

文章编号:1000-0615(2011)06-0809-07

DOI:10.3724/SP.J.1231.2011.17343

剑尾鱼侏儒突变的骨骼异常及其遗传

李凯彬, 刘春, 常藕琴, 王芳, 马必勇, 吴淑勤*

(中国水产科学研究院珠江水产研究所, 广东广州 510380)

摘要: 以侏儒剑尾鱼为母本, 与正常体型的雄性剑尾鱼进行交配, 发现其后代的体型表现呈连续分布, 部分与父本类似, 部分与母本相仿, 且存在中间类型, 很难有明确的差别界限以区分个体表型的不同。后代中的侏儒个体主要表现为体型短, 身体臃肿, 游动笨拙, 其体长和体高的比例出现了明显的变化。 F_1 自交和回交, 结果显示: 不同组合后代的体型也呈连续分布。剑尾鱼的侏儒性状可遗传, 但后代的性状表现不只是一种表型, 而是影响一组表型, 符合数量性状遗传的基本特征, 推测或为多个数量性状基因控制。通过对突变剑尾鱼骨骼形态的分析发现: 侏儒剑尾鱼的脊柱长度明显变短, 但脊椎骨数量与正常个体并无差异, 都在26~29之间; 突变体的椎体明显变短, 脊椎的纵向发育受阻, 髓棘、脉棘等排列紧密, 发育也受影响。因而推测, 剑尾鱼的侏儒突变是由于脊椎的发育缺陷所致, 椎体异常是其体型变化的结构基础。鱼类是低等脊椎动物的代表, 剑尾鱼侏儒突变个体不仅可育, 其性状也能遗传, 且与脊椎的发育关系密切, 或可作为模型材料进行系统研究。

关键词: 剑尾鱼; 突变; 椎体; 遗传

中图分类号: Q 319⁺.1; S 917

文献标志码:A

鱼类骨骼的异常发育可导致畸形, 影响个体的生长甚至存活, 如果作为商品鱼其市场价值也会因此而降低, 已成困扰鱼类养殖业主的普遍问题^[1]。鱼类的畸形与多种原因相关, 研究表明, 环境因素(如光照、水流、水体中溶解氧以及重金属、有机污染物含量等)、营养的不平衡(如赖氨酸、色氨酸、苯丙氨酸等氨基酸, V_A、V_C、V_D、V_E、V_K等维生素, n-3类不饱和脂肪酸, 磷脂, 锰、锌等元素的失衡)以及种群的退化是养殖鱼类畸形的主要原因^[1-6]。金头鲷(*Sparus aurata*)、舌齿鲈(*Dicentrarchus labrax*)的畸形与早期饵料中维生素A和D的含量密切相关^[2,7-9]。高温下镉的胁迫可使食蚊鱼幼鱼的脊椎发育出现异常^[10]。细菌、寄生虫的感染也可影响鱼类骨骼的发育, PASNIK等^[11]发现经链球菌感染的尼罗罗非鱼(*Oreochromis niloticus*)母鱼产下的后代出现了不同类型的骨骼异常, 且有较高的发生率。在野生群体中, 由于受环境中不同因素的影响, 各种鱼类

的畸形个体也屡见^[12-13]。

鱼类骨骼的异常发育可见于头部、附肢和中轴骨骼等不同位置, 其中尤以中轴骨骼(axial skeleton)——脊柱的畸形较为多见, 比如脊柱前弯、驼背和脊柱侧凸等^[2,13]。脊柱为鱼类的代表结构之一, 用于支持身体和保护脊髓等重要器官, 对于鱼类的生长、繁殖乃至存活都有极大作用, 其发育异常对鱼体的影响非常明显^[14]。

剑尾鱼(*Xiphophorus helleri*)原产于墨西哥, 成体体长为4~6 cm, 上世纪20年代便被采集且进行了人工培育, 并应用于黑色素瘤的研究。目前, 剑尾鱼已构建了多个黑色素瘤发生模型, 用于研究黑色素瘤形成的分子机制, 已成为肿瘤研究中的经典模型。剑尾鱼对重金属、有机污染物等毒物敏感性好, 在环境毒理应用研究中也显示出良好前景。另外, 剑尾鱼是鱼类行为学和系统进化研究的重要材料, 常用于鱼类神经相关研究。1987年, 我国便开始剑尾鱼的定向培育和水生实

