

Review

Fisiología de los peces triploides

Juan Pablo Alcántar-Vázquez¹

¹Laboratorio de Acuicultura, Des: Ciencias Agropecuarias, Universidad del Papaloapan (UNPA)
Ciudad Universitaria, Loma Bonita, Oaxaca, C.P. 68400, México
Corresponding author: Juan Pablo Alcántar-Vázquez (jupasoul@hotmail.com)

RESUMEN. La triploidía se ha convertido en una herramienta recomendable para la acuicultura, ya que los problemas asociados con la maduración gonadal pueden ser eliminados o bien reducidos mediante la producción de peces triploides, los cuales son funcionalmente estériles. Aunque la posibilidad de esterilizar una gran cantidad de individuos ha convertido a la triploidía en un tema relevante económicamente, los cambios fisiológicos provocados por la adición de un tercer juego de cromosomas, ofrecen la posibilidad de estudiar procesos básicos en peces con diferente nivel de ploidía. A nivel fisiológico, la triploidía está estrechamente relacionada con el incremento del tamaño celular y sus repercusiones en varios procesos metabólicos y bioquímicos. El objetivo del presente trabajo es describir las principales consecuencias fisiológicas reportadas para peces marinos y dulceacuícolas, resultado de la inducción a la triploidía. Comprender estas consecuencias es de vital importancia para maximizar el desempeño de los peces triploides durante el cultivo.

Palabras clave: triploidía, esterilidad, tamaño celular, crecimiento, eritrocito, desarrollo gonadal.

Physiology of triploid fish

ABSTRACT. Triploidy has become a recommended tool for aquaculture since problems associated with gonadal maturation can be eliminated or reduced by producing triploid fish, which are functionally sterile. Although the possibility of sterilizing a large number of individuals has helped for triploidy to become an important issue economically, the physiological changes caused by the addition of a third set of chromosomes provides the opportunity to study basic processes in fish with a higher ploidy status. At physiological level the consequences of triploidy are closely related to the increase of cell size and its subsequent impact on various metabolic and biochemical processes. The aim of this work is to describe the main physiological consequences reported for marine and freshwater fishes resulting from the induction of triploidy. Understanding these consequences is of vital importance to maximize the performance of triploid fish under culture.

Keywords: triploidy, sterility, cell size, growth, erythrocyte, gonadal development.

INTRODUCCIÓN

La poliploidía consiste en el incremento del complemento cromosómico diploide normal causado por la presencia de tres o más juegos completos de cromosomas dentro de las células somáticas de un organismo, lo cual origina también un incremento proporcional en el tamaño del genoma o ADN nuclear (Futuyma, 2005; Thorpe *et al.*, 2007; Hegarty & Hiscock, 2008; Maxime, 2008). Los beneficios producidos por la poliploidía en plantas y en las últimas décadas en algunas especies de peces dulceacuícolas, han hecho que durante el final del siglo pasado el hom-

bre busque transferir esos beneficios a peces marinos (los de mayor valor económico), mediante la inducción experimental de poliploidía, en particular la triploidía y tetraploidía (Fig. 1). Los beneficios particulares de la triploidía la han hecho una materia relevante para el hombre, no solo por sus posibles repercusiones dentro de la acuicultura, donde poseen un gran potencial para explotación comercial, especialmente en la producción de peces de mayor tamaño, sino como modelos para la investigación básica sobre procesos genéticos, fisiológicos y evolutivos dentro de muchos grupos de peces (Tiworthy *et al.*, 2004; Maxime, 2008).

