

综 述

鱼类性外激素的研究进展

王德寿 江宗秀

(西南师范大学生命科学学院, 重庆 400715)

ADVANCES IN THE STUDY OF FISH SEX PHEROMONES

WANG De-shou and JIANG Zong-xiu

(Department of Biology, Southwest China Normal University, Chongqing 400715)

关键词: 鱼类, 性外激素

Key words: Fish, Sex Pheromone

中图分类号: S961 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3207(2000)03-0282-07

外激素(Pheromone)是指动物释放于体外的,能引起同种另一个体产生一种或多种特异性反应的化学物质。外激素在动物个体间的化学通讯中起着非常重要的作用,国内外学者对外激素的研究多集中在昆虫和哺乳动物。近年来,对鱼类性外激素(Sex pheromone)的研究受到越来越多的重视,一方面,性外激素在吸引异性。诱导排卵、产生生殖行为和实现生殖同步化等方面都起着十分重要的作用^[1-3]。另一方面,对一些有重要经济价值的种来说,性外激素可能成为一种有用的养殖和管理工具,用于养殖鱼类生殖过程的控制^[4]。更为重要的是,在硬骨鱼类,性外激素几乎都是性激素及其代谢产物,性激素及其代谢产物除作为内部的化学信号作用于身体的靶器官外,还释放到水中作为外部的化学信号,对释放者本身和同种的其他个体的生理和行为起作用。即,性激素起到激素和外激素两种作用。性激素还可能改变嗅觉受体对性外激素的反应性,从而反馈调节性激素的水平。这从根本上对传统的“激素系统”概念提出了挑战^[3,5]。作者综述了近年来鱼类性外激素的研究进展,并对该领域未来的发展方向进行了展望。

1 鱼类性外激素的来源和释放途径

生殖器官及其附属结构、皮肤、粘液、斯氏小体、肾间组织、肝和脑都可能是鱼类性外

收稿日期: 1997-09-02; 修订日期: 1998-01-26

基金项目: 重庆市九五攻关项目“几种重要水产养殖对象的种质优化技术和优质饲料的研究”。编号: 97-496

作者简介: 王德寿(1964—),男,四川省广安县人,理学博士,教授。研究方向: 鱼类生理学

激素的源泉和传递者^[6]。研究已经证实: 在两种鰕虎鱼(*Gobius paganellus*)和(*Gobius jozo*), 虹鳟(*Salmo gairdneri*), 金鱼(*Carassius auratus*), 非洲鲇鱼(*Clarias gariepinus*)和斑马鱼(*Brachydanio rerio*)的精巢^[7, 8], 非洲鲇鱼的贮精囊^[7, 9], 非洲鲇鱼、金鱼和宽帆(*Poecilia latipinna*)的卵巢都能合成性外激素^[8, 10, 11]。通过对性外激素合成和代谢过程中起重要作用的酶, 如类固醇脱氢酶(3α -HSD 和 3β -HSD)和尿苷二磷酸脱氢酶(UDPGD)等的免疫组化定位研究发现, 性外激素主要是在排卵后的颗粒细胞、精巢和贮精囊的间质细胞以及贮精囊的小管上皮细胞中合成^[8, 12, 13]。一种鲈鱼(*Blennius pavo*)的性外激素可能是由臀鳍棘的附属物分泌的, 而海七鳃鳗(*Petromyzon marinus* L.)的尿殖道才是其性外激素产生的地方^[12]。性外激素也能够非洲鲇鱼的皮肤中形成^[14]。

性外激素除经精液和卵巢液释放外, 主要随血液带到肾脏随尿液排出。性外激素也有随鳃和粘液释放的可能^[14, 15]。排卵后的虹鳟、非洲鲇鱼和泥鳅, 都能通过卵巢液释放性外激素引诱雄鱼^[16]。非洲鲇鱼雄鱼的性外激素在贮精囊的间质细胞和上皮细胞中合成后, 释放入贮精囊液中, 最终以精液的形式经尿殖孔排到水中, 或者依靠围绕在贮精囊小管周围的大量平滑肌的收缩被主动排出^[9, 17]。在海七鳃鳗, 黑刺鰕虎鱼(*Gobius jozo*), 斑马鱼, 贝湖鱼(*Cottocomephorus grewinkii* Dyb), 成熟的太平洋鲱鱼(*Clupea harengus pallasii*), 大西洋鲑(*Salmo salar*), 虹鳟 *Oncorhynchus mykiss* (Walbanm) 和金鱼的尿中发现有性外激素^[15, 18-21]。