收稿日期:2011-01-14 修回日期:2011-04-07

资助项目: 科技部公益项目(2004DIB1J029)

通讯作者: 吴淑勤, E-mail: wushuqin001@21cn.com

验动物化研究的相关工作,培育出了3个剑尾鱼近交系(群),并应用于不同的研究领域。剑尾鱼为卵胎生鱼类,体内受精,体内发育,体型小,饲养容易,颇受观赏鱼爱好者青睐,通过长期的人工繁殖和定向培育,大量的体色、形态的突变体被固定下来,为遗传等相关研究提供材料基础^[15]。

脊柱为鱼类主要的骨骼结构,其长度对于鱼的体长有决定性作用。我们在剑尾鱼中发现了1种体型突变,主要表现为体长短,形似侏儒,有明显的生长延迟现象,故称之为侏儒突变。实验发现,突变个体可育,突变性状也可遗传,且与脊椎的发育关系密切,与营养、环境因素等引起的骨骼异常明显不同。作为低等的脊椎动物,虽然鱼类脊柱结构相对简单,但已具脊椎动物的基本模式,组织结构与高等脊椎动物具有一定的可比性^[14,16]。因此,研究侏儒剑尾鱼脊椎结构的发生机制和遗传规律对于了解脊椎动物脊柱畸形具有重要意义,也为其他领域相关应用积累基础理论资料。

1 材料与方法

1.1 实验鱼及其管理

正常体型剑尾鱼,特征为红眼红体,起源于1996年购自广州观赏鱼市场的剑尾鱼,本实验室自繁自养后代,选取雄性特征明显,体健活泼的性成熟个体2尾。侏儒剑尾鱼,特征为红眼红体,小鱼取自广州西望观赏鱼养殖户,本实验室养至性成熟,选择体健侏儒体型母鱼2尾,与上述雄鱼配对繁殖。实验鱼饲养于20 L玻璃缸,水温控制于(25 ± 4)℃,每2天换去1/4的水。饲养环境每天保持约14 h的光亮时间。采用配合饲料喂养,每天投喂2次。

1.2 实验方法

体型确定 由于后代个体间表型的变化是连续的,无明确的差别界限,需用度量数值以区分不同表型。体长/体高的比例为鱼类体型的重要指标,也是剑尾鱼侏儒突变最为明显的指标。本研究以体长/体高比例为区分表型的度量数值,已有资料显示,正常体型剑尾鱼雄鱼的体长/体高比例为(3.564 ± 0.349),雌鱼为(3.361 ± 0.241)^[15],故以体长/体高比例大于3.0的为正常体型,体长/体高比例小于2.0的为侏儒体型,介于3.0和2.0之间的为中间体型。用游标卡尺

测量剑尾鱼的体长和体高,单位为cm,保留3位有效数字,并计算出体长/体高的比例,确定其体型。

培育方式 侏儒剑尾鱼(♀)与正常体型剑尾鱼(♂)杂交,所产后代饲养100 d,测量统计F₁代的体型分布。将F₁代侏儒成鱼与正常体型剑尾鱼进行正反回交,每个组合雌雄鱼各两尾,所产后代饲养至100日龄,并测量、计算和统计其体型性状的表现和分离比例。从F₁代选不同体型个体,组成不同杂交组合,包括以下组合:正常体型(♀)与正常体型(♂),侏儒剑尾鱼(♀)与正常体型(♂),正常体型(♀)与侏儒剑尾鱼(♂),侏儒剑尾鱼(♀)与侏儒剑尾鱼(♂),每个组合雌雄各两尾,所产后代饲养至100日龄,分别测量并统计其体型性状的表现和分离比例。

