

文章编号: 1004-7271(2008)04-0481-05

· 综述 ·

## 温度在水产动物性别控制中的作用

楼允东<sup>1</sup>, 吴萍<sup>2</sup>

(1. 上海海洋大学水产与生命学院, 上海 200090;

2. 苏州大学生命科学学院, 江苏 苏州 215006)

**摘要:**就孵化温度(胚胎发育温度)和幼体发育温度对水生甲壳类、贝类、鱼类、两栖类和爬行类性别分化和性腺发育的影响作了简要介绍。总的趋势是高温有利于雄性化, 而低温则有利于雌性化。另外, 综述还对其作用机制作了初步探讨。

**关键词:**温度; 水产动物; 性别控制; 雄性化; 雌性化

**中图分类号:** S 917      **文献标识码:** A

## The role of temperature in sex control of aquatic animals

LOU Yun-dong<sup>1</sup>, WU Ping<sup>2</sup>

(1. College of Fisheries and Life, Shanghai Ocean University, Shanghai 200090, China;

2. College of Life Science, Soochow University, Suzhou 215006, China)

**Abstract:** In this roundup, the effect of temperature of embryonic development and larval development on sex determination and gonadal differentiation of crustaceans, shellfish, fish, amphibians and reptiles was briefly introduced. The general trend is that the lower temperature favoured feminization, while higher temperature favoured masculinization. Besides, the action mechanism was preliminarily discussed in this roundup also.

**Key words:** temperature; aquatic animals; sex control; masculinization; feminization

水产动物性别控制的研究, 对水产养殖来说, 具有重要的实用意义。因为许多水产养殖的对象, 其生物学或经济性状诸如生长率、成熟年龄、繁殖方式、体色、体型和个体大小等雌雄之间存在差异。例如对虾 (*Penaeus*)、青蟹 (*Scylla serrata*)、鲤 (*Cyprinus carpio*)、草鱼 (*Ctenopharyngodon idellus*) 和河鳗 (*Anguilla japonicus*) 等雌性比雄性生长快, 而青虾 (*Macrobrachium nipponense*)、罗氏沼虾 (*M. rosenbergii*)、罗非鱼 (*Oreochromis*) 和牛蛙 (*Rana catesbiana*) 等都是雄性比雌性生长快。另外, 雌性中华绒螯蟹 (*Eriocheir sinensis*) 肉质好, 售价高; 雌性中国林蛙 (*Rana chensinensis*) 输卵管的干制品俗称“哈士蟆油”, 是名贵的中药材, 具有很高的药用和滋补价值。因此, 人们可以根据需要专门生产全雌或全雄苗种进行单性养殖以提高经济效益。另外, 水产动物性别控制的研究, 对阐明水产动物性别决定和性腺分化机制等理论问题也是非常有价值的。

水产动物的性别分化和性腺发育, 除了遗传因素外, 还受到诸多环境因素(如温度、pH、盐度、光照、

收稿日期: 2007-11-22

基金项目: 上海市教委重点学科科研项目(1999-51); 农业部重点科研项目(渔95-A-96-01-01)

作者简介: 楼允东(1937-), 男, 浙江义乌人, 教授, 主要从事水产动物遗传育种方面的研究。Tel: 021-65710941, E-mail: ydlou@shou.edu.cn

食物丰度、群体密度和个体之间的相互作用等)的影响,其中温度对水产动物性别分化的影响有较多报道,现简要介绍如下。

## 1 研究概况

### 1.1 甲壳类

Fries 在大型溞(*Daphnia magna*)上进行了单克隆培养,发现在短日照 8 °C 下不出现雄体,但在短日照 18 °C 下出现 83% 雄体,在 29 °C 下有 100% 雄体,表明温度对出现雄体起了重要的作用<sup>[1]</sup>。Takeda<sup>[2]</sup>对一种日本猛水溞(*Titripus japonicus*)的研究发现,低温会增加雌性比例,高温则会增加雄性个体的产生。在端足类(Amphipoda),杜氏钩虾(*Orchestia gammarellus*)在早春(1-4月),雌性比雄性多,到了晚春(5月),雄性随着水温升高而增多,并超过了雌性<sup>[3]</sup>。杨丛海等<sup>[4]</sup>将中国对虾(*Penaeus chinensis*)受精卵用 41.5~42 °C 的高温处理 30 s,结果约有 50% 可孵出无节幼体,从仔虾到成虾,再经过 110 d 的养殖,到收获时随机取 234 尾检查其性别,其中雌虾 166 尾,雄虾 68 尾,雌雄之比为 2.44:1,差异极为显著。