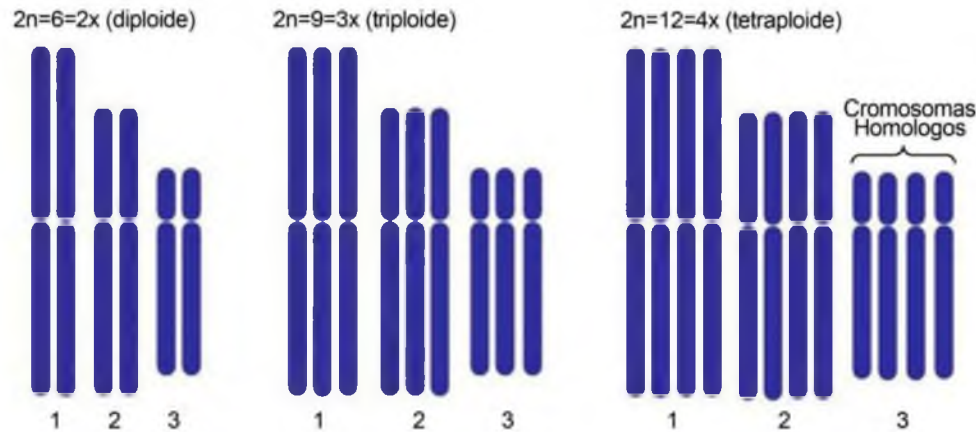


Figura 1. Representación gráfica del número de cromosomas observados en organismos triploides y tetraploides en comparación con organismos diploides. Modificado de Strachan & Read (1996).

En la acuicultura, el cultivo de peces con propósitos comerciales enfrenta serios problemas relacionados con la maduración gonadal, la cual ocurre frecuentemente a expensas del crecimiento somático, debido principalmente a una reducción en la tasa de crecimiento, así como un deterioro en la calidad de la carne (Piferrer *et al.*, 2000, 2009; Felip *et al.*, 2001; Kizak *et al.*, 2013). Adicionalmente, el aporte de alimento de alta calidad junto con rápidas tasas de crecimiento, a menudo reducen la edad a la cual la maduración sexual da inicio en organismos cultivados; comparado con el desempeño de los silvestres de la misma especie. La maduración temprana, representa un problema potencial para el cultivo de una especie; ya que se producen poblaciones de individuos maduros pero de pequeño tamaño, con un bajo potencial de crecimiento (Basavaraju *et al.*, 2002; Manning *et al.*, 2004; Piferrer *et al.*, 2009).

La inducción artificial de la triploidía se ha convertido en una herramienta recomendable para la acuicultura, debido a que la literatura indica que en algunas especies los triploides son estériles. Por dicha característica, la triploidía ha sido útil en algunas especies para el control de sobrepoblación de los estanques, en adición pueden emplearse para controlar el crecimiento de plantas acuáticas, principalmente mediante el uso de carpas triploides (Papoulias *et al.*, 2010).

Por otro lado, se ha observado que los triploides tienen mejor supervivencia, ya que en muchas ocasiones se observan mortalidades relacionadas con la maduración gonádica en individuos diploides, como en el caso de la trucha común (*Salmo trutta*) y el turbot (*Scophthalmus maximus*) (Benfey, 1999; FAO, 2005; Cal *et al.*, 2006). Un individuo triploide posee un conjunto adicional de cromosomas proveniente del segundo cuerpo polar que es de origen materno en el

caso de los peces o del primero para los invertebrados, como es el caso especial de las almejas, ostras y camarones (Nell *et al.*, 1996; Eudeline *et al.*, 2000; Maxime, 2008). El cuerpo polar es básicamente un conjunto materno de cromosomas y normalmente es expulsado del ovocito poco después de la fusión de los pronúcleos materno y paterno para que se mantenga el número de cromosomas a nivel diploide (Beaumont & Zourus, 1991; Alcántar-Vázquez, 2010).

La triploidía ha sido inducida en varias especies bloqueando la primera o segunda división meiótica a través de tratamientos (también llamados choques) físicos o químicos (Fig. 2) (Tiway *et al.*, 2004; Piferrer *et al.*, 2009). Dentro de los tratamientos físicos se encuentra la presión hidrostática y la temperatura. La presión hidrostática es un método efectivo, especialmente para huevos de pequeño tamaño, ya que todos los huevos reciben un tratamiento uniforme. Sin embargo, este tratamiento solo se puede aplicar a un reducido volumen de huevos al mismo tiempo mediante una prensa hidráulica (Benfey & Donaldson, 1988; Teskeredzic *et al.*, 1993; Volckaert *et al.*, 1994; Peruzzi & Chatain, 2000; Gillet *et al.*, 2001; Loopstra & Hansen, 2008). La temperatura puede ser utilizada, dependiendo de la temperatura normal de cultivo, en forma de choque en caliente, con rangos de 26 a 36°C o de choque en frío, con rangos de -1 y hasta 12°C (Lincoln *et al.*, 1974; Valenti, 1975; Thorgaard *et al.*, 1982; Utter *et al.*, 1983; Cassani & Caton, 1985; Don & Avtalion, 1988; Baldwin *et al.*, 1990; Dubé *et al.*, 1990; Felip *et al.*, 1997; Razak *et al.*, 1999; Piferrer *et al.*, 2003; Hamed *et al.*, 2010; Olele & Tighiri, 2013; Pradeep *et al.*, 2014). La temperatura inhibe la formación de microfilamentos y microtúbulos, lo cual ocasiona que la división celular se detenga debido a que los cromosomas no pueden desplazarse (Downing & Allen, 1987). Dentro de los tratamientos químicos se