骨骼标本处理与观察 正常体型与侏儒剑尾鱼去除内脏,5%甲醛溶液中固定24 h,剥去表皮,将其浸泡于蒸馏水中,每6小时换水1次,尽量去除残留的甲醛。将标本置于阿里新蓝(Alcian blue 8 GX)溶液(80 mL 95%乙醇,20 mL冰醋酸,加10 mg阿里新蓝粉末)中染色24 h,标本依次用95%、75%、40%、15%的乙醇以及蒸馏水浸泡,每次处理3 h。标本移至1%胰蛋白酶液(30 mL饱和硼酸钠溶液,70 mL蒸馏水,1 g胰蛋白酶)中37℃温度下消化,每3天更换1次消化液,直至标本基本透明,透过残余组织可看清骨骼。骨骼于茜素红(Alizarine red S)染液(0.5%氢氧化钾溶液中加入茜素红粉末至溶液呈深紫色),直至硬骨染为紫红色。染好色标本移至0.5%氢氧化钾—甘油合剂中,其中氢氧化钾溶液和甘油的体积比例由3:1依次改变为1:1、1:3,每种浓度浸泡24 h,最后保存于甘油中^[16]。

统计两种体型剑尾鱼脊椎骨数目,每种5尾。比较两种体型剑尾鱼骨骼的差异,包括脊椎骨数量、形态以及肋骨、髓棘、脉棘等骨骼形态。

2 结果

2.1 不同体型剑尾鱼外部形态的区别

侏儒剑尾鱼与正常剑尾鱼杂交,刚出生的鱼苗未见异常。大约25日龄时,可观察到部分仔鱼的体长较短,体长和体高的比例与正常鱼不同,且日渐明显。随着鱼体成长,发现部分子代体型与母本类似,部分与父本相仿,且存在中间

类型,体长性状呈连续分布,无明确的差别界限以区分个体表型的不同。100日龄时,虽然剑尾鱼个体间的体高比较接近,但体长却长短不一。测量发现,部分个体体长不到其他个体的一半。剑尾鱼体型越短,其活动能力越差,表现为身体臃肿,动作笨拙,游动缓慢,在争夺食物时处于劣势。体型短的剑尾鱼纵向生长缓慢,其鳞片排列更为紧密,特别是尾柄部分。以体长/体高的比例为参数,大于3.0的为正常体型,小于2.0的为侏儒体型,介于两者之间为中间体型,各不同表型剑尾鱼见图1。

2.2 剑尾鱼侏儒症的遗传分析

侏儒剑尾鱼与正常剑尾鱼杂交,产下1窝共63尾F₁后代。测量发现有正常体型39尾,侏儒体型9尾,中间体型15尾。F₁中选择不同体型,进行自交和回交,其后代性状的统计见表1。

从表1可看出,侏儒剑尾鱼雌、雄个体的生殖能力存在差距,3个以侏儒突变为父本的组合只产下1窝,而侏儒雌鱼大部分个体都是可育的,但其产仔的数量也明显少于正常个体。测量发现,各组合子代的体长呈连续分布,体长和体高比例分布于1.68到3.57之间。通过对表1中子代的表型分析,可以看出不同交配组合的后代中都有正常、侏儒和中间体型3种类型,各类型比例无明显的分离规律,且表型的变异是连续的。可以推断,剑尾鱼的突变性状是可遗传的,其规律符合数

量性状遗传的基本特征,或为多个数量性状基因控制。侏儒和正常个体的杂交后代中,与F₁和回交后代比较,F₂个体侏儒体型和中间体型的比例有所增加,因而,采用选育的方法,可提高后代侏儒个体的比例,这也与数量性状遗传特征相符。



图1 正常以及不同突变体型剑尾鱼

a. 正常体型雄性剑尾鱼; b. 正常体型雌性剑尾鱼; c. 侏儒体型雄性剑尾鱼; d. 侏儒体型雌性剑尾鱼; e. 中间体型雄性剑尾鱼; f. 中间体型雌性剑尾鱼。

Fig. 1 Swordtail fish and the mutants

a. Male swordtail fish; b. Female swordtail fish; c. Male dwarf swordtail fish; d. Female dwarf swordtail fish; e. Intermediate feature of male swordtail fish; f. Intermediate feature of female swordtail fish.