### 1.2 贝类

自然界的牡蛎存在雌性、雄性和雌雄同体三种性别。牡蛎(*Crassostrea*)的性别极不稳定,这三种性别可以相互转换。研究发现,牡蛎的性别可以随水温而改变,当水温高时,群体中雌性占优势;当水温低时,则雄性占优势<sup>[5]</sup>。

### 1.3 鱼类

温度对鱼类性腺分化的影响已有较多报道。如尼罗罗非鱼(*Oreochromis niloticus*)发育时的温度升高,鱼苗的雄性比率就将上升;如果发育时的温度降低,则雌性比率上升<sup>[6-7]</sup>。Conover 等<sup>[8]</sup>用大西洋月银汉鱼(*Menidia menidia*)的 1 尾雄鱼的精液与 6 尾不同雌鱼的卵子受精,受精卵在 17~25 °C 水温发育,孵化出来的雄体占 88%,而在 11~19 °C 水温发育时,雄体只占 25%。另外,在 11~19 °C 水温内发育的受精卵,在不同时期转到 17~25 °C 水温下继续发育,结果随着转移的时间不同,孵化出雄体的比例亦不同,在 11~19 °C 水温中发育的时间越长再转到 17~25 °C 水温继续发育的后代中雄体所占的比例亦越小。泥鳅(*Misgurnus anguillicaudatus*)和大鳞副泥鳅(*Paramisgurnus dabryanus*)受精卵在实验控制条件下长至体长 6 cm 以上(约 3 个月)时,活体解剖检测性腺确定其性别。结果表明,发育温度对两种泥鳅的性别分化影响均显著。在 20 °C、25 °C 和 30 °C 时,泥鳅雄性个体所占比例分别为 58%、85% 和 86%;而大鳞副泥鳅雄性个体所占比例分别为 53%、87% 和 87%。随温度的升高雄性个体所占比例明显增加<sup>[9]</sup>。陈玉红等将孵化后 5d 的泥鳅仔鱼置于不同水温下培育 30 d,然后将各实验组全部调回到自然水温,继续养殖 35d,检查性腺发育情况并统计雄性率。结果发现,在自然水温(23~25 °C)和较低水温(22±1.0)°C 中培育的泥鳅幼鱼,雄性率分别为(51.5%±1.5%)和(48.6%±1.8%),而培育于较高水温[(27±1.0)°C,(32±1.0)°C]中的泥鳅,雄性率分别达到(82.0%±3.4%)和(90.0%±2.5%),有些个体出现了雌雄同体的现象<sup>[10]</sup>。研究结果与上述相似,表明温度确能影响泥鳅的性腺分化,高温会诱导产生雄性。邓思平等<sup>[11]</sup>观察温度对半滑舌鳎(*Cynoglossus semilaevis*)性腺分化的影响,结果发现,28 °C 和 32 °C 高温能显著提高群体中的雄性比例,使其分别达到 69.2% 和 66.7%;而 16 °C 和 20 °C 低温对性腺分化影响不大,群体中雄性比例分别为 56.5% 和 57.1%;24 °C 处理群体中雌雄个体比例接近 1:1。

一些鱼类则相反,如舌齿鲈(*Dicentrarchus labrax*)、斑点叉尾鲷(*Ictalurus punctatus*)、莫桑比克罗非鱼(*O. mossambicus*)等,发育时温度升高,鱼苗的雌性比率上升;如果发育时温度降低,雄性比率上升<sup>[12-14]</sup>。另有一些鱼类,如褐牙鲈(*Paralichthys olivaceus*),高温和低温皆能诱导出单一雄性群体<sup>[15-16]</sup>;漠斑牙鲈(*Paralichthys lethostigma*)在低温(18 °C)和高温(28 °C)下,都能获得远多于雌性的雄性个体<sup>[17]</sup>。还有的鱼类,如江黄颡鱼(*Pseudobagrus vachelli*)<sup>[18]</sup>,在一定的温度范围内,高温(34 °C)

