

鱼类性别决定及其机制的研究进展

王德寿, 吴天利, 张耀光

(西南师范大学生命科学学院, 重庆, 400715)

摘要: 在脊椎动物中, 鱼类是性别决定方式最为多样的一个类群. 与高等脊椎动物一样, 鱼类性别决定的基础仍然是遗传基因, 但不同的是在许多鱼类, 决定性别的基因并不明显地集中于性染色体上, 常染色体上的基因更多地参与到性别决定中. 另外, 在发育早期, 鱼类的性别更明显地表现为双向潜力: 某些外部环境因素能在不同程度上影响鱼类的性别分化, 从而使鱼类性别决定机制益显复杂.

关键词: 鱼; 性别决定; 机制; 研究进展

中图分类号: Q17

文献标识码: A

性别决定与性别分化相互联系又有所区别. 具双向潜力的未分化性腺经过程序性发生的一系列事件, 发育成精巢或卵巢, 并出现第二性征的过程称为性别分化. 而性别决定则是确定性分化方向的方式. 性别决定是生态学、遗传学、生理学等众多学科所共同关注的一个重要生物学问题. 在生产实践上, 单性种群的生产也是提高产量的一条有效途径. 在哺乳动物中, 性别决定基因 (Sex Determining Genes, SDG) 高度集中, 形成性染色体. Y 染色体性别决定区 (Sex-determining Region of the Y) 是决定精巢发育的核心, 直接诱导精巢的发生与形成; 如无该区段, 双向潜力的未分化性腺则发育成卵巢. 性别一旦形成, 一般不易逆转. 而在鱼类中, 由于进化上的原始性, 情形并不如此简单. 除性染色体外, 常染色体上的某些基因和一些外部环境因素亦参与性别决定. 原发性性别 (Primary Sex) 形成后, 可能在激素等作用下发生逆转. 基于以上认识, 研究鱼类性别决定及其机制, 除了可以用来指导生产实践外, 同时可以帮助人们更好地理解性染色体的进化问题和高等脊椎动物的性别决定.

1 性别决定的遗传学基础

1.1 性染色体 (Sex Chromosome)

1.1.1 性染色体的类型

最早用细胞学手段发现鱼类性染色体的人是 Nogusa^[1]. 之后, 不少科学家对鱼类进行过核型分析和染色体显带研究, 但仅仅发现了极少数鱼的性染色体. 鱼类的性染色体具有多样性, 除较为常见的 XX/XY 型、ZZ/ZW 型外, 还有 XO/XX 型和复性染色体型^[2]. 另外, 也有人报道 ZO/ZZ 型性染色体的存在^[3]. 表 1 列出了部分用细胞学手段发现性染色体的鱼类. 表中拉丁名按原文. 值得注意的是, 对于表中部分鱼类的性染色体, 不同学者的实验结果是不同的, 这可能是实验材料属不同的地理群所

收稿日期: 1999-09-06

基金项目: 重庆市九五重点攻关项目 (432064)

作者简介: 王德寿 (1964-), 男, 教授, 博士

致^[1]。

1.1.2 性染色体的判别

由于鱼类性染色体处于进化的原始状态，大多数鱼类的性染色体与常染色体在形态上无法区分，所以常采用细胞学以外的方法来确定配子同型或配子异型。这些方法包括基因标记法、人工雌核发育、诱发性逆转、种间杂交和分子杂交等。20 世纪 20 年代，Winge 证明了虹鳟（*Poecilia reticulata*）具有性连锁基因，并证明该鱼为雄性配子异型。这是基因标记法最早的工作。具有性连锁基因的鱼现在发现的还不多，除虹鳟外，仅见青鳉（*Oryzias latipes*）和斑点叉尾鮰（*Ictalurus punctatus*）具有这样的基因^[4, 5, 6]。

人工雌核发育依赖于亲缘关系相近的雄性提供的精子激活卵子发育，但不发生雌雄原核的融合，是一种无融合或假融合的生殖方式。如果所有后裔均为雌性，则表明该种的雌体为配子同型；如果得到大致相同数目的雌体和雄体，则暗示该种的雌体为配子异型。目前通过人工雌核发育已证明至少 10 余种鱼具有性染色体^[7]。鱼类雌核发育可以人工诱导的第一个证据是在 Opperman 的论文中提出来的，他用褐鳟（*Salmo trutta*）作为实验材料^[8]。