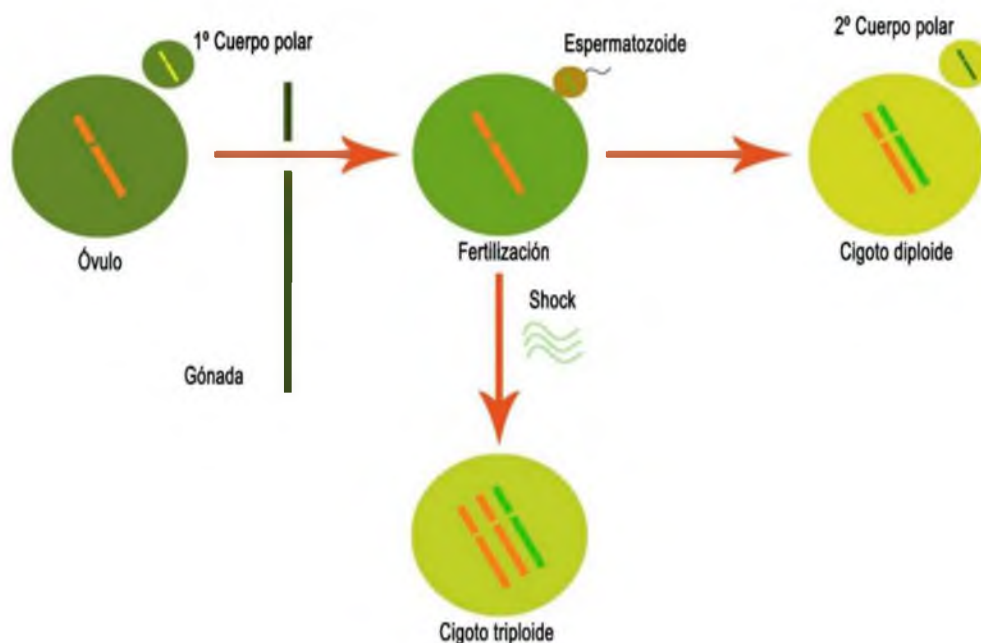


Figura 2. Representación de la expulsión de los dos cuerpos polares, fertilización y momento de aplicación del shock para inducir la triploidía en peces. Con información de Tiwary *et al.* (2004) y Maxime (2008).

encuentra la colchicina, que es un alcaloide que tiene la habilidad de inhibir reversiblemente la división celular interrumpiendo la polimerización de los microtúbulos (Taylor, 1965; Smith & Lemoine, 1979; Yoshimatsu *et al.*, 1997); la citocalacina B, un antibiótico fuertemente tóxico obtenido del hongo *Helminthosporium dematioides*, que inhibe la polimerización de la actina necesaria para la formación del cuerpo polar (Longo, 1972; Refstie *et al.*, 1977; Allen & Stanley, 1979; Downing & Allen, 1987; Zhenmin *et al.*, 1994; Guo *et al.*, 1996; Kang *et al.*, 2013); la 6-dimetilaminopurina o 6-DMAP, que puede ser disuelta en agua e inhibe la rotación del huso durante la división y por ende la expulsión del cuerpo polar (Desrosiers *et al.*, 1993; Szöllösi *et al.*, 1993; Gérard *et al.*, 1999; Norris & Preston, 2003; Norris *et al.*, 2005); el óxido nítrico, que pertenece a un grupo de químicos con una habilidad bien documentada para perturbar de manera reversible la ultraestructura y ciclo celular (Shelton *et al.*, 1986; Okazaki *et al.*, 2005), y por último, la cafeína utilizada para obtener hasta un 70% de triploides en el bagre africano (*Clarias gariepinus*) (Turan & Gucarac, 2014).

