



鱼类性别控制研究的进展

PROGRESS ON RESEARCH OF SEX CONTROL IN FISH

楼允东

Lou Yun-dong

(上海水产大学水产养殖系, 200090)

(Department of Aquaculture, SFU, 200090)

关键词 性别控制, 全雌鱼, 全雄鱼, 不育鱼

KEYWORDS sex control, all-female fish, all-male fish, sterile fish

鱼类性别控制的研究, 对水产养殖来说, 具有重大的实用意义。因为许多养殖鱼类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鱼之间存在差异。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, 鱼类性别控制的研究, 对阐明鱼类性别分化和性别决定机制等理论问题也是非常有用的。所以, 鱼类性别控制的研究, 一直受到人们的高度重视, 并取得了引人注目的成果。现就国内外鱼类性别控制研究的进展情况作一较为全面的介绍。

1 研究鱼类性别控制的意义

1.1 提高群体生长率

不少鱼类的生长速率有明显的雌雄差别。例如许多罗非鱼, 雄鱼比雌鱼长得快。据报道, 饲养137天后莫桑比克罗非鱼的雄鱼体重增长速度比雌鱼快1.74倍^[17]; 相反, 也有些鱼类是雌鱼比雄鱼长得快, 如鲤、鲫、草鱼和鳊等。雌鲤比雄鲤生长快20-30%^[48]。鳊在体长达40厘米以后, 雌雄鱼的生长速率开始出现差异, 雌鱼生长率明显加快^[11]。因此, 养殖鱼类的性别若能得到控制, 在同等条件下进行单性养殖, 无疑地会提高单位面积产量, 降低成本, 提高效率。

1.2 控制繁殖速度

罗非鱼因其生活力强、食性广、生长快、易繁殖, 目前已成为世界性的养殖鱼类之一, 但因它成熟早, 繁殖快, 在养殖中往往造成繁殖过剩、密度过大、个体过小, 从而影响产量的提高。为控制群体密度, 除采取亲、幼鱼分养或混养一定数量的掠食性鱼类外, 人工控制性别以进行单性(全雄鱼)养殖是一个颇有发展前途的方法。

1.3 延长有效生长期

虹鳟(*Salmo gairdneri*)是冷水性鱼类, 也是世界上广泛养殖的对象。雄鱼一般2龄成熟, 雌鱼3龄成熟。成熟后的个体无论雌雄, 死亡率提高, 生长率降低, 这时肉质和外观都较差。一般虹鳟要两年以上才达到上市规格, 因为第二年体重仅为400-600克, 第三年则达到1000-2000克。因此, 为果将雄鱼全部转变为雌鱼, 即可延长有效生长期, 以达到大幅度增产的目的。

1.4 提高商品鱼质量

商品鱼的质量主要由肉质和规格所决定。单性养殖由于实际上养殖了生长快, 个体大的雌性或雄性鱼, 加之单性群体减少了生殖能量的消耗, 从而可以提高商品鱼的规格、肉质和价值。

另外,大多数鱼类到了产卵繁殖期,生长停滞,而把大部分能量消耗在性腺发育上,雌性尤甚,几乎整个腹腔全被卵巢所充塞,其重量可达总体重的1/4左右。例如充分成熟的鲤鱼,卵巢最高可占体重的26-30%^[28],这样可食部分就相对减少,商品鱼质量也降低。因此,如何消除性成熟所带来的不利影响,培育出一种性腺不发育的中性鱼就显得非常有实用价值。

2 鱼类性别控制的方法与途径

人工控制鱼类性别的方法与途径很多,综合国内外现有的资料,到目前为止,主要有以下几种(图1):

