

脊椎动物雌雄生长差异的研究进展

马细兰 张勇 周立斌 刘晓春 林浩然*

(中山大学水生经济动物研究所 广东省水生经济动物繁殖重点实验室 广州 510275;
惠州学院生命科学系 惠州 516007)

摘要: 综述了有关脊椎动物雌雄生长差异的研究,分别从摄食消化、生长与生殖能量配置、物种遗传、基因型与表现型、类固醇激素水平和生长轴基因表达等几个方面分析了脊椎动物雌雄生长差异的原因。

关键词: 脊椎动物; 雌雄生长差异

中图分类号: Q955 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263(2009)02-141-06

Studies of Growth Sexual Dimorphism in Vertebrate

MA Xi-Lan ZHANG Yong ZHOU Li-Bin LIU Xiao-Chun LIN Hao-Ran*

(Institute of Aquatic Economic Animals & Guangdong Provincial Key Laboratory for Aquatic Economical Animal,
Sun Yat-Sen University, Guangzhou 510275;
Department of Life Science, Huizhou University, Huizhou 516007, China)

Abstract: This paper reviewed the progress of studies on growth of sexual dimorphism in vertebrate. The reasons of growth sexual dimorphism in vertebrate including feeding and digesting, energy allocation between growth and reproduction, species heredity, genotype and phenotype, steroid level, genes expressions of growth axis are analyzed.

Key words: Vertebrate; Growth sexual dimorphism

在动物世界中,许多种类的雌、雄个体在形态及生长方面存在一定的差异,即两性异形(sexual size dimorphism, SSD)和两性(雌雄)生长差异(growth sexual dimorphism, GSD)。两性异形即同一物种一种性别的个体比另一种性别的个体大;两性(雌雄)生长差异即同一物种一种性别的个体比另一种性别的个体生长速度快。近年来,许多学者对脊椎动物两性异形和两性(雌雄)生长差异进行了研究,分别从摄食消化^[1,2]、生长与生殖能量配置^[3-5]、物种遗传^[6-9]、基因型与表现型^[10]、类固醇激素水平^[11-22]和生长轴基因表达^[23-29]等几个方面研究了脊椎动物雌雄生长差异的原因。本文就脊椎动物两性异形及两性生长差异的相关研究进行了综述。

1 摄食与消化

脊椎动物的摄食消化能力直接影响生长速

度,一般而言,摄食消化能力强的动物生长较快。尼罗罗非鱼(*Oreochromis niloticus*)雌雄生长差异显著,雄鱼生长快、个体大,雌鱼生长慢,个体小^[1],这可能与雄尼罗罗非鱼饵料效率、单位重量的摄食率比较高有关^[2]。雄性尼罗罗非鱼的消化管(胃、肠)明显大于雌鱼,这导致了雌、雄鱼饵料收容量的差异,进一步引起雌、雄鱼摄食率的差异,最终导致雌雄生长差异。雌鱼和雄鱼在消化生理方面也存在一定差异,雄鱼的

基金项目 国家 863 计划项目(No. 2006AA10A402),广东省科技计划项目(No. 20040558012),广东省重大科技兴海项目(2004)和惠州学院博士启动基金项目(C207.0201);

*通讯作者, E-mail: lsslhr@mail.sysu.edu.cn;

第一作者介绍 马细兰,女,博士;研究方向:鱼类生理及分子生物学; E-mail: mxl@hzu.edu.cn。

收稿日期:2008-07-01,修回日期:2008-12-25

饵料效率远远高于雌鱼,这也可能是雌雄生长差异的原因之一。铜吻鳞鳃太阳鱼 (*Lepomis macrochirus*) 雌、雄生长速度也存在明显差异,研究表明这主要与胃的大小、摄食量的大小存在显著的性别差异相关^[2]。

