

# 十足目染色体研究进展

## Advance in study on chromosome of deoapoda

王青<sup>1,2</sup>, 孔晓瑜<sup>1</sup>, 于珊珊<sup>1</sup>, 喻子牛<sup>1</sup>

(1. 中国海洋大学 国家教育部海水养殖研究重点实验室, 山东 青岛 266003; 2. 中国科学院 南海海洋研究所, 广东 广州 510301)

中图分类号: Q343.21 文献标识码: A 文章编号: 1000-3096(2005)06-0060-06

十足目(Decapoda)是甲壳纲中最大的一目, 已知共包含 10 000 多种动物。十足目动物与人们生活关系密切, 如各种对虾、龙虾和蟹等, 不仅营养丰富, 而且味道鲜美, 是人们十分喜爱的佳肴, 具有很高的经济价值。20 世纪 60 年代以来, 随着众多经济虾蟹类(如中国明对虾、罗氏沼虾、中华绒螯蟹)人工培育苗种的成功, 其养殖业发展迅猛, 特别是近年来特种水产养殖业的兴起, 使虾蟹类的产量倍增。据不完全统计, 世界上目前主要养殖的虾蟹种类已达 30 余种, 产生了巨大经济效益。生产实践的需要促使人们对十足目甲壳动物开展了多方位的基础理论和应用性研究, 细胞遗传学的研究是进行遗传育种的基础, 对其染色体方面(例如: 核型、带型)的研究, 不仅可以探讨其在分类系统中的地位和系统演化过程, 而且可以从细胞遗传学以及更深一层的分子遗传学角度, 解释物种所具有的生物学特征和遗传多样性, 对于一些重要养殖种类的遗传、变异、杂交和育种等多方面提供理论依据和实践指导。

### 1 十足目动物染色体研究概况

有关十足目染色体的研究, 从 1885 年的 Carnoy 首次报道了褐虾(*Crangon cataphractus*)和普通滨蟹(*Carucinus manus*)的染色体开始至今已有一百多年的历史。20 世纪 30 年代日本科学家 Niiyama<sup>[1]</sup>对十足目染色体开展了广泛的研究, 主要采用传统石蜡切片法制作虾蟹类染色体标本, 但这种方法工作起来既费时又费力, 而且获得的染色体数误差较大, 这一点已被后人重新研究的结果所证实。随着染色体标本制作技术的发展, 70 年代以来, 空气干燥法的应用给十足目细胞遗传学研究带来了很大的方便, 在此基础上出现了许多改进的空气干燥法, 另外用于染色体标本制作的材料也有所研究和改进, 如 Hayashi 等<sup>[2]</sup>用再生

肢芽法可获得大量细胞有丝分裂相, 其优点还表现在无需杀死实验虾蟹; 相建海等<sup>[3]</sup>通过比较精巢、触角腺、卵子、无节幼体、中肠、中肠腺和鳃等不同材料, 得出以精巢和触角腺较易获得分散好的染色体。以精巢为材料, 不仅可以获得有丝分裂相, 还可获得大量减数分裂相, 这对于染色体数目统计极为有利。但与其它动物相比, 十足类染色体的研究进展较缓慢, 大多数研究仅限于染色体数目统计水平, 迄今已报道过的种类仅 90 多种, 所占比例不到十足类总数的 1%, 其原因与此类动物染色体数目大, 形态小着丝点无法辨认而给核型分析带来一定困难有关<sup>[4]</sup>。在较少的有关核型方面的研究中, 还没有染色体分带技术的报道, 另外, 有关性染色体也仅在少数几种中报道。由于核型资料的缺乏, 十足类核型演化的研究进展也相当缓慢, 室伏诚<sup>[5]</sup>在亚洲第二届水产大会上提出了十足类染色体倍数进化的观点。

此外, 自从 Mirsky 等首次报道了低平斜纹蟹(*Plagusia depressa*)的细胞 DNA 含量以来, 细胞 DNA 含量测定法在十足目动物中也得到应用, 开辟了分析染色体及种的鉴定等方面的新领域。