En el caso de los agentes químicos, solo el óxido nítrico y la cafeína han mostrado potencial para inducir la triploidía en peces; mientras que el resto se han empleado en moluscos (Stanley *et al.*, 1984; Allen & Downing, 1986; Benfey & Donaldson, 1988; Allen & Bushek, 1992; Garrido-Ramos *et al.*, 1996; Stepto & Cook, 1998; Maldonado *et al.*, 2004; Liu *et al.*, 2004; Okumura *et al.*, 2007; Piferrer *et al.*, 2009). Sin

embargo, de los diferentes métodos el más fácil, barato y efectivo parece ser el choque de temperatura frío o caliente, según la especie que se trate, ya que no requiere el uso de químicos, tampoco de aparatos costosos y puede ser utilizado para tratar una gran cantidad de huevos (Lemoine & Smith, 1980; Arai & Wilkins, 1987; Benfey & Donaldson, 1988; Tiwary *et al.*, 2004; Piferrer *et al.*, 2009; Kizak *et al.*, 2013). El choque en frío ha sido muy efectivo en especies de aguas templadas a cálidas, como es el caso de una gran cantidad de especies explotadas actualmente, como el pez gato de canal, *Ictalurus punctatus* (Wolters *et al.*, 1982), la carpa herbívora, *Ctenopharyngodon idella* (Cassani & Caton, 1985), el misgurno chino, *Misgurnus mizolepis* (Kim *et al.*, 1994), el fletán, *Hippoglossus hippoglossus* (Holmerfjord & Refstie, 1997), la lubina, *Dicentrarchus labrax* (Felip *et al.*, 1997), el rodaballo, *Scophthalmus maximus* (Piferrer *et al.*, 2003) y la cabrilla arenera, *Paralabrax maculatofasciatus* (Alcántar-Vázquez *et al.*, 2008).

El éxito de un programa de inducción a la triploidía es medido por el número de triploides que se presentan dentro de la población que ha sido expuesta al shock. Debido a que diploides y triploides presentan una apariencia externa idéntica en la mayoría de las especies (con excepción de algunos híbridos interespecíficos), se han empleado varias técnicas se han empleado para facilitar su identificación (Maxime, 2008). Estas técnicas están basadas en el incremento en el número de cromosomas, o bien en el incremento

resultante en el tamaño de la célula o del núcleo (Benfey & Donaldson, 1988; Nai-Hsien *et al.*, 1993; Thomas & Morrison, 1995; Tiwary *et al.*, 2004; Maxime, 2008; Alcántar-Vázquez, 2010). Algunas de estas técnicas incluyen análisis de cariotipos (Thorgaard *et al.*, 1981; Thorgaard, 1983; Arai *et al.*, 1991; Tiwary *et al.*, 1997), medición celular y nuclear de eritrocitos (Benfey *et al.*, 1984; Arai *et al.*, 1991; Purdom, 1993; Pradeep *et al.*, 2011; Olele & Tighiri, 2013), método de tinción de nucléolos con plata (Gold & Ellison, 1982; Al-Sabti, 1995; Thititananukij *et al.*, 1996), citometría de flujo (Allen, 1983; Chao *et al.*, 1993; Lamatsch *et al.*, 2000; Alcántar-Vázquez *et al.*, 2008), electroforesis de proteínas (Balsano *et al.*, 1972; Liu *et al.*, 1978; Shimizu *et al.*, 1993), examinación de rasgos morfológicos (Thorgaard, 1983; Gomelsky *et al.*, 1992; Hussain *et al.*, 1995; Tiwary *et al.*, 1999) y por último, citofotometría microscópica (Komen *et al.*, 1988). La citometría de flujo es actualmente la técnica más moderna en la determinación de cantidades de ADN dentro de células, permitiendo una separación precisa entre triploides y diploides. Sin embargo, la medición nuclear y celular de eritrocitos es una de las técnicas más utilizadas para identificar entre diploides y triploides cuando no se dispone de un citómetro de flujo.

El objetivo principal de la presente revisión bibliográfica es describir los principales aspectos fisiológicos que se han estudiado en peces triploides, tanto marinos como dulceacuícolas. En las primeras secciones de esta revisión se aborda el incremento del tamaño de las células y sus repercusiones sobre la tolerancia a factores ambientales y el crecimiento, mientras que en la segunda parte se analiza el desarrollo gonadal de los peces triploides (Fig. 2).