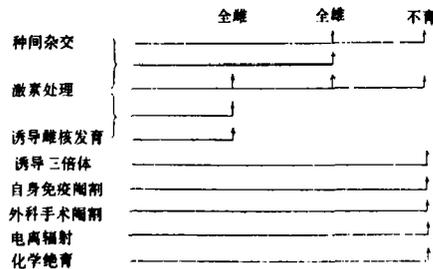


图1 鱼类性别控制的途径

Fig.1 The ways of sex control in fish

2.1 种间杂交

1960年,Hickling 首先报道罗非鱼种间杂交可获得单一性别的后代。他用莫桑比克罗非鱼(*Tilapia mossambica*)为母本与父本霍诺鲁姆罗非鱼(*T. hornorum*)杂交,结果得到100%雄性后代,且杂种具有明显的生长优势^[26],后来Pruginin等(1965)对各种罗非鱼进行种间杂交的结果,也获得全雄鱼或雄性比例极高的杂种一代^[37]。近年来,国内外一直在从事罗非鱼种间杂交产生全雄鱼的研究,目前约有10多个杂交组合可得到全雄或雄性鱼占优势的结果,其中尼罗罗非鱼(*T. nilotica*)♀×奥利亚罗非鱼(*T. aurea*)♂和莫桑比克罗非鱼♀×霍诺鲁姆罗非鱼♂这两个组合具有实践意义,已在美国、以色列和台湾等国家和地区应用于生产。

关于罗非鱼的种间杂交产生全雄鱼该如何解释呢?Chen(1969)提出,罗非鱼种间杂交产生全雄鱼,实际上是鱼类两大类型性染色体之间杂交的结果,即 $X \times X \rightarrow XX$ 表现出和XY一样的特点,所以是雄鱼^[24]。Mires(1977)也提出同样的理论:如果两种罗非鱼亲本,雌雄鱼都是配子同型($ZZ \delta, XX \eta$),就能产生100%的雄性后代。在理论上,尼罗罗非鱼♀×奥利亚罗非鱼♂的后代应全部是雄鱼,但实际上雄鱼一般只有95%左右。究其原因,一种解释认为罗非鱼的性别决定除性染色体外,也与常染色体有关;另一种解释认为引进的罗非鱼不纯^[9]。

目前,我国在大力推广尼罗罗非鱼的情况下,淡水渔业研究中心于1983年从美国引进奥利亚罗非鱼,以进行种间杂交生产全雄鱼,从而提高了淡水鱼的产量。例如王楚松等(1989)用尼罗罗非鱼♀与奥利亚罗非鱼♂交配获得的奥尼鱼,雄性占94.63-97.87%。群体产量比母本高18.72-37.05%,比父本高41.54-85.89%;抗寒能力比母本提高2.5-3.0℃;起捕率较母本高2.7倍,略低于父本。该杂交种已在部分地区推广养殖^[3]。从现有资料来看,种间杂交是目前国内外产生全雄或大部分为雄性罗非鱼的最广泛采用的一种途径,技术简单。

另外,杂交也可以产生不育鱼,尤其是属间杂交。鲢鳙鱼类的杂交试验是做得最多而又最富于成效的。如Suzuki等(1971,1972)从日本和其它国家鲢鳙鱼类的62个杂交组合中筛选出9个具有杂种优势的杂交组合,其中属间杂种多数是不育的。不育杂种既可作为池塘养殖对象,也可放养于湖泊中^[41,42]。因此,通过远缘杂交生产具有生长优势而又不育的杂种是当前鱼类杂种优势利用的一个重要方面。

2.2 激素处理

鱼类的性别可以用类固醇激素加以控制。用类固醇激素转化鱼类的性别,在日本、台湾、菲律宾,以色列和美国等国家和地区进行了广泛研究。研究内容包括有效激素的筛选,处理的方法(口服或浸泡),处理的开始时间与持续时间以及激素的用量等^[48]。据不完全统计,从遗传型雌性向表现型雄性逆转已在青鳉(*Oryzias latipes*)