表 1 用细胞学手段发现性染色体的部分鱼类

Tab. 1 Several fishes in which sex chromosomes are found by means of cytology

中文名	拉丁名	性染色体类型	资料来源
鲫	<i>Carassius auratus</i>	XX/XY	余先觉等, 1989 ^[3]
胡子鲇	<i>Clarias fuscus</i>	XX/XY	余先觉等, 1989 ^[3]
革胡子鲇	<i>C. leather</i>	XX/XY	余先觉等, 1989 ^[3]
蟾胡子鲇	<i>C. batrachus</i>	XX/XY	余先觉等, 1989 ^[3]
斑胡子鲇	<i>C. macrocephalus</i>	XX/XY	余先觉等, 1989 ^[3]
白缘鰶	<i>Leiobagrus marginatus</i>	XX/XY	余先觉等, 1989 ^[3]
黑尾鰶	<i>L. minigicauda</i>	XX/XY	余先觉等, 1989 ^[3]
拟缘鰶	<i>L. narginataides</i>	XX/XY	余先觉等, 1989 ^[3]
刺鲃	<i>Mastacembelus aculeatus</i>	XX/XY	余先觉等, 1989 ^[3]
短颌鲚	<i>Coilia brachygnathus</i>	ZZ/ZO	余先觉等, 1989 ^[3]
大鳞副泥鳅	<i>Paramisgurnus dabryanus</i>	ZZ/ZW	常重杰, 余其兴, 1997 ^[11]
	<i>Microlepidogaster leucogrenatus</i>	ZZ/ZW	Andreata et al., 1993 ^[12]
革胡子鲇	<i>Clarias gariepinus</i>	ZZ/ZW	Costaz et al., 1990 ^[3]
花鲃	<i>Cobitis taenia</i>	X ₁ X ₁ X ₂ X ₂ /X ₁ X ₂ Y	Saitoh, 1989 ^[14]
	<i>Pseudocinclus tietensis</i>	XX/XY	Andreata, 1992 ^[15]
	<i>Triportheus guentheri</i>	ZZ/ZW	Bertollo, 1992 ^[16]
虹鳟	<i>Salmo gairdneri</i>	XX/XY	Thorgaard, 1977 ^[17]
蟾胡子鲇	<i>Clarias batrachus</i>	ZZ/ZW	Pandey, Lakna, 1997 ^[18]

注：拉丁名按原文，中文名根据：成庆泰，郑葆珊（编订）。拉汉英鱼类名称。北京：科学出版社，1992 年第 1 版。

近年，人工雌核发育研究进展很快，楼允东对它作过专门论述^[7]。人工雌核发育的一个关键问题是在理论上应为全雌的后裔中偶尔有相当数量的雄鱼存在或有表现雄性特征者。按罗琛，刘筠的意见，导致此现象发生的原因可能有：1）鱼类性染色体分化不明显，性别分化受常染色体以及环境因素和群体内部因素的影响；2）紫外线等对精子染色体的破坏是不彻底的，有些基因或染色体片段仍然具有遗传活性并可能进入到雌核中去，精子失活总是相对的^[9]。在潘光碧等，范兆廷，宋苏祥的研究中也阐述了类似的观点^[8, 10]。人工雌核发育的这个缺点看来只有通过技术手段的完善和更新才能克服。

外源激素诱发鱼类性逆转实验是由日本学者 Yamamoto 首先进行的。他用此方法证明了金鱼 XX ♀/XY ♂的性别决定机制^[19]：在用雌激素处理后得到的 11 尾鱼中，7 尾与正常雄性交配得到 1:1 的性比；

而另外 4 尾与正常雄性交配则得到 1 ♀: 3 ♂ 的性比. 通过此方法已经确定莫桑比克罗非鱼 (*Oreochromis mossambicus*)、尼罗罗非鱼 (*O. niloticus*)、鲫鱼 (*Carassius auratus*)、虹鳟 (*Salmo gairdneri*)、革胡子鲶 (*Clarias gariepinus*)、斑点叉尾鮰 (*Ictalurus punctatus*) 为雌性配子同型, 而奥利亚罗非鱼 (*O. aureus*) 为雌性配子异型.

在具备不同性染色体机制的两个种之间, 通过杂交可以检测出配子异型. 已知雌性配子同型种的雌体与雄性配子同型种的雄体交配将得到全雄后裔. 正反交 ($ZW \text{♀} \times XY \text{♂}$) 既得到雄性亦得到雌性. 这种方法已被用于罗非鱼的性别决定研究^[20].

Nanda 等人利用一种合成探针与剑尾鱼 (*Xiphophorus maculatus*) 和几种胎鳉科鱼类的 DNA 进行分子杂交, 发现了性别特异的杂交带, 从而证实了该鱼的染色体为异型的^[21]. 虽然此方法现仍应用不多, 但可能成为判定染色体异型的一种重要手段, 其原因有: 1) 许多鱼类在细胞学上不能区分其性染色体; 2) 这种方法简单快捷, 而且能够区分染色体上的微小差异. 但此法仍需完善, 因为现在仍然未建立起完备的探针系统.

1.1.3 性染色体的进化

鱼类的性染色体可能是较为原始的, 其主要证据有: 1) H-Y 抗原在鱼类两性中普遍存在^[22]. 所谓的 H-Y 抗原是一种糖蛋白, 在哺乳动物中, 仅存在于雄性组织中, 因而被认为与哺乳动物的性别分化和性别决定有着密切的关系; 2) 已经证明常染色体在鱼类性别决定中起作用^[23]; 3) 环境因子在鱼类性别决定中的作用可能广泛存在^[23]; 4) 在鱼类中尚未发现 SRY/Sry 基因^[24].

一般认为, X 和 Y 染色体的进化可能来源于同一对祖先染色体. X 和 Y 染色体的共同祖先染色体, 经历多次由常染色体到性染色体的转座、重排及 Y 染色体上基因的剪切和染色体上相应部分的失活, Y 染色体上异染色质的积聚等步骤, 才逐步形成现在的 X 和 Y 染色体^[25].

