中国科学 C 辑: 生命科学
2007 年 第 37 卷 第 4 期: 377~381
http://www.scichina.com

《中国科学》杂志社
SCIENCE IN CHINA PRESS

转基因鱼生态风险评价及其对策研究进展

胡 炜 汪亚平 朱作言*

(中国科学院水生生物研究所 淡水生态与生物技术国家重点实验室, 武汉 430072)

摘要 遗传改良的转基因鱼具有许多优良经济性状, 但转基因鱼迄今尚未进行商业化养殖, 主要原因之一在于对转基因鱼逃逸或放流到自然水体中可能产生的生态风险的担忧. 本文以具有快速生长特性的转生长激素(GH)基因鱼为对象, 分析了转基因鱼潜在生态风险的实质, 简要综述了通过单因子表型与适合度分析、数学模型推演研究转基因鱼生态风险的现状, 阐述了利用人工模拟生态系统开展转基因鱼生态风险评价的新思路及最新研究成果, 同时评述了采用三倍体途径控制转基因鱼生态风险的策略及原理; 在此基础上, 提出生态风险评价与生态风险防范策略是转基因鱼育种研究体系中不可或缺的重要组成、必须与育种研究同步进行的观点, 以期为转基因鱼育种及生态风险评价和对策研究提供启示.

关键词 转基因鱼 生态风险 对策

世界上第一批转基因鱼问世以来[1], 以提供优质食品蛋白来源为目的, 迄今已成功研制了 30 多种转基因鱼, 这些转基因鱼包括了世界水产养殖的许多重要品种, 如鲤鱼(*Cyprinus carpio* Linnaeus)、罗非鱼(*Tilapia mossambica* Peters)、鲇类(*Silurus asotus* Linnaeus)及鲑鳟鱼类(*Salmo salar* Linnaeus)等. 经遗传改良后的转基因鱼具有生长速度快、饵料转化效率高、抗冻耐寒、抗疾病能力强等优良性状[2]. 但是, 迄今尚无一例作为食品的转基因鱼释放到自然水体中进行商品化养殖, 其原因之一在于对转基因鱼可能的生态风险的担忧. 从科学的角度而言, 转基因鱼潜在生态风险的实质是: 一方面, 转植基因可能导致转基因鱼的种群适合度发生改变, 使转基因鱼具有较强的生存力和竞争力, 可能在自然生态系统中形成优势种群, 挤占其他野生鱼类的生态位, 从而改变鱼类群落结构, 甚至影响生物的物种多样性; 另一方面, 转基因鱼可能通过有性交配方式与自然生态系统中的近缘物种杂交, 从而导致转植基因漂移, 造成野生基因库污染, 影响遗传多样性. 因此, 如何客观全面地评价转基因鱼潜在的生态风险, 如何对转基因鱼可能具有的生态风险实施相应的控制策略以保障生态安全, 不但成为目前转基因鱼研究领域一个亟待解决而又极富挑战性的问题及转基因鱼商品化必须突破的瓶颈, 而且也成为今后转基因鱼育种研究能否深入持续进行的关键. 本文简要综述了目前转基因鱼研究领域以快速生长的转生长激素(growth hormone, GH)基因鱼为模型, 通过单因子表型与适合度分析、数学模型推演等方法, 开展转基因鱼生态风险评价的研究现状, 并阐述了本实验室构建人工模拟湖泊开展转基因鱼生态风险评价的新思路及最新研究成果; 同时评述了采用三倍体途径控制转基因鱼生态安全的策略及原理, 以期为转基因鱼的生态风险评价及控制对策研究提供启示.

收稿日期: 2007-04-11; 接受日期: 2007-07-13
国家重点基础研究发展计划(批准号: 2007CB109205, 2007CB109206)、国家高技术研究发展规划(批准号: 2006AA10Z141)和国家自然科学基金(批准号: 30430540)资助
* 联系人, E-mail: zyzhu@ihb.ac.cn

© 1994-2010 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

1 转基因鱼的生态风险评价

1.1 单因子研究策略及数学模型推演

尽管“个案分析”已成为开展遗传改良的生物体(genetically modified organism, GMO)生态风险评估必须普遍遵循的原则，但是，迄今并无完善的理论和成熟的方法来评价转基因鱼对生态环境和生物多样性的可能影响和潜在威胁．关于生态风险评价的大量研究是以快速生长的转 GH 基因鱼为对象，采用单因子分析策略进行，即通过分析 GH 基因转植后，比较研究转基因鱼与其野生型鱼在摄食、生长、行为等诸多表型(phenotype)之间的异同，探讨转基因鱼释放或逃逸到自然水体后的适合度(fitness)变化，进而评价转基因鱼潜在的生态风险．

