

综 述

鱼类早期发育阶段甲状腺激素的作用

THE EFFECTS OF THYROID HORMONE ON THE EARLY DEVELOPMENTAL STAGE OF FISH

张臻宇 鲍宝龙

ZHANG Zhen-Yu, BAO Bao-Long

(上海水产大学渔业学院, 200090)

(Fisheries College, SFU, 200090)

关键词 鱼类, 早期发育阶段, 甲状腺激素

KEYWORDS fish, early developmental stage, thyroid hormone

中图分类号 Q493.1; S917

近十多年来,鱼类早期生活史临界期大量死亡现象一直是国际鱼类早期生活史研究领域的焦点,尤其对于产小型卵的海水硬骨鱼类,临界期是鱼苗大规模生产的主要障碍。许多研究表明甲状腺激素(四碘甲腺原氨酸 T_4 和三碘甲腺原氨酸 T_3)在鱼类早期生活史阶段起着重要的调节作用。本文旨在阐述鱼类早期发育阶段甲状腺激素的来源、作用及影响甲状腺激素水平的内外因子,为探索鱼类早期生活史临界期死亡机理提供参考。

1 卵和仔鱼中甲状腺激素的来源

1.1 卵中甲状腺激素的出现

Brown 等[1988]指出,给条纹狼鲈(*Morone saxatilis*)的成熟雌体注射 T_3 ,提高了卵子中 T_3 的浓度,因此认为甲状腺激素来源于母体,并转移到正在成熟的卵母细胞中。然而 Tagawa 和 Hirano[1991]发现青鳉(*Oryzias latipes*)母体血液中激素的浓度与卵中的激素水平没有明显的相关性。Brown 和 Bern[1989]报导产卵前2天对雌体注射激素可增加卵中 T_3 的含量,这表明卵巢发育的后期激素才进入卵;Ayson 和 Lam[1993]对点篮子鱼(*Siganus guttatus*)进行了研究,认为产卵前24小时就足以使母体中的 T_4 转移到卵子中去。

Tagawa 和 Hirano[1987]测得在大麻哈鱼(*Oncorhynchus keta*)和银大麻哈鱼(*On-*

corhynchus kisutch)的雌体卵黄生成的时候甲状腺激素含量高。红大麻哈鱼(*Oncorhynchus nerka*)产卵前,血液中甲状腺激素下降,说明甲状腺激素可能在卵黄生成和(或)卵母细胞成熟时主动或被动地进入卵子[Leatherland 和 Lin 1989]。Kobuke 等[1987]指出新孵化的大麻哈鱼仔鱼甲状腺激素的96%存在于卵黄中,仅4%分布于仔鱼的组织中。

1.2 仔鱼体中甲状腺激素的来源

Tagawa 和 Hirano[1987]指出在大麻哈鱼卵黄囊完全吸收后,甲状腺激素马上增加到最大值,为未受精卵的2倍,然后迅速下降至较低的水平,高含量的甲状腺激素出现在仔鱼而非未受精卵,说明此时仔鱼的甲状腺可以产生激素。

甲状腺的分化可以通过对机体的切片进行苏木精和曙红染色,检测其嗜酸性的甲状腺球蛋白的染色情况得以分辨。甲状腺出现于仔鱼发育的早期,可以将其分为两类,一类是甲状腺出现早的类群,其甲状腺细胞在孵化时就已分化,主要是那些产沉性卵和(或)卵胎生的种类,如大麻哈鱼的甲状腺原基出现于胚孔关闭之时,胚胎的鳃裂刚刚开始发育时形成了最初的滤泡。Sullivan 等[1987]发现尽管甲状腺滤泡早已形成,鳟(*Salmo trutta*)在开始摄食后¹³¹I 标记的甲状腺细胞才逐渐明显,说明甲状腺激素的分泌开始于卵黄囊完全吸收和鳟摄食开始之时。另一类是出现晚的类群,其甲状腺的分化发生于卵黄完全吸收后,主要是产浮性卵的种类[Nacario 1983]。

赵维信和贾江[1997]在仔鱼腹主动脉周围首先观察到甲状腺滤泡结构。Tanaka 等[1995]发现牙鲈甲状腺滤泡的发育与体内 T_4 含量的变化同步,即随着仔鱼向稚鱼的转化,滤泡的数量、大小、上皮细胞高度不断增加。

