

# 水生经济动物性别遗传基础及其鉴定方式研究进展

张双艳<sup>1, 2, 3, 4</sup>, 张立斌<sup>1, 2, 3, 4</sup>

(1. 中国科学院海洋生态与环境科学重点实验室, 山东 青岛 266071; 2. 青岛海洋科学与技术试点国家实验室海洋生态与环境科学功能实验室, 山东 青岛 266237; 3. 中国科学院海洋大科学研究中心, 山东 青岛 266071; 4. 中国科学院大学, 北京 100049)

**摘要:** 有些水生经济动物具有明显的性别二态性, 这种特性与养殖品质、商业价值具有一定的相关性。然而, 大多数水生动物不具有明显的性征, 在育种时难以识别亲本性别, 导致额外的劳动力和培育成本增加。该文主要围绕水生经济动物性别遗传基础及其鉴定方式, 综述了水生经济动物的性别二态现象、常见的性别鉴定方式以及性别决定基因, 以期水生动物种质资源保护和良种选育提供理论参考。

**关键词:** 水生经济动物; 性别二态性; 性别鉴定; 性别决定基因

**中图分类号:** S961      **文献标识码:** A      **文章编号:** 1000-3096(2020)08-0029-10

**DOI:** 10.11759/hyxx20191011002

水生经济动物养殖是可持续获取优质蛋白的重要生产方式, 我国水生经济动物养殖业发展迅速, 人们对鱼类、虾蟹、贝类、海参等需求量日益增长<sup>[1]</sup>。随着产业发展和技术革新, 水生经济动物养殖业在良种选育、苗种扩繁等方面都实现了重大突破, 极大增加了养殖种类、提高了养殖产量。然而, 大多数水生动物不具有明显的性征, 养殖人员在育种时难以识别亲本性别, 这也增加了额外经济成本。因此, 开发与优化水生经济动物的性别鉴定技术, 是水生经济动物良种选育的重要基础<sup>[2]</sup>。

在动物界中, 性别的研究长期以来都是一个极具挑战的课题, 目前主要集中在模式生物中<sup>[3]</sup>。性别形成包括性别决定以及性别分化, 性别决定是确定性别分化方向的过程, 性别分化则是动物体性腺分化为精巢或卵巢并出现第二性征的过程<sup>[4]</sup>。水生动物的性别表型是基因型和环境因素相互作用的结果, 性别类型多样, 包括单性、雌雄异体、雌雄同体, 甚至会发生性逆转<sup>[5]</sup>。在养殖生产过程中, 水生动物性别差异会影响繁育效益, 这是由于同一物种不同性别的动物体通常在形态、生理、行为等方面存在性别二态性<sup>[6]</sup>。二态现象可作为性别鉴定的重要依据, 一直受到人们的关注。许多鱼类具有体重、大小、寿命等性别二态性, 而这些商业特征的差异会影响产品品质和消费选择<sup>[7-9]</sup>。通过水生动物的性别控制, 能够提高生长速度、控制繁殖、提高品质, 增加养殖生产效益<sup>[10]</sup>。与此同时,

通过研究性别比例, 能够确定种群的结构特征, 有助于分析养殖动物的生殖潜力, 估计渔业种群的规模<sup>[11]</sup>。本文归纳了水生动物的性别二态性, 综述了目前主要的性别鉴定方式, 分析了水生动物的性别决定基因, 以期种质资源保护和良种选育提供理论参考。

## 1 水生经济动物的性别二态性与性逆转

### 1.1 水生经济动物的性别二态性

性别二态性是指同一物种不同性别个体之间具有性状差异<sup>[12]</sup>。体型是较为直观的性状, 可作为识别个体性别的重要特征。在鸟类和哺乳动物中雄性往往比雌性的体型大, 这种特征的演变可能与个体的性选择以及性竞争有关, 体型大的雄性在配偶竞争中更有优势<sup>[13]</sup>。在水生动物中也发现了相同的特性, 例如黄高鳍刺尾鱼(*Zebrasoma flavescens*)、西印度蜘蛛蟹(*Mithrax spinosissimus*)等物种的雄性体型

收稿日期: 2019-10-11; 修回日期: 2019-11-18

基金项目: 国家重点研发计划(2016YFE101500); 国家自然科学基金(41676136, 41875157); 中国科学院国际伙伴计划(133137KYSB20180069)  
[Foundation: The National Key Research and Development Plan, No. 2016YFE101500; The National Natural Science Foundation of China, No. 41676136, No. 41875157; The International Partners Program of Chinese Academy of Sciences, No. 133137KYSB20180069]

作者简介: 张双艳(1995-), 女, 山东淄博人, 在读研究生, 主要从事养殖生态学研究, 电话: 0532-82898705, E-mail: zhangsyan09@163.com; 张立斌, 通信作者, 电话: 0532-82896096, E-mail: zhanglibin@qdio.ac.cn

较大,这可能是由于雄性个体的性腺成熟晚,生长速率快,导致雄性个体较大<sup>[14-15]</sup>。有些雌性水生动物也被发现具有性别的体型优势,例如甲壳类、腹足类、桡足类<sup>[16-19]</sup>。

水生动物不仅具有体型的性别二态性,还具有形态、行为等的性别差异,这些差异可作为区分个体性别的重要依据。Vasileva 等发现,雄性格鲁西东欧螯虾(*Astacus leptodactylus*)的体长较长、螯较宽,雌性腹部和尾节的长度、宽度较大,这可能与不同性别的生殖特性有关<sup>[20]</sup>。在玫瑰虾(*Neocaridina davidi*)交配过程中,雄性存在对雌性的追逐行为, Sganga 等发现雌性成体表现出比雄性更长的体长和额角,这可能是为了增强个体对雄性的吸引力<sup>[21]</sup>。雌性西印

度蜘蛛蟹具有更宽的腹部,这也许是为了提高生殖能力;雄性具有比雌性更大的螯,这可能是由于雄性对性伴侣的性竞争激烈,拥有更大螯的个体更能吸引雌性<sup>[15]</sup>。雄性曼氏无针乌贼(*Sepiella japonica*)比雌性左腕长,因此捕食能力优于雌性,并且雄性乌贼具有复杂的求偶行为及性行为<sup>[22]</sup>。

