)。喻子牛等<sup>[21]</sup>报道青岛近海斜带髯鲷 (*Haplogenyus nitens*) 染色体核型为  $2n=2m+8sm+2st+36t$ , 陈晓峰等报道厦门海域斜带髯鲷的染色体核型为  $2n=4m+8sm+6st+28t$ ; 陈晓峰等分析认为不同地理群体的染色体多态性可能是二者研究结果存在差异的原因<sup>[22]</sup>。本研究的试验材料取自舟山海域, 周伯春等的试验材料取自广东大亚湾, 不同的地理群体可能是导致本研究与周伯春等报道存在差异的原因。当然, 对于条石鲷的染色

体多态性还需要进一步的实验验证。

染色体显带技术可以揭示染色体的细微结构, 检测染色体之间的细微差异。C 带技术是常用的染色体显带技术, 对应染色体中的异染色质区域, 此区域含有大量无转录活性的重复的 DNA 序列<sup>[23]</sup>。条石鲷的异染色质大多出现在着丝粒和端粒端, 这与染色体中 C-带异染色质通常主要出现在着丝粒端有关<sup>[24]</sup>。本研究还发现在染色体 No.24 以及雌鱼 No.1 和雄鱼的 No.2 短臂全部为 C-带阳性, 表明该区域具有大量的异染色质存在。这一现象在罗非鱼<sup>[25]</sup>、鲶鱼<sup>[26]</sup>、金曼龙鱼<sup>[27]</sup>等也有报道。染色体上具有较大的异染色质区域可能会导致染色体的重组和数量变化。因此, 条石鲷的异染色质区可能发生染色体突变而形成染色体重组或新的核型, 也暗示其染色体核型具有一定的“可塑性”<sup>[28]</sup>。

一般而言, 脊椎动物的性染色体上普遍存在有组成型异染色质, 并且在同源性染色体上异染色质分布模式的不同, 因此可依据异染色质分布模式的差异来识别性染色体<sup>[23, 29]</sup>。淡水鱼类已有多则报道, 例如 Andreatta 应用 C-带技术证实了甲鲷科 *Psoudatocincla tetensis* 的性染色体的存在<sup>[30]</sup>; 常重杰和余其兴在大鳞副泥鳅 (*Paramisgurnus dabryanus*) 雌性的亚中部着丝粒染色体发现一个特有的居间 C 带标记, 证实大鳞副泥鳅的 W 型性染色体的存在<sup>[31]</sup>。在本研究中, 异型染色体具有 1 条着丝粒带和

2 条端带, 可以作为其独有的带纹特征, 进一步证实了异型染色体即为条石鲷的 Y 性染色体。

鱼类性别染色体决定类型较为多样, 目前主要认为有 6 种: XX/XY、ZW/ZZ、XX/XO、ZZ/ZO、复性染色体决定型(即  $X_1X_1X_2X_2 / X_1X_2Y$ )及常染色体决定型<sup>[3, 29]</sup>。海水鱼类中, 国内学者郑家声等<sup>[20]</sup>研究认为斑头鱼具有 Y 性染色体, 推测其性别决定类型为 XX/XY 型, 周丽青等<sup>[32]</sup>发现半滑舌鳎(*Cynoglossus semilaevis*)雌性具有 W 染色体, 推测其性别决定类型为 ZZ/ZW 型。条石鲷的性染色体与以上报道不同, 而与 Uyeno 和 Miller 报道的一种墨西哥鲤科鱼类的核型相似。他们首次报道了一种墨西哥鲤科鱼类的雌性染色体数为 48, 雄性为 47, 且具有 1 条巨型染色体, 没有与之配对的染色体, 其长度是其他染色体长度的 3—4 倍<sup>[33]</sup>; 随后, 在精子形成的第一次减数分裂过程中观察发现三价体, 进一步证明其染色体决定类型为复性染色体决定型, 即  $X_1X_1X_2X_2 / X_1X_2Y$ <sup>[34]</sup>。复性染色体决定型的核型特征为雄性具有巨型 Y 染色体, Y 染色体通过罗宾逊易位和常染色体融合而成, 导致雌雄间有不同的染色体数, 通常是雌雄中部着丝粒和端部着丝粒染色体的数目不同<sup>[32-35]</sup>。目前, 在已进行核型分析的鱼类中, 具有复性染色体决定型的种类大约有 20 种<sup>[17]</sup>。在本研究中, 条石鲷的雄性核型为  $3m + 44t$ , 雌性核型为  $2m+46t$ , 且雄性具有 1 条中部着丝粒的巨型性染色体, 因此, 初步推测其性别决定类型为复性染色体决定型。核型和 C-带分析的方法难以准确鉴定除了 Y 型染色体以外的其他性别染色体, 关于条石鲷的性染色体及性别决定类型鉴定还需要更为先进的方法进一步予以探讨。