2 甲状腺激素作用机制

甲状腺激素直接进入细胞核内与受体结合,受体的激活是通过甲状腺激素结合于基因的一段特定的 DNA 序列,即甲状腺应答因子,以正向或反向调节基因的表达来完成的[Glass 等 1987]。鱼类组织中, T_4 和 T_3 似乎具有相同的核结合位点, T_3 与位点的亲和力比 T_4 高几倍,因此, T_3 较强的生物活性可以解释为激素分子与受体较强的亲和力[Darling 等 1982, Bres 和 Eales 1985, Sullivan 等 1987]。人们认为在牙鲈变态过程中,仔鱼的各个器官普遍发育或重新确定位置,包括组织特异蛋白表达的改变或起始,都起因于基因表达的组织特异过程,这一过程直接或间接地为甲状腺激素所控制,而甲状腺激素受体(THR_s)具有调节甲状腺激素的作用[Inui 等 1995]。因此,牙鲈变态时 THR_s 的特征和位点是了解特定组织中甲状腺激素作用机制的关键。

3 甲状腺激素与其他激素的相互关系及协同作用

硬骨鱼类其它的内分泌激素如促甲状腺激素、生长激素和肾上腺皮质激素等对甲状腺激素的分泌及生理功能产生影响。

3.1 促甲状腺激素(TSH)

用 TSH 处理虹鳟和美洲红点鲑,其血液中 T_4 的含量增加, T_3 水平没有明显增长, T_4/T_3 明

显上升,说明 TSH 对促进 T_4 向 T_3 的转变在这两种鱼中少有或没有作用。给美洲红点鲑注射羊催乳素和羊 TSH,血液中 T_3 水平明显上升,促进了外周 T_4 向 T_3 的转变,而这一反应只有当施用 TSH 使 T_4 水平提高后才可见到[Fok 和 Eales 1984, Leatherland 和 Flett 1988]。

3.2 生长激素(GH)

对一些硬骨鱼类,生长激素制剂具有促甲状腺的活力,这可能是解释 T_4 和 GH 能够促进生长和代谢的重要原因。用致甲状腺肿物如硫脲等施用给网纹花鲈(*Poecilia reticulata*),其血液中甲状腺激素含量下降,伴随生长激素分泌细胞活力的下降,鱼体生长减慢[Pandey 和 Leatherland 1970]。 T_4 促进齐氏罗非鱼(*Tilapia zillii*)生长激素细胞的活力[Leatherland 和 Hyder 1975]。而 Higgs 等[1976]报导 T_4 处理红大麻哈鱼,其体内生长激素数量减少。Baker 和 Ingleton [1975]发现将 T_4 注入培养基,使体外培养的欧洲鳗鲡(*Anguilla anguilla*)垂体释放 GH 减少,生长激素细胞的颗粒形成增加。因此,对于不同的种类, T_4 对分泌生长激素的细胞的活力表现为促进或者抑制作用。

3.3 肾上腺皮质激素

de Jesus 等[1990, 1991]报道牙鲈孵化2天后,其体内的肾上腺皮质激素含量很低,而仔鱼发育至变态高峰时,肾上腺皮质激素含量明显增加,随后下降至基础水平,他们认为在仔鱼生长阶段肾上腺皮质激素可能对甲状腺激素的生理功能有协同和促进作用。

Brown 和 Kim[1995]发现 T_3 和皮质醇处理加速了仔鱼肠的分化,促进了初次摄食营养的吸收。仔鱼初次摄食普遍存在的问题是它们可以吞咽食物,但却不能将其消化吸收[Walford 和 Lam 1993]。实验表明甲状腺激素和皮质醇一起施用比单一施用一种激素更为有效,鱼体大而均一,游泳能力增强,自相残杀的情形得以缓解,成活率提高[de Jesus 等 1990]。

3.4 肾上腺素(E)和去甲肾上腺素(NE)

脊椎动物通过肝、肾等在酶的作用下将 T_4 转变为 T_3 。虹鳟肝脏的5'-单脱碘酶活力随 E 和 NE 的浓度提高而增强[Brett 和 Leatherland 1997]。在制肝脏切片前22小时,给虹鳟注射萘异丙仲胺(β -肾上腺素受体抑制剂),完全抑制了肾上腺素刺激5'-单脱碘酶活力的增加,这表明 β -肾上腺素受体抑制剂-萘异丙仲胺对儿茶酚氨激素刺激反应的削弱作用。而 Eales 等[1986]认为肾上腺素对北极红点鲑(*Salvelinus alpinus*)血液中的 T_4 通过5'-单脱碘酶的作用转变为 T_3 没有影响。