金鱼、鲤、莫桑比克罗非鱼、尼罗罗非鱼、花鱼将(*Poecilia reticulata*)、斑马鱼(*Brachydanio rerio*)、虹鳟、大西洋鲑(*Salmo salar*)、银人麻哈鱼(*Oncorhynchus kisutch*)以及大鳞大麻哈鱼(*O. tshawytscha*)等15种雌雄异体鱼类中获得成功。所用的雄激素中应用最广泛的是17 α -甲睾酮(17 α -methyltestosterone)。因为它容易得到,且口服时相当稳定而有效;另外,从遗传型雄鱼向表现型雌性逆转也在许多鱼类获得成功。所用的雌激素主要是17 β -雌二醇(17 β -estradiol)和雌酮(estrone)。

据报道,不同含量的甲酮对鱼类具有不同的生物学效应。低剂量(1-5ppm)可促进金鱼和鲤鱼生长^[32,47];中剂量(10-50ppm)会导致金鱼或罗非鱼由雌性向雄性的完全性逆转^[25,35,46];高剂量(1000ppm)则对遗传性雄莫桑比克罗非鱼产生雌性化效应^[36]以及对两种性别的青鱼将产生雄激素阉割^[45]。

另外,也有投喂类固醇激素引起虹鳟^[48]、草鱼^[21]和鲤^[36]不育的报道。例如印度农业大学水产学院Manzoor Ali等(1989)将孵化后1日龄的鲤鱼投喂含400ppm甲睾酮的饵料30天,然后再用无激素的饵料继续喂养365天,结果难辨雌雄的不育鱼占98.25%,性腺极不发育,呈细线状。不育鱼的平均体重比对照组提高46.87%;除去内脏后的体重仅减轻5.59-7.42%,而对照组则减轻14.95%^[33]。研究还表明,应用激素处理诱导的不育性是稳定且长久的^[33,47]。

从目前的研究进展来看,用较高剂量类固醇激素确实可以抑制性腺发育,因此可能是诱导不育鱼最有希望的方法之一。但所用的浓度以及处理的时间必须严加控制,以免生长率降低和死亡率提高。另外,使用这种激素生产商品鱼,有人怀疑对人体是否有不利影响。为此,不少学者对性激素在鱼体内的残留量、残留时间以及可能产生的影响和对策等作了研究。最新的研究表明,由于鱼苗受激素处理的时间较短,剂量较低,长大后未检测到残留的激素,因此对人体并无影响^[33]。

我国于本世纪70年代开始用类固醇激素控制鱼类性别以进行单性养殖的研究,目前已在莫桑比克罗非鱼等获得成功^[1,2,4,14],并用性逆转与杂交相结合的方法,得到了自然群体中所没有的、性染色体为YY型的“超雄鱼”,用这种超雄鱼与尼罗罗非鱼杂交,得到莫尼杂交全雄鱼。这种全雄鱼具有“杂种”和“全雄”双重优势,其生长速度比尼罗罗非鱼两性种群快38.5%,群体产量平均提高43.4%^[12,15,16]。这项成果,就其生产规模来说,在世界上尚属首次。影响这项成果推广的关键是筛选超雄鱼的工作颇繁琐费时,如果仔鱼阶段就能将超雄鱼与普通雄鱼区别开来,这一问题就将迎刃而解。国内有些学者以同工酶谱带对比作为鉴别手段^[5],虽也观察到一些差异,但还不能最终判定。另外,目前正在研究如何用雌激素将一部分YY型超雄鱼再转化为YY型雌鱼,然后两者相互交配即可获得100%超雄鱼。如果这种制种途径最终取得成功,就可使超雄鱼全保持而省去筛选这个程序。

超雄鱼的研究成功,而且应用于养鱼实践,这在生产上和理论上均具有重要意义。日本学者Yamamoto(1955)用雌酮处理金鱼和青鱼将获得性转化的雌鱼(基因型仍是XY),然后与正常雄鱼(XY型)交配,首次获得“超雄鱼”(YY型)^[41]。超雄鱼的存在,令人信服地表明雌激素能使XY合子实现性转化,而且证实了莫桑比克罗非鱼的雄性配子为XY型,雌性配子为XX型。