孵化使雌性比例增加,孵化温度较低(30 ℃)则使雄性比例增加,低温(20 ℃)下孵化,性比没有影响。

#### 1.4 两栖类

温度对两栖类性别分化的影响,目前已有一致的观点,即低温有利于雌性化,高温有利于雄性化。

据杨干荣等<sup>[19]</sup>的研究,将性腺未分化的大鲵(*Andrias davidianus*)仔体(平均体长 12 cm,平均体重 15 g),在人工控制的不同水温条件下培育,可以影响其性别分化。在正常温度(18~25 ℃)下,性别比例几乎为 1:1;在水温较高(28~31 ℃)时,雄性偏多,占 88%;在水温较低(8~16 ℃)时,雌性偏多,占 78%。

美国的一种林蛙(*R. sylvatica*)也有类似的情况。在 20 ℃下发育出来的大约有 50%是雄性个体,50%是雌性个体。但是,在高温(30 ℃)下所发育出来的是 100%雄性个体;而在寒冷条件下发育出来的只有 25%是雄性个体<sup>[5]</sup>。金梅<sup>[20]</sup>和金梅等<sup>[21]</sup>也认为低温有利于中国林蛙的雌性化,高温有利于雄性化。据李新红等<sup>[22]</sup>的研究,5 ℃条件下中国林蛙蝌蚪不能完成变态,10 ℃和 30 ℃变态率较低;15 ℃条件下幼蛙雌雄比例约为 2:1,20 ℃接近 1:1,25 ℃约为 1:2,而 30 ℃几乎全为雄性。表明幼蛙性别比例随培养温度的不同而变化,温度越高雄性比例越大;反之,雌性比例越大。15 ℃条件下雌雄比例约为 25 ℃时的 5 倍。

#### 1.5 爬行类

根据英国学者 Mark W. J. Ferguson 和美国学者 Ted Joanen 的研究,美国密西西比河鳄(*Alligator mississippiensis*)没有异形的性染色体,受精卵在 30 ℃和低于 30 ℃下孵化出来的全是雌性;在 34 ℃和高于 34 ℃时,孵化出来的全是雄性;在 32 ℃时,孵化出来的有雌有雄,性比为 5 ♀:1 ♂;孵化温度低于 26 ℃或高于 36 ℃时,胚胎不能成活<sup>[23]</sup>。与密西西比河鳄亲缘关系最近的扬子鳄(*Alligator sinensis*)的性别决定也有类似的情况,即温度偏高时,出现雄性多;温度偏低时,出现雌性多。据调查发现,扬子鳄对其后代性别比例的控制是通过改变产卵地点来实现的。巢穴建于潮湿阴暗处时,能孵出较多的雌性;建于阳光暴晒处,则会孵出较多的雄性<sup>[23]</sup>。澳洲长吻鳄(*Crocodylus johnsoni*)则与它们相反,在 33~34 ℃时孵化出的是雌性;30~31 ℃时孵化出的是雄性<sup>[24]</sup>。

候陵<sup>[25]</sup>将乌龟(*Chinemys reevesii*)卵放入不同温度的孵化箱中孵化。待稚龟孵出后,根据生殖腺外形、Müller 氏管的有无以及性腺的组织结构鉴别其雌雄,结果发现在高温(32 ℃)孵出的 13 只稚龟中 12 只发育为雌性,1 只为雌雄间性,在低温(23~27 ℃)孵出的 18 只稚龟中全部发育为雄性。上述结果与国外在 6 科 15 种龟中所得出的结果是一致的,即龟类在高温孵化时,胚胎发育成雌性,在低温孵化时,胚胎发育成雄性。Binckley 等<sup>[26]</sup>对棱皮龟(*Dermochelys coriacea*)的研究也得出了相似的结论:其受精卵在 29 ℃孵化时,稚龟全部为雄性;而在 30 ℃孵化时,稚龟全部为雌性;在 29.4 ℃孵化时,稚龟雌雄比例为 1:1,并且高于此温度时,孵出幼体以雌性为主,低于此温度,孵出幼体则以雄性为主。朱新平等<sup>[27]</sup>对黄喉拟水龟(*Mauremys mutica*)的研究同样发现,29 ℃可能是其性别决定的临界温度,在此温度下孵化,雌雄所占比率各为 50%;而在 33 ℃时,雌性子代占绝对优势,达 94.7%;在 25 ℃时,雄性子代占优势,雌性率仅为 23.7%。此外,欧洲池龟(*Emys orbicularis*)在 25 ℃孵化时,后代全部为雄性,30 ℃孵化时后代全部为雌性<sup>[28]</sup>。