4 外源因子对甲状腺激素作用的影响

4.1 环境温度

低温下,下丘脑-垂体轴刺激甲状腺产生 T_4 (和 T_3),满足动物需要;高温下,甲状腺直接为温度所调节(不需要促甲状腺激素的刺激)。在一定的饵料条件下,虹鳟体内的血液甲状腺激素与甲状腺上皮细胞高度直接相关,而与环境温度反向相关。低温时,鱼体需要更多的 T_4 和 T_3 来激活靶组织的受体位点,然而在美洲狼鲈(*Morone americanus*)体内,作者未发现耐低温能

力与甲状腺功能状态的相关性[Leatherland 1982]。

4.2 饥饿

营养条件可以改变外周组织 T_4 向 T_3 的转变[Moccia 等 1981]。饥饿的鱼体甲状腺激素代谢排除率、降解率、 T_4 脱碘率和血液中的 T_4 水平都降低。性成熟的红大麻哈鱼甲状腺活力明显下降,伴随着产卵洄游,在代谢发生变化和因产卵而需求增大等综合因素的影响下,甲状腺肿发生率增加。对鲑进行几天的饥饿处理,在1~3小时内 T_4 向 T_3 的转变及 T_3 含量均提高,但与可饱和的核 T_3 结合位点的亲和力下降。

4.3 维生素

缺乏维生素 C(Vc)的鱼体甲状腺对碘的吸收明显下降,而非甲状腺组织如血液、鳃、肾、肝和胃肠道等中的碘量明显增加[Agrawal 和 Mahajan 1981]。Vc 缺乏的鱼的血液中 T_3 含量降低,对 T_4 含量无影响。由于长时间的 Vc 缺乏而造成甲状腺活力的下降可能是因为:(1)减少了无机碘由血液向甲状腺的运输;(2)甲状腺滤泡的酪氨酸碘化作用减弱。前者是因为不能形成甲状腺细胞,后者是因为组织中缺乏的 Vc 是过氧化物酶系统的电子给体。由于维生素缺乏而使酪氨酸代谢受阻,可能是利用碘能力下降的原因,并且通过对促性腺激素的负反馈,最终会影响鱼的繁殖力,亦会使鱼的生长发育停滞。

4.4 pH 值

Brown 等[1990]发现环境中铝的存在,加剧了低 pH 促进皮质醇生产而抑制 T_3 生产的效应。环境中 pH 低,促进皮质醇的分泌,就其本身对甲状腺激素的代谢影响很小,然而加入铝后,皮质醇的分泌增强,同时也影响了甲状腺系统;5-单脱碘酶活性受到抑制, T_3 的生产减少,可能引起培养于含铝环境中的鱼生长缓慢。存在这样的可能性:酸和铝对甲状腺系统的影响是通过促使皮质醇的水平变化来调节的。

4.5 盐度

向淡水中加入海水,使其盐度分别为0.3、1.5和3,能显著提高卵的孵化率和仔鱼的成活率[Lam 和 Sharma 1985]。虽然鲤(*Cyprinus carpio*)是淡水鱼类,盐度对其卵和仔鱼也能发挥良好的作用。施用甲状腺激素扩大了盐度对于仔鱼生长、发育和存活的影响,也提高了胚体抵抗真菌侵染的能力。不同浓度的甲状腺激素对卵及仔鱼的影响与环境盐度有关:随着环境盐度升高,甲状腺激素的有效浓度下降,这可能是因为随着盐度的增加,仔鱼的生长和发育加速,而随着仔鱼的生长,对甲状腺激素的反应更加灵敏。基于上述研究,提出盐度为3的水体和 0.01×10^{-6} T_3 结合能最有效地促进鲤仔鱼的生长发育。