性别二态现象在动物界中普遍存在,达尔文在《The Descent of Man and Selection in Relation to Sex》中提出了“性选择”的理论,并且认为动物体的性别二态性是为了增加在竞争伴侣时的个体优势<sup>[13]</sup>。Bonduriansky 等认为脊椎动物的性别二态性是自然选择和性选择的结果,但对于此特性的产生机制仍不明确<sup>[23-24]</sup>。部分水生经济动物的性别二态现象如表 1 所示。

表 1 水生经济动物的性别二态现象  
Tab. 1 Sexual dimorphism in economically important aquatic animals

类型	表现	物种	参考文献
雄性优势	雄性比雌性生长速度快 雄性比雌性体型大 雄性比雌性体重大 雄性比雌性产肉率高 雄性比雌性珍珠产出率高	斑点叉尾鮰( <i>Ictalurus punctatus</i> )	[25]
		黄颡鱼( <i>Pelteobagrus fulvidraco</i> )	[26]
		莫桑比克罗非鱼( <i>Oreochromis mossambicus</i> )	[27]
		红鲑鱼( <i>Oncorhynchus nerka</i> )	[28]
		黄高鳍刺尾鱼( <i>Z. flavescens</i> )	[14]
		西印度蜘蛛蟹( <i>M. spinosissimus</i> )	[15]
		巨石螯虾( <i>Austropotamobius torrentium</i> )	[29]
雌性优势	雌性比雄性生长速度快 雌性比雄性体型大 50%成熟度时雌性比雄性唇厚	合浦珠母贝( <i>Pinctada fucata</i> )	[30]
		黄姑鱼( <i>Nibea albiflora</i> )	[31]
		大菱鲆( <i>Scophthalmus maximus</i> )	[32]
		斑节对虾( <i>Penaeus monodon</i> )	[33]
		凡纳滨对虾( <i>Litopenaeus vannamei</i> )	[34]
		半滑舌鳎( <i>Cynoglossus semilaevis</i> )	[35]
		黄鲈( <i>Perca flavescens</i> )	[36]
		大西洋蓝枪鱼( <i>Makaira nigricans</i> )	[37]
		军曹鱼( <i>Rachycentron canadum</i> )	[38]
		环带骨螺( <i>Hexaplex trunculus</i> )	[17]
大风螺( <i>Lobatus gigas</i> )	[39]		

## 1.2 水生经济动物的性逆转

为了适应复杂的水生环境,水生动物具有生殖策略的特殊性以及性别的多样性。大多数动物体是雌雄异体,也有个体存在雌雄同体现象<sup>[40]</sup>。水生动物的性别具有可塑性,其性别形成不仅受到遗传因素的影响,还会被环境因素(例如温度、pH、溶解氧、外源激素、种群密度等)干扰<sup>[41]</sup>。在环境影响下,水生动物会出现

兼性个体,发生自体受精,还可能发生性别反转,即性逆转<sup>[42]</sup>。鱼类的性腺发育以及性别分化受性激素的调控,某些个体也受促性腺激素、促性腺激素释放激素和其他神经内分泌因素的调节<sup>[43]</sup>。外源性激素(甲基睾酮、雌二醇等)刺激机体也会导致内源性激素的转变,进而造成动物体的性别转变<sup>[44]</sup>。

性别分化是性别形成的关键过程,外界环境的干扰可能会影响性别分化通路,甚至导致性逆转现

象的发生。黄鳍是首个被发现存在雌雄同体和性逆转现象的鱼类，这为水生动物性别形成机制的研究提供了新思路，同时为生产养殖过程中的性别控制提供了可能<sup>[31]</sup>。在水生动物中，石斑鱼是常见的发生性逆转的物种。17 $\alpha$ -甲基睾酮(17 $\alpha$ -methyltestosterone, MT)能够诱导乌鳍石斑鱼(*Epinephelus marginatus*)、玛拉巴石斑(*E. malabaricus*)等多种石斑鱼的性逆转，并且 Murata 等研究发现，利用芳香化酶抑制剂 FD (Fadrozole)可以有效替代 MT 诱发石斑鱼的性别转化<sup>[45-47]</sup>。不仅鱼类有性逆转，在贝类、虾蟹类中也被发现。菲律宾蛤仔(*Ruditapes philippinarum*)在自然野生条件下可能会发生性逆转，在外源性激素(睾酮、雌酮)刺激下，体内性类固醇激素水平发生变化，个

体会表现出雌雄同体现象<sup>[48]</sup>。在中华绒螯蟹(*Eriocheir sinensis*)中注射促雄性腺提取物也会引起动物体发生性逆转现象<sup>[49]</sup>。

## 2 水生经济动物的性别鉴定方法

性别二态性是识别水生经济动物性别的重要依据，但多数水生动物不具有性别异型，无法进行性别识别。有效的水生动物性别鉴定技术不仅能够降低养殖成本，还能减少采捕数量，在增养殖业及生物资源保护中都具有重要意义。目前，在水生动物中应用最广泛的性别鉴定方式包括形态学观测法、超声鉴定法、血液生化指标及激素判别法、组织切片法、分子标记法等。部分水生经济动物的性别鉴定方法如表 2 所示。