众所周知, 在昆虫(蛾类), 性外激素的脉冲释放对雄蛾确定雌蛾的位置是必要的。鱼类似乎也是这样, 至少在金鱼和虹鳟已证实性外激素随尿液以脉冲的形式释放可能是改变异性生殖行为的一个重要因素^[15]。

2 鱼类性外激素是如何被受纳动物感知的

多数实验证实: 在鱼类, 也像在昆虫和哺乳动物一样, 嗅觉在性外激素的识别过程中起决定性作用。这些实验包括: 阻断视觉和触觉联系的迷宫吸引实验^[22]; 嗅觉缺失(切断嗅神经或嗅束)鱼和嗅觉正常鱼的对照实验^[10, 23]; 嗅觉的电生理研究, 也即嗅上皮细胞外放电记录-嗅电图(EOG: electro-olfactogram)^[3, 24-26]。研究还发现: 嗅上皮对性外激素的敏感性与受纳动物的性成熟状况明显相关, 表现出明显的季节变化^[27]。

由于以类固醇及其代谢产物作为性外激素有种的特异性, 在同种的识别过程中, 嗅觉发挥的作用占主导地位。而在亲缘较近的类群, 以 F-前列腺素作为性外激素就没有严格的种的特异性, 因此需要靠其他信号, 如: 视觉的、触觉的、听觉的以及其他外激素的化学信号等的交流才能使同种的成熟亲鱼达到正确的识别。

3 鱼类性外激素的化学本质

从目前的研究看, 硬骨鱼类的性外激素可以是一种化合物, 也可能是多种化合物的混合物。但从本质上均可归结为性激素及其代谢产物和前列腺素类物质。由于在硬骨鱼类性外激素的识别过程中, 嗅觉起决定性作用, 嗅电图已成为鱼类性外激素研究的一种有效手段。对多种鱼类进行嗅电图检测已发现有 10 多种前列腺素和 150 多种 C_{21} 、 C_{19} 和 C_{18} 性类固醇(水溶性)及其葡萄糖苷酸和硫酸盐化合物都可能作为鱼类的性外激素^[3]。而对一个

具体种类的性外激素的化学本质的确定则通常是通过将卵巢液、精液或尿液进行气相色谱-质谱(GC-MS)分析得出的。对每一种鱼来说,性腺合成性类固醇的种类是有限的,如离体孵育非洲鲈鱼精巢组织后,对孵育介质进行GC-MS分析表明,其精巢仅能合成22种性类固醇激素^[28]。因此,用作激素外激素的类固醇的种类也是有限的,甚至有着种的特异性,如:在黑刺鲃虎鱼、黑口新鰕虎鱼(*Neogobius melanostomus*)、斑马鱼和非洲鲈鱼,仅1—8种性类固醇或/和类固醇葡萄糖苷酸(Steroid glucuronides)起性外激素的作用^[22, 29, 30], 17 α , 20 β -二羟黄体酮(17 α , 20 β -P)——卵子成熟的诱导激素——在金鱼和其它一些鱼类起性外激素的作用,而另外两种鲃鱼(*Danio albolineatus*和*D. malabaricus*)仅对17 α , 20 β -二羟黄体酮的硫酸盐起反应^[3]。使用性类固醇的硫酸盐作为性外激素的报道也见于海七鳃鳗^[31]。相反,关于前列腺素(PGF_{2a}和15K-PGF_{2a})被用作性外激素的报道已见于硬骨鱼类的绝大多数类群,因为释放前列腺素可能是雌鱼排卵的标志,这对任何交配系统都是不可缺少的信号。遗憾的是,这种推测仅仅在金鱼、泥鳅等少数鲤形目鱼类得到实验证实^[3, 24, 25, 32]。

在科、目等较高级的分类阶元,性外激素表现出较大的多样性,而在族、亚族和属等较低级阶元,特别是一些近缘种(如金鱼和鲤鱼),性外激素大同小异,金鱼的性外激素也能刺激鲤鱼精液生成,增加精液的量^[3, 33]。