对于性别机制为ZW-ZZ型的鱼类(如奥利亚罗非鱼)来说,性别的控制则较为简单,只要先用雌激素处理ZZ型雄鱼即可获得性逆转的ZZ型雌鱼,然后与正常雄鱼交配,就可产生全为雄性(ZZ型)的群体。但据Jensen等(1979)用雌二醇、雌酮和17 β -雌二醇处理奥利亚罗非鱼鱼苗,由于剂量不足和处理时间过迟,试验未能取得成功^[26]。台湾余廷基等(1984)也曾用雌激素处理,也未能产卵^[10]。

鳟鱼类如虹鳟一般要两年以上才达到上市规格,但雄鱼两年即达性成熟。前已述及,性成熟后生长停滞,肉质下降,给生产单位带来不利。而且,孵化场生产上所需的雄亲鱼数仅为雌亲鱼数的几分之一。为此,有人试图通过性别控制的方法使它们全部转变为雌鱼,以便在性成熟前达到上市规格。Hunter(1983)把孵化后4天和11天的大鳞人麻哈鱼鱼苗放在含400微克/升甲睾酮的水中浸泡2小时,再在孵化后47天投喂含甲睾酮的饵料3-9周,最后将性逆转的假雄鱼与正常雌鱼交配,则产生全为雌性的单性群体。这一研究已达到实用化阶段^[27]。

2.3 人工诱导雌核发育

所谓人工诱导雌核发育,就是用 γ 射线或紫外线照射精子,使精子遗传失活,然后与成熟卵受精,但精子只起激活卵子的作用,而不参与发育。卵子的发育完全是在雌核的控制下进行的。因此,诱导雌核发育的结果,就雌性配子同型的鱼类来说,子代全部是雌性,这为控制鱼类性别开辟了新的途径。但雌核发育应用于养殖生产的最大困难是二倍体出现频率低,仔幼鱼阶段成活率差,个体差异大,能达到性成熟的并不多。为此,我国学者吴清江等(1981)和日本学者小野里(1984)等应用雌核发育与性逆转相结合的技术,设计出另一种得到大量全雌性个体的方法,即在得到雌核发育二倍体后,投喂雄激素,让其转变为功能性雄鱼。再将这种性转化的雄鱼精子与

成熟卵受精,从而获得了全雌仔鱼^[7,8,20]。该法对能进行大量生产具有重大的意义,同时也具有较高的研究价值。

2.4 人工诱导三倍体

三倍体鱼类最大特点是它的不育性(sterility),即性腺不发育,不能繁衍后代,这样可以把本来用于性腺发育的能量全部用于身体生长,提高饵料转化系数,从而增加产量。除此之外,三倍体鱼类对控制种群过度繁殖、延长鱼类寿命以及提高鱼肉质量也有作用,故这种技术正在引起国内外学者的浓厚兴趣。

人工诱导三倍体鱼类的方法很多,但归纳起来,不外乎生物学(种间杂交)、物理学和化学等三种方法,其中最常用而效果又较好的是物理学方法,即温度休克和静水压处理^[16]。

迄今为止,虽然已在许多鱼类获得了三倍体,但离实际应用仍有一定的距离,因为从目前所进行的试验来看,有三倍体出现频率低、仔幼鱼存活率差和结果不稳定等问题存在,一时还难以达到商品化生产的规模。但人工诱导三倍体,方法简单,操作容易,且除静水压处理外,并无需专门设备;另外,食用三倍体鱼对人体也没有有什么不良影响。因此,它不失为一种生产不育鱼的有效途径之一。

今后的研究重点应该是:(1) 诱导方法的进一步改进与完善,以提高诱导成功率及鱼苗成活率;(2) 鉴定三倍体鱼类的方法的进一步改进;(3) 全雌三倍体鱼类的诱导。对虹鳟、草鱼和鲤等雌性生长快的鱼数来说,全雌三倍体应该具有“三倍体”与“单性”双重优势;(4) 三倍体的杂种化,以提高三倍体的生产优势。