表 2 部分水生经济动物性别鉴定方法

Tab. 2 Methods for sex identification in economically important aquatic animals

鉴定方法	方法简述	适用物种	参考文献
形态学观测法	根据明显的雌雄形态差异区分	大鲵( <i>Andrias</i> )	[50]
		鲟鱼科( <i>Acipenseridae</i> )	[56]
		大菱鲂( <i>S. maximus</i> )	[57]
组织切片法	通过解剖取出部分性腺组织，将其切片、染色，在显微镜下辨别	卵形鲳鲹( <i>Trachinotus ovatus</i> )	[58]
		虾夷马粪海胆( <i>Strongylocentrotus intermedius</i> )	[59]
血液生化指标判别法	根据个体发育过程中某种生化指标的特点来鉴定性别	鲟鱼科( <i>Acipenseridae</i> )	[60]
性类固醇激素判别法	根据个体发育过程中性激素分泌的特点来鉴定性别	鲟鱼科( <i>Acipenseridae</i> )	[61]
		大鲵( <i>Andrias</i> )	[50]
超声鉴定法	类似医用超声波仪临床使用方法	鲟鱼科( <i>Acipenseridae</i> )	[62]
		大鲵( <i>Andrias</i> )	[50]
		半滑舌鳎( <i>C. semilaevis</i> )	[63]
		青鳉( <i>Oryzias latipes</i> )	[64]
		虹鳉( <i>O. mykiss</i> )	[65]
分子标记法	通过性别特异分子标记进行雌雄个体筛选	鳗鲡( <i>Anguilla japonica</i> )	[66]
		斑节对虾( <i>P. monodon</i> )	[67]
		中华绒螯蟹( <i>E. sinensis</i> )	[68]
		虾夷马粪海胆( <i>S. intermedius</i> )	[59]
内窥镜法	将内窥镜从待测个体生殖孔插入进行观察	鲟鱼科( <i>Acipenseridae</i> )	[69]
扩口观察法	利用扩口器将青蛤两壳间小开口扩大，通过性腺颜色鉴定性别	青蛤( <i>Cyclina sinensis</i> )	[70]

### 2.1 形态学观测法

形态学观测法是根据明显的雌雄形态差异区分动物体性别的方法，此方法只适用于少数具有明显性别二态性的水生动物，如成熟期的大鲵可以通过头部、体型、行为、泄殖孔判断出雌雄性别，螃蟹通过腹部和蟹钳的形状进行判断，雄性马口鱼(*Opsariichthys bidens*)

在繁殖期表现出明显的婚姻色等。但绝大多数鱼类、贝类、海参、海胆等水生动物没有明显的外部性特征，其性别难以通过形态学直接辨别<sup>[50-51]</sup>。

### 2.2 超声鉴定法

超声鉴定法是一种借助医学影像技术，结合动物体雌雄性腺结构差异，鉴定个体性别的活体诊断

方法。操作过程类似于医用超声仪器, 鉴定过程中无需解剖, 避免了对动物体的损伤。超声鉴定法依赖超声脉冲回波信号, 当检测个体体表被鳞、不光滑以及性腺被遮挡时会影响鉴定结果, 并且需要检测个体具有可观测的成熟性腺。目前此方法主要应用于鲟鱼、鲑鱼等少数水生动物, 由于操作技术复杂, 仪器也十分昂贵, 较难推广应用<sup>[52]</sup>。

### 2.3 血液生化指标及激素判别法

血液生化指标及激素判别法是根据动物体发育过程中, 血液生化指标及性类固醇激素含量特点来鉴定性别的一种方法。在性腺发育过程中, 动物体内淀粉酶、Ca<sup>+</sup>、肌酐、血糖等生化指标, 睾酮、雌二醇等激素含量可能存在雌雄差异, 通过取样动物体的外周血液可进行性别鉴定。该方法伤口较小, 但操作较为复杂, 鉴定结果不稳定, 主要应用于鲟鱼、大鲵等鱼类的性别鉴定<sup>[53]</sup>。

### 2.4 组织切片法

组织切片法是性别鉴定中最基础的方法, 普遍应用于水生生物的性别鉴定。通过解剖动物体取出部分性腺组织, 对其进行固定、切片、染色, 并在显微镜下观测, 以鉴定个体性别。性腺的组织切片主要依赖于动物体的年龄、性腺发育水平, 相对于其他方法而言数据更为可靠、准确, 但此方法对操作水平要求较高, 并且会对动物体造成损伤, 甚至死亡。

### 2.5 分子标记法

分子标记法是目前较为简捷的性别鉴定手段, 在水生经济动物中应用广泛, 包括鱼类、虾蟹、贝类、海胆等。该方法主要是通过分子标记技术, 例如 SSR、SNPs 等开发动物体潜在性别特异或性别连锁的 DNA 片段, 即性别分子标记物。SNPs 可用于构建遗传连锁图谱, 寻找性别决定基因座, 在全基因组关联分析(GWAS)技术的辅助下能够揭示 SNPs 与性别性状之间的关联性<sup>[54]</sup>。Gabián 等利用 GWAS 得到了 114 个与大西洋鲑(*Salmo salar*)性别显著相关的 SNPs, 并发现 Ssa02 是该物种性别的候选染色体, 丰富了对大西洋鲑性别决定遗传调控的认知<sup>[55]</sup>。目前分子标记法的研究取得一定进展, 但同一物种可能由于家系不同等原因, 无法进行准确鉴定, 相关技术有待优化。

## 3 水生经济动物的性别决定基因

性别决定基因主要是指能够通过表达指导性腺

分化、决定个体性别的基因。动物的性别受染色体上基因的调控, 大多数性别偏见并非物种间共享, 因此不同的动物模型的性别决定基因存在差异<sup>[6]</sup>。1990 年 Sinclair 等首次报道了雄性因子 *Sry*, 这是在脊椎动物中发现的第一个性别决定基因; 随后又在鱼类中发现, *Dmrt* 家族中的 *Dmy/Dmrt1bY* 基因是青鲑性别决定的雄性因子<sup>[8, 71-73]</sup>。性别表型是基因型和环境因素相互作用的结果, 但环境驱动性别表型的表达机制仍不明确<sup>[74]</sup>。