表1 剑尾鱼不同杂交组合后代的表型分布

Tab. 1 Phenotypic distribution in the progeny of swordtail fish crossed, selfed and backcrossed

	杂交组合 crossing	窝数 numbers of brood	产仔数/尾 numbers of progenys	正常体 型/尾 normal	中间体 型/尾 intermediate	侏儒体 型/尾 dwarf
F ₁	侏儒(♀)×正常(♂) dwarf(♀)×normal(♂)	1	63	39	15	9
	侏儒(♀)×正常(♂) dwarf(♀)×normal(♂)	3	169	87	47	35
F ₂	正常(♀)×侏儒(♂) normal(♀)×dwarf(♂)	1	58	35	12	11
	侏儒(♀)×侏儒(♂) dwarf(♀)×dwarf(♂)	0	0	—	—	—
	正常(♀)×正常(♂) normal(♀)×normal(♂)	2	189	181	6	2
回交 backcrossed	侏儒(♀)×正常(♂) dwarf(♀)×normal(♂)	3	174	114	35	25
	正常(♀)×侏儒(♂) normal(♀)×dwarf(♂)	0	0	—	—	—

2.3 不同表型剑尾鱼的骨骼比较

两种体型剑尾鱼骨骼标本如图2。剑尾鱼的骨骼系统包括由头骨、脊柱、肋骨等组成的中轴骨骼和带骨、支鳍骨组成的附肢骨骼。两种体型骨骼的基本构造类似,最主要的差别在于脊柱(图2-a)。虽然正常体型剑尾鱼脊柱的长度远大于侏

儒剑尾鱼,但统计发现,两种剑尾鱼的脊椎骨总数都在26~29枚,其中躯椎约为15枚,数量上无明显差异。从图中可以看出,侏儒剑尾鱼脊椎系统呈扁平状发育,纵向生长明显受阻,椎体存在严重的发育异常(图2-a),部分背肋、髓棘、脉棘畸形(图2-b,c);不论是躯椎还是尾椎,其椎体长度都

比正常鱼短(图2-b,c,d),肋骨、髓棘、脉棘等排列紧密(图2-a)。作为组成脊柱的基本单位,椎

体发育的缺陷导致脊柱变短,是剑尾鱼体型异常发育的原因。

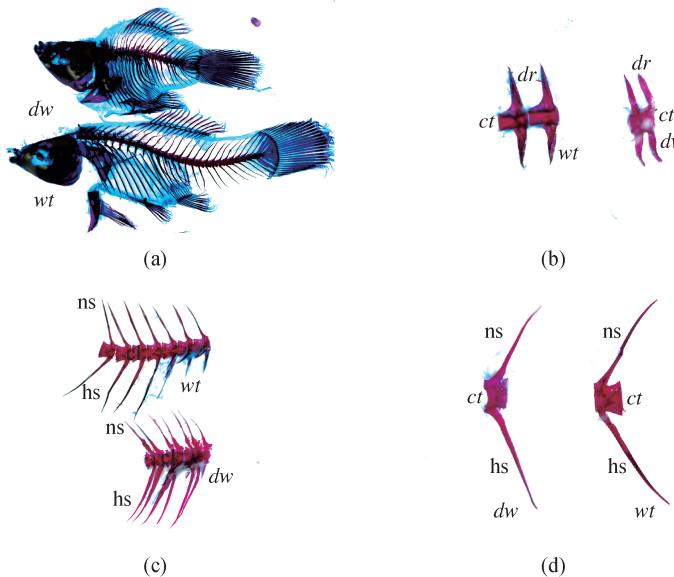


图2 突变体与正常体型剑尾鱼骨骼的差异

(a) 正常和侏儒体型剑尾鱼骨骼形态比较,突变体纵向的发育明显受阻; (b) 两种体型剑尾鱼的第8、9躯椎比较,突变体椎体变短,背肋变形; (c) 两种体型剑尾的躯椎、尾椎交接处,突变体椎体变短; (d) 两种体型剑尾鱼的第7尾椎的比较,突变体椎体变短。

wt:野生型; dw:侏儒型; ct:椎体; dr:背肋; ns:髓棘; hs:脉棘。

Fig. 2 Mutants exhibit dramatic differences in skeletal development compared to wild-type swordtail fish

(a) Skeletal phenotype of dwarf mutant and wild-type, the mutants exhibited compressed vertebrae; (b) The 8th, 9th trunk vertebra of dwarf mutant and wild-type, the length of centrum were obviously short in mutants, and the dorsal rib exhibited dysplasia; (c) The trunk vertebra, caudal vertebrae of dwarf mutant and wild-type, the length of centrum were obviously short in mutants; (d) The 7th caudal vertebra of dwarf mutant and wild-type, the length of centrum were obviously short in mutants.

wt:wild-type; dw:dwarf; ct:centrum; dr:dorsal rib; ns:neural spine; hs:haemal spine.