4.6 环境刺激

低氧、代谢废物的沉积(如氨、尿素)、放养密度过大造成的拥挤和竞争[Scott-Thomas 等 1992]及其它环境污染物[Stephens 等 1997]限制了甲状腺激素对鱼体生长的积极影响。Brown 等[1978]观察由于外科注射或取血样等造成的肌体损伤将会引起叉尾鲷和虹鳟血液中 T_4 的暂时增加, T_3 变化不明显,标记 T_4 转化为 T_3 也没有明显变化。但是长期的环境刺激通

常对真骨鱼类的生长和存活不利,引起甲状腺活力的抑制[Sower 和 Schreck 1982]。氯烃可以引起淡水和海水鱼类的甲状腺肿,如多氯二苯改变了有些真骨鱼类鳃对放射性碘的吸收率[Mayer 等 1977]。各种溶解物质如钙、氮、氟化物以及各种金属如锰、铅、镉等通过削弱甲状腺对碘的清除、吸收和转运功能引起鱼体甲状腺肿。Nath De 和 Bhattacharya[1976]报道 *Opni-cephalus punctatus* 暴露于酚、硫化物和氨等工业污染物48小时,就会引起甲状腺增生。

5 对仔鱼生长和发育的影响

许多学者研究表明,对仔鱼进行外源甲状腺激素处理能够促进卵黄囊吸收、色素沉着,使仔鱼游泳能力增强、抗菌能力提高、死亡率降低,如罗非鱼[Lam 1980, Nacario 1983],条纹狼鲈[Brown 等 1988],遮目鱼(*Chanos chanos*)[Lam 和 Sharma 1985]。值得注意的是低剂量的 T₄明显促进胸鳍的生长,而高剂量的 T₄会引起胸鳍的形状异常以及脊椎的异常生长,如出现脊椎前突和脊椎侧突,还将引起卵黄囊仔鱼的上皮细胞加厚。

5.1 骨骼肌

鲈类变态高峰时肌肉中的蛋白质如肌钙蛋白和肌球蛋白轻链发生变化,给变态前的仔鱼施用甲状腺激素能够诱使肌钙蛋白的提早转变,硫脲抑制其转变。甲状腺激素对变态过程中肌球蛋白的 DTNB 轻链的转变也具有调节作用[Inui 等 1995]。

5.2 鳔的膨胀

条纹狼鲈孵化后的两周进行剧烈的形态分化,并伴有高死亡率。养殖者对于条纹狼鲈和其它种类的浮游仔鱼的两个方面最为关心,一是向主动摄食转变,二是组织成功地分化及鳔的膨胀。这两个过程都发生于仔鱼孵化后的最初两周。甲状腺激素水平的提高可能直接刺激了鳔壁的分化和腔隙的扩张[Brown 等 1988]。鳔膨胀率的提高有利于早期阶段摄食能力和游泳能力的加强,从而减少条纹狼鲈的自相残杀,提高成活率。

5.3 血红细胞

牙鲈变态过程中, T₄处理能够促进血红细胞群体从仔鱼型向成体型转变[Miwa 和 Inui 1991]。Sullivan 等[1987]报道鲑的血红细胞具有核 T₃受体,并且在从前血红细胞到成熟血红细胞的转变过程中,这些受体的数量减少,说明甲状腺激素对鱼类血红细胞的分化及最终成熟起重要作用。

5.4 胃

甲状腺激素处理后的仔鱼在向主动摄食过渡时,死亡率明显下降,说明鱼体内甲状腺激素的水平变化对于鱼体向新的食物源过渡、形成与之相适应的消化系统特别重要[Specker 1988]。Miwa 等[1992]发现牙鲈变态过程中甲状腺激素促进胃的分化,使提早分泌胃酸,而硫脲抑制胃的分化。

5.5 甲状腺激素对外部形态的影响

外源 T₄处理能显著地增大罗非鱼体高与体长的比以及与整个体表面积的比,但对体重。

体长的影响不明显,即 T_4 处理的仔鱼与对照相比,背腹轴生长得更快。Weber 等[1992]观察到极高剂量的 T_3 (为孵化时的 60—220 倍) 抑制仔鱼体重的增长,并引起发育异常,骨骼形成异常。 T_4 和 T_3 对骨骼发育的影响可能是直接的,也可能与生长激素共同起作用[Higgs 等 1982]。