食物资源及对食物的获取能力是鱼类生存、生长和繁殖的基础．转 GH 基因银大麻哈鱼(*Onchorhynchus kisutch*)的食欲与竞争食物的能力明显强于对照鱼[3]．在高丰度食物条件下，转 GH 基因鱼不仅生长速度显著快于对照鱼，而且在混养时能够通过竞争抑制对照鱼的生长；但在低丰度食物条件下，转 GH 基因鱼种群濒临崩溃或种群绝灭，同时在混养时诱导对照鱼种群濒临崩溃，但对照鱼种群在单养时有 72%的个体能够存活，种群生物量继续增加[4]．对快速生长转“全鱼”GH 基因鲤鱼的能量学研究也发现，转基因鲤鱼的摄食率显著高于对照鲤鱼[5]．任何物种的种群在自然生态系统中都处于一种动态平衡，并且受食物、空间等生态因素的限制，这就意味着在食物资源充沛的自然生态系统中，转 GH 基因鱼种群因较强的食物竞争能力，可能对野生型种群的生存产生较大的胁迫；但在食物资源匮乏的自然生态系统中，由于野生型种群经历过长期的自然选择，对栖居的生态环境具有较强的适应性，因此，转 GH 基因鱼种群的生存力可能弱于野生型．

游泳能力是鱼类最重要的表型特征之一[6,7]，鱼类的最大游泳速度决定了其获得食物、寻找配偶、逃避捕食、避免不利环境的能力，因此也是影响鱼类在自然环境中生存与扩散的因子[8~10]．转 GH 基因银大麻哈鱼幼鱼的临界游泳速度只是相同大小对照鱼的一半，转基因成鱼的临界游泳速度也显著低于对照鱼[11,12]．快速生长转 GH 基因斑点叉尾鮰(*Ictalurus punctatus*)及银大麻哈鱼捕食死亡率显著高于对照鱼[13,14]，其机制可能正是转基因鱼游泳能力弱于对照鱼，从而导致转基因鱼逃避被捕食的能力也显著低于对照鱼．本实验室的研究发现，F_3 代转“全鱼”GH 基因鲤鱼的平均体重是对照鱼的 1.4~1.9 倍，平均特定生长率比对照鱼高出 6%~10%，但其绝对临界游泳速度和相对临界游泳速度的平均值分别比对照鱼低 22%和 24%[15]；此外，幼鱼及成鱼因捕食导致的死亡率显著高于对照鱼[16]．进化生物学研究表明，生长率与游泳能力之间可能存在交替换位(trade-offs between growth and swimming performance)，同一物种的个体生长率越高，临界游泳速度或猝发游泳速度则越低[17~21]．这就提示我们，转 GH 基因鱼的快速生长特性可能导致其游泳能力及捕食避险能力下降，从而减少种群适合度，在一定程度上降低了它的生态风险．

除前文所述摄食、生长、游泳及捕食避险能力研究外，转基因鱼生态风险评价还有大量的关于形态、生理、代谢、抗逆等转基因鱼表型与适合度的研究[22]．必须指出，转基因鱼的潜在生态风险是转基因鱼种群自身整体适合度与自然环境选择综合作用的结果，尽管通过分析转基因鱼的单因子表型，有助于认识转基因鱼在自然生态系统中的适合度，进而对评价转基因鱼潜在的生态风险提供有益的启示，但到目前为止，现有的研究结果均在人工设施中进行，实验条件与自然水体存在巨大的差异，而且单因子分析难以研究影响转基因鱼在自然生态系统中适合度的所有表型参数，因此，对单个适合度参数的分析结果，可能难以反映、甚至误导转基因鱼在复杂的生态系统中与环境因子相互作用的客观情形．