3 讨论

鱼类骨骼异常引起的表型多样,鳃盖、颤骨、支鳍骨、尾骨等的异常和脊椎等中轴骨骼的畸形的表现明显不同。本研究中剑尾鱼的骨骼异常主要在脊椎,表现为纵向的生长明显受阻,而由于环境或营养因素引起的鱼类脊椎异常往往是脊柱前弯、侧凸等,其结构机制明显不同,且表型也不能稳定遗传^[2,13]。从杂交后代的表型分析,剑尾鱼的侏儒性状是可以遗传的。不同的两个亲本杂交,子一代(F_1)的体型性状有部分近似于父本,有部分与母本类似,也有表型介于父母本之间的,且个体间表型的变化是连续的,需用度量数值予以区分,因而,我们采用体长与体高的比例对其表型进行分类。对 F_1 自交和回交后代分析,发现不同组合后代都存在不同表型个体。剑尾鱼侏儒性状的遗传并不是非

此即彼般简单,其表现不只是一种表型,而是影响一组表型,符合数量性状遗传的基本特征^[17-19]。

脊椎是鱼体支持、保护、运动等功能的重要器官,剑尾鱼脊椎异常发育的直接后果是其身体比例的严重失衡,鱼体动作笨拙,游动缓慢,不仅使鱼体在争抢食物时失去优势,对生长、发育都有影响,并由此伴随着一系列组织或生理上的改变,在自然环境中的生存能力大大低于正常个体。剑尾鱼为卵胎生鱼类,需由雄鱼借助生殖器完成体内授精过程,侏儒剑尾鱼游动缓慢、动作笨拙,从不同表型剑尾鱼的杂交结果可以发现,由于体型上的变化,侏儒雄鱼难以使雌鱼授精,对生育能力有直接影响。而侏儒雌鱼的产仔能力(包括产仔胎数,每窝产仔数量)也有明显下降,已严重影响其繁殖性能。

骨骼分析发现,剑尾鱼体长变化并非脊椎骨

数量的减少引起,而与椎体的异常发育有关。由于椎体发育的异常程度不同,主要体现为个体间椎体的长度有所差异,导致侏儒剑尾鱼子代的体长呈连续的分布。子代和亲代的骨骼异常最根本的表现都是椎体变短,子代中,不同个体的表现程度略有不同。椎体变短使得肋骨、髓棘、脉棘等排列紧密,异常严重的个体,背肋、髓棘、脉棘等部位畸形十分明显。

脊椎动物主要通过两种形式成骨:膜内化骨和软骨内化骨。软骨内化骨通常发生于四肢、脊柱和骨盆等,软骨发育不全可导致人的侏儒症^[23]。本研究发现,脊椎椎体的纵向异常发育是剑尾鱼体型变化的结构基础。斑马鱼也存在椎体发育异常的突变,其外观表现与剑尾鱼类似:体型短小,身体臃肿,动作笨拙,游动缓慢等。研究发现,异常斑马鱼椎体的长度明显变短,并影响了髓棘、脉棘等的发育;与正常鱼比较,其改变发生在脊椎系统软骨内化骨的过程,其发育延迟或使椎体的纵向生长受阻,影响脊椎的正常发育^[20]。剑尾鱼与斑马鱼的体型异常有相同的结构基础,是否存在相似的软骨发育障碍还需进一步的比较分析。骨骼的发育是个复杂的过程,涉及诸多因素,受不同信号通路基因的精细调控,相关基因的突变或影响骨骼的正常功能,如人类中 *fgfr3*、*dtdst* 等基因的变异均可导致骨骼的发育异常^[21-24]。阳离子的动态平衡影响骨骼的发育和维护,*trpm7* (transient receptor potential melastatin-7) 基因的主要功能是阳离子通道和激酶,斑马鱼椎体发育缺陷与 *trpm7* 基因的突变相关,提示阳离子通道失衡或可导致脊椎畸形^[20]。与斑马鱼不同,剑尾鱼侏儒性状的遗传规律更为复杂,可能为多个数量性状基因控制,涉及的相关信号通路和机制或与斑马鱼有所不同。