#### 参考文献:

- [1] Wang M L, Zheng J S, Zhu L Y, *et al.* Advances on karyotype study of marine fish and shellfish in China [J]. *Journal of Ocean University of Qingdao*, 2000, **30**(2): 277—284 [王梅林, 郑家声, 朱丽岩, 等. 我国海洋鱼类和贝类染色体组型研究进展. 青岛海洋大学学报, 2000, **30**(2): 277—284]
- [2] Niu W T, Cai Z P. Review on karyotype study marine fishes on China [J]. *Journal of Xiamen University (Natural Science)*, 2006, **45**(S2): 125—131 [牛文涛, 蔡泽平. 中国海水鱼类核型研究概述. 厦门大学学报(自然科版), 2006, **45**(S2): 125—131]
- [3] Tong J G, Zhu J H, Guan H S. A mini-review of studies on genetic basis of sex determination in fish [J]. *Journal of Fisheries of China*, 2003, **27**(2): 170—176 [董金苟, 朱嘉濠, 关海山. 鱼类性别决定的遗传基础研究概况. 水产学报, 2003, **27**(2): 170—176]
- [4] Meng Q W, Su J X, Miao X Z. *Fish Taxonomy* [M]. Beijing: China Agriculture Press. 1995, 734—756 [孟庆闻, 苏锦祥, 缪学祖. 鱼类分类学. 北京: 中国农业出版社. 1995, 734—756]
- [5] Fukusho K, Nishinaka H. Rearing experiment of juveniles of the percoid fish *Oplegnathus fasciatus*, fed on formula feeds [J]. *Bulletin of Nagasaki Prefectural Institute of Fisheries*, 1979, **5**: 107—109
- [6] Kakizawa Y, Kamishikiryo K, Shirato M, *et al.* The tooth development of the parrot perch, *Oplegnathus fasciatus* (family *Oplegnathidae*, Teleostei) [J]. *The Journal of Nihon University School of Dentistry*, 1980, **22**: 211-216
- [7] Shimada Y, Nokubi K, Yamamoto S, *et al.* Reproduction between *Oplegnathus fasciatus* and *O. punctatus*, and fertility of their interspecies [J]. *Fisheries Science*, 2009, **75**: 521—523
- [8] Liu X Z, Xu Y J, Wang Y Y, *et al.* Characters of development and growth of early life stages of the rock bream *Oplegnathus fasciatus* [J]. *Acta Zoologica Sinica*, 2008, **54**(2): 332—341 [柳学周, 徐永江, 王妍妍, 等. 条石鲷的早期生长发育特征. 动物学报, 2008, **54**(2): 332—341]
- [9] Yan M C, Shan L Z, Xie Q L, *et al.* Influence of temperature, salinity and body weight on oxygen consumption and ammonia excretion of *Oplegnathus fasciatus* juvenile [J]. *Advance in Marine Science*, 2008, **26**(4): 486—496 [闫茂仓, 单乐州, 谢起浪, 等. 温度、盐度及体重对条石鲷幼鱼耗氧率和排氨率的影响. 海洋科学进展, 2008, **26**(4): 486—496]
- [10] Yoshikoshi K, Inoue K. Viral nervous necrosis in hatchery-reared larvae and juveniles of Japanese parrotfish, *Oplegnathus fasciatus* (Temminck & Schlegel) [J]. *Journal of Fish Diseases*, 1990, **13**(1): 69—77
- [11] Zhou B C, Shu H, Liu F, *et al.* Karyotypes in three marine important fish species [J]. *Fisheries Science*, 2009, **28**(6): 325—328 [周伯春, 舒琥, 刘锋, 等. 3 种海产经济鱼类的染色体组型研究. 水产科学, 2009, **28**(6): 325—328]
- [12] Sumner A T. A simple technique for demonstrating centromeric heterochromatin [J]. *Experimental Cell Research*, 1972, **75**: 304—306
- [13] Levan A, Fredga K, Sandberg A A. Nomenclature for centromeric position on chromosomes [J]. *Hereditas*, 1964, **52**(2): 201—220
- [14] Yu X J. *Chromosomes of Chinese Fresh-water Fish* [M]. Beijing: Science Press. 1989, 134—140 [余先觉. 中国淡水鱼类染色体. 北京: 科学出版社. 1989, 134—140]
- [15] Murofushi M, Oikawa S, Nishikawa S, *et al.* Cytogenetical studies on fish. III. Multiple sex chromosome mechanism in the filefish, *Stephanolepis cirrhifer* [J]. *Japanese Journal of Genetics*, 1980, **55**: 127—132
- [16] Brum M J I, Galetti P M, De Oliveira Correa M, *et al.* Multiple sex chromosomes in South Atlantic fish, *Brevoortia aurea*, Clupeidae [J]. *Revista Brasileira Brasileira De Genetica*, 1992, **15**(3): 547—547
- [17] Ueno K, Takai A. Multiple sex chromosome system of  $X_1X_1X_2X_2 / X_1X_2Y$  type in lutjanid fish, *Lutjanus quinque-lineatus* (Perciformes) [J]. *Genetica*, 2008, **132**(1): 35—41
- [18] Almeida-Toledo L F, Foresti F, Daniel M F Z, *et al.* Sex