2.5 自身免疫阉割

自身免疫阉割(autoimmune castration)又叫自身免疫性腺毁灭(autoimmune gonad destruction)。顾名思义,这是一种自身免疫技术。换句话说:这是一种的新的阉鱼法,它可使鱼类失去生殖机能以促进生长。据报道,这种技术已在鲑鳟鱼类获得初步成功^[30,31]。作者以大西洋鲑和虹鳟为材料,注射同种异体性腺提取液与弗氏完全佐剂等量混合液于未成熟个体,结果发现长成后个体性腺明显退化,呈细线状;切片观察也未发现成熟的生殖细胞;荧光抗体试验可显示出产生抗体的细胞^[30,31,40]。

原来鱼类和其它脊椎动物一样,在所有异配性别中,无论XY型或ZW型,也发现有H-Y抗原,它在XY型鱼类精巢或ZW型鱼类卵巢的分化中起着重要作用。目前,已知有H-Y抗原的鱼类至少有15种。据认为,鲑科及鲤科鱼类的精巢和卵巢组织对于抗H-Y血清都有反应,看不出两者之间有任何差别,即H-Y抗原在两性都表达^[6]。本文作者等曾用鲤为材料,发现注射同种异体精巢和卵巢提取液对抑制精巢与卵巢的发育也都是有效的^[13,19]。

Parmentier 等(1982)的实验表明,用BALB/c 品系小鼠制备的鲤精巢16个单克隆抗体都不与食道、肝、脑、脾和肾等体细胞起任何反应,而能专一地与鲤精子起作用,即能与精细胞凝集并能分解精子^[38]。Secombes等(1982)在大西洋鲑和虹鳟上的自体免疫试验也发现有相同的现象^[39]。因而他们提出有可能应用H-Y抗原来诱导无性鱼。这对于那些经济鱼类的养殖者来说无疑是个福音。不过,H-Y抗原在性分化过程中所起的作用及其原理,还有待进一步研究。另外,如何把这种原理广泛应用于鱼类育种实践,也还有许多技术问题需要解决。

2.6 外科手术阉割

采用外科手术,摘除性腺,终止原来的生理性别,即所谓的手术去势,这在鸡、猪和羊等禽畜已相当普遍。阉割后的禽畜可以提高肉质、增加抗逆性和生长率。Brown 等(1979)最早报道了鱼类的外科阉割(surgical castration),即所谓的手术去势技术^[23]。但就鲑鳟鱼类来说,据说最熟练的兽医每阉割一尾鱼至少需要1分半钟,而且并非一般兽医都能胜任这一手术。由于这种方法既费时又费钱,又不易掌握,因而很难应用于生产实践。

2.7 其它

除上面提到的6个方法以外,据文献报道,能通过人工控制性腺发育获得不育鱼的方法还有电离辐射(ionizing radiation)^[22]和化学绝育(chemosterilization)^[34]等。由于这些方法并不常用,故从略。

3 结束语

综上所述,广义的性别控制应包括遗传型雌性向表现型雄性逆转、遗传型雄性向表现型雌性逆转以及不育中性鱼的诱导等。另外,尽管控制鱼类性别产生全雌、全雄和中性鱼的方法与途径很多,但比较有效的是种间杂交、激素处理、雌核发育和三倍体的人工诱导以及自身免疫阉割等。不过,这些方法目前都仍处在探索和试验阶段,离生产上大规模应用尚有一定距离,因此还有待今后深入地研究。