2 生长与生殖能量配置

脊椎动物中普遍存在雌雄生长差异现象,一般是雄性个体生长快,雌性个体生长慢。许多学者的研究认为,这主要是由于雌、雄个体对能量代谢的配置不同引起,雌性个体比雄性个体分配更多的能量到生殖作用上,相应的分配到生长作用上的能量就减少。西藏沙蜥 (*Phrynocephalus theobaldi*) 雌性个体在繁殖后的体重比繁殖前平均减轻了 2.70 g,雌蜥对生殖能量的投入还包括怀孕期间对母体新陈代谢的影响,以及胚胎自身的新陈代谢等,而雄蜥对繁殖能量的投入相对较少^[3]。青海沙蜥 (*P. vlangalii*) 在 1 龄时开始出现雌雄生长差异,其原因主要有:第一,雌、雄个体性成熟的时间不同,生长受繁殖的影响时间不一致,雌蜥的性成熟较早,生长受繁殖的影响也较早,故早期雌蜥的生长比雄蜥明显要慢;第二,雌、雄个体对繁殖能量的投入不平衡,雌蜥采取高投入、高风险生殖策略,其生殖投入远远大于雄蜥,因此,雄蜥的生长明显快于雌蜥^[4]。鳊 (*Siniperca chuats*) 体重在 170 g 以内时,雌、雄鳊之间的日增重并无显著性差异;在 170 ~ 835 g 之间,雌鱼的生长速度明显快于雄鱼,且差异达到极显著水平。这可能与雌雄的性成熟年龄有关,一般雌鳊要 2 个冬龄才会达到性成熟,而雄鳊则 1 个冬龄就能达到性成熟,雄鱼在性成熟后生长速度自然会有所减慢,而雌鱼在性成熟前生长速度特别快。相对雄鱼来说,达到性成熟后的雌鱼生长速度开始减慢,要明显慢于雄鱼的生长。这主要是因为处于性周期内的雌鳊所摄取的大部分营养物质都需要供性腺发育用,而用于增加体重的部分较少,相反,雄鱼因性腺发育所耗营养物质较少,使得体重增加较快^[5]。繁殖对脊椎动物雌性个体生长速度的影响一般

要比雄性个体大,脊椎动物雌雄个体生长与生殖能量配置的差异是动物性成熟个体雌雄生长差异显著的重要原因之一。

3 物种遗传

脊椎动物的雌雄生长差异与物种的遗传本质也存在一定的关联。在龟鳖目中,中华鳖 (*Trionyx sinensis*) 雄性个体的生长速度明显快于雌性个体^[6],而乌龟 (*Chinemys reevesii*)^[7] 和三线闭壳龟 (*Cuora trifasciata*)^[8] 的生长则是雌性明显快于雄性。雌、雄中华鳖在一定体重范围内生长速度有明显差异,在相同条件下,同一人工养殖群体中,个体体重超过平均体重的鳖,85% 以上为雄鳖,因为雄鳖在成活率、生长速度上都比雌鳖占优势^[6]。在性成熟期,乌龟雌、雄个体差异很大,雌龟个体大小往往是雄龟的 2 ~ 3 倍^[7]。黄喉拟水龟 (*Mauremys mutica*) 雌、雄个体的生长也存在显著差异,雄龟生长明显快于雌龟,这明显有别于乌龟和三线闭壳龟的两性生长差异模式,而与中华鳖的相似,即雄性生长快于雌性^[8]。以上结果说明,虽然同属龟鳖目,但相近物种却存在相反的两性异形。这在某些爬行动物中也存在相同的情况,如相近种的两种蜥蜴:西洋蓍草针蜥 (*Sceloporus jarrovi*) 为雄性个体大于雌性个体,另一相近种条纹高地针蜥 (*S. virgatus*) 则为雌性个体大于雄性个体,研究认为这种差异性源自于物种遗传的本质^[9]。因此,物种遗传的本质也直接影响了脊椎动物的雌雄生长差异。