4 性外激素在鱼类生殖过程中的作用

根据受纳动物对性外激素刺激反应的快慢(或反应时间的不同),外激素可分为释放外激素(Releaser pheromone)和诱导外激素(Primer pheromone)两类,前者直接引发受纳动物的快速行为反应,而后者在作用了几小时或几天之后,才改变受纳动物的生理活动,可能大多数情况下是通过内分泌系统来完成的。在鱼类,前列腺素(PGF_{2a}和15K-PGF_{2a})通常被雌鱼用作释放性外激素^[24, 25],直接引起雄鱼的生殖行为,而17 α , 20 β -P在金鱼就是一种诱导外激素,引发雄鱼血清GTH水平和睾酮水平的上升,增加精液的量。但是,这些都不是绝对的,在大西洋鲑,前列腺素(PGF_{1a}和PGF_{2a})有诱导外激素作用,能引发血清17 α , 20 β -P的水平升高,而即使在金鱼17 α , 20 β -P也还有释放外激素作用,对成熟雄鱼的行为产生直接的影响:一方面使雄鱼的运动加快,更具好斗性和竞争性,从而有利于增加生殖成功率;另一方面,由于17 α , 20 β -P的释放发生在排卵之前,排卵后就恢复到基础水平而大量释放前列腺素,因此,成熟雄鱼对大量释放17 α , 20 β -P的雌鱼(未排卵)有逃避反应,而被释放前列腺素的雌鱼(已排卵)所吸引^[1, 10, 32]。

性外激素的作用有性间、性内作用或两者兼而有之,但视具体的种和具体的性外激素而不同。有的表现为雌性刺激雄性(*Carassius*, *Cyprinus*, *Poropuntius*, *Misgurnus*, *Salmo*),或雄性刺激雌性(*Petromyzon*, *Gobio*, *Clarias*)^[23, 31],有的表现为雌、雄都能产生性外激素并对异性起作用,如:雌金鱼释放的17 α , 20 β -P能同时提高排卵率和精液生成量^[1];在非洲鲈鱼还首次证实排卵雌鱼释放的性外激素与雄鱼外激素一起能诱导未排卵雌鱼的排卵反应^[16],表明雌、雄外激素间还存在协同作用和其他相互作用。

性外激素在硬骨鱼类的生殖过程中发挥着重要作用:(1)促进性腺发育;在非洲鲈鱼,无论用初次性成熟的雌鱼还是挤卵后再次恢复性腺发育的雌鱼,接受来自雌雄混养

的水的受试雌鱼比接受单性对照组的成熟系数 GSI 高, 阻断受试雌鱼嗅觉后, 这种现象消失^[6, 34-36]; (2) 诱导卵细胞成熟和排卵(鲮鱼、虹鳟、斑马鱼和非洲鲇鱼)^[13, 16, 37]; (3) 诱导精子成熟并增加精液的量(金鱼和鲤鱼)^[1, 33, 38]; (4) 有利于集群和性识别^[21]; (5) 吸引生殖同伴(黑刺鲃虎鱼, 虹鳟、斑马鱼和非洲鲇鱼)^[12, 13, 16]; (6) 告知释放者的排卵(精)状况, 诱发生殖行为(增加雄性好斗性, 竞争性), 实现生殖同步化(虹鳟、金鱼等)^[1, 4, 39]。但是, 性外激素最主要的功能应该是性吸引, 诱发生殖行为和实现雌、雄鱼生殖同步化。

5 鱼类性外激素研究走向实际应用的可能性

性外激素用于控制目前用激素或药物注射进行处理的生殖过程有以下几个优点: (1) 外激素处理不需要抓捕亲鱼, 这样既可节省劳动力, 也减轻了对亲鱼的影响; (2) 激素外激素处理仅仅是模拟自然诱发内源性繁殖程序(排卵、排精)启动的过程, 只影响完全成熟的个体, 这样可避免药物注射时遇到的困难: 即确定单个个体是否处于适宜处理的生殖状态; (3) 从目前的情况来看, 外激素处理的技术含量没有外源性激素处理所要求的那么高; (4) 运用低于鱼体内水平的天然外激素处理不会影响鱼的市场销售价值^[4]。另外, 亲缘较近的种类的性外激素系统大同小异, 至少在化学本质上相似, 加上鱼类的性外激素都是性激素、前列腺素及其代谢产物, 均可通过商业途径购买或人工合成, 这些都为鱼类性外激素研究走向实际应用开辟了广阔的前景。可以相信, 鱼类性外激素将成为一些有重大经济价值的养殖鱼类的一种管理工具, 用于亲鱼培育、性引诱和性别控制、诱导排卵等方面。