生存力与繁殖力是影响鱼类种群生存与繁衍的最重要参数．杂交繁殖是转植基因发生漂移的途径；转基因鱼存活率、性成熟大小和年龄、绝对繁殖力以及性选择行为是决定转植基因发生基因漂移程度的关键因子；因此在自然生态系统中种群生存力与繁殖力成为转基因鱼生态风险评价尤为重要的适合度参数．Muir 和 Howard[23,24]选择与生存力和繁殖力密切相关的 6 个参数，即幼鱼生存力、成鱼生存力、性成熟年龄、雌鱼怀卵量、雄鱼授精力与交配优势，以小型模式试验鱼青鳉(*Oryzias latipes*)为材料，通过建立数学模型，提出了评价转基因鱼生态风险的“特洛伊基因假说(Trojan gene hypothesis)”，这是目前转基因鱼生态风险评价的唯一一个数学模型．该模型假设转基因鱼及其野生型个体具有相似的性成熟年龄、怀卵量、授精力、易捕性及寿命等特性，但 GH 基因

© 1994-2010 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

转植后, 将导致转 GH 基因鱼后代的成活率低于野生种群, 转基因雄鱼因相对大的个体优势而具有更高的婚配成功率. 经模型推演, 转基因鱼的释放将导致野生型种群的灭绝[23]. 该模型提出后, 引起了学术界对转基因鱼生态安全问题的高度关注和争论[25]. 复杂的生态因子、进化因子及随机因子等对转基因鱼的命运存在至关重要的影响, 但在该模型中 6 个参数的测定都没有对这些重要因子加以考虑, 因此该模型存在明显的缺陷需修正[26]. 故有学者认为通过该模型获得的转基因鱼生态风险的推论, 不能适用于养殖鱼类中快速生长转基因鱼的生态风险评价[2].

最近, 国际知名转基因鱼研究学者 Devlin 等人[22]总结了转基因鱼生态风险评价的研究现状, 认为由于表型/环境相互作用的复杂效应, 即使在实验室获得了转基因鱼及其野生型表型间的差异, 也难以根据简单的表型差异推演转基因鱼释放或逃逸后, 在自然生态系统中发生的复杂的生态相互作用, 即使可以推测其生态后果, 这种推测可能也是不可靠的, 因为在室内人工设施中, 实验的水体空间存在很大的局限性, 水体生物结构简单, 食物依赖于人工投喂而不是仰给于天然. 因此, 转基因鱼生态风险评价应尽可能在空间较大、系统结构复杂的水环境中进行.

进行转基因鱼的生态风险评价研究最客观可靠的水环境是自然生态系统, 但是, 在转基因鱼生态风险未知的情况下, 将转基因鱼释放至自然生态系统中开展生态风险评价显然是一个无法实施的悖论. Devlin 等人[22]提出将与转基因鱼品系具有某些相似表型的替代试验鱼释放到自然系统中, 以开展转基因鱼的生态风险评价. 但是, 通过这些转基因鱼的替代试验鱼(如不育的三倍体转基因鱼、埋植生长激素的鱼或家养品系等)的研究, 固然可以获得转基因鱼潜在生态风险的认识, 然而, 替代试验鱼的表型毕竟不可能与转基因鱼完全相似, 从而导致两者之间在自然生态系统中的适合度出现差异, 相应的研究结果同样难以外推至转基因鱼在自然生态系统中的潜在风险评价. 因此, 采用替代试验鱼在自然生态系统中开展转基因鱼的生态风险评价也存在无法克服的弱点.

1.2　人工模拟湖泊构建

中国科学院水生生物研究所的研究人员全面分析了快速生长转 GH 基因鱼的生物学特性及与其生态风险性可能相关的关键因子, 在此基础上, 提出了通过构建人工模拟生态系统, 在人工模拟生态系统中进行转基因鱼生态安全研究的新思路; 2002 年 5 月, 设计并构建了一个面积为 6.7 hm^2、安全设施齐备的人工模拟试验湖泊. 试验湖泊原为梁子湖水系的一片低洼地, 研究者将原有的积水排干, 湖底挖深, 堤坝加高, 使整个试验湖泊形成完全隔离封闭状态. 为了增加试验湖泊的空间异质性, 同时为了探讨转基因鱼对不同生境的利用和选择性, 在围堤时设计了不同的湖底高程, 并进一步通过在部分水域移植沉水植物, 使试验水体具有深水和浅水、有草和无草(裸地)等不同生境. 除了湖底上的杂草和少量存活的螺类外, 试验湖泊蓄水前并无其他水生生物. 蓄水时采用 40 目的拦网对水源进行了过滤, 水生大型无脊椎动物和鱼类可能不会随水带入, 即使带入, 数量也可能非常有限. 为尽快提高试验湖泊水体生物生产力, 在试验湖泊湖底播种了黑麦草, 以作为有机肥料和鱼类饵料. 从附近的一个湖泊(属梁子湖水系)中, 通过人工方式将不同种类的沉水植物、软体动物、虾类及鱼类等重要生物类群移植到试验湖泊中, 以期模拟自然湖泊的生态系统结构.