4 基因型与表现型

由于生物技术的发展,可利用激素处理来对某些动物进行性逆转,从而出现了基因型与表现型不相符的个体,比如利用雄激素处理尼罗罗非鱼的鱼苗,可使基因型为 XX 型雌性个体诱变为雄性个体^[10]。尼罗罗非鱼从孵化出膜开始就存在雌雄生长差异,这种差异不是在性成熟后才出现;另外,单性饲养雌鱼和雄鱼,这种生长差异依然存在^[10]。性成熟前很长一段时间内,雌鱼与雄鱼的能量都主要分配于个

体生长,生殖耗能极少;单性养殖可大大降低鱼类生殖耗能,因此可以认为在性成熟前很长一段时间或单性养殖条件下,雌鱼和雄鱼的生殖能量分配是基本等同的,但雌鱼与雄鱼仍存在明显的生长差异,这说明尼罗罗非鱼生长的雌雄差异不仅仅是因为雌鱼比雄鱼分配了更多的能量用于生殖,还可能存在着其他影响因素。Toguyeni 等^[10]比较了几种不同表现型和基因型雌、雄尼罗罗非鱼的生长速度,结果表明,基因型的决定作用大于表现型,其中基因型雄鱼(mXY)的生长性能最好,用雄激素处理时,基因型雄鱼(mXY)生长速度明显快于表现型雄鱼(mXX),这说明脊椎动物的雌雄生长差异还可能与其性别的基因型相关。

5 性类固醇激素

脊椎动物雌雄生长差异还受到动物体内性类固醇激素水平的影响^[11,12]。睾酮(testosterone, T)被认为是代谢激素,能显著促进动物的骨骼和肌肉生长,这些结论主要来源于对哺乳类、鸟类、鱼类中雄性个体较雌性个体大的物种的研究。研究表明,动物为了繁衍后代,个体的生长可能被生殖压迫,性成熟后能量优先分配于生殖。最近,行为学家开始探索性类固醇激素在生殖与生长中的调节作用,这种调节作用与动物的两性异形 SSD 模式相关。Cox 等^[9]发现睾酮抑制雄条纹高地针蜥(雌性个体大于雄性的 SSD 模式)的生长,因为睾酮增大了雄蜥每天的活动频率、运动量和领域范围等,而这些活动性的增强都是为了获得更多与雌蜥的交配机会,即为了生殖。睾酮调节了雄蜥生长与生殖能量的分配,使能量较多消耗于交配生殖活动中,从而限制了雄性个体的生长。相反,睾酮促进雄西洋蓍草针蜥(雄性个体大于雌性的 SSD 模式)的生长^[13]。睾酮对不同 SSD 模式相近种的雄性个体的生长起相反的作用。

雌激素和雄激素对脊椎动物的生长有不同的调节作用,雌二醇(17-estradiol, E₂)抑制生长,双氢睾酮(dihydrotestosterone, DHT)促进生长^[14]。性成熟雌大鼠(*Rattus norvegicus*)切除卵

巢(去除了内源性 E₂)后血清中胰岛素样生长因子(insulin-like growth factor, IGF-I)水平上升,若加入外源 E₂则会降低血清 IGF-I 水平,使生长变慢;若加入 DHT 则会使血清 IGF-I 水平上升,生长加快,达到同批雄大鼠的生长速度。离体实验也表明, E₂ 抑制肝细胞 IGF-I mRNA 的表达, DHT 促进其表达。因此,性类固醇激素对脊椎动物生长的调节作用可能是通过调节 IGF-I 的合成和分泌实现的。