1.2 性别决定基因

在鱼类, 性染色体上有关性别决定的基因数量现在仍然未知, 但在斑剑尾鱼 (*Xiphophorus maculatus*), 这些基因已经被定位于中心粒附近^[1].

座落于常染色体上的多基因也可能参与鱼类性别决定. 通常性染色体是上位性的, 但有时常染色体基因的作用可能超过它们, 而且在不同种类, 染色体在性别决定中的相对作用强度是不同的^[1].

有关常染色体基因作用的证据包括: 1) 不同的雌性 (雄性) 与同一雄性 (雌性) 交配, 得到不同性比的后裔^[1]; 2) 种间杂交得到不同的性比^[20]; 3) 环境因子对鱼类性比有影响 (见后); 4) 分子生物学证据^[21].

在鱼类性别决定的分子遗传学方面, 国内外进行了一些研究^[6, 21, 25-33], 但内容大都集中于 SRY/Sry 同源基因 (SOX 基因) 上 (Y 染色体性别决定区在人类记为 SRY, 而在小鼠则记为 Sry). 迄今, 最终引导鱼类性腺分化的具体基因尚未鉴定出来^[34]. Okubo 等首先用一种性别特异性探针 (BkmDNA) 来鉴别性转变鱼的雌雄性差异. 用该探针与雌性长鳍花鮨 (*Anthias squamipinnis*) DNA 和由雌性性转变成雄性的 DNA 进行分子杂交, 只有雄性 DNA 才含有 Bkm 片段, 因而 BkmDNA 与该鱼的性转变和性别决定必然有密切关系^[35]. 但在非性转变鱼, Bkm 分析却不易操作^[36]. Tiersch 等人证实在斑点叉尾鮰 (*Ictalurus punctatus*), Bkm 与性别决定没有关系^[32]. Nanda 等人提出, 可能是另外的简单重复序列参与到性染色体的形成和性别决定中^[21].

1.3 性别决定模型

Kallmann, Kosswig 等人通过实验证实了常染色体上性别决定基因的存在, Yamamoto 提出了多基因模型 (Polygenic model), 以解释鱼类性别决定现象^[1]. 此模型认为雄性因子 (M) 和雌性因子 (F) 的主要部分分别存在于 Y 和 X 染色体上. 同时, 常染色体上亦分布有它们的同义因子. 基因型为 AAXX 的个体是遗传的雌鱼, 其性因子是 $\sum F > \sum M$, 所以诱导物 (雌性决定素) 比雄性诱导物 (雄性决定素) 产生得多, 因而能使未分化性腺诱导为卵巢. 反之, AAXY 个体产生更多的雄性诱导物 (雄性决定素) 而使未分化性腺诱导为精巢. 可是用适量的雌 (雄) 性诱导物质投喂 AAXY (AAXX) 幼鱼, 就能诱导未分化性

腺,使之成为卵(精)巢(图 1).

此模型获得了一定的发展,而且至今仍被许多学者采用,但迄今为止此模型尚未在分子水平上加以证实.同时亦存在着明显的缺点. Mair 等人认为性逆转与雌核发育实验的结果与之相悖^[37, 38]. 因为按上述模型,性逆转雌鱼与正常雄鱼交配,难以得到 1:3 的性比;而雌核发育的 F₁ 代也几乎不可能为全雌. 所以,至少在某些类群,性别决定可能是单因子的,其它因子(常染色体、环境)的作用可能是附加的. 以上的模型只给出了鱼类性别决定的框架,大量的内容(遗传学的和内分泌学的)有待于填充.

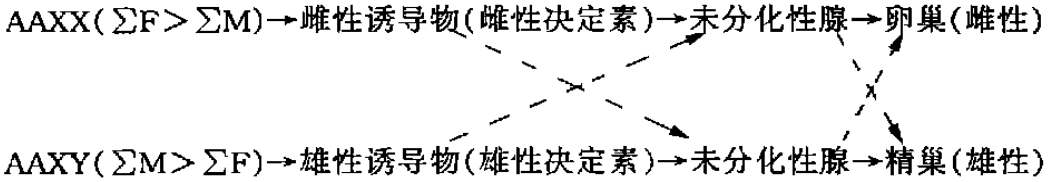


图 1 正常性分化(实线)和逆转性分化(虚线)模式示意图(仿[日]山本时男等, 1979)

Fig. 1 Schematic diagram of normal sex differentiation (solid lines) and sex reversal (dotted lines) (from Yamamoto, *et al.*, 1979)

2 环境因子与性别决定

遗传基因作为性别分化的基础,提供了两性分化的可能性,而性分化则是在各遗传基因和外部环境因子的相互作用下实现的.性逆转(sex reversal)也是这些因素相互作用的结果.根据现有的报道,在各种外部环境因素中,温度、pH 值、盐度、光照、水质、食物丰度和种群内部因素等都可能影响鱼类性别及其分化^[23].外源激素作为人工施加的环境因子亦能够影响鱼类的性别.迄今,温度和外源激素是研究得最多的两个外界因素.