试验湖泊生境和生物群落构建完成后, 从 2003 年至今, 开展了试验湖泊理化环境与生物类群的追踪监测, 以收集人工模拟湖泊生态系统结构与功能方面的数据, 为研究转基因鲤鱼对湖泊生物群落和生态系统的影响积累基础资料. 研究发现, 经过 3 年(2002~2004 年)的过渡适应后, 人工移植的沉水植物生长良好, 软体动物、虾类和鱼类不仅成活, 而且已经繁殖后代形成了种群, 表明这些人工放流的生物在试验湖泊系统中已经趋于稳定. 其中尤为重要的是, 人工模拟湖泊中鱼类区系由 12 科 23 属组成, 其最大特点是以鲤科鱼类为主, 约占总种数的 65.2%, 与中国长江中下游湖泊鱼类区系组成相似[27,28]. 因此, 构建的人工湖泊具有中国长江中下游湖泊的代表性.

2005 年, 研究者将转“全鱼”GH 基因鲤鱼及其对照鲤鱼释放到该人工模拟试验湖泊, 期望通过长期的追踪分析, 研究转“全鱼”GH 基因鲤与对照鲤在人工模拟的自然生态系统中的存活、生长、繁殖及转植基因漂移, 探索转基因鱼对湖泊生物群落结构及生态系统的影响, 进而全面、系统、客观地评价

© 1994-2010 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

快速生长转“全鱼”GH 基因鲤的生态风险. 目前, 相关研究正在进行中.

2 转基因鱼生态风险防范对策研究

从前述转基因鱼潜在生态风险实质的分析不难看出, 转基因鱼潜在生态风险的核心与其繁殖特性密切相关, 因此, 如果研制不育的转基因鱼, 不仅可以控制转基因鱼通过有性交配导致转植基因的遗传漂移, 而且可以防止逃逸到自然水体中的转基因鱼形成优势种群并对水生态系统产生不利影响, 进而从根本上解决转基因鱼的生态安全问题.

2.1 人工诱导三倍体鱼策略

奇数的染色体组可能导致减数分裂的失败, 使性腺发育受阻, 故一般来说, 三倍体鱼是不育的. 因此, 采用物理、化学手段人工诱导三倍体鱼等培育不育鱼品系的传统技术, 目前已成为转基因鱼生态风险控制的对策之一. 但是, 人工诱导三倍体的效率难以达到 100%; 而且, 在人工诱导的三倍体鱼中, 有少数个体的性腺可以正常发育, 并排出正常有功能的成熟精子或卵子[29~31], 故人工诱导的三倍体鱼群体中存在的少数可育个体具有潜在的生态风险. 此外, 人工诱导方法难以满足转基因鱼大规模商品化生产的需求. 因此, 通过人工诱导三倍体途径控制转基因鱼的潜在生态风险, 存在技术本身无法克服的困难.

2.2 倍间杂交培育不育三倍体鱼策略及其不育机制

湖南师范大学以红鲫(*Carassiusauratusredvar*, $2n = 100$)为母本, 以湘江野鲤(*Cyprinuscarpio* L., $2n = 100$)为父本杂交, 在杂交的子一代(F_1)中发现部分可育后代, F_1 代自交获得二倍体的 F_2 代, 一些二倍体的 F_2 代能产生二倍体的卵子和二倍体的精子, 受精后在 F_3 代中形成了两性可育的异源四倍体鲫鲤, 这是世界上在鱼类乃至脊椎动物中人工培育的首例两性可育异源四倍体鱼类[32], 目前已经连续繁殖了 15 代.