部分鱼类也存在显著的雌雄生长差异^[1,5], 尼罗罗非鱼是一种典型的雄鱼生长快、雌鱼生长慢的鱼类,雄鱼在性腺成熟前很长一段时间就比雌鱼生长快,在性腺成熟时雌雄生长差异更加显著。尼罗罗非鱼雄鱼比雌鱼生长快,部分原因在于雄鱼血清中的 11-酮基睾酮(11-ketotestosterone, 11-KT)和 E₂ 的浓度较雌鱼高^[10]。11-KT 和 E₂ 与尼罗罗非鱼的摄食水平和生长速度明显正相关,表明性类固醇激素水平与尼罗罗非鱼的雌雄生长差异密切相关^[10]。在体实验表明,外源性类固醇激素可有效促进鱼类的生长,并且这种促生长作用存在种的特异性。外源性类固醇激素可以通过提高摄食率或提高生长轴相关基因的表达来促进莫桑比克罗非鱼(*Oreochromis mossambicus*)^[15,16]、大麻哈鱼(*Oncorhynchus kisutch*)^[17]、鲤鱼(*Cyprinus carpio*)^[18]、尼罗罗非鱼^[19]的生长,但对虹鳟(*Salmo gairdneri*)^[20]却有抑制作用。欧洲鲈(*Perca fluviatilis*)雌雄生长差异极显著,在性腺开始发育成熟时雌雄生长开始出现差异,雌鱼生长明显快于雄鱼。甲基睾酮(17-methyltestosterone, MT)可明显降低欧洲鲈的摄食量和饵料效率,雄鲈血液中的 MT 水平远远高于雌鲈,因此雄鱼受 MT 的影响就远远大于雌鱼,使得其生长明显慢于雌鱼^[21,22]。

因此,脊椎动物体内性类固醇水平的雌雄差异是动物雌雄生长差异的另一主要原因。

6 生长轴基因的表达

生长轴是调节动物出生后生长最主要的激

素系统。脊椎动物生长轴基因的表达存在雌雄差异,这可能是导致动物生长速度及雌雄形态差异的原因之一。脊椎动物生长轴基因表达的雌雄差异主要体现在生长轴的激素水平、受体浓度、结合蛋白浓度、激素及其受体 mRNA 表达水平等几个方面^[23]。

6.1 生长激素(growth hormone, GH) 脊椎动物生长的雌雄差异主要是由于动物体内 GH、IGF-I 与性类固醇激素之间复杂的相互作用引起^[10]。脊椎动物 GH 分泌方式存在雌雄差异,如大鼠雄性 GH 的分泌方式是:每隔 3~4 h 出现一个分泌高峰,持续大约 1~1.5 h,之后是极低水平的基础分泌;而雌鼠是持续平缓地分泌 GH,有较高的基础分泌水平,期间偶有不规则的峰值,但此峰值比雄鼠的峰值要小得多。雄鼠切除精巢后出现类似于雌鼠的 GH 分泌方式。鼠垂体 GH 分泌方式的雌雄差异性可能是由下丘脑促生长激素释放激素(growth hormone releasing hormone, GHRH)和生长抑制激素(somatostatin, SS)分泌的雌雄差异性决定的。下丘脑 GHRH 和 SS 的分泌受动物体内性类固醇激素水平的影响,其中雄激素可通过增加下丘 GHRH 的合成、分泌来促进垂体 GH 水平的上升。

小鼠(*Mus musculus*)存在类似大鼠 GH 分泌的性别二态性^[10], E_2 抑制啮齿动物生长,卵巢切除后(内源性 E_2 减少)可促进雌小鼠骨的生长和体重增加,用 E_2 处理雄小鼠使其雌性化, GH 分泌提高了 2~3 倍,生长速率下降。因此,用 E_2 处理后,生长速率下降与血清 GH 水平上升是矛盾的,类似这样的现象在人和反刍动物中也有发现。雄激素睾酮 T 和双氢睾酮 DHT 都可明显促进小鼠生长,增加体重。研究表明,雄激素可直接作用于雄小鼠的雄激素受体(androgen receptor, AR)或间接作用于雌激素受体(estrogen receptor, ER)(当 T 芳化为 E_2 后)以调节雄小鼠垂体 GH mRNA 的高表达水平、垂体中 GH 的高含量及血液循环中 IGF-I 的高水平和低频高幅的 GH 脉冲分泌方式,从而维