### 2 十足目染色体核型分析

#### 2.1 染色体的制备

制备并获得清晰的染色体分裂相是确定该物种染色体数目、进行核型与带型分析的重要环节。在十

收稿日期: 2003-12-31; 修回日期: 2004-05-08

作者简介: 王青(1979-), 女, 回族, 河北邢台人, 硕士, 主要研究方向为分子生物学; 喻子牛, 通讯作者, E-mail: carlzyu@ouc.edu.cn

足目中,多采用细胞分裂旺盛的材料,如生殖腺和胚胎、幼体为材料,采用空气干燥法制备染色体片子。实验表明,以精巢为材料,制作十足目动物染色体标本,不仅可获得精原细胞有丝分裂中期的分裂相,还可获得初级精母细胞减数分裂前期 I 时期的分裂相,这对于确定十足类庞大的染色体数目具有重要意义,因为通过比较  $2n$  和  $n$  的染色体数目,可以精确地确定染色体数,不致由于统计上错误造成误差<sup>[6]</sup>。

另外借鉴鱼类染色体研究中常用的植物血球凝

集素(PHA)活体注射法,在锯缘青蟹中获得了较好的结果<sup>[7]</sup>。

## 2.2 核型分析

据不完全统计,十足目动物中已知染色体数目的为 27 科 96 种<sup>[3~24]</sup>(表 1),其中仅 3 科 20 种进行过核型分析:对虾科 11 种<sup>[8~14]</sup>,长臂虾科 7 种<sup>[9,15~18]</sup>,蝉虾科 1 种<sup>[21]</sup>,短尾类 1 种<sup>[7]</sup>。

表 1 已报道的十足目物种的染色体数目

分类	染色体数	文献
对虾科(Penaeidae)		
褐美对虾( <i>Farfantopenaeus aztecus</i> )	88*	Milligan(1976), Goswami(1985)
桃红美对虾( <i>F. durarum</i> )	88	Milligan(1976)
加州美对虾( <i>F. californiensis</i> )	92*	Mayorga(1982)
日本囊对虾( <i>Marsupenaeus japonicus</i> )	(92)/86*	Niiyama(1959)/藤原林(1987)
白滨对虾( <i>Litopenaeus setiferus</i> )	90	Milligan(1976)
凡纳滨对虾( <i>L. vannamei</i> )	(92)*	Mayorga(1982)
细角滨对虾( <i>L. stylirostris</i> )	92*	Mayorga(1982)
西方滨对虾( <i>L. occidentalis</i> )	92/88*	Mayorga(1982)/邱高峰等(1996)
中国明对虾( <i>Fenneropenaeus orientalis</i> )	88*	相建海(1988)
墨吉明对虾( <i>F. merguensis</i> )	88	相建海等(1988)
长毛明对虾( <i>F. penicillatus</i> )	88	相建海,周岭华等(1991)
短沟对虾( <i>Penaeus semisulcatus</i> )	90	相建海,周岭华等(1991)
斑节对虾( <i>P. monodon</i> )	88*	孔凡骏,张东(1993)
食用对虾( <i>P. esculentus</i> )	90	相建海等(1988)
鹰爪虾( <i>Trachypenaeus curvirostris</i> )	70*	周岭华等(1999)
刀额新对虾( <i>Metapenaeus ensis</i> )	78*	张晓军等(2002)
周氏新对虾( <i>M. joyneri</i> )	78*	刘萍,武振彬(1989)
近缘新对虾( <i>M. affinis</i> )	88	Lakra(1997)
锐脊单肢虾( <i>Sicyonia ingentis</i> )	64	相建海(1988)
须赤虾( <i>Metapenaeopsis barbata</i> )	80	相建海(1988)
樱虾科(Sergestidae)		
樱虾( <i>Sergestes luncens</i> )	104	安井籛(1985)
长臂虾科(Palaemonidae)		
沼虾( <i>Macrobrachium silwalikensis</i> )	100	Mittal & Dhall(1971)
细螯沼虾( <i>M. gracilirostre</i> )	100*	邱高峰(1996)
台湾沼虾( <i>M. formosense</i> )	102*	
日本沼虾( <i>M. nipponense</i> )	104/114*	邱高峰等(1994)/驹形伸之(1989)
罗氏沼虾( <i>M. rosenbergii</i> )	114/118*	alecha(1977)/邱高峰(1996)
长臂虾( <i>Palamon lamarrei</i> )	118*	Vishnoi(1972)
条纹长臂虾( <i>P. paucidens</i> )	136*	驹形伸之(1989)
锯齿长臂虾( <i>P. serrifer</i> )	108*	驹形伸之(1989)
长额虾科(Pandalidae)		
北方长额虾( <i>Pandalus borealis</i> )	68	Leopoldseder(1934)
高背长额虾( <i>P. hypsinotus</i> )	72	尾身籛(1981)
<i>P. knessleri</i>	72	尾身籛(1981)
褐虾科(Crangonidae)		