针对人工诱导三倍体鱼途径控制转基因鱼潜在生态风险的不足, 中国科学院水生生物研究所与湖南师范大学合作, 将转基因二倍体鲤鱼与异源四倍体鲫鲤杂交, 通过倍间杂交的方法研制出了转基因的三倍体鱼, 转基因三倍体鱼生长速度比对照鲤鱼增重快 15%, 饵料利用率提高 11.1%, 具有优良的养殖性状. 尤为重要的是, 三倍体鱼的性腺发育特点呈现为不育卵巢型、不育精巢型和不育脂肪型 3 种败育状态[33]. 通过精巢细胞直接制片法研究三倍体鱼精母细胞染色体第一次减数分裂中期配对情况, 发现三倍体鱼精母细胞形成 50 个二价体和 50 个单价体, 减数分裂过程中二价体和单价体的共存, 引起同源染色体在配对和分离中出现紊乱, 最终导致非整倍体生殖细胞的产生和三倍体鱼不育[34]. 因此, 鲤鲫杂交能产生完全不育的转基因鱼三倍体鱼, 从而避免了人工诱导三倍体途径的不足, 可以从根本上解决转“全鱼”GH 基因鲤鱼潜在的生态风险.

3 总结与展望

转基因鱼的潜在生态风险是采用转基因技术进行鱼类种质改良能否可持续深入进行的瓶颈, 建立完善的生态风险评价理论和方法体系, 将成为转基因育种鱼研究突破这一瓶颈的关键. 在人工模拟的自然生态系统中开展转基因鱼的生态风险评价, 不仅呈现了一条全新的研究思路, 而且, 人工模拟试验湖泊的成功构建, 进一步将这一思路付诸于实践, 为在自然生态系统中全面、系统、客观地开展转“全鱼”GH 基因鲤的生态风险研究提供了一个重要的试验平台, 为获得快速生长转 GH 基因鱼生态风险预测的生态学模型奠定了基础.

回顾转基因鱼育种研究的历史、分析制约其产业化瓶颈因素的实质, 无论是从现实还是长远的观点看, 我们认为, 转基因鱼生态风险评价及生态风险防范对策研究均是转基因鱼育种体系中不可或缺的重要组成, 而有效的生态风险防范对策是顺利进行转基因鱼育种研究和控制转基因鱼生态风险的重要保证, 必须与转基因鱼育种同步进行. 通过倍间杂交能培育完全不育的转基因鲤鲫三倍体鱼, 从科学的角度而言, 快速生长转“全鱼”GH 基因鲤鱼的产业化条件已完全成熟. 但必须指出, 四倍体鱼的获得极其困难, 在实际的养殖鱼类品种中, 人工诱导四倍体鱼成功的报道极为有限, 因此, 开发具有普遍意义的、新的转基因鱼生态风险控制策略(如研制育性可控的转反义 GnRH 基因鱼等)就显得尤为重要与迫切.

致谢 感谢中国科学院水生生物研究所张堂林博士提供的帮助.

© 1994-2010 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

参　考　文　献

1 Zhu Z, Li G, He L, et al. Novel gene transfer into the fertilized eggs of goldfish (Carassius auratus L. 1758). Z Angew Ichthyol, 1985, 1: 31—34

2 Maclean N, Laight R J. Transgenic fish: An evaluation of benefits and risks. Fish and Fisheries, 2000, 1: 146—172

3 Devlin R H, Johnsson J I, Smailus D E, et al. Increased ability to compete for food by growth hormone-transgenic coho salmon *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum). Aquaculture Research, 1999, 30: 479—482

4 Devlin R H, D'Andrade M Uh M, Biagi C A. Population effects of growth hormone transgenic coho salmon depend on food availability and genotype by environment interactions. Proc Natl Acad Sci USA, 2004, 101: 9303—9308

5 Fu C, Li D, Hu W, et al. Growth and energy budget of F_2 "all-fish" growth hormone gene transgenic common carp. Journal of Fish Biology, 2007, 70: 347—361

6 Plaut I. Critical swimming speed: its ecological relevance. Comp Biochem Physiol, Part A, 2001, 131: 41—50

7 Reidy S P, Kerr S R, Nelson J A. Aerobic and anaerobic swimming performance of individual Atlantic Cod. J Exp Biol, 2000, 203: 347—357

8 Young P S, Cech J J. Improved growth, swimming performance, and muscular development in exercise-conditioned young-of-the-year striped bass Morone saxatilis. Can J Fish Aquat Sci, 1993, 50: 703—707

9 Drucker E G. The use of gait transition speed in comparative studies of fish locomotion. American Zoologist, 1996, 36: 555—566

10 Swanson C, Young P S, Cech J J. Swimming performance of delta smelt: maximum performance, and behavioral and kinematic limitations on swimming at submaximal velocities. J Exp Biol, 1998, 201: 333—345

11 Farrell A P, Bennett W, Devlin R H. Growth-enhanced transgenic salmon can be inferior swimmers. Can J Zool, 1997, 75: 335—337