有关中华鳖(*Trionyx sinensis*)的性别控制,国内也曾有人做过研究,但结果却不尽相同。如朱道玉等<sup>[29]</sup>得出的结论是 27 ℃孵出的中华鳖雄性比例是 24%,32 ℃孵出的雄性比例是 88%;而聂刘旺等<sup>[30]</sup>、罗曼等<sup>[31]</sup>得出的结论则完全相反,前者发现 27 ℃孵出的雄性比例是 64.1%,32 ℃孵出的雄性比例是 34.3%;后者证明孵化温度为 24~26 ℃时,幼体雄性多于雌性,孵化温度为 27~29.5 ℃时,则雌性多于雄性。阮成旭等<sup>[32]</sup>得出的结果与朱道玉等得出的结果比较接近,32 ℃条件下孵出的雄性比例达到 72.1%,27 ℃条件下孵出的雄性比例只有 42.3%。结果表明,孵化温度确实可以影响中华鳖的性别,孵化温度高,雄性比例大,孵化温度低,则雌性比例大。至于是否存在可以实现 100%雄性或雌性的孵化温度以及性别比例与孵化温度之间是否存在一个稳定的线性关系,还有待于深入研究。

## 2 作用机制

温度诱导水产动物性别分化的机理尚处于探索中。原始生殖腺由皮质和髓质两部分构成,性别尚未分化。这时的生殖腺具有很强的可塑性,既有向雄性发育的潜能,也有向雌性发育的潜能。如果皮质部得以发育,而髓质部停滞发育,就发育为雌性的卵巢,最终成体为雌性;反之,如果髓质部得以发育,皮质部停滞发育,就发育为雄性的精巢,最终成体为雄性<sup>[33]</sup>。究竟是髓质部得以发育还是皮质部得以发育,既取决于遗传因素,也受环境因素影响。据认为,高温有助于原始生殖腺的髓质部向精巢方向发育,而不利皮质部发育<sup>[34]</sup>。

那么,温度如何影响水产动物的性别分化?就鱼类来说,较为认同的看法是温度影响体内性激素(雄激素和雌激素)的产生。在雄激素的作用下,鱼会趋向雄性分化;而在雌激素的作用下,鱼则趋向雌性分化<sup>[35]</sup>。在性激素产生过程中,有一系列的酶参与反应,其中芳香化酶(P450 aromatase)在雄激素向雌激素转化过程中起着关键作用。酶促反应必须在适宜的温度条件下进行,高温或低温有可能通过芳香化酶的催化作用,最终影响鱼体内雌、雄激素的产生<sup>[16]</sup>。温度影响芳香化酶的表达已有实验证明,例如对斑马鱼(*Danio rerio*)的研究表明,高温诱导基因型雌性斑马鱼转化为表型雄性的逆转过程中,引起了卵母细胞凋亡和性腺中的芳香化酶活性降低<sup>[36]</sup>。另外,南方鲶(*Silurus meridionalis*)的人工繁殖后代全是雌性,但使用非类固醇类芳香化酶抑制剂(fadrozole)处理孵化不久幼鱼可以得到高比例的雄鱼,表明芳香化酶的活性可能受到了抑制,不能催化雄激素转化成雌激素,从而使雌鱼性逆转为雄鱼<sup>[37]</sup>。

CYP19 $\alpha$ 基因是细胞色素P450基因家族的一员,编码芳香化酶,其功能是催化雄激素转化为雌激素,被认为是性腺性别分化中的关键酶,控制着性激素的相对比率。雄激素/雌激素比率的高低决定性腺性别分化的方向<sup>[38]</sup>。CYP19 $\alpha$ 基因编码的细胞色素P450芳香化酶催化睾酮转化为雌二醇,从而决定这一比率<sup>[39]</sup>。温度通过影响芳香化酶基因的表达或其调节基因的活性而最终影响性腺性别分化<sup>[40-41]</sup>。因此,深入研究该基因的结构和表达调控机理将有可能最终揭示环境因素对性别决定和性腺分化的分子机制。