Schoonen 等用生化手段证实: 野生非洲鲇鱼和养殖鲇鱼的 GTH 分泌、类固醇和性外激素合成表现出极大差异, 实验条件下或池塘养殖条件下, 缺乏产卵的生态条件, 鲇鱼合成类固醇葡萄糖苷酸的种类和数量比野生鱼明显减少, 因而不能诱发生殖行为、实现自然繁殖, 卵巢停留在卵黄发生完成阶段^[7, 17, 40, 41]。像非洲鲇鱼一样, 许多鱼类在人工养殖条件下不能自然繁殖可能也是因为与性外激素有关的 GTH 水平较低的缘故。通过气相色谱—质谱分析和 EOG 分析摸清性外激素的种类、数量和变化规律, 并通过浓度梯度试验确定其感觉阈值。就能分离纯化成熟野生鱼的性外激素, 将分离纯化的性外激素或人工合成的性外激素按气相色谱—质谱分析中得出的激素外激素的种类和数量比例混合, 人工配制激素外激素对鱼类的生殖过程进行调控。

6 鱼类性外激素的研究展望

目前, 对鱼类性外激素的研究仅仅限于少数鱼类(多数是鲤形目鱼类), 而且多数是一些没有多大养殖价值的小型鱼类, 如金鱼、泥鳅、斑马鱼、鲃虎鱼等等。许多的证据和结果都来源于未经纯化的养过鱼的水、卵巢液、精液或尿液等, 而不是对性外激素纯品进行的严格的实验研究。因而, 目前这方面的认识还只是片面和零散的。今后, 人们对鱼类性外激素及其功能的确定有关的繁殖方法和繁殖内分泌学工作将逐步展开。这些研究将主要包括: (1) 性外激素的进化研究和近源种性外激素系统的比较研究; (2) 与性外激素有关的嗅觉受体类型和性外激素感觉阈值的研究; (3) 性外激素最有效的作用时间和最短处理时间研究; (4) 对一些有重大经济价值的养殖鱼类的性外激素系统进行研究, 确定每个种的性外激素, 弄清其结构、性质, 以及激素外激素系统的作用机制, 使用性外激素控制这些鱼

类的繁殖过程。

总之,未来的研究将紧紧围绕以下两个方面展开,在理论上探讨在复杂有序的鱼体内外化学通讯系统中,激素与外激素的相互联系、相互影响和协调进化;在应用上致力于一些重要养殖鱼类繁殖过程的性外激素控制。