12 Lee C G, Devlin R H, Farrell A P. Swimming performance, oxygen consumption and excess post-exercise oxygen consumption in adult transgenic and ocean-ranched coho salmon. Journal of Fish Biology, 2003, 62: 753—766

13 Dunham R A, Chitmanat C, Nichols A, et al. Predator avoidance of transgenic channel catfish containing salmonid growth hormone genes. Mar Biotechnol, 1999: 545—551

14 Sundstrom L F, Lohmus M, Johnsson J, et al. Growth hormone transgenic salmon pay for growth potential with increased predation mortality. Proc R Soc Lond B, 2004, 271(Suppl): 350—352

15 李德亮, 付萃长, 胡　炜, 等. 快速生长导致转"全鱼"生长激素基因鲤鱼临界游泳速度的降低. 科学通报, 2007, 52: 923—926

16 Zhang T, Hu W, Duan M, et al. The *gh*-transgenic common carp (*cyprinus carpio*): growth performance, viability and predator avoidance. The Seventh International Congress on the Biology of Fish, St John's, Newfoundland, Canada, 2006, July, 18—22

17 Kolok A S and Oris J T. The relationship between specie growth rate and swimming performance in male fathead minnows (*Pimephales promelas*). Can J Zool, 1995, 73: 2165—2167

18 Gregory T R, Wood C M. Individual variation and interrelationships between swimming performance, growth rate, and feeding in juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). Can J Fish Aquat Sci, 1998, 55: 1583—1590

19 Gregory T R and Wood C M. Interactions between individual feeding behavior, growth, and swimming performance in juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) fed different rations. Can J Fish Aquat Sci, 1999, 56: 479—486

20 Billerbeck J M, Lankford T E, Conover D O. Evolution of intrinsic growth and energy acquisition rates. I. Trade-offs with swimming performance in *Menidia menidia*. Evolution, 2001, 55: 1863—1872

21 Arendt J D. Reduced burst speed is a cost of rapid growth in anuran tadpoles: problems of autocorrelation and inferences about growth rates. Funct Ecol, 2003, 17: 328—334

22 Devlin R H, Sundstrom L F, Muir W M. Interface of biotechnology and ecology for environmental risk assessments of transgenic fish. Trends Biotechnol, 2006, 24: 89—97

23 Muir W M, Howard R D. Possible ecological risks of transgenic organism release when transgenes affect mating success: sexual selection and the Trojan gene hypothesis. Proc Natl Acad Sci US A, 1999, 96(24): 13853—13856

24 Muir W M, Howard R D. Fitness components and ecological risk of transgenic release: A model using Japanese Medaka (*Oryzias latipes*). Am Natur, 2001, 158: 1—16

25 Stokstad E. Engineered fish: Friend or foe of the environment? Science, 2002, 297: 1797—1798

26 Kapuscinski A R. Current scientific understanding of the environmental biosafety of transgenic fish and shellfish. Rev Sci Tech, 2005, 24: 309—322

27 张堂林, 李钟杰, 郭青松. 长江中下游四个湖泊鱼类与渔业调查. 水生生物学报, 2007, 31: 印刷中

28 张堂林, 方榕乐, 崔奕波. 渔业发展阶段不同的五个水体鱼类多样性的比较. 水生生物学报, 1996, 20: 192—199

29 吴清江, 叶玉珍. 鱼类遗传育种工程. 吴清江, 桂建芳, 主编. 鱼类遗传育种工程. 上海: 上海科学技术出版社, 1999. 235—243

30 Wu C, Ye Y, Chen R. Genome manipulation in carp (*Cyprinus carpio*). Aquaculture, 1986, 54: 57—61

31 Wu C, Ye Y, Chen R. An artificial multiple triploid carp and its biological characteristics. Aquaculture, 1993, 111: 255—262

32 Liu S J, Liu Y, Zhou G, et al. The formation of tetraploid stocks of red crucian carp × common carp hybrids as an effect of interspecific hybridization. Aquaculture, 2001, 192(2—4): 171—186

33 刘少军, 胡　芳, 周工建, 等. 三倍体湘云鲫繁殖季节的性腺结构观察. 水生生物学报, 2000, 24: 301—306

34 张　纯, 何晓晓, 刘少军, 等. 四倍体鲫鲤、三倍体湘云鲫染色体减数分裂观察. 动物学报, 2005, 51: 89—94

© 1994-2010 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net