## 3 结束语

从目前许多的文献资料来看,环境温度确实能够影响水产动物的性别分化和性腺发育,提高或降低胚胎发育和幼体发育温度可改变群体中的雌雄比例,但因种类而异,总的趋势是高温有利于雄性化,而低温则有利于雌性化,从而可以有目的地用来控制其性别。在水产动物养殖中,常常直接通过激素的作用来控制性别,但这种方法牵涉到食用激素处理过的水产品对人体是否有影响的问题。用激素处理,在许多国家得不到政府和消费者的认可。而通过间接的方法如控制温度以获得较高比率的雄性或雌性,也许更有实际应用价值。不过,环境温度影响水产动物性别的普遍性、规律性、实用性及其作用机制等还需作深入探讨。

### 参考文献:

- [1] 吴融. 关于甲壳动物性别决定的一些报导[J]. 福建水产, 1996, (1): 70-71.
- [2] Takeda N. Experimental studies on the effect of external agencies on the sexuality of a marine copepod[J]. *Physiol Zool*, 1950, 23: 288-301.
- [3] 郑重. 甲壳动物的环境型性决定和性比研究[J]. 台湾海峡, 1990, 9(3): 191-199.
- [4] 杨丛海, 王清印, 孔杰, 等. 高温处理中国对虾受精卵对性比结构的影响[J]. 海洋科学, 1993, (4): 1-2.
- [5] 吴仲庆. 水产生物遗传育种学[M]. 厦门: 厦门大学出版社, 1991: 44-45.
- [6] Baroiller J F, Nayakama I, Foresti F, et al. Sex determination studies in two species of teleost, *Oreochromis niloticus* and *Leporinus elongates*[J]. *Zool Stud*, 1996, 35: 279-285.
- [7] Abucay J S, Mair G C, Skibinski D O F, et al. Environmental sex determination; the effect of temperature and salinity on sex ratio in *Oreochromis niloticus* L. [J]. *Aquaculture*, 1999, 173: 219-234.