分类	染色体数	文献
<i>Crangon cataphropidae</i>	60~80	Carnoy(1885)
海螯虾科(Nephropidae)		
美洲螯龙虾( <i>Homarus Americanus</i> )	110/138	Hughes(1982)/Roberts(1969)
欧洲螯龙虾( <i>H. gammarus</i> )	90.5~134.5	Hughes(1982)
<i>Nephropsis carpenteri</i>	152	新山(1939), Niiyama(1959)
日本海螯虾( <i>N. japonicus</i> )	(164)	新山(1939), Niiyamam(1959)
	136	Murofushi et al. (1984)
挪威新海螯虾( <i>N. norvegicus</i> )	153	Farmer(1974)
日本新海螯虾( <i>Metanephrops japonicus</i> )	136	Niiyama, 1959
河虾科(Astacidae)		
<i>Astacus fluviatilis</i>	116	Prowazek(1902)
亚太螯虾( <i>A. trowbridgii</i> )	376	Niiyama(1959, 1962)
螯虾科(Cambaridea)		
<i>Cambarus immunis</i>	208	Fasten(1914)
日本螯虾( <i>C. japonicus</i> )	196	Niiyama(1934)
<i>C. virilis</i>	200	Fasten(1914)
克氏原螯虾( <i>Procambarus clarkii</i> )	(192)/188	Niiyama(1959)/Murofushi(1981)
美人虾科(Callinassidae)		
<i>Gebia major</i>	82	Oka(1941)
龙虾科(Palinuridae)		
日本龙虾( <i>Panulirus japonicus</i> )	(140)/112	Niiyama(1959)/室伏诚等(1985)
夏威夷龙虾( <i>P. marginatus</i> )	118	室伏诚等(1985)
新西兰岩龙虾( <i>Jasus edwardsii</i> )	142	
蝉虾科(Scyllaridae)		
东方扁虾( <i>Thenus orientalis</i> )	248*	朱冬发等(2000)
铠甲虾科(Galathidae)		
首颈刺铠甲虾( <i>Cervimunida princeps</i> )	109	Niiyama(1959)
陆寄居蟹科(Coenobitidae)		
灰白陆寄居蟹( <i>Coenobita rugosa</i> )	230	Niiyama(1959)
寄居蟹科(Pagruidae)		
橄榄细螯寄居蟹( <i>Clibanarius olivaceus</i> )	116	Rathnavathy(1941)
<i>Eupagurus ochotensis</i>	254	Niiyama(1959)
<i>E. prideauxii</i>	224	Weissann & Ishikawa(1888)
蝉蟹科(Hippidae)		
<i>Hippa talpoides</i>	106	Nichols(1909)
蛙形蟹科(Raninidae)		
蛙蟹( <i>Ranina ranina</i> )	106	新山(1939), Niiyama(1959) 室伏诚等(1986)
玉蟹科(Leucosiidae)		
豆形拳蟹( <i>Philyra pisum</i> )	114	Niiyama(1959)
<i>P. scabriuscula</i>	64	Vishnoi(1972)
馒头蟹科(Calappidae)		
卷折馒头蟹( <i>Calappa lophos</i> )	110	Vishnoi(1972)
红点黎明蟹( <i>Matuta lunaris</i> )	94	新山(1939), Niiyama(1959)
蜘蛛蟹科(Majidae)		
<i>Chionoectes opilio</i>	108	Niiyama(1966)
甘氏巨螯蟹( <i>Macrocheira kaempferi</i> )	106	新山(1939), Niiyama(1959)