2.1 温度的影响

Conover 和 Kynard 证实了月银汉鱼(*Menidia menidia*)的性别决定是由遗传和环境因素在仔鱼发育的某个阶段共同控制的^[39].在不同的温度下获得了不同的性比.这是环境决定性别现象(Environmental Sex Determination, ESD)在鱼类中的首例报道.

虽然大多数学者赞同温度依赖性性别决定(Temperature-dependent Sex Determination, TSD)可能在鱼类中广泛存在,但有关鱼类 TSD 的报道仍然不多,这是因为验证鱼类 TSD 可能遇到诸如低存活率这样的实际困难.而且 TSD 一般被看作一个生态学或进化理论上的概念,大量的注意力被放在其适应意义上.科学家们意识到鱼类 TSD 在水产养殖上的深远意义和广阔前景,从而着手该领域的应用研究,则是近几年的事.

目前只在接近 20 种鱼中发现了 TSD,但野外研究只在月银汉鱼有所报道^[23, 40].

Strüssmann 和 Patiño 将鱼类 TSD 归纳为 4 种基本模式^[40],如图 2 所示.值得注意的是,即使在具有较强的遗传性别决定的种类,甚至具备异形性染色体的种类,温度仍然能影响性别分化,甚至压倒基因型的作用.

一般说来,较低温度有利于雌性的产生,但也有例外(表 2).

低温和高温利于雌性产生,而中间温度利于雄性产生的模式尚未在鱼类观察到.而在爬行类这是 TSD 的一种基本模式;鱼类似乎缺乏产生全雌或全雄的明显温度阈值,而在爬行类这样的温度阈值是普遍存在的,并被称为优势温度(pivotal temperature).与爬行类不同,不能把鱼类按照 TSD 和遗传性别决定(Genetic Sex Determination, GSD)截然划分,这有两点原因:首先对于不同的个体和种群,温度处理将可能得到不同的结果;其次,对于许多具备 GSD 的种群,许多证据表明 TSD 可能在温度耐受阈的边缘地带压倒 GSD 的作用.

TSD 的敏感期局限在个体发育的早期阶段,大致与形态学上的性腺分化期和激素诱导有效期相同.这样,TSD 的敏感期一般就限定在胚胎、仔稚鱼期内的几天或几周之内,而且与其说是依赖于期龄,不如说是依赖于身体大小^[40].已知在鱼类,超越 TSD 敏感期的温度控制不会逆转性腺性分化的方向.值得提出的是,TSD 敏感期也可能短于性腺组织学上的分化期^[41].

环境温度不仅能影响性分化的方向,而且也能影响性分化的速率.已经在不少种类发现性腺性分化随温度的升高而加快.然而,长期接受高温会影响性腺的正常分化.即,无论原发性性别是否受温度影响,高温都会引起生殖细胞的消失,并可能导致性腺功能的永久性破坏.有趣的是,这些丢失了生殖细胞的性腺在结构上看起来仍然是完整的^[42].

表 2 温度对不同鱼类性比的影响

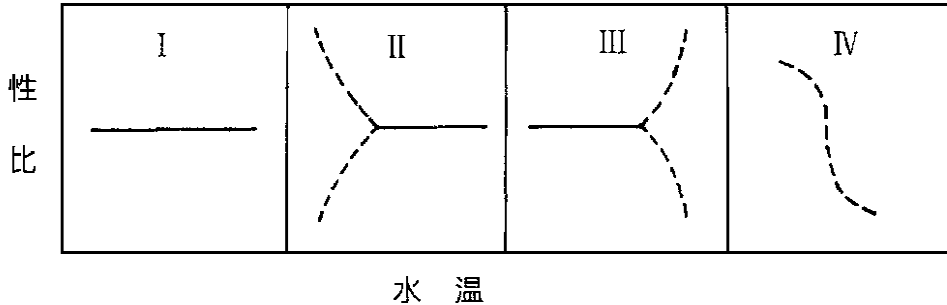
Tab. 2 Influence of temperature on sex ratios of different fishes