### 3.1 *Dmrt* 基因家族

*Dmrt* 家族基因具有高度保守的 DM 结构域, 可作为转录因子参与性别分化过程, 并且在性别分化中的功能具有进化保守性<sup>[75]</sup>。该家族基因不仅能够调控鸟类、蛙类等动物的性别, 还在鱼类、虾蟹、贝类、龟类等水生经济动物的性别分化中发挥作用<sup>[76-77]</sup>。青鲑是在非哺乳动物中最早发现具有 *Dmrt* 基因的鱼类, *Dmy/Dmrt1bY* 基因在青鲑的性腺发育过程中具有性别调控作用; 除青鲑外, *Dmrt* 基因还在许多经济鱼类的性腺发育中发挥作用, 如罗非鱼、半滑舌鳎等<sup>[8, 71-73]</sup>。*Dmrt* 家族基因对贝类性别同样具有调控作用, Shi 等发现 *Dmrt5* 基因参与华贵栉孔扇贝(*Chlamys nobilis*)的性腺发育及其它生理过程, 并且与 *Dmrt5* 基因相比, *Dmrt2* 基因更可能参与雄性的性腺发育或维持性腺的功能作用<sup>[78]</sup>。在许多虾蟹类水生经济动物中已鉴定出 *Dmrt* 基因, 比如中国对虾(*Fenneropenaeus chinensis*)、罗氏沼虾(*Macrobrachium rosenbergii*)、挪威海螯虾(*Nephrops norvegicus*)、中华绒螯蟹(*E. sinensis*)等; 在罗氏沼虾中, *Dmrt* 家族的 *Dmrt11E* 和 *Dmrt99B* 参与性别分化和胚胎发育过程, *Dmrt11E* 可以通过调节促雄腺激素基因(*IAG*)的表达来影响雄性腺的发育; Zhong 等在罗氏沼虾中鉴定出一种新的 *Dmrt* 基因(*Mr-Dsx*), 并且发现 *Mr-Dsx* 基因可能参与 *IAG* 的转录激活过程<sup>[79-80]</sup>。巴西红耳龟(*Trachemys scripta elegans*)的性别决定机制具有温度依赖性, *Kdm6b* 是一种 H3K27 去甲基化酶, 可以通过消除其启动子附近的 H3K27 的三甲基化直接促进 *Dmrt1* 的转录; 在一定温度条件下, 敲除 *Kdm6b* 可能会导致个体的性逆转, 但 *Dmrt1* 的过表达可以与敲除 *Kdm6b* 后引起的性逆转的效果抵消<sup>[81]</sup>。

### 3.2 *Sox* 基因家族及其他性别决定基因

*Sox* 基因是与 *Sry* 基因同源的家族基因, 具有

HMG-box 保守序列。*Sox* 基因与 *Dmrt* 基因都是常见的雄性性别调控因子, 在雄性的性腺发育过程中发挥着调控作用。在牙鲆(*Paralichthys olivaceus*)中, *Sox8* 基因存在着两种拷贝: *Posox8a* 和 *Posox8b*, Yu 等推测这两种拷贝可能通过调节牙鲆性激素的合成过程来参与性别分化和性腺发育<sup>[82]</sup>。*Sox9* 作为 *Sry* 的靶点, 与哺乳动物的性别分化功能相关, 在青鳉、罗非鱼等鱼类中发现具有性腺发育相关的调控作用, 此外还可能在太平洋牡蛎(*Crassostrea gigas*)等水生经济动物的性别分化和性腺发育中发挥作用<sup>[41, 83]</sup>。Navarro 等发现, *Sox19* 基因在欧洲鲈鱼(*Dicentrarchus labrax*)的脑和性腺中表达量最高, 并且表现出在卵巢的分化中有显著上调, 但在精巢中却没有, 这表示该基因在卵巢分化中可能起关键作用<sup>[84]</sup>。

*Gsdf* 基因与 *Amh* 基因均属于 TGF- $\beta$  超家族基因, 两类基因在性腺发育阶段对生殖细胞具有多种调控作用。*Gsdf* 基因具有诱导性腺分化的功能。在尼罗罗非鱼(*O. niloticus*)中, *Gsdf* 基因能够诱导精巢组织的分化; *Gsdf* 基因对鱼类(如青鳉)的卵巢发育也具有重要作用, 在吕宋青鳉(*O. luzonensis*)中, *Gsdf* 基因是其性别决定的关键基因<sup>[85-86]</sup>。*Amh* 基因与缪勒氏管退化及精巢发育功能相关, Lin 等推测 *Amh* 基因可能在控制雄性生殖细胞增殖与分化之间充当平衡因子<sup>[87]</sup>。*Amhr2* 是 *Amh* 基因的受体, 在动物体性腺发育中起调控作用, 大多数虎河豚类(如弓斑东方鲀(*Takifugu ocellatus*))的性别受 *Amhr2* 的调控<sup>[88]</sup>。

## 4 展望

我国水生动物分布广泛, 种质资源丰富, 为适应复杂的水生环境, 动物的性别差异具有多样性, 这也增加了对水生动物性别准确识别的难度。通过研究水生动物性别形成与鉴定有利于促进种质资源保护以及良种选育。目前, 水生动物性别大多利用分子标记法鉴定, 其中利用 RAD-seq 技术结合 QTL 定位是开发性别特异性标记物的常用手段, 许多分子标记被快速开发并得到有效利用。水生动物性别形成机制已在分子层面初步揭示, 然而, 近年来相关研究仍进展缓慢, 这主要是由于缺乏水生动物相关的遗传学以及基因组学信息。一方面, 某些基因技术在水生动物中的应用十分有限, 缺乏适用的实验工具, 例如利用 CRISPR 基因编辑技术已在大西洋鲑等良种选育中取得一定进展, 但对于水生动物性别决定基因的研究少有报道; 另一方面, 许多水生

动物的性成熟周期较长, 如鲆鲽类性成熟需 3 年以上, 鲟鱼大概在 5 龄以上, 研究性别形成的整个过程时间长, 还需消耗大量人力<sup>[89]</sup>。研究技术的革新为未来研究提供了新的分析思路。10X 单细胞转录组测序(scRNA-seq)是目前新兴的一种技术手段, 有助于深入了解发育过程中的基因调控网络, 现已在哺乳动物中得到应用, 未来可以利用该技术来研究水生动物性腺发育中的关键基因与性别差异性<sup>[90-91]</sup>。可以预期, 水生经济动物性别遗传基础的研究以及性别鉴定技术的开发仍需要依赖技术的不断改进与提升。

