

魚類的性別決定

許晉榮

台南分所

摘要

本文嘗試綜合說明遺傳及環境因子對魚類性別決定的控制。在遺傳性別決定型方面，文中首先探討魚類的性染色體型。由現有的染色體型看來，魚類的性染色體型主要有四種，而其中最常見者是雄異配子性 (XX/XY 型，雄魚有異型性染色體 Y)。接著我們略為討論性染色體與魚類性別決定之間的關係。最後，本文以實例說明環境因子(溫度、pH 值) 如何影響魚類的性別決定。

一、前言

比起哺乳類，魚類的性別型式顯得相當地多樣化，有雌雄同體者，也有雌雄異體者。其中，雌雄同體又可再分為同時具有雙性者與非同時具有雙性者(即可性轉變者)。由此亦可想像，魚類的性別決定(sex determination) 必然也是相當地多樣化。目前的研究結果顯示，有些魚類的性別決定可以單純地用性染色體理論來說明；但有些魚類的性別決定顯然要用其它的理論來解釋，例如孵化初期周遭的環境因子就可能影響某些魚類的性別決定。本文將針對遺傳及環境因子對魚類性別決定的控制進行探討。

二、魚類的性染色體

討論遺傳對性別決定的影響，首先必需提到魚類的性染色體。所謂性染色體 (sex chromosomes 或 gonosomes)，是指與性別決定有關的染色體，它們在不同性別間有形狀或數目上的差異。迄至目前，被證實的魚類染色體型(karyotype)已有相當的數量，但在光學顯微鏡下，可找到具有不同形狀或數目性染色體的種類並不多。舉例來說，多種養殖魚類，如黑

鯛、嘉臘、烏魚、虱目魚、老鼠斑、七星鱸...等，雌雄個體在顯微鏡下均未發現具有不同形狀或數目的性染色體。事實上，有些魚類的性染色體型式是經由性連遺傳，或經人工性轉變實驗所推得。由現有的資料看來，魚類的性染色體類型如同其複雜的性別型態，也有相當多樣的變化。幾乎在不同動物身上所能找到的性染色體型式，在魚類都可以找到。除了多樣化外，魚類性染色體的另一個特色，是在親緣關係上相當近的種類，卻可能具有完全不同的性染色體型，這種現象也是值得今後探討的。

魚類常見的幾種性染色體型包括：

1. XX/XY 型

此種常見於哺乳類的性染色體型，是雄性帶有不同的性染色體 - XY(異配子性，heterogametic sex)，而雌性則是帶有一對相同的性染色體 - XX(同配子性，homogametic sex)。虹鱒等多種鮭目的魚類即屬之，此外，鱗鮭科也有很多魚類屬於此一類型。

2. ZW/WW 型

這種常見於鳥類的性染色體型，和上述 XX/XY 型剛好相反。在 ZW/WW 型中，雌性是異配子性 - ZW，而雄性才是同配子性 -

WW。包括日本鰻、歐洲鰻、美洲鰻等多種鰻類都屬於這一類型。

3. XO/XX 型

除了形狀的差異外，性染色體也可能以不同數目的方式存在，在昆蟲中常見的 XO/XX 性染色體型即是。一般而言，在 XO/XX 型中，XO 多半是雌性，而具有兩個性染色體(XX)則是雄性。具有此種性染色體型式的魚類似乎不多，鰕虎科、燈籠魚科中的幾種魚類屬之。

4. 複性染色體型

複性染色體型(multiple gonosome system)在許多水生動物均可見，經常被表示為 $X_1X_1X_2X_2/X_1X_2Y$ ，事實上，它有相當多種的變形。花鰱(*Cobitis taenia*)和紅鮭(*Onchorynchus nerka*)的性染色體型即屬此類。這類性染色體的成因是由於某個體染色體或其一部份被轉移到 Y 染色體(羅氏轉移, Robertsonian translocation)，而形成 Y-體染色體癒合(Y-autosome fusion)所致。以花鰱為例，原本雄花鰱的染色體是 $X_1X_2X_2Y$ ，其中， X_2X_2 是一對體染色體，而 X_1Y 則是性染色體。在演化過程中，一個 X_2 染色體轉移到 Y 染色體而組成新的 Y 染色體，原本的一對 X_2 染色體遂只剩下一個，因此雄花鰱的染色體在顯微鏡下只看到 49 個。雌花鰱的一對 X_2 染色體則未發生此一轉移現象，所以在顯微鏡就可以看到 50 個染色體(Saitoh, 1989)。

由小島(1985)以傳統細胞遺傳學的調查看來，大部份已知染色體型的真骨魚類，其性染色體型多半屬於 XX/XY 和 ZW/WW 型，兩者約佔已知者的 70% 左右。至於 XO/XX 型，在小島的調查報告中約只有一成。有關軟骨魚性染色體的研究較少，但由目前的研究看來，似乎也以 XX/XY 和 ZW/WW 型居多。