种名	实 验 温 度 (℃)		性百分率 (高温: 低温)	资料来源
	低	高		
高温下产生较多雄性, 而低温下产生较多雌性的种类				
黑 鲫				
(<i>Carassius auratus</i>)	19~ 21	28 ~ 31	0. 42 ~ 0. 71	Fujoka, 1995 [*]
鲫				
(<i>Carassius auratus</i>)	20	NS	NS	Oshiro <i>et al.</i> , 1988 [*]
<i>Gnathopogon caunulescens</i>	20~ 30	25 ~ 32	0. 75	Fujoka, 1993 [*]
泥 鳅				
(<i>Misgurnus anguillicaudatus</i>)	20	27 ~ 30	NS	Nomura <i>et al.</i> , 1994 [*]
尼 罗 罗 非 鱼				
(<i>Oreochromis niloticus</i>)	27~ 29	35 ~ 36	0. 04 ~ 0. 67	Baroiller <i>et al.</i> , 1995 ^[41]
青 鱼				
(<i>Oxyias latipes</i>)	26	30	NS	Ochiai <i>et al.</i> , 1994 [*]
月 银 汉 鱼				
(<i>Menidia menidia</i>)	NS	NS	NS	Conover, Kynard, 1981 ^[39]
<i>Menidia peninsulae</i>	NS	NS	NS	Midknight, Hemmer, 1987 ^[46]
<i>Odontesthes bonariensis</i>	13~ 19	27	0. 1	Stüssmann <i>et al.</i> , 1997 ^[7]
<i>Odontesthes argentinensis</i>	18~ 21	25	0. 72	Stüssmann <i>et al.</i> , 1996 ^[48]
<i>Patagonina hatcheri</i>	13~ 15	25	0. 34	Stüssmann <i>et al.</i> , 1996 ^[48] , 1997 ^[47]
牙 鲆				
(<i>Paralichthys olivaceus</i>)	20	25	0. 20	Yamamoto, Masutani, 1990 [*]
<i>Pocilopsis lucida</i>	24	30	0. 13	Sullivan, Schultz, 1986 ^[49]
低温下产生较多雄性, 而高温下产生较多雌性的种类				
三 刺 鱼				
(<i>Gasterosteus aculeatus</i>)	16~ 20	22 ~ 26	1. 43	Lindsey, 1962 [*]
斑 点 叉 尾 鲷				
(<i>Ictalurus punctatus</i>)	20	34	1. 13	Patiño <i>et al.</i> , 1996 ^[45]
奥 利 亚 罗 非 鱼				
(<i>Oreochromis aureus</i>)	26	32	4. 17	Maie <i>et al.</i> , 1990 ^[50]
莫 桑 比 克 罗 非 鱼				
(<i>Oreochromis mossambicus</i>)	20	32	1. 93	Mair <i>et al.</i> , 1990 ^[50]
红 大 麻 哈 鱼				
(<i>Oncorhynchus nerka</i>)	NS	NS	NS	Craig <i>et al.</i> , 1996 ^[44]

注: ① NS: 无具体数据(not specified).
② 表中中文名根据: 成庆泰, 郑葆珊(编订). 拉汉英鱼类名称. 北京: 科学出版社, 1992 年第 1 版.
③ 表中打“*”处根据 Stüssmann, Patiño, 1999^[40]

TSD 在一些种类被看作是一种适应性,尤其是对那些 TSD 表达明显的种类.然而,此方面的系统研究仅在月银汉鱼进行过. Covover 认为性比决定于某温度下那种性别的个体受益更多^[43].例如,月银汉鱼的成体大小是雌性大于雄性,而个体大小对雌性要比对雄性更有意义,因为雌性生育力更容易受

个体大小的影响。所以在比较恶劣的环境(如高温)下更多地发育成雄性,而在比较优越的环境(如低温)下更多地发育成雌性。现在仍不可能得出有关鱼类 TSD 适应意义的一般性结论。其原因有二:首先, TSD 在一些类群(如银汉鱼科)广泛存在,可能反映了一种原始性,但在一些较为进化的类群亦有 TSD 发生;其次,曾希望在与月银汉鱼具有相似生活史和地理分布的种类发现 TSD,但从现有的研究来看,这种预期仍不能被证实。



注:实线和虚线分别表示遗传性别决定区和温度性别决定区。模式 I 和模式 IV 分别代表典型的遗传和温度性别决定。在兼具两种性别决定方式的种类,温度性别决定区可以在耐受温度阈的两端观察到(II, III)。

图2 鱼类 TSD 模式示意图(引自 Strüssmann, Patiño, 1999)

Fig. 2 Schematic diagrams of TSD patterns in investigated fishes (from Strüssmann & Patiño, 1999)

鱼类 TSD 的遗传学和内分泌学机理现在仍缺乏实质性的研究,究竟是温度在哪一方面影响了鱼的性别,现在还不清楚,仅见 Craig 等和 Patiño 等进行过一些讨论^[44, 45]。

为了把现仍处于基础实验阶段的鱼类 TSD 用于生产实践,必须建立温度和温度处理时程的关联,以得到全雌或全雄群体。在此之前,必须做大量细致的工作,以获得可靠的数据。

2.2 外源激素

外源激素可起到性逆转作用。目前所采用的方法包括投喂、浸浴和注射 3 种,而投喂法是使用得最多的 1 种。

虽然曾尝试用多种非甾类化合物来诱导硬骨鱼类的性转变,但非甾类化合物诱导的效率一般很低。而在甾类激素处理中却能得到较为理想的结果。

大量的研究表明,通过使用甾类激素在性腺性分化的关键时期处理仔、稚鱼,可得到单性或原发单性种群。除少数例子是用雄激素导致雌性化并可结果应用于生产外^[34],最典型的例子是用雄性激素得到雄性而用雌性激素得到雌性。这给鱼类性别决定研究提供了一个启示:在个体发育过程中,甾类激素可能是性分化过程中的一个重要因素。Feist 等人曾报道,在鲑科鱼类性分化过程中,体内甾类激素含量呈双峰模式^[51]。其它的证据还有:1)芳化酶抑制剂导致大鳞大麻哈鱼(*Oncorhynchus tshawytscha*)全雄种群的发生^[52];2)用抗雌激素处理遗传上为雌性的罗非鱼导致精巢发育^[53];3)在成熟硬骨鱼类性腺中发现了一种与雄性类固醇有高亲和度的雄激素受体^[54]。