5.6 甲状腺激素对变态的影响

T_4 处理促进了牙鲆从对称的浮游仔鱼到不对称的底栖幼鱼的变态,使其在个体较小时就完成了变态的过程,而用硫脲处理的仔鱼变态停滞,产生不变态的大型仔鱼[Inui 和 Miwa 1985, Miwa 和 Inui 1987]。牙鲆的变态依赖于体内的甲状腺激素浓度,变态前期, T_3 和 T_4 略有增加,变态高峰时明显增长,高峰过后 T_3 、 T_4 水平下降[Tanaka 等 1995]。

5.7 甲状腺激素对行为和运动活力的作用

Thiessen 和 Sturdivant[1977]发现,施用 T_4 给帆鳍花鲃(*Poecilia latipinna*) 的雌体,其总体活力增强并易与雄鱼结合,这可能是 T_4 作为一种信息素或者更有可能是在 T_4 的控制下释放一种信息因子的结果。Sage[1968]用 T_4 处理网纹花鲃也发现其运动活力增强。 T_4 和 T_3 注入入海前的大麻哈鱼体内,其游泳运动明显减弱,攻击性下降,且具有向下游移动的趋势[Godin 等 1974]。许多大麻哈鱼的仔鱼洄游开始前在淡水中喜欢较低的光强,隐蔽的区域,用 T_3 或 T_4 处理后则使其倾向于开阔的水域[Iwata 等 1989]。

6 展望

从上述介绍可以看出,环境因子及其它内分泌激素对鱼体中甲状腺激素的水平产生影响,而甲状腺激素对鱼类的生长发育极为重要,特别是适量的甲状腺激素可以促进仔鱼生长发育的各个环节。虽然外界因子和其它内分泌因子通过影响甲状腺激素水平变动而造成仔鱼死亡的直接证据不多,但可预测甲状腺激素可能是外界因子和早期发育的共同作用造成临界期仔鱼大量死亡的原因之一,因此作者认为若找出影响甲状腺激素水平关键性的环境因子和内分泌激素,阐明临界期大量死亡的内在机理,并对这些关键性的因子进行调控,将对突破鱼苗培育过程中临界期的制约有促进作用,对推动海水鱼类养殖业具有积极意义。而仔鱼临界期影响甲状腺激素波动的外界因子和其它内分泌激素的作用,也许正是日后鱼类早期生活史研究领域的一个热点。

参 考 文 献

- 赵维信, 贾 江. 1997. 鳊、团头鲂和短盖巨脂鲤早期发育阶段甲状腺激素含量变化研究. 水产学报, 21(2):120~127
- Agrawal N K, Mahajan C L. 1981. Effect of ascorbic acid deficiency on the uptake of iodine by thyroid and nonthyroid tissues of an air-breathing freshwater fish *Channa punctatus* Bloch. J Fish Biol, 18:411~416
- Ayson F G, Lam T J. 1993. Thyroxine injection of female rabbitfish (*Siganus guttatus*) broodstock, changes in thyroid hormone levels in plasma, eggs, and yolk-sac larvae, and its effect on larval growth and survival. Aquaculture, 109:83~93
- Baker B I, Ingleton P M. 1975. Secretion of prolactin and growth hormone by teleost pituitaries *in vitro*. I. Effect of salt concentration during long-term organ culture. J Comp Physiol, 100:269~282
- Bres O, Eales T G. 1985. Thyroid hormone binding to isolated trout (*Salmo gairdneri*) liver nuclei *in vitro*, Binding affinity, capacity and chemical specificity. Gen Comp Endocrinol, 61:29~39