### 参考文献:

- [1] Edwards P, Zhang W, Belton B, et al. Misunderstandings, myths and mantras in aquaculture: Its contribution to world food supplies has been systematically over reported[J]. *Marine Policy*, 2019, 106: 103547.
- [2] Okamura A, Yamada Y, Horita T, et al. Rearing eel leptocephali (*Anguilla japonica* Temminck & Schlegel) in a planktonkreisel[J]. *Aquaculture Research*, 2009, 40(4): 509-512.
- [3] Fernandino J I, Hattori R S. Sex determination in Neotropical fish: Implications ranging from aquaculture technology to ecological assessment[J]. *General and Comparative Endocrinology*, 2019, 273: 172-183.
- [4] 杨东, 余来宁. 鱼类性别与性别鉴定[J]. *水生生物学报*, 2006, 30(2): 221-226.  
Yang Dong, Yu Laining. Sex and sex identification of fish[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2006, 30(2): 221-226.
- [5] Liu C K. Rudimentary hermaphroditism in the synbranchoid eel, *Monopterus javaensis*[J]. *Sinensia*, 1944, 15: 1-8.
- [6] Naqvi S, Godfrey A K, Hughes J F, et al. Conservation, acquisition, and functional impact of sex-biased gene expression in mammals[J]. *Science*, 2019, 365(6450): eaaw7317.
- [7] 桂建芳. 鱼类生物学和生物技术是水产养殖可持续发展的源泉[J]. *中国科学: 生命科学*, 2014, 44(12): 1195-1197.  
Gui Jianfang. Fish biology and biotechnology are the source of sustainable development of aquaculture[J]. *Scientia Sinica Vitae*, 2014, 44(12): 1195-1197.
- [8] Mei J, Gui J F. Genetic basis and biotechnological manipulation of sexual dimorphism and sex determination in fish[J]. *Science China Life Sciences*, 2015, 58(2): 124-136.
- [9] 李楠, 王秀丽, 仇雪梅. 部分水产养殖动物性别控制基因的研究进展[J]. *生物技术通讯*, 2005, 16(4): 467-

- 469.
- Li Nan, Wang Xiuli, Qiu Xuemei. Research progress of sex-determining genes in some aquatic animals[J]. Letters in Biotechnology, 2005, 16(4): 467-469.
- [10] 楼允东. 鱼类性别控制研究的进展[J]. 上海水产大学学报, 1992, (Z2): 168-173.
- Lou Yundong. Progress on research of sex control in fish[J]. Journal of Shanghai Fisheries University, 1992, (Z2): 168-173.
- [11] Vazzoler A E A. Biologia da reprodução de peixes teleosteos: teoria e prática[M]. Maringá, Eduem, 1996, 169.
- [12] Leinonen T, Cano J M, Merilä J. Genetic basis of sexual dimorphism in the threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus*[J]. Heredity, 2011, 106(2): 218.
- [13] Nicholas B D, John R K, Stuart A W. An introduction to behavioural ecology[M]. Wiley-Blackwell, 2012, 179.
- [14] Claisse J T, Kienzle M, Bushnell M E, et al. Habitat-and sex-specific life history patterns of yellow tang *Zebrafish flavescens* in Hawaii, USA[J]. Marine Ecology Progress Series, 2009, 389: 245-255.
- [15] Baeza J A, Anderson J R, Spadaro A J, et al. Sexual dimorphism, allometry, and size at first maturity of the Caribbean king crab, *Mithrax spinosissimus*, in the Florida Keys[J]. Journal of Shellfish Research, 2012, 31(4): 909-917.
- [16] Gopal C, Gopikrishna G, Krishna G, et al. Weight and time of onset of female-superior sexual dimorphism in pond reared *Penaeus monodon*[J]. Aquaculture, 2010, 300(1-4): 237-239.
- [17] Gharsallah I H, Vasconcelos P, Zamouri-Langar N, et al. Reproductive cycle and biochemical composition of *Hexaplex trunculus* (Gastropoda: Muricidae) from Bizerte lagoon, northern Tunisia[J]. Aquatic Biology, 2010, 10(2): 155-166.
- [18] Riascos J M, Guzman P A. The ecological significance of growth rate, sexual dimorphism and size at maturity of *Littoraria zebra* and *L. variegata* (Gastropoda: Littorinidae)[J]. Journal of Molluscan Studies, 2010, 76(3): 289-295.
- [19] Hirst A G, Kiørboe T. Macroevolutionary patterns of sexual size dimorphism in copepods[J]. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2014, 281(1791): 20140739.
- [20] Vasileva P L, Hubenova T A, Zaikov A N, et al. Morphometric variability, allometric growth and sexual dimorphism in narrow-clawed crayfish, *Astacus leptodactylus* Eschscholtz, 1823 (Crustacea: Decapoda) during the ontogenesis[J]. Acta Zoologica Bulgarica, 2017, Suppl. 8: 99-106.
- [21] Sganga D E, Piana L R, Greco L S. Sexual dimorphism in a freshwater atyid shrimp (Decapoda: Caridea) with direct development: a geometric morphometrics approach[J]. Zootaxa, 2016, 4196(1): 120-128.
- [22] 史会来, 平洪领, 张涛, 等. 养殖曼氏无针乌贼(*Sepiella japonica*)的两性异形及判别模式的建立[J]. 海洋与湖沼, 2016, 47(4): 838-846.
- Shi Huilai, Ping Hongling, Zhang Tao, et al. Sexual dimorphism and discrimination of cultured *Sepiella Japonica*[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2016, 47(4): 838-846.
- [23] Bonduriansky R, Chenoweth S F. Intralocus sexual conflict[J]. Trends in ecology & evolution, 2009, 24(5): 280-288.
- [24] Mills S C, Côté I M. Sex-related differences in growth and morphology of blue mussels[J]. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 2003, 83(5): 1053-1057.
- [25] Smitherman R O, Dunham R A, Whitehead P K. Selection, hybridization and genome manipulation in Siluroidei[J]. Aquatic Living Resources, 1996, 9(S1): 93-102.
- [26] Zhang J, Ma W, He Y, et al. Sex biased expression of ghrelin and GHSR associated with sexual size dimorphism in yellow catfish[J]. Gene, 2016, 578(2): 169-176.
- [27] Oliveira R F, Almada V C. Sexual dimorphism and allometry of external morphology in *Oreochromis mossambicus*[J]. Journal of Fish Biology, 1995, 46(6): 1055-1064.
- [28] Quinn T P, Foote C J. The effects of body size and sexual dimorphism on the reproductive behaviour of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*[J]. Animal Behaviour, 1994, 48(4): 751-761.
- [29] Harlioğlu M M, Güner U. Studies on the recently discovered crayfish, *Austroptamobius torrentium* (Shrank, 1803), in Turkey: morphological analysis and meat yield[J]. Aquaculture Research, 2006, 37(5): 538-542.
- [30] Iwai T, Takahashi M, Ido A, et al. Effect of gender on Akoya pearl quality[J]. Aquaculture, 2015, 437: 333-338.
- [31] Sun S, Li W, Xiao S, et al. Genetic sex identification and the potential sex determination system in the yellow drum (*Nibea albiflora*)[J]. Aquaculture, 2018, 492: 253-258.
- [32] Imsland A K, Folkvord A, Grung G L, et al. Sexual dimorphism in growth and maturation of turbot, *Scophthalmus maximus* (Rafinesque, 1810)[J]. Aquaculture Research, 1997, 28(2): 101-114.
- [33] Hansford S W, Hewitt D R. Growth and nutrient digestibility by male and female *Penaeus monodon*: evidence of sexual dimorphism[J]. Aquaculture, 1994, 125(1-2): 147-154.
- [34] Moss D R, Moss S M. Effects of gender and size on feed acquisition in the Pacific white shrimp *Litopenaeus vannamei*[J]. Journal of the World Aquaculture Society,