外源甾类激素除经常被用于判断鱼类性别决定的性染色体机制外,还用于诱发性逆转生产单性种群。利用性逆转现已获得单性化养殖成功的鱼包括尼罗罗非鱼、莫桑比克罗非鱼、青鱼等。诱发性逆转的另一个用途是它为研究性分化进程提供了启示。在一些种类,通过性逆转可获得高比例的雌鱼,但相对来说则较难获得高比例的雄鱼,因而一些作者认为,卵巢的分化可能早于精巢的分化^[28]。外源甾类激素也可以用来研究鱼类性别决定的内分泌学机理。已有不少实验证实芳化酶参与非哺乳类性腺分化的调控^[32, 35, 56]。然而,芳化酶的作用是否是直接的,现仍存在争论。性逆转实验有助于对这一问题的理解。

2.3 其它因素

除以上因素外,盐度、光照、水质、pH 值和食物丰度亦可能影响鱼类性别分化和性别决定,但均

未形成系统研究,其作用机理尚属未知.利用这些因素进行鱼类性别控制,现仍未见报道.

一些作者证实,在某些鱼类,存在着“社会控制”现象,即种群内某些个体可以通过其行为控制其它个体的性别分化,同时提出了去抑制机制(disinhibition mechanism)和刺激机制(stimulation mechanism),以解释这种现象,但从生理学角度看,这种“社会控制”并无多少实质性内容^[35].

综上所述,由于鱼类在进化上的原始性,性别决定的遗传力要小于高等脊椎动物,所以其性别往往易受外界环境的影响,且易发生逆转.鱼类性别决定机制,大致有 2 种:1 种是性染色体机制,另 1 种是环境决定性别机制,但这 2 种机制又不能截然划分.有关鱼类性别决定的基因及遗传和内分泌机理,现在仍不清楚.在各种外界环境因素中温度是一个研究得较多的因子.通过调控温度来生产单性鱼或中性鱼,已显示出广阔前景.甾类激素已被用于生产单性种群,在某些种类已建立起较为完备的技术方法.

参 考 文 献

- [1] Price D J. *Genetics of Sex Determination in Fishes ~ A Brief Review*[M]. In: Fish Reproduction. Academic Press Inc. Lond. Ltd. 1984. 77~89.
- [2] 许晋荣, 丁云源. 鱼类的性染色体[J]. 中国水产(台湾), 1996, (1): 3~7.
- [3] 余先觉, 周日敦, 李渝成, 等. 中国淡水鱼类染色体[M]. 北京: 科学出版社, 1989. 1~171.
- [4] 山本时男 著, 张玉书 译, 雍文岳 校. 鱼类性分化的遗传学和发生生理学研究[J]. 淡水渔业, 1979, (4): 32~35.
- [5] Goudie C A, Liu Q, Simco B A, *et al.* Genetic relationship of growth, sex and glucosephosphate isomerase ~ B phenotypes in channel catfish(*Ictalurus punctatus*)[J]. *Aquaculture*, 1995, 138: 119~124.
- [6] Liu Q, Goudie C A, Simco B A, *et al.* Sex ~ linkage of glucosephosphate isomerase ~ B and mapping of the sex ~ determining gene in channel catfish[J]. *Cytogenet. Cell Genet.*, 1996, 73: 282~285.
- [7] 楼允东. 人工雌核发育及其在遗传学和水产养殖上的应用[J]. 水产学报, 1986, 10(1): 111~123.
- [8] Oppeman K. Die entwicklung von Forelleneiern nach Befruchtung mit radium hestralblten Samenfadern[J]. *Arch Mikrosk Anat.* 1913, 83: 141~189.
- [9] 罗琛, 刘筠. 人工诱导草鱼和鲫鱼雌核发育的研究[J]. 湖南师范大学自然科学学报, 1991, 14(2): 154~159.
- [10] 范兆廷, 宋苏祥. 鱼类的雌核发育、雄核发育和杂种发育[J]. 水产学报, 1993, 17(2): 179~187.
- [11] 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[J]. 遗传, 1997, 19(3): 17~19.
- [12] Andreata A A, Toledo L F A, Oliveira C, *et al.* Chromosome studies in Hypoptopomatinae (Pisces, Siluriformes, Loricariidae). II: ZZ/ZW sex chromosome system, B chromosomes and constitutive heterochromatin differentiation in *Microlepidaster leucofrenatus*[J]. *Cytogenet. Cell Genet.*, 1993, 63: 215~220.
- [13] Costas C O, Teugels Legendre M. Karyological analysis of three strains of the African catfish, *Clarias gariepinus* (Clariidae), used in aquaculture[J]. *Aquaculture*, 1990, 87: 271~277.
- [14] Saitoh K. Multiple sex chromosome system in a loach fish[J]. *Cytogenet. Cell Genet.*, 1989, 52: 62~64.
- [15] Andreata A A, Toledo L F A, Oliveira C, *et al.* Chromosome studies in Hypoptopomatinae (Pisces, Siluriformes, Loricariidae). I: XX/XY sex chromosome heteromorphism in *Pseudotocinclus tietensis*[J]. *Cytogenet. Cell Genet.*, 1992, 57: 369~372.
- [16] Bertollo L A C, Cavallaro Z I. A highly differentiated ZZ/ZW sex chromosome system in a Characidae fish, *Tiportheus guentheri* [J]. *Cytogenet. Cell Genet.*, 1992, 60: 60~63.
- [17] Thorgaard G H. Heteromorphic sex chromosomes in male rainbow trout[J]. *Science*, 1977, 196: 900~902.
- [18] Pandey N, Lakra W S. Evidence of female heterogamety, B chromosome and natural tetraploidy in the Asian catfish, *Clarias batrachus* used in aquaculture[J]. *Aquaculture*, 1997, 149: 31~37.
- [19] Yamamoto T, Kajishima T. Sex hormone induction of sex reversal in the gold fish and evidence for male heterogamety[J]. *J Exp Zool.* 1968, 168: 215~222.
- [20] Trombka D, Avtalion R. Sex Determination in Tilapia ~ A Review[J]. *The Israeli Journal of Aquaculture ~ Bamidgeh*, 1993, 45 (1): 26~37.
- [21] Nanda I, Scharlt M, Epplen J T, *et al.* Primitive sex chromosomes in Poeciliid fishes harbor simple repetitive DNA sequences [J]. *J Exp Zool.* 1993, 265: 301~308.