- Brett S E, Leatherland J F. 1997. Epinephrine and norepinephrine elevate 5'-monodeiodinase activity in rainbow trout liver slices. *Fish Physiol Biochem*, 16(1):29~34
- Brown J, Fedoruk K, Eales J G. 1978. Physical injury due to injection or blood removal causes transitory elevations of plasma thyroxine in rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *Can J Zool*, 56:1998~2003
- Brown C L, Doroshov S I, Nunez J M. 1988. Maternal triiodothyronine injections cause transitory elevations of plasma thyroxine in rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *Can J Zool*, 56:1998~2003
- Brown C L, Bern H A. 1989. Thyroid hormones in early development, with special reference to teleost fishes. In "Development, Maturation and Senescence of the Neuroendocrine System" Ed by MP Schreibman. C Gscanes. Academic Press. New York, 289~306
- Brown C L, Kim B G. 1995. Combined application of cortisol and triiodothyronine in the culture of larval marine finfish. *Aquaculture*, 135:79~86
- Brown S B, Maclatchy D L, Hara T J, et al. 1990. Effects of low ambient pH and aluminum on plasma kinetics of cortisol, T₃, and T₄ in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Can J Zool*, 68:1537~1543
- Darling D S, Dickgoff W W, Gorbman A. 1982. Comparison of thyroid hormone binding to hepatic nuclei of the rat and a teleost (*Oncorhynchus kisutch*). *Endocrinology*, 111:1936~1943
- de Jesus E G, Inui Y, Hirano T. 1990. Cortisol enhances the stimulating action of thyroid hormones on dorsal fin-fay re-sorption of flounder larvae *in vitro*. *Gen Comp Endocrinol*, 79:167~173
- de Jesus E G, Hirano T, Inui I. 1991. Changes in cortisol and thyroid hormone concentrations during early development and metamorphosis in the Japanese flounder, *Paralichthys olivaceus*. *Gen Comp Endocrinol*, 82:369~376
- Eales J G, Ranson J L, Shostak S, et al. 1986. Effects of catecholamines on plasma thyroid hormone levels in Arctic charr, *Salvelinus alpinus*. *Gen Comp Endocrinol*, 63:393~399
- Fok P, Eales J G. 1984. Regulation of plasma T₃ levels in T₄-challenged rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *Gen Comp Endocrinol*, 53:197~202
- Glass C K, Franco R, Weinverger C, et al. 1987. A c-erb-A binding site in rat growth hormone gene mediates transactivation by thyroid hormone. *Nature*, 329:738~741
- Godin J G, Dill P A, Drury D E. 1974. Effects of thyroid hormones on behavior of yearling Atlantic salmon (*Salmo salar*). *J Fish Res Board Can*, 31:1787~1790
- Higgs D A, Donaldson E M, Dye H M, et al. 1976. Influence of bovine growth hormone and L-thyroid, pancreas and pituitary of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *J Fish Res Board Can*, 33:1585~1603
- Higgs D A, Fagerlund U H M, Eales J G, et al. 1982. Application of thyroid and steroid hormones as anabolic agents in fish culture. *Comp Biochem Physiol*, 73B(1):143~176
- Inui Y, Miwa S. 1985. Thyroid hormone induces metamorphosis of flounder larvae. *Gen Comp Endocrinol*, 60:450~454
- Inui Y, Yamano K, Miwa S. 1995. The role of thyroid hormone in tissue development in metamorphosing flounder. *Aquaculture*, 135:87~98
- Iwata M, Yamanome T, Tagawa M et al. 1989. Effects of thyroid hormones on phototaxis of chum and coho salmon juveniles. *Aquaculture*, 82:329~338
- Kobuke L, Specker J L, Bern H A. 1987. Thyroxine content of eggs and larvae of coho salmon. *Oncorhynchus kisutch*. *J Exp Zool*, 242:89~94
- Lam T J. 1980. Thyroxine enhances larval development and survival in *Sarotherodon (Tilapia) mossambicus* Ruppell. *Aquaculture*, 21:287~291
- Lam T J, Sharma R. 1985. Effects of salinity and thyroxine on larval survival, growth and development in the carp, *Cyprinus carpio*. *Aquaculture*, 44:201~212
- Lam T J, Juario J V, Banno J. 1985. Effect of thyroxine on growth and development in post-yolk-sac larvae of milkfish, *Chanos chanos*. *Aquaculture*, 46:179~184
- Leatherland J F, Hyder M. 1975. Effect of thyroxine on the ultrastructure of the hypophyseal proximal pars distalis in *Tilapia zillii*. *Can J Zool*, 53:686~690
- Leatherland J F. 1982. Environmental physiology of the teleostean thyroid gland; a review. *Env Biol Fish*, 7(1):83~110