- 2006, 37(2): 161-167.
- [35] Chen S L, Li J, Deng S P, et al. Isolation of female-specific AFLP markers and molecular identification of genetic sex in half-smooth tongue sole (*Cynoglossus semilaevis*)[J]. Marine Biotechnology, 2007, 9(2): 273-280.
- [36] Li Y H, Wang H P, Yao H, et al. De novo transcriptome sequencing and analysis of male, pseudo-male and female yellow perch, *Perca flavescens*[J]. PLoS One, 2017, 12(2): e0171187.
- [37] Wilson C A, Dean J M, Prince E D, et al. An examination of sexual dimorphism in Atlantic and Pacific blue marlin using body weight, sagittae weight, and age estimates[J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 1991, 151(2): 209-225.
- [38] Molina W F, Benetti D D, Fiorentino J N, et al. Early sex shape dimorphism (SShD) in *Rachycentron canadum* (Linnaeus, 1766) and its applications for monosex culture[J]. Aquaculture, 2018, 495: 320-327.
- [39] Boman E M, de Graaf M, Nagelkerke L A J, et al. Variability in size at maturity and reproductive season of queen conch *Lobatus gigas* (Gastropoda: Strombidae) in the Wider Caribbean Region[J]. Fisheries Research, 2018, 201: 18-25.
- [40] Heule C, Salzburger W, Böhne A. Genetics of sexual development: an evolutionary playground for fish[J]. Genetics, 2014, 196(3): 579-591.
- [41] Kang Y, Guan G, Hong Y. Insights of sex determination and differentiation from medaka as a teleost model[J]. Hereditas (Beijing), 2017, 39(6): 441-454.
- [42] Chevassus B, Devaux A, Chourrout D, et al. Production of YY rainbow trout males by self-fertilization of induced hermaphrodites[J]. Journal of Heredity, 1988, 79(2): 89-92.
- [43] Devlin R H, Nagahama Y. Sex determination and sex differentiation in fish: an overview of genetic, physiological, and environmental influences[J]. Aquaculture, 2002, 208(3-4): 191-364.
- [44] Goikoetxea A, Todd E V, Gemmell N J. Stress and sex: does cortisol mediate sex change in fish?[J]. Reproduction, 2017, 154(6): R149-R160.
- [45] Genç M, Aktaş M, Eroldoğan O T, et al. Observations on the artificial sex inversion of dusky grouper (*Epinephelus marginatus*) from the north-east Mediterranean Sea[J]. Turkey Natural and Engineering Sciences, 2016, 1(3): 25.
- [46] Murata R, Karimata H, Alam M A, et al. Precocious sex change and spermatogenesis in the underyearling Malabar grouper *Epinephelus malabaricus* by androgen treatment[J]. Aquaculture Research, 2010, 41(2): 303-308.
- [47] Evliyaoğlu E, Eroldoğan O T, Yılmaz H A, et al. Artificial sex reversal of white grouper (*Epinephelus aeneus*) utilizing aromatase inhibitor (Fadrozole)[J]. Aquaculture Research, 2019, 50(5): 1539-1546.
- [48] 李壮. 雌雄蛤仔营养和酶活性差异及性逆转初步研究[D]. 大连: 大连海洋大学, 2016.
- Li Zhuang. Differences of nutrition and enzymatic activity between male and female clams (*Ruditapes philippinarum*) and preliminary study of sex reversal[D]. Dalian: Dalian Ocean University, 2016.
- [49] Liu H, Cai S L, Zhang C F, et al. Masculinization of female *Eriocheir sinensis* by injecting the extract of androgenic gland of *E. sinensis* and *Scylla paramamosain*[J]. Journal of Fisheries, 2006, 30(5): 577-583.
- [50] 汤亚斌, 马达, 文易, 等. 大鲵亲本性别鉴定的几种方法[J]. 中国水产, 2012, (10): 67-67.
- Tang Yabin, Ma Da, Wen Yi, et al. Methods for sex identification of giant salamander parents[J]. China Fisheries, 2012, (10): 67-67.
- [51] 练青平, 宓国强, 刘士力. 马口鱼形态特征的两性异形[J]. 现代农业科技, 2017, (22): 226-227, 229.
- Lian Qingping, Mi Guoqiang, Liu Shili. Sexual dimorphism in morphological traits of *Opsariichthys bidens*[J]. Modern Agricultural Science and Technology, 2017, (22): 226-227, 229.
- [52] 雷宇杰, 杨东辉, 潘开宇. 多普勒超声诊断技术在水生动物中的研究及应用[J]. 信阳农林学院学报, 2016, 26(1): 107-109.
- Lei Yujie, Yang Donghui, Pan Kaiyu. The application of doppler ultrasound diagnostic technology in aquatic animals[J]. Journal of Xinyang College of Agricultural and Forestry, 2016, 26(1): 107-109.
- [53] 张涛, 章龙珍, 赵峰, 等. 基于血液生化指标判别分析西伯利亚鲟性别及卵巢发育时期[J]. 中国水产科学, 2007, 14(2): 236-243.
- Zhang Tao, Zhang Longzhen, Zhao Feng, et al. Determination of different sexes and ovarian development stages in cultured *Acipenser baerii* based on blood biochemical indices[J]. Journal of Fisheries Sciences of China, 2007, 14(2): 236-243.
- [54] Wenne R. Single nucleotide polymorphism markers with applications in aquaculture and assessment of its impact on natural populations[J]. Aquatic Living Resources, 2018, 31(e): 2.
- [55] Gabián M, Morán P, Fernández A I, et al. Identification of genomic regions regulating sex determination in Atlantic salmon using high density SNP data[J]. BMC Genomics, 2019, 20(1): 764.
- [56] Doroshov S I, Moberg G P, Van Eenennaam J P. Observations on the reproductive cycle of cultures white sturgeon, *Acipenser transmontanus*[J]. Environmental Biology of Fishes, 1997, 48(1-4): 265-278.
- [57] Guerrero III R D, Shelton W L. An aceto-carmin squash