分类	染色体数	文献
近圆蟹科(Atelecyclidae)		
<i>Erimacrus isenbeckii</i>	100	Niiyama(1966)
<i>Telmessus cheiragonus</i>	124	新山(1939), Niiyama(1959)
黄道蟹科(Caneridae)		
<i>Cancer gracilis</i>	104	Fasten(1924)
<i>C. magister</i>	120	Fasten(1924)
<i>C. oregonensis</i>	112	Fasten(1924)
<i>C. products</i>	116	Fasten(1924)
梭子蟹科(Portunidae)		
环纹鲟( <i>Charybdis annulata</i> )	80	Vishnoi(1972)
锯缘青蟹( <i>Scylla serrata</i> )	106	新山(1942), Niiyama(1959)
	94	Vishnoi(1972)
	98*	王桂忠等(2002)
细点圆趾蟹( <i>Ovalipes punctatus</i> )	103	Niiyama(1941, 1959)
石蟹科(Lithodidae)		
勘察加拟石蟹( <i>Paralithodes camtschatica</i> )	208	Niiyama(1936, 1959)
蓝王蟹( <i>P. platypus</i> )	206	Niiyama(1959)
扇蟹科(Xanthidae)		
花纹爱洁蟹( <i>Atergatis floridus</i> )	104	Niiyama(1959)
<i>Lophopanopeus bellus</i>	124	Fasten(1926)
<i>Menippe mercenaria</i>	(51~80)	Binford(1913)
方蟹科(Grapsidae)		
日本绒螯蟹( <i>Eriocheir japonicus</i> )	148	Niiyama(1959)
平背螯( <i>Gaetice depressus</i> )	152	Niiyama(1959)
绒毛近方蟹( <i>Hemigrapsus penicillatus</i> )	138	Niiyama(1959)
肉球近方蟹( <i>H. sanguineus</i> )	128	新山(1939), Niiyama(1959)
粗腿厚纹蟹( <i>Pachygrapsus crassipes</i> )	118	Niiyama(1959)
斜纹蟹科(Plagusidae)		
齿突斜纹蟹( <i>Plagusia dentipes</i> )	106	Niiyama(1937, 1959)
溪蟹科(Potamidae)		
<i>Acanthotelphus martensis</i>	88	Vishnoi(1972)
<i>Paratolpusa jacquemonti</i>	132	Vishnoi(1972)
<i>P. masoniana</i>	134	Mittal & Dhall(1971)
<i>Potamon koolooense</i>	80	Mittal & Dhall(1971)
<i>Telphus fluviatilis</i>	78	Delpino(1934)
沙蟹科(Ocypodidea)		
<i>Gelasimus annulipes</i>	76	Vishnoi(1972)
<i>Ocypoda platytarsis</i>	106	Vishnoi(1972)

注:带\*表示进行过核型分析的种类;染色体数目上加括号的,表明在以后的报道中被订正过或表示有疑议;染色体数目用小数是原作者采用的计数方法含义不明。

### 2.2.1 染色体数目

在已研究过染色体数目的十足目中,染色体二倍体数目(2n)为64~376<sup>[6]</sup>,最小的种类是短尾类(Brurans)玉蟹科(Leucosiidae)的拳蟹(*Philyra scabriuscula*)(2n=64),最大的种类长尾类(Macurans)河虾科(Astacidae)的一种螯蛄(*Astacus troxbridgii*)

(2n=376)<sup>[9]</sup>。此外,Roberts(1969), Farmer(1974)<sup>[19]</sup>, Hughes(1982)<sup>[7]</sup>, 等就海螯虾科的数目进行了报道,其染色体数目有很大变异(见表1),他们认为可能是存在超数染色体的结果,超数染色体也称点状染色体或小染色体,它的确切功能还不清楚,一般认为是进化欠发达的象征<sup>[11]</sup>。