魚類性染色體與性別分化之間的關係究竟為何？決定性別的基因究竟為何？姑且不論雌雄同體的魚類，即使在一些我們認為性別相當穩定的雌雄異體的魚類，仍可發現其雌雄性比不見得是 1:1。也常會發現具有雌性染色體型，但卻是雄魚的情形發生。因此，魚類性染色體與性別決定之間的關係究竟應如何看待？Yamamoto (1969) 對此曾提出性別決定的多基因理論(polygenic hypothesis)，加以解釋。他認

為魚類性別的決定，並不完全取決於性染色體，體染色體也可能參與了性別的決定。當魚類所有染色體上決定雄性的因子總和(ΣM)大於染色體上所有決定雌性的因子總和(ΣF)時，這一尾魚將會發育成雄性，反之，則成為雌性。

90 年代初，哺乳類 Y 性染色體上的性別決定區域 (sex-determining region of the Y chromosome, 人類為 *SRY*, 老鼠為 *sry*) 被發現後，Tiersch 等(1992)即嘗試以 *SRY* 當探針，在鮭魚(*Ictalurus punctatus*)尋找是否具有可與之結合的同源(homologous)片段。結果發現，不論在兩種雄性(XY,YY)、雌性(XX)，及性轉變的雌性(XY)身上，都可以找到與探針結合的片段。此項結果說明 *SRY* 在硬骨魚的性別決定上，並未像在哺乳類有那麼嚴謹的關係。事實上，Tiersch 等(1991)發現 *SRY* 這種同時出現在兩性的現象，在大部份非哺乳類的脊椎動物皆是如此。因此，魚類性別決定與性染色體之間的關係仍待更進一步的研究。

三、環境因子對魚類性別決定的控制

環境因子對魚類性別決定的控制最有名的例子是溫度對大西洋銀邊魚(*Menidia menidia*)性別決定的控制。大西洋銀邊魚是一種在北美洲東岸常見的雌雄異體魚類，屬於銀漢魚科。牠的生活史通常只有一年，極少數可以活到兩歲。Conover and Kynard(1981)在麻薩諸塞州沿岸發現，當年春季所產下的銀邊魚，在秋季加入族群時，7 月初加入的雌性比例約在 0.7-0.8 之間，可是到了 9 月初，雌雄比例卻又幾乎相等；而在這些新加入的同年魚群中，雌魚體型多半大於雄魚，然而將雌雄魚苗一起在實驗室飼養，卻又未發現兩性成長比例上有差異。這些情形，讓他們懷疑是否由於生殖季初、後期的水溫差異造成魚群的雌雄比例變動及加入族群時雌雄體型的差異。因此，他們將相同雌魚與雄魚授精所產生的卵，待其孵化後，分別置於模擬生殖季初期(11-19°C)與晚期(17-25°C)的兩組低、高溫處理。結果發現，低溫處理下的魚苗，日後成為雌魚的比例果然顯著高於高溫組。

對於不同溫度處理下所產生的性別差異，

Conover(1984)認為，在生殖季初期較低溫時先孵出的魚，將來多半成為雌性，因此牠們的體型較後期溫度較高時才產出的雄魚體型大。對大西洋銀邊魚而言，雌性生殖腺大小與體型大小的相關度較雄性高，因此在生殖季來臨時，體型較大的雌魚可以產下較多的後代，使得族群在生存競爭上佔有較大的優勢。

此一理論在自然界中也可以被檢驗。大西洋銀邊魚在整個北美東岸的生殖季會隨著緯度愈高而延遲，生殖期也會縮短。Conover and Heins(1987)收集不同緯度的銀邊魚魚苗，在實驗室中以不同溫度下飼養。結果顯示，北方族群(NS)之雌雄性比大致維持 1:1，不因溫度改變而有變化。此乃由於生殖季較短時，前期產下的卵即使成為雌性，短暫的領先，並無法使雌雄體型有太大的差異，在生存空間上不會佔有太大的優勢，所以溫度對北方族群的性別控制就不太明顯。

除了大西洋銀邊魚外，性別決定受環境因子影響之種類也已在其它銀漢魚科、胎鱗科、慈鯛科、鮭科等多種魚類發現。除了少數的例子外，在這些魚類的染色體型多半找不到雌雄相異的性染色體，這和性別決定受溫度控制的爬蟲類的情形極為類似。但在此兩類性別決定受溫度控制的動物之間仍有些不同，爬蟲類的性別決定受溫度控制的情形是閾值式的，在某個溫度閾值的上下，是完全不同的性別；而魚類則是漸進式，雌雄性比會隨著溫度變化而逐漸改變。

除了溫度外，另一個已知會影響魚類性別決定的環境因子是 pH 值。慈鯛科及胎鱗科的某些魚類都已被發現其性別決定會受 pH 值的控制。大致上而言，在這些魚類發生早期的培養環境中，pH 值愈低，雄性產生的比例較高，而當 pH 值趨近中性時，雌性產生的比例升高。pH 值對魚類性別決定的控制，究竟在演化上有什麼意義還不是很清楚，是否與自然環境中的 pH 值的變化有關？尚待進一步的研究。