持雄小鼠较快的生长速度。

在鱼类也存在类似的情况,例如雌欧洲鳗鲡(*Anguilla anguilla*)垂体 GH mRNA 的表达水平显著高于雄鳗,与之相吻合,雌鳗的生长速度明显地快于雄鳗^[24]。而尼罗罗非鱼雄鱼的生长明显比雌鱼快,雄鱼垂体 GH mRNA 明显高于雌鱼,即生长快速的鱼其垂体 GH mRNA 表达量高,这可能是雄鱼比雌鱼生长快速的内在原因之一^[25]。

6.2 受体浓度(IGF-I 和 IGFBPs) IGF-I 可调节脊椎动物生长和代谢。脊椎动物血液循环中 IGF-I 和胰岛素样生长因子结合蛋白(insulin-like growth factor binding proteins, IGFBPs)的水平存在雌雄差异,这可能是雌雄动物生长差异的另一原因。

到达青春期之后的小鼠、大鼠及处于青春期前后的羊(*Merycododon gracilis*)、牛(*Bos taurus*)雄性个体血液循环中 IGF-I 都比雌性高^[10]。相反,大部分灵长类动物在青春期后血液循环中 IGF-I 水平都是雌性个体比雄性高。雄激素和雌激素可能通过不同的机制影响血液循环中 IGF-I 水平。雄激素可通过增加血液中 GH 的水平间接地影响血液循环中 IGF-I 水平,雌激素可能是另外一种作用机制。雌激素可提高卵巢切除雌小鼠血液中 GH 水平,但会通过抑制肝 IGF-I 的合成来降低血液中 IGF-I 水平。雌激素处理雄牛可增加血液中 GH、IGF-I 的水平。

脊椎动物血液循环中 IGFBP-3 浓度的雌雄差异与血液循环中 GH 浓度的雌雄差异相同。有限的证据表明,雄激素可能增加血液中 IGFBP-3、IGFBP-1 的浓度,而雌激素增加血液中 IGFBP-1、IGFBP-2 浓度,降低 IGFBP-3 的浓度。

在鱼类的研究中,雄激素 MT 对尼罗罗非鱼雄鱼和雌鱼肝 IGF-I mRNA 表达均有促进作用,且对雄鱼的促进作用大于对雌鱼*。注射 T、11-KT 后不影响大麻哈鱼血清中 GH 水平,但

* 马细兰. 生长激素及其受体调控尼罗罗非鱼生长的分子机理研究. 广州:中山大学博士学位论文,2007.

明显提高其血清中 IGF-I、IGFBP-3 的水平,说明血清中 IGF-I 水平的变化是性类固醇直接作用的结果而不是通过 GH 的作用来实现的,也有可能是通过提高肝对 GH 敏感性来实现的,亦可能是因为提高了血清中 IGFBP-3 水平的结果^[26]。

6.3 结合蛋白浓度(GHR 与 GHBP) 在不同种动物中,肝生长激素受体(growth hormone receptor, GHR)的结合率、mRNA 表达都存在不同的性别差异。尼罗罗非鱼雄鱼的生长明显快于雌鱼,研究表明其雄鱼肝 GHR1 mRNA 表达显著高于雌鱼^[25],动物 GHR mRNA 表达水平的雌雄差异可能是动物生长雌雄差异的另一原因。小鼠肝中一种特异的 GHR 亚型(GHR1)在雌小鼠肝中的表达显著高于雄小鼠;雌激素可以上调其表达,但在其他动物,雌激素一般下调 GHR 的表达。雄激素对哺乳动物 GHR 的影响呈现种间特异性。注射睾酮 T 可提高兔(*Oryctolagus cuniculus*)肝 GHR mRNA 水平^[27],但不影响大鼠肝 GHR mRNA 水平^[28]。目前有关雄激素对硬骨鱼类肝 GHR 调节的研究报道极少。在体注射甲基睾酮 MT 后,南方鲇(*Silurus meridionalis*)肝 GHR mRNA 水平显著升高^[29];长期注射甲基睾酮 MT 可明显提高雄尼罗罗非鱼肝 GHR mRNA 水平,但对雌鱼无显著影响,MT 对雌鱼和雄鱼肝 GHR mRNA 的调节作用存在性别差异*。雌激素 E₂ 下调性未成熟南方鲇^[29]和雄尼罗罗非鱼肝 GHR mRNA 的表达水平,使生长速度变慢*。