理论上是以出现的百分率 > 85% 的众数为该物种的染色体数, 但国内已研究过的中华绒螯蟹<sup>[16]</sup>、中国明对虾<sup>[19]</sup>、日本沼虾<sup>[20]</sup>、斑节对虾<sup>[17]</sup>、罗氏沼虾<sup>[9]</sup>、东方扁虾<sup>[5]</sup>等众数出现的百分率都较低, 这与高等甲壳类染色体数目庞大且个体很小(不超过 4  $\mu\text{m}$ ) 密切相关。在十足目染色体发展的过程中, 一些种类已报道的染色体数目有差异(日本囊对虾、日本海螯虾、克氏螯虾等), 这是因为一方面由于早期的切片法技术的原因而造成计数上的误差很大: 由于在制片方法上, 尚未确立简便的细胞培养法, 近期的研究主要采用压碎法和空气干燥法, 所以计数很困难。例如, 安井簸用压碎法制作了大量标本, 但仍不能确定出染色体数目; 另一方面, 不同地区的同一物种染色体报道有差异(如锯缘青蟹), 一些学者认为应该属于不同种, 然而另外一些学者, 认为不同地区的锯缘青蟹只是同一个种的 4 个不同形态, 而形态的差异是环境的变化所致, 不同地区青蟹染色体数目不同, 是否是种间差异所导致的, 这是值得进一步研究的<sup>[7]</sup>。

### 2.2.2 染色体的核型

十足类染色体数目庞大, 形状短小, 部分或全部染色体的着丝粒位置较难辨认, 因此, 核型分析比较困难, 国内仅对中国明对虾<sup>[19]</sup>、日本沼虾<sup>[21]</sup>和罗氏沼虾<sup>[9]</sup>等进行过核型分析, 且均未作分带研究。邱高峰<sup>[20]</sup>研究日本沼虾精母细胞减数分裂中染色体行为后发现双线期二价染色体呈棒状, 着丝点较清晰, 且同源染色体已配对形成二价染色体, 核型分析毋需再鉴别对应的同源染色体, 故具有较大优越性<sup>[21]</sup>。

堵南山等以精巢为材料获得的十足类动物有丝分裂染色体的形状均为点状或棒状, 但有丝分裂相非常少, 核型分析极为困难。因此, 十足类动物的核型分析目前主要采用幼体的触角腺和胚胎<sup>[3,18]</sup>或以减数分裂二价体进行核型分析。另外周岭华等<sup>[19]</sup>在鹰爪虾染色体的研究过程中发现用不同的方法处理不同的细胞, 其染色体呈现点状、x 状、哑铃状。此外, 邱高峰<sup>[17]</sup>报道的罗氏沼虾染色体数目与驹形伸之<sup>[18]</sup>、Chavez<sup>[25]</sup>等的研究结果相同, 但三者核型存在差异。王桂忠<sup>[7]</sup>等在锯缘青蟹不同组织细胞中得到的染色体呈现的是点状、块状和易于进行核型分析的形状。邱高峰<sup>[17]</sup>通过对长臂虾亚科核型演化关系进行探讨, 认为染色体的罗伯逊易位(Roberston translocation)在核型演化中起着重要作用。

### 2.2.3 性染色体

有关性染色体, 由于十足类染色体数目庞大, 个体小且形状相似, 很难区分性染色体和常染色体。目前仅在铠甲虾科 1 种、方蟹科 7 种和异尾类 1 种中发

现了性染色体, 大部分是 Niiyama 用石蜡切片法研究发现的。

### 2.2.4 关于倍数性进化

核型分析上的困难, 使得十足类核型演化的研究进展相当缓慢。室伏诚<sup>[20]</sup>曾依据 7 科 22 种虾类染色体的资料提出了虾类染色体倍数性进化的理论, 认为染色体数目越少的核型在演化上越原始, 根据这一理论中, 虾类被划分为 3 组: (1) 2n 组, 二倍体染色体数为 70~90; (2) 4n 组, 二倍体染色体数为 140~180; (3) 8n 组, 二倍体染色体数为 280~360<sup>[5]</sup>。1990 年室伏诚在亚洲第二届水产大会上提出十足类染色体倍数性进化的观点, 认为染色体数目少的核型为较原始的核型。但是在染色体数及核型材料都很缺乏的情况下, 这一理论还不能对核型演化做出全面和准确的分析, 还需要进一步的研究得以证实。