- [22] 常重杰, 杜启艳, 路淑霞, 等. 泥鳅和大鳞副泥鳅性腺细胞 H~Y 抗原的检测[J]. 河南师范大学学报(自然科学版), 1994, 22(3): 60~63.
- [23] Strüssmann C A, Patiño R. Temperature manipulation of sex differentiation in fish. In: Proceedings of the Fifth International Symposium on the Reproductive Physiology of Fish (F W Goetz, P Thomas, eds)[C], FishSyp., Austin, TX. 1995. 153~157.
- [24] 喻传洲, 余梅, 龙良启. 禽类性别及性别控制的研究进展[J]. 华中农业大学学报, 1994, 13(6): 594~600.
- [25] 常重杰, 周荣家, 余其兴. PCR 扩增泥鳅和大鳞副泥鳅 SRY 盒基因[J]. 动物学杂志, 1998, 33(1): 12~15.
- [26] 周荣家, 余其兴, 程汉华. SRY 盒基因在斑马鱼和胡子鲶中的保守性分析[J]. 遗传, 1996, 18(1): 1~3.
- [27] 黄晓, 周荣家, 程汉华, 等. 两种淡水鱼类的 Sox 基因[J]. 动物学报, 1998, 44(2): 239~340.
- [28] Takamatsu N, Kanda H, Ito M, et al. Rainbow trout Sox9: cDNA cloning, gene structure and expression[J]. Gene, 1997, 202: 167~170.
- [29] Yamashita A, Suzuki S, Fujitani K, et al. cDNA cloning of a novel rainbow trout SRY~type HMG box protein, rtSox23, and its functional analysis[J]. Gene, 1998, 209: 193~200.
- [30] Kanda H, Kojima M, Miyamoto N, et al. Rainbow trout Sox24, a novel member of the Sox family, is a transcriptional regulator during oogenesis. Gene, 1998, 211: 251~257.
- [31] Vriz S, Lovell~Badge R. The zebrafish Zf~Sox 19 protein: a novel member of the sox family which reveals highly conserved motifs outside the DNA~binding domain[J]. Gene, 1995, 153: 275~276.
- [32] Tiersch T R, Simco B A, Davis K B, et al. Molecular genetics of sex determination in channel catfish: studies on SRY, ZFY, Bkm, and human telomeric repeat[J]. Biology of Reproduction, 1992, 47: 185~192.
- [33] Naruse K, Mitani H, Shima A. A highly repetitive interspersed sequence isolated from genomic DNA of the Medaka, *Oryzias latipes*, is conserved in three other related species within the genus *Oryzias*[J]. J Exp Zool, 1992, 262: 81~86.
- [34] Patiño R. Manipulation of the reproductive system of fishes by means of exogenous chemicals[J]. The Progressive Fish~Culturists, 1997, 59: 118~128.
- [35] 李英文, 林浩然. 鱼类性转变研究的进展[J]. 水产学报, 1994, 18(4): 344~352.
- [36] Shapiro D Y. Sex~changing fish as a manipulable system for the study of the determination, differentiation, and stability of sex in vertebrates[J]. J Exp Zool, 1990, suppl. (4): 132~136.
- [37] Mair G C, Scott A G, Penman D J, et al. Sex determination in the genus *Oreochromis*. 1. Sex reversal, gynogenesis and triploidy in *O. niloticus* (L.)[J]. Theor Appl Genet, 1991, 82: 144~152.
- [38] Mair G C, Scott A G, Penman D J, et al. Sex determination in the genus *Oreochromis*. 2. Sex reversal, hybridisation, gynogenesis and triploidy in *O. aureus*. Theor Appl Genet, 1991, 82: 153~160.
- [39] Conover D O, Kynard B E. Environmental sex determination: Interaction of temperature and genotype in a fish[J]. Science, N. Y. 1981, 213: 577~579.
- [40] Strüssmann C A, Patiño R. Sex determination, Environmental. In: Encyclopedia of Reproduction[A]. Academic Press, 1999, Vol. 4, 402~409.
- [41] Baroiller J F, Chourrout D, Fostier A, et al. Temperature and sex chromosome govern sex ratio of the mouthbrooding cichlid fish *Oreochromis niloticus*[J]. J Exp Zool, 1995, 273: 216~223.
- [42] Strüssmann C A, Saito T, Takashima F. Heat~induced germ cell deficiency in the teleosts *Odontesthes bonariensis* and *Patagonina hatcheri*[J]. Comp Biochem Physiol, 1998, Vol. 119A, 2: 637~644.
- [43] Conover D O, Heins S W. Adaptive variation in environmental and genetic sex determination in a fish[J]. Nature, 1987, 326: 496~498.
- [44] Craig J K, Foote C J, Wood C C. Evidence for temperature~dependent sex determination in sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*)[J]. Can J Fish Aquat Sci, 1996, 53: 141~147.
- [45] Patiño R, Davis K B, Schoor J E, et al. Sex differentiation of channel catfish gonads: normal development and effects of temperature[J]. J Exp Zool, 1996, 276: 209~218.
- [46] Middaugh D P, Hemmer M J. Influence of environmental temperature on sex ratios in the tidewater silverside, *Menidia peninsulae* (Pisces: Atherinidae)[J]. Copeia, 1987, (4): 958~964.
- [47] Strüssmann C A, Saito T, Usui M, et al. Thermal thresholds and critical period of thermolabile sex determination in two atherinid fishes, *Odontesthes bonariensis* and *Patagonina hatcheri*[J]. J Exp Zool, 1997, 278: 167~177.