在小鼠和人类(*Homo sapiens*),雌性个体血液循环中生长激素结合蛋白(growth hormone binding protein, GHBP)的浓度比雄性高,这可能会降低雌性个体血液中 GH 的浓度,使雌雄个体血液 GH 的浓度呈现出雌雄差异,从而使雌雄个体间的生长存在性别差异。

近年来有关脊椎动物生长差异的研究日益增多,主要集中在节肢动物^[30],已有的研究表明,节肢动物的两性体积差异主要由雌雄的生长速率差别引起而非生长期的长度差异。目前有关鱼类雌雄生长差异的研究不多,但随着鱼

类养殖业的迅速发展,鱼类优良品种培育已成为重点研究内容,由于某些鱼类雌雄个体生长差异明显,因而通过研究引起这些经济鱼类雌雄生长差异的原因,采取相应的对策,培育单性苗种对于提高水产养殖产量和经济效益就显得非常重要。

参 考 文 献

- [1] 李家乐,李思晨,李思发等.不同组合尼罗罗非鱼() × 奥利亚尼罗罗非鱼() 养殖性能差异研究.上海水产大学学报,1997,6(2):96~101.
- [2] 孙洁.尼罗罗非鱼产生雌雄生长差异的原因.天津水产,1985,32(1):37~42.
- [3] 王跃招,曾晓茂,方自力等.西藏沙蜥属一新种——泽当沙蜥.动物学研究,1996,17(1):27~29.
- [4] 吴鹏飞,王跃招,郭海燕等.青海沙蜥的生长及两性生长差异.四川大学学报(自然科学版),2005,42(6):1252~1257.
- [5] 王晓清,李传武,谢中国等.鳊雌雄生长差异的研究.淡水渔业,2006,36(3):34~37.
- [6] 谢万奎.不同性别鳖生长差异及孵化温度控制鳖性别的初步研究.水利渔业,1993,4:23~24.
- [7] 阳建春,周永富编著.金钱龟、乌龟人工养殖技术.广州:广东科技出版社,1997.
- [8] 朱新平,陈永乐,刘毅辉,黄喉拟水龟、三线闭壳龟、鳄龟的生长比较.水产学报,2001,25(6):507~511.
- [9] Cox R M, John Alder H B. Testosterone has opposite effects on male growth in lizards (*Sceloporus* spp.) with opposite patterns of sexual size dimorphism. *J Exp Biol*, 2005, 208: 4 679 ~ 4 687.
- [10] Tögyenyi A, Baróiller J F, Fostier A, et al. Influence of sexual phenotype and genotype, and sex ration on growth performances in tilapia (*Oreochromis niloticus*). *Aquaculture*, 2002, 207: 249 ~ 261.
- [11] Wehrenberg W B, Gustina A. Basic counterpoint: mechanisms and pathways of gonadal steroid modulation of growth hormone secretion. *Endocr Rev*, 1992, 13: 299 ~ 308.
- [12] Johannsson G, Gbney J, Wolthers T, et al. Independent and combined effects of testosterone and growth hormone on extracellular water in hypopituitary men. *Journal of Clinical Endocrinology and Metabolism*, 2005, 90: 3 989 ~ 3 994.
- [13] Cox R M. A test of the reproductive cost hypothesis for sexual size dimorphism in Yarrow's spiny lizard *Sceloporus jarrovi*. *J*

* 马细兰.生长激素及其受体调控尼罗罗非鱼生长的分子机理研究.广州:中山大学博士学位论文,2007.