### 2.3 染色体 DNA 含量的测定

对于某一物种, 细胞内 DNA 的含量是一定的, 即基因组大小是恒定的, 这是物种的代表特征之一。测定 DNA 含量是研究生物基因组的一个手段, 它可以反映出基因组大小和细胞倍性<sup>[26]</sup>。目前, 应用于 DNA 含量测量的常见方法有 3 种: (1) 分离出细胞核, 直接化学法测量; (2) 使用福尔根(Feulgen)染色, 然后用显微分光光度计进行测量; (3) 采用流式细胞术, 这是最为快捷的一种方法。

Mirsky 等 1985 年首次报道了低平斜纹蟹单倍体核 DNA 含量为 1.41 pg 以来迄今共报道过 20 科 29 属 58 种十足目虾蟹类核 DNA 含量<sup>[27]</sup>, 这些核 DNA 含量的获得主要采用福尔根反应细胞光度法和流式细胞光度法。

## 2 展望

目前, 染色体的研究已经为遗传育种提供了理论依据和实践指导, 但是十足目核型研究方面的资料仍很少, 很难从属、科甚至目的层次上探讨它们的系统演化关系, 只有在对虾科、长臂虾科和方蟹科研究的较多, 有核型分析的全都来自这三科, 但这与十足目已报道染色体数量的 20 多科 90 多种相比仍然匮乏, 因此从核型角度进行十足目系统分类和进化研究, 尚需进一步的积累更多的研究资料。

细胞核 DNA 含量的高低是不同种生物特征参数之一, 准确获得核 DNA 含量对于开展该物种分子生物学及染色体组工程育种研究均具有重要意义, 流式细胞术的运用对这项工作的深入发展起到一定的推动作用。同时, 利用生化遗传手段(同工酶技术)以及分子标记(RAPD, RFLP 等)的方法, 将分子水平同染

色体水平有机结合起来,推动了十足目系统分类和进化研究的发展。Keenan<sup>[28]</sup>根据同工酶电泳和线粒体DNA的资料提出青蟹属有4个种; Garcia和Benzel<sup>[29]</sup>等应用RAPD技术分析了斑节对虾和凡纳滨对虾基因组DNA多态性,发现RAPD标记对于用同工酶法无法分析多态性的对虾类十分适宜。分子生物技术的应用,必将促进十足目动物遗传学深入研究。