- [48] Strüssmann C A, Cota J C G, Phonlor G, *et al.* Temperature effects on sex differentiation of two South American *atherinids*, *Odontesthes argentinensis* and *Patagonina hatcheri*[J] . *Environmental Biology of Fisheries*, 1996, 47: 143 ~ 154.
- [49] Sullivan J A, Schultz R J. Genetic and environmental basis of variable sex ratios in laboratory strains of *Poeciliopsis lucida*[J] . *Evolution*, 1986, 40(1): 152 ~ 158.
- [50] Mair G C, Beardmore J A, Skibinski D O F. Experimental evidence for environmental sex determination in *Oreochromis* species. In: Proceeding of the Second Asian Fisheries Forum[C] . R Hirano, I Hanyu(Eds). Tokyo, 1990. 555 ~ 558.
- [51] Feist G, Schreck C B, Fitzpatrick M S, *et al.* Sex steroid profiles of coho salmon (*Oncorhynchus kisulch*) during early development and sexual differentiation[J] . *Gen Comp Endocrinol*, 1990, 80: 299 ~ 313.
- [52] Piferrer F, Zanuy S, Carrillo M, *et al.* Brief treatment with an aromatase inhibitor during sex differentiation causes chromosomally female salmon to develop as normal, functional males[J] . *J Exp Zool*, 1994, 270: 255 ~ 262.
- [53] Hines G A, and Watts S A. Non~steroidal chemical sex manipulation of tilapia[J] . *Journal of the World Aquaculture Society*, 1995, 26: 98 ~ 102.
- [54] Fitzpatrick M S, Gale W L, Schreck C B. Binding characteristics of an androgen receptor in the ovaries of coho salmon, *Oncorhynchus kisulch*[J] . *Gen Comp Endocrinol*, 1994, 95: 399 ~ 408.
- [55] Pieau C M, Girondot M, Richard~Mercier N, *et al.* Temperature sensitivity of sexual differentiation of gonads in the European pond turtle: Homonal involvement[J] . *J Exp Zool*, 1994, 270: 86 ~ 94.
- [56] Rhen T, Lang J W. Temperature dependent sex determination in the snapping turtle; Manipulation of the embryonic sex steroid environment[J] . *Gen Comp Endocrinol*, 1994, 96: 243 ~ 254.

Fish sex determination and its mechanisms ~ a review

WANG De-shou, WU Tian-li, ZHANG Yao-guang

(School of Life Sciences, Southwest China Normal University, Chongqing 400715)

ABSTRACT

Among the vertebrates, sex determination mechanism of fishes is the most diversified. In fishes, genetic components are still the basis of sex determination as in higher vertebrates, but the sex ~ determining genes are not distinctly concentrated on the sex chromosomes because many autosomal genes are also involved in sex determination. In addition, sexuality of fishes is more evidently exhibited as bi ~ potential during early stages of ontogenesis. In different degrees, some environmental factors, such as temperature, exogenous hormones etc. , can influence the process of sex differentiation, making the mechanisms of fish sex determination even more complex.

KEY WORDS: fish; sex determination; mechanism; review

责任编辑 汤兴华