- method for sexing juvenile fishes[J]. The Progressive Fish-Culturist, 1974, 36(1): 56.
- [58] 蒋小珍, 韦媛媛, 陈晓汉, 等. 卵形鲳鲆性腺组织学观察及简易性别判定方法建立[J]. 西南农业学报, 2015, 28(1): 428-432.
- Jiang Xiaozhen, Wei Binyuan, Chen Xiaohan, et al. Histological observation of *Trachinotus ovatus* and methodical construction of simple method of early sex identification[J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2015, 28(1): 428-432.
- [59] 初冠囡, 金迪, 马驰原, 等. 中间球海胆性别性状的微卫星分析[J]. 大连海洋大学学报, 2009, (S1): 35-39.
- Chu Guannan, Jin Di, Ma Chiyuan, et al. Sex-related microsatellite analysis of seurchin *Strongylocentrotus intermedius*[J]. Journal of Dalian Fisheries University, 2009, (S1): 35-39.
- [60] Barulin N V. Serum enzyme response of captive sturgeon brookstock *Acipenser baerii* Brandt 1869 females and two hybrids (besters= female *Huso huso* Linnaeus, 1758× male *Acipenser ruthenus* Linnaeus, 1758, and RsSs= *A. gueldenstaedtii* Brandt 1833× *A. baerii* Brandt 1869) to hormonal stimulation for spawning induction[J]. Journal of Applied Ichthyology, 2015, 31: 2-6.
- [61] Mosyagina M V, Zelennikov O V. State of steroid secretory cells and concentration of gonadal steroid hormones in the blood plasma of Siberian sturgeon *Acipenser baerii* and sterlet *A. ruthenus* (Acipenseridae) during sex differentiation[J]. Journal of Ichthyology, 2016, 56(1): 141-146.
- [62] Wildhaber M L, Papoulias D M, DeLonay A J, et al. Gender identification of shovelnose sturgeon using ultrasonic and endoscopic imagery and the application of the method to the pallid sturgeon[J]. Journal of Fish Biology, 2005, 67(1): 114-132.
- [63] Liu Y, Chen S L, Gao F T, et al. SCAR-transformation of sex-specific SSR marker and its application in half-smooth tongue sole (*Cynoglossus semilaevis*)[J]. Journal of Agricultural Biotechnology, 2014, 22(6): 787-792.
- [64] 董忠典, 龙水生, 黄承勤, 等. 一种快速鉴定弓背青鲈遗传性别的方法[J]. 广东海洋大学学报, 2018, (3): 25-29.
- Dong Zhongdian, Long Shuisheng, Huang Chengqin, et al. A method for rapid identification of genetic sex of *Oryzias curvinotus*[J]. Journal of Guangdong Ocean University, 2018, (3): 25-29.
- [65] Felip A, Young W P, Wheeler P A, et al. An AFLP-based approach for the identification of sex-linked markers in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*)[J]. Aquaculture, 2005, 247(1-4): 35-43.
- [66] 张利娜. 长江口降海鳗鲡雌雄判别方法及雌性特异 SCAR 标记的建立[D]. 上海: 上海海洋大学, 2017.
- Zhang Lina. Establishment of the method of sex discrimination and the female specific SCAR marker in migratory eels(*Anguilla japonica*) collected at the Yangtze River Estuary[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2017.
- [67] Khamnamtong B, Thumrunthanakit S, Klinbunga S, et al. Identification of sex-specific expression markers in the giant tiger shrimp (*Penaeus monodon*)[J]. BMB Reports, 2006, 39(1): 37-45.
- [68] 崔朝霞, 杜婧, 杨亚男, 等. 一种鉴定中华绒螯蟹性别的特异性分子标记[P]. 浙江省: CN109694906A, 2019-04-30.
- Cui Zhaoxia, Du Jing, Yang Yanan, et al. A specific molecular marker for sex identification of *Eriocheir sinensis*[P]. Zhejiang Province: CN109694906A, 2019-04-30.
- [69] Munhofen J L, Jiménez D A, Peterson D L, et al. Comparing ultrasonography and endoscopy for early gender identification of juvenile *Siberian sturgeon*[J]. North American Journal of Aquaculture, 2014, 76(1): 14-23.
- [70] 孙祥山, 赵炳然, 黄经献, 等. 青蛤活体性别鉴定技术研究[J]. 上海海洋大学学报, 2014, 23(4): 492-497.
- Sun Xiangshan, Zhao Bingran, Huang Jingxian, et al. Research on identifying sex of live *Cyclina sinensis*[J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2014, 23(4): 492-497.
- [71] Sinclair A H, Berta P, Palmer M S, et al. A gene from the human sex-determining region encodes a protein with homology to a conserved DNA-binding motif[J]. Nature, 1990, 346: 240-244.
- [72] Nanda I, Kondo M, Hornung U, et al. A duplicated copy of DMRT1 in the sex-determining region of the Y chromosome of the medaka, *Oryzias latipes*[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2002, 99(18): 11778-11783.
- [73] Matsuda M, Nagahama Y, Shinomiya A, et al. DMY is a Y-specific DM-domain gene required for male development in the medaka fish[J]. Nature, 2002, 417(6888): 559.
- [74] Díaz N, Ribas L, Piferrer F. The relationship between growth and sex differentiation in the European sea bass (*Dicentrarchus labrax*)[J]. Aquaculture, 2013, 408: 191-202.
- [75] Su L, Zhou F, Ding Z, et al. Transcriptional variants of *Dmrt1* and expression of four *Dmrt* genes in the blunt snout bream, *Megalobrama amblycephala*[J]. Gene, 2015, 573(2): 205-215.
- [76] Smith C A, Roeszler K N, Ohnesorg T, et al. The avian Z-linked gene *DMRT1* is required for male sex determination in the chicken[J]. Nature, 2009, 461(7261): 267.
- [77] Yoshimoto S, Okada E, Umemoto H, et al. A W-linked DM-domain gene, *DM-W*, participates in primary ovary