鱼类的一些重要性状,如生长速度、肉质、抗逆性等均属于数量性状,控制数量性状的基因研究已成为水产遗传学的热点之一^[18-19]。与生长、抗病等性状比较,剑尾鱼的体型性状便于观察,且传代时间短,在开展性状发育和形成机理研究中有一定的优势,可作为实验材料应用于数量性状遗传规律的相关基础研究。

参考文献:

- [1] LALL S P, LEWIS-MCCREA L M. Role of nutrients in skeletal metabolism and pathology in fish-an overview[J]. Aquaculture, 2007, 267(1-4):3-19.
- [2] HAGA Y, DU S J, SATOH S, et al. Analysis of the mechanism of skeletal deformity in fish larvae using a vitamin A-induced bone deformity model [J]. Aquaculture, 2010, doi: 10.1016/j.aquaculture.11.026
- [3] GEORGAKOPOULOU E, KATHARIOS P, DIVANACH P, et al. Effect of temperature on the development of skeletal deformities in Gilthead seabream (*Sparus aurata* Linnaeus, 1758) [J]. Aquaculture, 2010, 308(1-2):13-19
- [4] NAGANO N, HOZAWA A, FUJI W, et al. Skeletal development and deformities in cultured larval and juvenile sevenbond grouper, *Epinephelus septemfasciatus* (Thunberg) [J]. Aquaculture Research, 2007, 38(2):121-130.
- [5] SAAVEDRA M, BARR Y, POUSAO-FERREIRA P, et al. Supplementation of tryptophan and lysine in *Diplodus sargus* larval diet; effects on growth and skeletal deformities [J]. Aquaculture Research, 2009, 40(10):1191-1201.
- [6] NGUYEN V T, SATOH S, HAGA Y, et al. Effects of zinc and manganese supplementation in *Artemia* on growth and vertebral deformity in red sea bream (*Pagrus major*) larvae [J]. Aquaculture, 2008, 285(1-4):184-192.
- [7] DARIAS M J, MAZURAIS D, KOUMOUNDOUROS G, et al. Dietary vitamin D3 affects digestive system ontogenesis and ossification in European sea bass (*Dicentrarchus labrax* Linnaeus, 1758) [J]. Aquaculture, 2010, 298(3-4):300-307.
- [8] FERNANDEZ I, HONTORIA F, ORTIZ-DELGADO, J B, et al. Larval performance and skeletal deformities in farmed gilthead sea bream (*Sparus aurata*) fed with graded levels of Vitamin A enriched rotifers (*Brachionus plicatilis*) [J]. Aquaculture, 2008, 283(1-4):102-115.
- [9] MAZURAIS D, GLYNATSI N, DARIAS M J, et al. Optimal levels of dietary vitamin A for reduced deformity incidence during development of European sea bass larvae (*Dicentrarchus labrax*) depend on malformation type [J]. Aquaculture, 2009, 294(3-4):262-270.
- [10] SASSI A, ANNABI A, KESSABI K, et al. Influence of high temperature on cadmium-induced skeletal deformities in juvenile mosquitofish (*Gambusia affinis*) [J]. Fish Physiology Biochemistry, 2010, 36(3):403-409.