参 考 文 献

- [1] Bjerselius, R., et al. Behavioural and endocrinological responses of mature male goldfish to the sex pheromone 17a, 20 β -dihydroxy-4-pregnen-3-one in the water [J]. *J. Exp. Zool.*, 1995, **198**:747—754
- [2] Colombo, L. et al. Pheromones in teleost fish. In: Proceedings of the second international symposium on the reproductive physiology of fish. C. J. J. Richter and H. J. Th. Goos (eds). Pudoc, Wageningen, The Netherlands [M]. 1982, Pp. 84—94
- [3] Stacey, N. E. and Cardwell, J. R. Hormones as sex pheromones in fish: widespread distribution among freshwater species. In: Proceedings of the 5th international symposium on reproductive physiology of fish (Edited by F. W. Goetz and P. Thomas. Published by Fish Symp. 95, Austin) [M]. 1995, Pp244—248
- [4] Stacey, N. E. and Sorensen, P. W. Identified sex pheromones in fish: Endocrine and behavioral effects. Fish Physiology, Fish Toxicology, and Fisheries Management: Proceedings of an International Symposium, Guangzhou, PRC, September 14—16, 1988. Edited by Robert C. Ryans, (Environmental Research Laboratory Office of Research and Development U. S. Environmental Protection Agency Athens, Georgia 30613) [M]. 1990, Pp216—227
- [5] Cardwell, R. J. et al. Androgen increase olfactory receptor response to a vertebrate sex pheromone [J]. *J. Comp. Physiol.*, 1995, **A176**:55—61
- [6] Van weerd, J. H. et al. GCMS-identified steroids and steroid glucuronides in ovarian growth-stimulating holding water from adult African catfish, *Clarias gariepinus* [J]. *Comp. Biochem. Physiol. Pt B.* 1991, **98**(2—3):303—312
- [7] Schoonen, W. G. E. J. et al. Steroidogenesis in the testes and seminal vesicles of spawning and non-spawning African catfish, *Clarias gariepinus* [J]. *Aquaculture*, 1987, **63**:77—88
- [8] Van Den Hurk, R. et al. An enzyme histochemical study concerning the localization of steroid glucuronide production in the reproductive organs of the African catfish, *Clarias gariepinus* [J]. *Aquaculture*, 1987, **63**:89—96
- [9] Schoonen, W. G. E. J. and Lambert, J. G. D. Gas chromatographic-mass spectrometric analysis of steroids and steroid glucuronides in the seminal vesicle fluid of African catfish, *Clarias gariepinus* [J]. *Gen Comp. Endocrinol.*, 1987, **68**:375—386
- [10] Kobayashi, M. et al. Pheromone from ovulatory female goldfish induces gonadotropin surge in males [J]. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 1986, **63**:451—455
- [11] Schoonen, W. G. E. J. et al. Steroidogenesis in pre and post spawned ovaries of African catfish, *Clarias gariepinus* [J]. *Aquaculture*, 1987, **63**:129—142
- [12] Resink, J. W. et al. Quantitative enzyme histochemistry of steroid and glucuronide synthesis in testes and seminal vesicle, and its correlation to plasma gonadotropin level in *Clarias gariepinus* [J], *Aquaculture*, 1987,**63**:97—114
- [13] Van den Hurk, R. and Resink, J. W. Male reproductive system as sex pheromone producer in teleost fish [J]. *J. Exp. Zool.*, 1992, **261**:204—213
- [14] Ali, S. A. et al. The skin of the male African catfish, *Clarias gariepinus*: a source of steroid glucuronides [J]. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 1987, **66**:415—424
- [15] Appelt, C. W. et al. Female goldfish appear to release pheromonally-active F-prostaglandins in urinary

- pulses. In: Proceedings of the 5th international symposium on reproductive physiology of fish. (Edited by F. W. Goetz and P. Thomas. Published by Fish Symp. 95, Austin) [C]. 1995, Pp270
- [16] Resink, J. W. et al. Induction of gonadotropin release and ovulation by pheromones in the African catfish, *Clarias gariepinus* [J], *Aquaculture*, 1989, **83**:167—177
- [17] Schoonen, W. G. E. J. et al. Quantitative analysis of steroids and steroid glucuronides in the seminal vesicle fluid of feral spawning and cultivated nonspawning African catfish, *Clarias gariepinus* [J]. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 1988, **70**:91—100
- [18] Scott, A. P. et al. Urine of reproductively mature female rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum), contains a priming pheromone which enhances plasma levels of sex steroids and gonadotropin II in males [J]. *J. Fish Biol.* 1994, **44**:131—147
- [19] Vermeirssen, E. L. M. et al. A pheromone in female trout urine. In: Proceedings of the 5th international symposium on reproductive physiology of fish (Edited by F. W. Goetz and P. Thomas. Published by Fish Symp. 95, Austin) [M]. 1995, Pp249—251
- [20] Waring, C. P. and Moore, A. F-series prostaglandins have a pheromonal priming effect on mature male Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr. In: Proceedings of the 5th international symposium on reproductive physiology of fish (Edited by F. W. Goetz and P. Thomas. Published by Fish Symp. 95, Austin) [C]. 1995, Pp255—257
- [21] Yamazaki, F. The role of urine in sex discrimination in the goldfish *Carassius auratus* [J]. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* 1990, **41**:155—161
- [22] Resink, J. W. et al. The chemical nature of sex attracting pheromones from the seminal vesicle of the African catfish, *Clarias gariepinus* [J], *Aquaculture*. 1989, **83**:137—151
- [23] Resink, J. W. et al. The seminal vesicle as source of sex attracting substances in the African catfish, *Clarias gariepinus* [J]. *Aquaculture*, 1987, **6**:115—127
- [24] Kitamura, S. et al. Activities of F-type prostaglandins as releaser sex pheromones in cobitid loach, *Misgurnus anguillicaudatus* [J]. *Comp. Biochem. Physiol.*, 1994, **107A**, 161—169
- [25] Kitamura, S. et al. Olfactory responses of several species of teleost to F-prostaglandins [J]. *Comp. Biochem. Physiol.*, 1994, **107A**, 463—467
- [26] Resink, J. W. et al. Steroid Glucuronides of the seminal vesicle as olfactory stimuli in African catfish, *Clarias gariepinus* [J]. *Aquaculture*, 1989, **83**:153—166
- [27] Moore, A. and Waring, C. P. Seasonal changes in olfactory sensitivity of mature male Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) parr to prostaglandins. In: Proceedings of the 5th international symposium on reproductive physiology of fish (Edited by F. W. Goetz and P. Thomas. Published by Fish Symp. 95, Austin) [C]. 1995, Pp273
- [28] Vermeulen, G. J. et al. Steroid hormone secretion by testicular tissue from African catfish, *Clarias gariepinus*, in primary culture: identification and quantification by gas chromatography-mass spectrometry [J]. *Fish Physio. Biochem.* 1993, **12**, 21—30
- [29] Murphy, C. A. et al. Characterization of steroidal sex pheromones in the round goby (*Neogobius melanostomus*). In: Proceedings of the 5th international symposium on reproductive physiology of fish (Edited by F. W. Goetz and P. Thomas. Published by Fish Symp. 95, Austin) [C]. 1995, Pp274
- [30] Lambert, J. G. D. & Resink, J. W. Steroid glucuronides as male pheromones in the reproduction of the African catfish *Clarias gariepinus*. brief review [J]. *J. Steroid Biochem. Mol. Biol.*, 1991, **40**(4—6):549—556
- [31] Bjerselius, R. et al. Spermiated sea lamprey release a potent sex pheromone. In: Proceedings of the 5th international symposium on reproductive physiology of fish (Edited by F. W. Goetz and P. Thomas. Published by Fish Symp. 95, Austin) [C]. 1995, Pp271