参 考 文 献

- [1] 中山大学生物系. 1978. 应用雄性激素诱导罗非鱼雌鱼雄性化的试验简报. 中山大学学报(自然科学版), (2):90-99.
- [2] 中山大学生物系等. 1979. 用雄性激素诱导罗非鱼雌鱼雄性化的试验. 动物学杂志, (1):1-3.
- [3] 王楚松等. 1989. 奥尼鱼(*S. nilotica* ♀ × *S. aurea* ♂) 杂种优势的研究. 淡水渔业, (6):14-15.
- [4] 孙儒泳等. 1978. 国产甲基睾丸酮对罗非鱼雄性化和生产影响的研究. 北京师范大学学报(自然科学学版), (4):66-85
- [5] 齐彩霞等. 1987. 莫桑比克罗非鱼(三种基因型)血清中乳酸脱氢酶、酯酶同工酶和血清蛋白的电泳分析. 淡水渔业, (5)15-17.
- [6] 吴清江. 1985. 鱼类的H-Y抗原及其意义. 水产学报, 9(4):389-392.
- [7] 吴清江等. 1981. 鲤鱼人工雌核发育及其作为建立近交系新途径的研究. 遗传学报, 8(1):50-55.
- [8] ——, 1990. 全雌鲤的培育及其养殖效果. 水利渔业(3):21-23.
- [9] 吴融. 1987. 生物技术在水产养殖上的应用. 水产学报, 11(2):177-186.
- [10] 余廷基等. 1984. 吴郭鱼苗增产技术试验. 养鱼世界(台湾), (9):84-94.
- [11] 陈彤. 1981. 养殖鱼类性别的控制. 水产科技情报, (5):22-24.
- [12] 张中英等. 1983. 鱼类性别的人工控制研究介绍. 动物学杂志, (5):55-57.
- [13] 金丽华等. 1991. 鲤鱼自身免疫血清的精子凝集试验. 淡水渔业, (6):31-32.
- [14] 郭国民等. 1979. 应用甲基睾丸酮诱导莫桑比克非洲鲫鱼雄性化的研究. 遗传, 1(6):36-39.
- [15] 杨永铨等. 1979. 莫桑比克罗非鱼性别生理遗传控制的初步研究. 遗传学报, 6(3):305-310.
- [16] ——, 1980. 应用三系配套途径产生遗传上全雄莫桑比克罗非鱼. 遗传学报, 7(3):241-246
- [17] ——, 1982. 全雄莫桑比克罗非鱼生长对比试验. 淡水渔业, (3):17-19.
- [18] 楼允东. 1984. 国外对鱼类多倍体育种的研究. 水产学报, 8(4):343-356.
- [19] 楼允东等. 1989. 应用自身免疫控制鲤鱼性腺发育. 中国农业生物技术, 183-186.
- [20] 小野里坦. 1984. サケ・スオの染色体工学と应用. 遗传(日), 38(8):17-23.
- [21] Boney, S. E. et al., 1984. Sex reversal and breeding of grass carp. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 113(3):348-353.
- [22] Bonham, K. and L. R. Donaldson. 1972. Sex ratios and retardation of gonadal development in chronically gamma-irradiated chinook salmon smolts. *Ibid.*, 101:428-434.
- [23] Brown, L. H. and R. H. Richards, 1979. Surgical gonadectomy of fish: a technique for veterinary surgeons. *Vet. Rec.*, 104:215.
- [24] Chen, F. Y., 1969. Preliminary studies on the sex-determining mechanism of *Tilapia mossambica* and *T. hornorum*. *Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol.*, 17:719-724.
- [25] Guerrero. R. D., 1973. Use of synthetic androgens for sex reversal of *Tilapia aurea*. Presented at 103rd Ann. Meet. *Am. Fish. Soc. Florida*.
- [26] Hickling C. F., 1960. The Malacca *Tilapia hybrids*. *J. Genet.*, 57:1-10.
- [27] Hunter, G. A. and E. M. Donaldson, 1983. Production of monosex female groups of chinook salmon (*O. tshawytscha*) by the fertilization of normal ova with sperm from sex-reversed females. *Aquaculture*, 33:355-364.
- [28] Jensen, G. L., and W. L. Shelton, 1979. Effects of estrogens on *Tilapia aurea*: Implication for production of monosex genetic male tilapia. *Ibid.*, 16: 233-242.
- [29] Jhingran, V. G., 1982. *Fish and fisheries of India*. Hindustan Publishing Corporation, Delhi, 666p.
- [30] Laird, L. M. et al., 1978. The development of the gonadal and immune systems in the Atlantic salmon (*Salmo salar*) and a consideration of the possibility of inducing autoimmune destruction of the testis. *Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys.*, 18:1101-1106.
- [31] ——, 1980. Field trials of a method of induction of autoimmune gonad destruction in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Reprod. Nutr. Develop.*, 20:1781-1788.
- [32] Lone, K. P. and A. J. Matty 1980. The effect of feeding methyltestosterone on the growth and body composition of common carp (*Cyprinus carpio*). *Gen. Comp. Endocrinol.* 40: 407 -424.
- [33] Manzoor Ali, P. K. M. and G. P. Satyanarayana Rao, 1989. Growth improvement in carp, *Cyprinus carpio*, sterilized