- chromosome evolution in fish: the formation of the neo-Y chromosome in *Eigenmannia* (Gymnotiformes) [J]. *Chromosoma*, 2000, **109**(3): 197—200
- [19] Zhang Q H, Li Q W. Preliminary studies on the chromosome of fish marine fish [J]. *Journal of Liaoning Normal University* (Natural Science), 1991, **14**(3): 263—264 [张庆恒, 李庆伟. 五种海水鱼的染色体初报. 辽宁师范大学(自然科学版), 1991, **14**(3): 263—264]
- [20] Zheng J S, Wang M L, Zhu L Y, *et al.* Studies on the karyotype of *Agrammus agrammus* (Temminck et Schlegel) and *Sebastes hubbsi* (Matsubara) [J]. *Journal of Ocean University of Qingdao*, 1997, **27**(3): 333—338 [郑家声, 王梅林, 朱丽岩, 等. 斑头鱼 *Agrammus agrammus* (Temminck et Schlegel) 和铠平鲷 *Sebastes hubbsi* (Matsubara) 核型研究. 青岛海洋大学学报, 1997, **27**(3): 333—338]
- [21] Yu Z N, Kong X Y, Xu W W, *et al.* The karyotype of *Haplo- genys nitens* (Richardson) and *H. mucronatus* (Eydoux et Souleyet) [J]. *Journal of Ocean University of Qingdao*, 1994, **24**(2): 175—179 [喻子牛, 孔晓瑜, 徐文武, 等. 斜带髯鲷 *Haplo- genys nitens* (Richardson) 和横带髯鲷 *H. mucro- natus* (Eydoux et Souleyet) 的核型. 青岛海洋大学学报, 1994, **24**(2): 175—179]
- [22] Chen X F, Wang S F, Wang J, *et al.* Karyotypes of cultured *Haplo- genys nitens* from Xiamen stock [J]. *Journal of Xia- men University* (Natural Science), 2005, **44**(6): 200—202 [陈晓峰, 王世锋, 王军, 等. 斜带髯鲷 (*Haplo- genys nitens*) 厦门养殖群体的染色体核型分析. 厦门大学学报(自然科学版), 2005, **44**(6): 200—202]
- [23] Zhuo X L, Zou J X. Advances in karyotype and chromosome banding studies of marine fish in China [J]. *Journal of Tropical Oceanography*, 2007, **26**(5): 73—80 [卓孝磊, 邹记兴. 我国海水鱼类核型及染色体显带研究进展. 热带海洋学报, 2007, **26**(5): 73—80]
- [24] Mayr B, Kalat M, Rob P, *et al.* Lambrou. Band karyotypes and specific types of heterochromatin in several species of European percid fishes (Percidea, Pisces) [J]. *Genetics*, 1987, **75**: 199—205
- [25] Wang R F, Ma K. Studies on C-, Ag-banding chromosomes and meiotic synaptonemal complex [J]. *Zoological Research*, 1990, **11**(4): 349—354 [王蕊芳, 马昆. 尼罗罗非鱼染色体