#### 参考文献:

- [1] Niiyama H. The chromosomes of the crayfish, *Cambaroides japonicus*(de Haan) [J]. **J Fac sci Hokkaido Imp Univ SerVI Zoology**, 1934, 3:41 - 53.
- [2] Hayashi K, Fujiwara. A new method for obtaining metaphase chromosomes from the regeneration blastem of *Penaeus* (*Marsupenaeus*) *japonicus*[J]. **Nippon Suisan Gakkaishi**, 1988, 54:1 563 - 1 565.
- [3] 相建海. 中国对虾染色体的研究[J]. 海洋与湖沼, 1988, 19(3):205 - 209.
- [4] 朱越雄,曹广力. 克氏螯虾染色体研究[J]. 水产养殖, 1997, 7(3):12 - 13.
- [5] Murofuchi M, Deguchi Y. Karyotype evolution in Decapoda Crustacea [A]. Hirano R. Hanyu I, Proc Second Asian Fisheries Forum [C]. Tokyo: Japan Asian Fisheries, 1990. 549 - 553.
- [6] 邱高峰. 细螯沼虾染色体的研究[J]. 中国水产科学, 1997, 3:1 - 6.
- [7] 王桂忠,陈雷洪,李少菁. 锯缘青蟹染色体核型的分析研究[J]. 海洋科学, 2002, 26(1):9 - 13.
- [8] Milligan D J. A method for obtaining metaphase chromosomes spreads from marine shrimp with notes on the karyotypes of *Penaeus aztecus*, *Penaeus setiferus*, and *Penaeus duorarum* [J]. **Proceedings of the world Mariculture Society**, 1976, 7:327 - 332.
- [9] 中村宏,刘萍. 十足目(甲壳纲)染色体检索[J]. 国外水产, 1991, 1:13 - 19.
- [10] 相建海,周岭华,刘瑞玉. 长毛对虾、短沟对虾和日本对虾的染色体研究[J]. 海洋科学, 1991, 7:72 - 73
- [11] 孔凡骏,张东. 斑节对虾的染色体组型分析[J]. 水产学报, 1993, 17(1):83 - 84.
- [12] 周岭华,张晓军,相建海. 鹰爪虾染色体数目与核型的研究[J]. 海洋与湖沼, 1999, 5:250 - 254.
- [13] 张晓军,周岭华,相建海,刀额新对虾染色体核型及细胞核DNA含量[J]. 海洋与湖沼, 2002, 5:225 - 231.
- [14] 刘萍,武振彬. 周氏新对虾染色体观察 [J]. 海洋水产研究, 1989, 10:45 - 50.
- [15] Mittal O P. Chromosome studies in three species of freshwater decapods (*Crustacea*) [J]. **Cytologia**, 1971, 36:633 - 638.
- [16] 邱高峰. 罗氏沼虾核型及长臂虾亚科演化关系的探讨[J]. 水产学报, 1996, 20(4):294 - 300.
- [17] 邱高峰,堵南山,赖伟. 日本沼虾染色体及其核型的研究[J]. 海洋与湖沼, 1994, 25(5):493 - 498.
- [18] 驹形伸之. テナガエビ科 2 属 6 種の染色体数 [J], 日本甲壳类学会ニエス, 1989, 12:5.
- [19] Farmer A S. A new technique applied to the chromosomes of *Nephrops norvegicus*(L.) (Decapoda, Nephropidae) [J]. **Crustaceana**, 1974, 27:17 - 20.
- [20] 室伏诚. エビ類の染色体数にわたる倍数性進化 [J]. 海洋と生物, 1987, 9(1):10 - 15.
- [21] 朱冬法,李少菁,王桂忠. 东方扁虾的染色体 [J]. 厦门大学学报, 2000, 39(6):344 - 348.
- [22] 邱高峰. 虾蟹类遗传育种学研究 [J]. 水产学报, 1998, 22(3):265 - 274.
- [23] 堵南山,赖伟,薛鲁征. 中华绒螯蟹染色体的研究 [J]. 动物学研究, 1986, 7(3):293 - 296.
- [24] Hughes J B. Variability of chromosome number in the Lobsters, *Homarus americanus* and *Homarus gammarus* [J]. **Caryologia**, 1982, 35:279 - 289.
- [25] Chavez S R. Karyological studies on the freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* [J]. **aquaculture**, 1991, 97:327 - 334. 3
- [26] 周岭华,邓田,张晓军,等. 利用流式细胞计进行虾类倍性检测的研究 [J]. 海洋科学, 1996, 2:42 - 45.
- [27] Chow S, Dougherty W J, Sandifer P A. Meiotic chromosome complements and nuclear DNA contents of four species of shrimp of the genus *Penaeus* [J]. **J Crustaceans Biol**, 1990, 10(1):29 - 36.
- [28] Keenan C P. The four species of *Scylla* [A]. Keenan C P, Blackshaw A. Mud Crab Aquaculture and Biology [C]. Proceedings of an international scientific forum held in Darwin, Australia. Canberra of Australia: Australian Centre for International Agricultural Research Canberra. 1999, 48 - 58.
- [29] Garcia D K, Dhar A, Alcivar - Warren A. Molecular analysis of a RAPD marker 9b200 reveals two microsatellites and differential mRNA expression in *Penaeus vannamei* [J]. **Mol Mar Biol Biotechnol**, 1996, 5:71 - 83.

(本文编辑:刘珊珊)