- [8] Conover D O, Kynard B E. Environmental sex determinations: interaction of temperature and genotype in a fish[J]. Science, 1981, 213: 577 - 579.
- [9] 南平,杜启艳,燕帅国,等. 温度对泥鳅和大鳞副泥鳅性腺分化的影响和 CYP19 $\alpha$  基因的克隆与时空表达[J]. 中国水产科学, 2005, 12(4): 407 - 413.
- [10] 陈玉红,林丹军,龙永隆. 泥鳅的性腺分化及温度对性腺分化的影响[J]. 中国水产科学, 2007, 14(1): 74 - 82.
- [11] 邓思平,陈杉林,田永胜,等. 半滑舌鳎的性腺分化和温度对性别决定的影响[J]. 中国水产科学, 2007, 14(5): 714 - 718.
- [12] Saillant E, Fostier A, Haffray P, et al. Temperature effects and genotype - temperature interaction on the sex determination in the European sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.) [J]. J Exp Zool, 2002, 192: 494 - 505.
- [13] Patino R, Davis K B, Schoore J E, et al. Sex differentiation of channel catfish gonads: normal development and effects of temperature[J]. J Exp Zool, 1996, 276: 209 - 218.
- [14] Mair G C, Beardmore J A, Skibinski D O F. Experimental evidence for environmental sex determination on *Oreochromis* species[C]// Hirano R, Hanyu I (Eds), The Second Asian Fisheries Forum. Asian Fisheries Society. Manila, Philippines, 1990: 991.
- [15] Yamamoto E. Studies on sex - manipulation and production of cloned populations in Hiram flounder, *Paralichthys olivaceus* (Temminck et Schlegel) [J]. Bull Toftori Pref Fish Exp Stn, 1995, 34: 1 - 145.
- [16] Kitano K, Takamune T, Kobayashi Y, et al. Suppression of P450 aromatase gene expression in sex - reversed male produced by rearing a period of sex differentiation in the Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*) [J]. J Molecul Endocrinol, 1999, 23: 167 - 176.
- [17] Luckenbach J A, Godwin J, Daniels H V, et al. Gonadal differentiation and effects of temperature on sex determination in southern flounder (*Paralichthys lethostigma*) [J]. Aquaculture, 2003, 216: 315 - 327.
- [18] 程晓春,林丹军,尤永隆. 温度对江黄颡鱼性分化的影响[J]. 动物学研究, 2007, 28(1): 73 - 80.
- [19] 杨干荣,金立成. 大鲵(娃娃鱼)性别控制试验初报[J]. 淡水渔业, 1990, 2: 9 - 10.
- [20] 金梅. 中国林蛙性别控制初探[J]. 特产研究, 1992, 4: 18 - 19.
- [21] 金梅,崔玉颖,白庆余,等. 中国林蛙性别控制及其生长发育的研究[J]. 两栖爬行动物学研究, 2000, 8: 175 - 180.
- [22] 李新红,赵文阁,郭玉民,等. 中国林蛙性腺的发育及温度对其性别分化的影响[J]. 动物学研究, 2001, 22(5): 351 - 356.
- [23] 陈壁辉. 鳄鱼性别由什么决定[J]. 大自然, 1983, 2: 54.
- [24] 王培潮. 环境决定爬行动物性别研究的进展[J]. 生态学报, 1989, 9(1): 84 - 90.
- [25] 候陵. 孵化温度与乌龟的性别[J]. 两栖爬行动物学报, 1985, 4(2): 130.
- [26] Binckley C A, Spotila J R, Wilson K S, et al. Sex determination and sex ratio of Pacific leatherback turtles, *Dermochelys coriacea* [J]. Copeia, 1998, (2): 291 - 300.
- [27] 朱新平,陈永乐,魏成清,等. 温度对黄喉拟水龟性别决定的影响[J]. 生态学报, 2006, 26(2): 620 - 625.
- [28] Pieau C, Dorizzi M. Determination of temperature - sensitive stages for sexual differentiation of the gonads in embryos of the turtle *Emys orbicularis* [J]. Journal of Morphology, 1981, 170: 373 - 382.
- [29] 朱道玉,孙西寨. 中华鳖的性别决定[J]. 动物学杂志, 2000, 35(6): 37 - 38.
- [30] 聂刘旺,郭超文,汪鸣,等. 中华鳖的性别决定机制[J]. 应用与环境生物学报, 2001, 7(3): 258 - 261.
- [31] 罗曼,蒋立科. 温度对鳖卵孵化中性比影响的研究[J]. 水利渔业, 1998, (1): 6 - 7.
- [32] 阮成旭,袁重桂. 孵卵温度与中华鳖性别决定[J]. 福建水产, 2004, (1): 51 - 53.
- [33] 楼允东. 鱼类育种学(修订版)[M]. 北京:中国农业出版社, 2006: 202.
- [34] 巴斯(张作干译). 胚胎学[M]. 北京:科学出版社, 1956: 246 - 256.
- [35] 翁幼竹,张为民,方永强,等. 17 $\beta$  - 雌二醇诱导鲮鱼雌性化的机制:芳香化酶和雌激素受体双染定位研究[J]. 中国水产科学, 2003, 10(6): 446 - 450.
- [36] Simpson E R, Mahendroo M S, Means G D, et al. Aromatase cytochrome P450, the enzyme responsible for estrogen biosynthesis[J]. Endocrinol Rev, 1994, 15: 342 - 355.
- [37] 张修月,焦保卫,吴天利,等. 南方鲶性腺分化的组织学观察[J]. 动物学杂志, 2005, 40(1): 41 - 48.
- [38] Goto - Kazeto R, Kight K E, Zohar Y, et al. Localization and expression of aromatase mRNA in adult zebrafish [J]. Gen Comp Endocrinol, 2004, 139, (1): 72 - 84.
- [39] Tsai C L, Chang S L, Wang L H, et al. Temperature influences the ontogenetic expression of aromatase and oestrogen receptor mRNA in the developing tilapia (*Oreochromis mossambicus*) brain [J]. J Neuroendocrinol, 2003, 15(1): 97 - 102.
- [40] Eric S, Alexis F. Temperature effects and genotype - temperature interactions on sex determination in the European sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.) [J]. Journal of Experimental Zoology, 2002, 292: 494 - 505.
- [41] Helena D, Jean - Francois B. Search for genes involved in the temperature - induced gonadal sex differentiation in the tilapia, *Oreochromis niloticus* [J]. Journal of Experimental Zoology, 2001, 290: 574 - 585.