- [32] Sorensen, P. W. et al. Origins and functions of F prostaglandins as hormones and pheromones in the goldfish. In: Proceedings of the 5th international symposium on reproductive physiology of fish [C]. 1995, Pp252—254
- [33] Stacey, N. E. et al. Milt production in common carp (*Cyprinus carpio*): stimulation by a goldfish steroid pheromone [J]. *Aquaculture*, 1994, **127**:265—276
- [34] Van Weerd, J. H. et al. Pheromonal stimulation of ovarian recrudescence in hatchery-raised adult African catfish, *Clarias gariepinus* [J]. *Aquaculture*, 1990, **90**:369—387
- [35] Van Weerd, J. H. et al. Male-induced shifts in pattern of vitellogenesis during puberty and recrudescence of female African catfish, *Clarias gariepinus* [J]. *Aquaculture*, 1991, **94**: 99—120
- [36] Van Weerd, J. H. et al. Plasma androgen levels in castrated adult male African catfish, *Clarias gariepinus*, in relation to pheromonal stimulation of ovarian growth in pubertal conspecifics [J]. *Aquaculture*, 1991, **97**: 97—107
- [37] 赖泽兴等, 鲮鱼诱导产卵试验. 水产学报, 1984, 8(4): 287—294
- [38] Stacey, N. E. and Sorensen, P. W. 17 α , 20 β -dihydroxy-4-pregnen-3-one: a steroidal primer pheromone increasing milt volume in the gold fish, *Carassius auratus* [J]. *Can. J. Zool.*, 1986, **64**:2412—2417
- [39] Olsen, K. H. and Liley, N. R. The significance of olfaction and social cues in milt availability, sexual hormone status and spawning behaviour of male rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) [J]. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 1993, **89**:107—118
- [40] Schoonen, W. G. E. J. et al. A quantitative study of steroid conversion in the testes of African catfish, *Clarias gariepinus* (Burchell), under natural spawning and natural and culture non-spawning conditions [J]. *J. Endocrinol.*, 1987, **112**:323—332
- [41] Schoonen, W. G. E. J. et al. 5 β -pregnane-3 α , 6 α , 17 α , 20 β -tetrol and 5 β -pregnane-3 α , 6 α , 17 α , -triol-20-one:steroids of ovarian origin in the African catfish, *Clarias gariepinus*, during oocyte maturation [J]. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 1988, **69**:181—187