- Anim Ecol*, 2006, **75**(6) :1 361 ~ 1 369.
- [14] Borski R J, Tsai W, DeMott-Friberg R. Regulation of somatic growth and the somatotrophic axis by gonadal steroids: primary effect on IGF-I gene expression and secretion. *Endocrinology*, 2005, **137**:3 253 ~ 3 259.
- [15] Sparks R T, Shepherd B S, Ron B, *et al.* Effects of environmental salinity and 17 α -methyltestosterone on growth and oxygen consumption in the tilapia, *Oreochromis mossambicus*. *Comp Biochem Physiol B*, 2003, **136**:657 ~ 665.
- [16] Riley L G, Richman N H, Hirano T, *et al.* Activation of the growth hormone/insulin-like growth factor axis by treatment with 17 α -methyltestosterone and seawater rearing in tilapia, *Oreochromis mossambicus*. *Gen Comp Endocrinol*, 2002, **127**: 285 ~ 292.
- [17] Fagerlund U H M, Higgs D A, Mc Bride J R, *et al.* Implications of varying dietary protein, lipid and 17 α -methyltestosterone content on growth and utilization of protein and energy in juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Aquaculture*, 1983, **30**:109 ~ 124.
- [18] Lone K P, Matty A J. The effect of feeding methyltestosterone on the growth and body composition of common carp (*Cyprinus carpio* L.). *Gen Comp Endocrinol*, 1980, **40**:409 ~ 424.
- [19] Toguyeni A, Fauconneau B, Boujard T, *et al.* Feeding behaviour and food utilisation in tilapia *Oreochromis niloticus*: effect of sex ratio and relationship with endocrine status. *Physiol Behav*, 1997, **62**:273 ~ 279.
- [20] Ince B W, Lone K P, Matty A J. Effect of dietary protein level, and an anabolic steroid, ethylestrenol, on the growth, food conversion efficiency and protein efficiency ratio in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Br J Nutr*, 1982, **47**:615 ~ 624.
- [21] Mandiki S N, Houbart M, Babiak I, *et al.* Are sex steroids involved in the sexual growth dimorphism in Eurasian perch juveniles? *Physiology & Behavior*, 2004, **80**:603 ~ 609.
- [22] Mandiki S N, Babiak I, Bopopi J M, *et al.* Effects of sex steroids and their inhibitors on endocrine parameters and gender growth differences in Eurasian perch (*Perca fluviatilis*) juveniles. *Steroids*, 2005, **70**:85 ~ 94.
- [23] Gatford K L, Egan A R, Ckarke I J, *et al.* Sexual dimorphism of the somatotrophic axis. *Journal of Endocrinology*, 1998, **157**:373 ~ 389.
- [24] Degani G, Tzchori I, Yonr-Din S, *et al.* Growth differences and growth hormone expression in male and female European eels (*Anguilla anguilla*). *Gen Comp Endocrinol*, 2003, **134**:88 ~ 93.
- [25] 马细兰, 张勇, 黄卫人等. 尼罗罗非鱼生长激素及其受体的 cDNA 克隆与 mRNA 表达的雌雄差异分析. *动物学报*, 2006, **52**(5) :924 ~ 933.
- [26] Donald A L, Munetaka S, Kathleen A C, *et al.* Androgen effects on plasma GH, IGF-I, and 41-kDa IGFBP in coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Gen Comp Endocrinol*, 2004, **139**:29 ~ 37.
- [27] Yu Y M, Domene H M, Szein J, *et al.* Developmental changes and differential regulation by testosterone and estradiol of growth hormone receptor expression in the rabbit. *European Journal of Endocrinology*, 1996, **135**:583 ~ 590.
- [28] Carmignac D F, Gabrielson B G, Robinson I C. Growth hormone binding protein in the rat: effects of gonadal steroids. *Endocrinology*, 1993, **133**:2 445 ~ 2 452.
- [29] 章力, 黄希贵, 焦保卫等. 南方鲇两种生长激素受体的结构分析及其组织分布和激素调节. *动物学报*, 2006, **52**(6) :1 096 ~ 1 106.
- [30] Blanckenhorn W U, Dixon A F, Fairbairn D J, *et al.* Proximate causes of Rensch's rule: does sexual size dimorphism in arthropods result from sex differences in development time? *Am Nat*, 2007, **169**:245 ~ 257.