四、結語

對於魚類性別決定的研究，不僅有助於瞭解脊椎動物性別分化機制的演化，也提供了種間雜交、單性繁殖及其它相關技術的理論基礎。相關知識的進展，或許能讓我們運用像溫

度、pH 值等簡單的环境因子即可調控魚類的性別，這將會比使用藥物(例如性激素)，或運用複雜的生物技術來得簡便而且安全。

五、參考文獻

- 1.小島吉雄 (1985) 月刊海洋, 17(2): 88-94.
- 2.Barossier, J. F. et al. (1995) *J. Exp. Zool.*, 273: 216-223.
- 3.Conover, D. O. (1984) *Am. Nat.*, 123: 297-313.
- 4.Conover, D. O. and S. W. Heins (1987) *Nature*, 326: 496-498.
- 5.Conover, D. O. and B. E. Kynard (1981) *Science*, 213: 577-579.
- 6.Craig, J. K. et al. (1995) *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 53: 141-147.
- 7.Desprez, D. and C. Méléard (1998) *Aquaculture*, 162: 79-84.
- 8.Eberhardt, K. (1943) *Abstammungs- und Vererbungslehre*, 81: 363-373.
- 9.Harrington, R. W., Jr. (1967) *Biol. Bull.*, 132: 174-199.
- 10.Middugh, D. and M. J. Hemmer (1987) *Copeia*, 1987: 958-964.
- 11.Patiño, R. et al. (1996) *J. Exp. Zool.*, 276: 209-218.
- 12.Römer, U. and W. Beisenherz (1996) *J. Fish Biol.*, 48: 714-725.
- 13.Rubin, D. A. (1985) *Copeia*, 1985: 233-235.
- 14.Saitoh (1989) *Cytogenet. Cell. Genet.*, 52: 62-64.
- 15.Strüssmann, C. A. et al. (1996) *Environ. Biol. Fish.*, 47: 143-154.
- 16.Strüssmann, C. A. et al. (1996b) *J. Fish Biol.*, 48: 643-651.
- 17.Sullivan, J. A. and R. J. Schultz (1986) *Evolution*, 40: 152-158.
- 18.Tiersch, T. R. et al. (1991) *Hum. Genet.*, 87: 571-573.
- 19.Tiersch, T. R. et al. (1992) *Biol. Reprod.*, 47: 185-192.
- 20.Yamamoto, T. (1969) In: *Fish physiology*, Vol. III (eds. by Hoar, W. S. and D. J. Randall), Academic Press, New York, U.-S. A., pp. 117-175.

表 1 幾種養殖魚類的性染色體型

學名	中文俗名	性染色體型(雌 / 雄)
<i>Salmo gairdneri</i>	虹鱒	XX/XY
<i>Carassius auratus</i>	鯽魚	XX/XY
<i>Ctenopharyngodon idellus</i>	草魚	XX/XY
<i>Cyprinus carpio</i>	鯉魚	XX/XY
<i>Anguilla anguilla</i>	歐洲鰻	ZW/WW
<i>A. japonica</i>	白鰻	ZW/WW
<i>A. rostrata</i>	美洲鰻	ZW/WW
<i>Oreochromis aureus</i>	奧利亞吳郭魚	ZW/WW
<i>O. mossambicus</i>	莫三鼻克吳郭魚	XX/XY
<i>O. niloticus</i>	尼羅吳郭魚	XX/XY
<i>Scatophagus argus</i>	黑星銀魮	XX/XY

表 2 已知性別決定受環境因子影響的一些魚類

環境因子	魚種	引用文獻
1. 溫度	<i>Apistogamma spp.</i>	Römer & Beisenherz (1996)
	<i>Ictalurus punctatus</i>	Patiño <i>et al.</i> (1996)
	<i>Menidia menidia</i>	Conover & Kynard (1981)
	<i>M. peninsulae</i>	Middaugh & Hemmer (1987)
	<i>Odontesthes argentinensis</i>	Strüssmann <i>et al.</i> (1996a)
	<i>O. bonariensis</i>	Strüssmann <i>et al.</i> (1996b)
	<i>Oncorhynchus nerka</i>	Craig <i>et al.</i> (1995)
	<i>Oreochromis aureus</i>	Desprez & Mélard (1998)
	<i>O. niloticus</i>	Baroiller <i>et al.</i> (1995)
	<i>Poeciliopsis lucida</i>	Sullivan & Schultz (1986)
	<i>Poecilia melanogaster</i>	Römer & Beisenherz (1996)
	<i>Rivulus marmoratus</i>	Harrington (1967)
2. pH 值	<i>Apistogramma spp.</i>	Rubin (1985)
	<i>Apistogramma spp.</i>	Römer & Beisenherz (1996)
	<i>Pelvicachromis spp.</i>	Rubin (1985)
	<i>Xiphophorus helleri</i>	Rubin (1985)
3. 密度、營養及水質	<i>Betta splendens</i>	Eberhardt (1943)