- with 17 α -methyltestosterone. *Aquaculture*, 76:157-167.
- [34] Murphy, T. M., 1981. The use of chemosterilants to lower the frequency of skin fungal infection amongst precocious male 1⁺ Atlantic salmon parr, *Salmo salar*. *J. Fish Dis.*, 4: 387-395.
- [35] Nakamura, M., 1975. Dosage-dependent changes in the effect of oral administration of methyltestosterone on gonadal sex differentiation in *Tilapia mossambica*. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 26: 99-108.
- [36] Parmentier, H. K. *et al.*, 1982. Monoclonal antibodies in study of gonadal differentiation in the carp (*Cyprinus carpio*). *Proc. Intern. Symp. Reprod. Physiol. Fish*, 80.
- [37] Pruginin, Y., and E. S. Kanyike, 1965. Mono-sex culture of *Tilapia* through hybridization. S. R. T. C. Symposium on Fish Farming, Nairobi, pp1-3.
- [38] Sathyanarayana Rao H. N. and G.P. Satyanayana Rao, 1983. Hormonal manipulation of sex in the common carp, *Cyprinus carpio var. communis* (Linnaeus). *Aquaculture*, 35: 83-88.
- [39] Secombes, C. J. *et al.*, 1982. Fish sterilization: the autoimmune approach. *Proc. Intern. Symp. Reprod Physiol. Fish*, 18.
- [40] —, 1987. Immunological approaches to control maturation in fish. II. A review of autoimmune approach. *Aquaculture*, 60:287—302.
- [41] Suzuki, R. and Y. Fukuda 1971. Survival potential of F₁ hybrids among salmonid fishes. *Bull. Freshwater Fish. Res. Lab.*, 21:69-83.
- [42] —, 1972. Growth and survival of F₁ hybrids among salmonid fishes. *Ibid*, 21:117-138.
- [43] Wolfarth, G. *et al.*, 1975. Genetic differences between the Chinese and European races of the common carp II. *Heredity*, 34:341—350.
- [44] Yamamoto, T., 1955. Progeny of artificially induced sex reversal male genotype (XY) in the medaka (*Oryzias latipes*) with special reference to YY male. *Genetics*, 40(3):406-419.
- [45] —, 1958. Artificial induction of functional sex reversal in genotypic females of the medaka (*Oryzias latipes*). *J. Exp. Zool.*, 137:227—262.
- [46] Yamamoto, T. and T. Kajishima, 1968. Sex hormone induction of sex reversal in the goldfish and evidence for male heterogamety. *Ibid.*, 168:215-222.
- [47] Yamazaki, F., 1976. Application of hormones in fish culture. *J. Fish Res. Board. Can.*, 33:948-958.
- [48] —, 1983. Sex control and manipulation in fish. *Aquaculture*, 33:329-354.