- 的 C 带, Ag 带和减数分裂联合复合体的研究. 动物学研究, 1990, **11**(4): 349—354]
- [26] Geng D G, Zhu Y S. Studies on chromosome banding in catfish [J]. *Chinese Journal of Zoology*, 1999, **34**(2): 54—57 [耿德贵, 朱玉山. 鲶鱼染色体的显带研究. 动物学杂志, 1999, **34**(2): 54—57]
- [27] Chen Y L, Zheng C F, Wang Y Q, *et al.* Karyotype and C-banding of *Trichogaster trichopterus sumatranus* [J]. *Fujian Journal of Agricultural Sciences*, 2007, **22**(1): 46—49 [陈友铃, 郑翠芳, 汪彦情, 等. 金曼龙鱼的核型和 C-带. 福建农业学报, 2007, **22**(1): 46—49]
- [28] Charlesworth D, Charlesworth B, Marais G. Steps in the evolution of heteromorphic sex chromosomes [J]. *Heredity*, 2005, **95**: 118—128
- [29] Yang D, Yu L N. Sex and sex identification of fish [J]. *Acta Hydrobiological Sinica*, 2006, **30**(2): 221—226 [杨东, 余来宁. 鱼类性别与性别鉴定. 水生生物学报, 2006, **30**(2): 221—226]
- [30] Andreato A. A, Foresti D. Chromosome studies in hypop- tomatinae (Pisces, Siluriformes, Loricariidae). I: XX/XY sex chromosome heteromorphism in *Pseudotocinclus tietensis* [J]. *Cytologia*, 1992, **57**(3): 369—372
- [31] Chang Z J, Yu Q X. The cytogenetic evidences of ZZ/ZW sex determination [J]. *Hereditas* (Beijing), 1997, **19**(3): 17—19 [常重杰, 余其兴. 大鳞副泥鳅 ZZ/ZW 型性别决定的细胞遗传学证据. 遗传, 1997, **19**(3): 17—19]
- [32] Zhou L Q, Yang A G, Liu X Z, *et al.* The karyotype of the tonguefish *Cynoglossus semilaevis* [J]. *Journal of Fisheries of China*, 2005, **29**(3): 417—419 [周丽青, 杨爱国, 柳学周, 等. 半滑舌鲷染色体核型分析. 水产学报, 2005, **29**(3): 417—419]
- [33] Uyeno T, Miller R R. Multiple sex chromosomes in a Mexi- can cyprinodontid fish [J]. *Nature*, 1971, **231**: 452—453
- [34] Uyeno T, R R Miller. Second discovery of multiple sex chromosomes among fishes [J]. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 1972, **28**(2): 223—225
- [35] Gui J F. Genetic Basis and Artificial Control of Sexuality and Reproduction in Fish [M]. Beijing: Science Press. 2007, 63—81 [桂建芳. 鱼类性别和生殖的遗传基础及其人工控制. 北京: 科学出版社. 2007, 63—81]