- Leatherland J F, Flett P A. 1988. Effect of propranolol in combination with TSH and ovine prolactin on plasma thyroid hormone levels and *in vitro* hepatic monodeiodination of thyroxine in brook charr, *Salvelinus fontinalis* (Mitchill). *Comp Biochem Physiol*, 91A(2):371~376
- Leatherland J F, Lin L. 1989. Thyroid hormone content of eggs and early developmental stages of five *Oncorhynchus* species. *Can J Aquat Sci*, 46:2140~2145
- Mayer F L, Mehrle P M, Saunders M O. 1977. Residue dynamics and biological effects of polychlorinated biphenyls in aquatic organisms. *Arch Env Contam Toxicol*, 5:501~511
- Miwa S, Inui Y. 1987. Effects of various doses of thyroxine and triiodothyronine on the metamorphosis of flounder (*Paralichthys olivaceus*). *Gen Comp Endocrinol*, 67:356~363
- Miwa S, Inui Y. 1991. Thyroid hormone stimulates the shift of erythrocyte populations during metamorphosis of the flounder. *J Exp Zool*, 259:222~228
- Miwa S, Yamano K, Inui Y. 1992. Thyroid hormone stimulation gastric development in flounder larvae during metamorphosis. *J Exp Zool*, 261:424~430
- Moccia R D, Leatherland J F, Sonstegard R A. 1981. Quantitative interlake comparison of thyroid pathology in Great Lakes coho (*Oncorhynchus kisutch*) and chinook (*Oncorhynchus tshawytscha*) salmon. *Cancer Research*, 41:2200~2210
- Nacario J F. 1983. The effect of thyroxine on the larvae and fry of *Sarotherodon niloticus* L. (*Tilapia nilotica*). *Aquaculture*, 84:73~83
- Nath De S, Bhattacharya S. 1976. Effect of some industrial pollutants on fish thyroid peroxidase activity and role of cytochrome C thereon. *Ind J Exp Biol*, 14:561~563
- Pandey S, Leatherland J F. 1970. Comparison of the effects of methallibrene and thiourea on the testis, thyroid and adenohypophysis of the adult and juvenile guppy, *Poecilia reticulata* Peters. *Can J Zool*, 48:445~450
- Sage M 1968. Respiratory and behavioural responses to *Poecilia* to treatment with thyroxine and thiourea. *Gen Comp Endocrinol*, 10:304~309
- Scott-Thomas D A F, Ballantyne J S, Leatherland J F. 1992. Interactive effects of high stocking density and triiodothyronine-administration on aspects of the *in vivo* intermediary metabolism and *in vitro* hepatic response to catecholamine and pancreatic hormone stimulation in brook charr, *Salvelinus fontinalis*. *The Journal of Experimental Zoology*, 263:68~82
- Sower S A, Schreck C B. 1982. Steroid and thyroid hormones during sexual maturation of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) in seawater or fresh water. *Gen Comp Endocrinol*, 47:42~53
- Specker J L. 1988. Preadaptive role of thyroid hormone in larval and juvenile salmon, growth, the gut and evolutionary considerations. *Am Zool*, 28:337~349
- Stephens S M, Alkindi A Y A, Waring C P, et al. 1997. Corticosteroid and thyroid responses of larval and juvenile turbot exposed to the water-soluble fraction of crude oil. *J Fish Biol*, 50:953~964
- Sullivan C V, Iwamoto R N, Dickhoff W W. 1987. Thyroid hormones in blood plasma of developing salmon embryos. *Gen comp Endocrinol*, 65:337~345
- Tagawa M, Hirano T. 1987. Presence of thyroxine in eggs and changes in its content during early development of chum salmon, *Oncorhynchus keta*. *Gen Comp Endocrinol*, 68:129~135
- Tagawa M, Hirano T. 1991. Effects of thyroid hormone deficiency in eggs on early development of the medaka, *Oryzias latipes*. *J Exp Zool*, 257:360~366
- Tanaka M, Tanangonan J B, Tagawa M, et al. 1995. Development of the pituitary, thyroid and inter renal glands and applications of endocrinology to the improved rearing of marine fish larvae. *Aquac*, 135:111~126
- Thiessen D D, Sturdivant S K. 1977. Female pheromone in the black molly fish (*Mollinesia latipinna*), a possible metabolic correlate. *J Chem Ecol*, 3:207~217
- Walford J, Lam T J. 1993. Development of digestive tract and proteolytic enzyme activity in seabass (*Lates calcarifer*) larvae and juvenile. *Aquaculture*, 109:187~205
- Weber G M, Okimoto D K, Grau E G. 1992. Patterns of thyroxine (T_4) and triiodothyronine (T_3) in serum and follicular-bound oocytes of the tilapia, *Oreochromis mossambicus*, during oogenesis. *Gen Comp Endocrinol*, 85:392~404