- development in *Xenopus laevis*[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2008, 105(7): 2469-2474.
- [78] Shi Y, Wang Q, He M. Molecular identification of *dmrt2* and *dmrt5* and effect of sex steroids on their expressions in *Chlamys nobilis*[J]. Aquaculture, 2014, 426: 21-30.
- [79] Yu Y Q, Ma W M, Zeng Q G, et al. Molecular cloning and sexually dimorphic expression of two *Dmrt* genes in the giant freshwater prawn, *Macrobrachium rosenbergii*[J]. Agricultural Research, 2014, 3(2): 181-191.
- [80] Zhong P, Zhou T, Zhang Y, et al. Potential involvement of a *DMRT* family member (*Mr-Dsx*) in the regulation of sexual differentiation and moulting in the giant river prawn *Macrobrachium rosenbergii*[J]. Aquaculture Research, 2019, 50(10): 3037-3049.
- [81] Ge C, Ye J, Weber C, et al. The histone demethylase *KDM6B* regulates temperature-dependent sex determination in a turtle species[J]. Science, 2018, 360(6389): 645-648.
- [82] Yu H, Wang Y, Li X, et al. The evolution and possible role of two *Sox8* genes during sex differentiation in Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*)[J]. Molecular Reproduction and Development, 2019, 86(5): 592-607.
- [83] Santerre C, Sourdain P, Adeline B, et al. *Cg-SoxE* and *Cg-β-catenin*, two new potential actors of the sex-determining pathway in a hermaphrodite lophotrochozoan, the Pacific oyster *Crassostrea gigas*[J]. Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology, 2014, 167: 68-76.
- [84] Navarro-Martín L, Galay-Burgos M, Piferrer F, et al. Characterisation and expression during sex differentiation of *Sox19* from the sea bass *Dicentrarchus labrax*[J]. Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology, 2012, 163(3-4): 316-323.
- [85] Kaneko H, Ijiri S, Kobayashi T, et al. Gonadal soma-derived factor (*gsdf*), a TGF-beta superfamily gene, induces testis differentiation in the teleost fish *Oreochromis niloticus*[J]. Molecular and Cellular Endocrinology, 2015, 415: 87-99.
- [86] Guan G, Sun K, Zhang X, et al. Developmental tracing of oocyte development in gonadal soma-derived factor deficiency medaka (*Oryzias latipes*) using a transgenic approach[J]. Mechanisms of Development, 2017, 143: 53-61.
- [87] Lin Q, Mei J, Li Z, et al. Distinct and cooperative roles of *amh* and *dmrt1* in self-renewal and differentiation of male germ cells in zebrafish[J]. Genetics, 2017, 207(3): 1007-1022.
- [88] Kikuchi K, Ieda R, Fujikawa D, et al. Sex-determining genes in *Takifugu puffer fishes*[J]. Nippon Suisan Gakkaishi, 2019, 85(2): 187.
- [89] Wargelius A. Application of genome editing in aquatic farm animals: Atlantic salmon[J]. Transgenic Research, 2019, 28(2): 101-105.
- [90] Stévant I, Nef S. Single cell transcriptome sequencing: A new approach for the study of mammalian sex determination[J]. Molecular and Cellular Endocrinology, 2018, 468: 11-18.
- [91] Lukassen S, Bosch E, Ekici A B, et al. Characterization of germ cell differentiation in the male mouse through single-cell RNA sequencing[J]. Scientific Reports, 2018, 8(1): 6521.

# Research progress in the genetic basis of sex determination and sex identification methods in economically important aquatic animals

ZHANG Shuang-yan<sup>1, 2, 3, 4</sup>, ZHANG Li-bin<sup>1, 2, 3, 4</sup>

(1. CAS Key Laboratory of Marine Ecology and Environmental Sciences, Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China; 2. Laboratory for Marine Ecology and Environmental Science, Pilot National Laboratory for Marine Science and Technology(Qingdao), Qingdao 266237, China; 3. Center for Ocean Mega-Science, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China; 4. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

**Received:** Oct.11, 2019

**Key words:** aquatic economic animals; sexual dimorphism; sex identification; sex-determining genes

**Abstract:** Several economically important aquatic animals exhibit sexual dimorphism. These properties are relevant to their aquacultural and commercial value. However, most aquatic animals do not have obvious sex characteristics. It is difficult to identify the sex of the parents in an aquaculture operation, which subsequently generates extra labor and cultivation costs. This study reviews sexual dimorphism, common sex identification methods, and sex-determining genes in economically important aquatic animals. These methods may be useful for providing theoretical support for the protection of germplasm resources and the cultivation of improved varieties.

(本文编辑: 赵卫红)