- [11] PASNIK D J, EVANS J J, KLESIUS P H. Development of skeletal deformities in a *Streptococcus agalactiae*-challenged male Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) broodfish and in its offspring [J]. Bulletin of the European Association of Fish Pathologists, 2007, 27(5): 169–176.
- [12] PREZIOSI R, GRIDELLI S, BORGHETTI P, et al. Spinal deformity in a sandtiger shark, *Carcharias taurus* Rafinesque: a clinical-pathological study [J]. Journal of Fish Diseases, 2006, 29(1): 49–60.
- [13] EIASSA A E, MOUSTAFA M, EL-HUSSEINY I N, et al. Identification of some skeletal deformities in freshwater teleosts raised in Egyptian aquaculture [J]. Chemosphere, 2009, 77(3): 419–425.
- [14] 孟庆闻, 苏锦祥, 李婉端. 鱼类比较解剖 [M]. 北京: 科学出版社, 1987: 91–111.
- [15] 吴淑勤, 黄志斌, 李凯彬, 等. 水生实验动物—剑尾鱼 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2005: 1–77.
- [16] EEDEN F J, GRANATO M, SCHACH U, et al. Mutations affecting somite formation and patterning in the zebrafish, *Danio rerio* [J]. Development, 1996, 123(6): 153–164.
- [17] 刘祖洞. 遗传学 [M]. 北京: 高等教育出版社, 1990: 252–265.
- [18] AVNER C, ERIC M H, MICHA R, et al. Detection of a chromosomal region with two quantitative trait loci, affecting cold tolerance and fish size, in an F_2 tilapia hybrid [J]. Aquaculture, 2003, 223 (1–4): 117–128.
- [19] WANG X X, KIRSTIN E R, ERIC S, et al. Quantitative genetics and heritability of growth-related traits in hybrid striped bass (*Morone chrysops* ♀ × *Morone saxatilis* ♂) [J]. Aquaculture, 2006, 261(2): 535–545.
- [20] ELIZONDO M R, ARDUINI B L, PAULSEN J, et al. Defective skeletogenesis with kidney stone formation in dwarf zebrafish mutant for *trpm7* [J]. Current Biology, 2005, 15(7): 667–671.
- [21] HALL C M. International nosology and classification of constitutional disorders of bone [J]. American Journal of Medical Genetics, 2002, 13(1): 65–77.
- [22] ADAMS S L, COHEN A J, LASSOVA L. Integration of signaling pathways regulating chondrocyte differentiation during endochondral bone formation [J]. Journal of Cell Physiology, 2007, 213(3): 635–641.
- [23] 王晶晶, 郭奕斌. 假性软骨发育不全、多发性骨骺发育不良的分子遗传学研究进展 [J]. 遗传, 2008, 30(5): 537–542.
- [24] 朱海燕, 杨滢, 李洁, 等. 先天性软骨发育不全的产前快速基因诊断 [J]. 中华妇产科杂志, 2008, 26(11): 597–600.

The skeletal defects and inheritance in dwarf mutants of *Xiphophorus helleri*

LI Kai-bin, LIU Chun, CHANG Ou-qin, WANG Fang, MA Bi-yong, WU Shu-qin^{*}
(Pearl River Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Guangzhou 510380, China)

Abstract: Dwarf mutant of *Xiphophorus helleri* is used as the female parent to cross normal body type male, showing that dwarf individual can be identified in the offspring and such character is inheritable. The body type pattern of offspring exhibits a successive distribution, similar to male or female parent, in addition to intermediate type. It is less likely to discriminate the individual phenotype by using a clear definition. Dwarf mutants of *Xiphophorus helleri* manifest as short bloated body, clumsy swimming, and significantly altered trunk length-height ratio. This mutation retards fish growth and compromises the reproductivity. The self-cross and back-cross of F₁ progenies also result in a successive distribution in body type among various crosses. The dwarf characteristic in *X. helleri* is not inherited in a simple alternative manner, which affects a group of characters rather than a single character. The consistency with primary feature of quantitative character suggests that such mutation may be controlled by multiple quantitative character genes. The skeletal morphological analysis indicates that the spinal length of *X. helleri* mutant is significantly shortened, whereas the number of vertebrae is comparable to that of normal individual, ranging from 26 to 29. The dramatically shortened vertebral body in the mutant impairs the longitudinal development of spine. The neural spine and hemal spine are in a tight arrangement, whose development is also significantly retarded. Therefore, the dwarf mutation in *X. helleri* is caused by the developmental defect in vertebral column, and the vertebral malformation underlies the body type alteration anatomically. As fish is representative of lower-ranking vertebrate, the dwarf swordtail mutant is reproducible, and the character is inheritable and closely associated with spinal development. Such mutant is a potential fish model for the systematical research.

Key words: *Xiphophorus helleri*; dwarf mutant; centrum; inheritance

Corresponding author: WU Shu-qin. E-mail: wushuqin001@21cn. com