Incremento del tamaño de la célula

Los cambios genéticos que trae consigo la triploidía son variados (rearreglos cromosómicos como inversiones y translocaciones) (Mable, 2004; Otto, 2007). Sin embargo, a nivel fisiológico los efectos de la triploidización están relacionados principalmente con el incremento en el tamaño del núcleo debido al incremento en el número de cromosomas que contiene. Lo anterior provoca que para mantener el radio núcleo/citoplasma en valores normales, los peces triploides incrementen, a su vez, el volumen del citoplasma celular, lo cual resulta en células más grandes en la mayoría de los tejidos (sangre, cartílago, músculo, epitelio) y órganos (cerebro, retina, hígado, riñón, testículos y ovarios) en comparación con los peces diploides (Small & Benfey, 1987; Benfey, 1999; Maxime, 2008). El volumen celular generalmente se incrementa conforme lo hace el tamaño del genoma,

aunque la relación exacta entre el nivel de ploidía y el tamaño de la célula varía entre ambientes y especies (Ballarin *et al.*, 2004; Mable, 2004; Otto, 2007). En general, de acuerdo a Benfey (1999), en peces triploides el volumen celular se incrementa a aproximadamente 1,4 veces el tamaño observado en peces diploides de la misma especie. Este incremento en el tamaño celular puede alterar procesos fisiológicos y de desarrollo que dependen de sistemas regulatorios cuidadosamente balanceados (Mable, 2004; Otto, 2007). Sin embargo, muchos animales, incluidos los peces, son capaces de acomodar y compensar los cambios en el desarrollo y/o regulatorios en procesos fisiológicos asociados con la elevación del nivel de ploidía (Mable, 2004).

Los peces pueden emplear diferentes estrategias para lidiar con el incremento de tamaño de las células que acompaña a la triploidía (Comai, 2005). Aunque el tamaño de las células es típicamente más grande en organismos triploides, el tamaño corporal de estos no se altera (Otto, 2007). Como generalización, es probable que la triploidización produzca incremento en el tamaño corporal en invertebrados, comparado con lo mostrado por los vertebrados donde no se ha logrado observar tal aumento (Comai, 2005; Otto, 2007). Esto es cierto particularmente en nemátodos (*e.g.*, *Caenorhabditis elegans*), donde el tamaño corporal se relaciona directamente con el tamaño celular y el nivel de ploidía (Gu *et al.*, 2002). No obstante, este caso parece ser la excepción, incluso dentro de otros invertebrados. Observaciones realizadas en vertebrados, indican que el tamaño de las células triploides (o de mayores niveles de ploidía) no necesariamente resulta en tamaños corporales mayores. En estos casos, existen mecanismos de desarrollo (ver el siguiente párrafo) que regulan el crecimiento para compensar el tamaño celular (Mable, 2004; Comai, 2005).

De manera general, al sufrir un evento de triploidización, un gran número de especies de peces reduce el número global de células y mantienen un tamaño de órganos, así como corporal, similar al de sus progenitores diploides (Mable, 2004; Maxime, 2008). Lo anterior es posible, en casos donde gradientes morfógenos (sustancias o elementos que controlan el patrón de desarrollo de un tejido o bien la posición de células especializadas dentro de un tejido) guían el desarrollo del organismo, ya que la adición de un tercer juego de cromosomas no afecta la densidad global de material celular, es decir el número de células por unidad de área, solo como éste es empaquetado (en células ~0.5 veces más grandes y que contienen un tercio más de ADN) (Day & Lawrence, 2000; Otto, 2007). En contraste, cuando el crecimiento es determinado por interacciones célula-célula o donde

existe un número fijo de células en especímenes adultos, la triploidía al alterar el tamaño de la célula debería directamente influenciar el tamaño corporal, como por ejemplo, en invertebrados como los nemátodos y copépodos (Gregory *et al.*, 2000; Comai, 2005). Sin embargo, en el caso de los peces dichos resultados no han sido observados con tal fenómeno.

Los cambios en el tamaño de la célula son alcanzados generalmente sin alteraciones significativas en la fisiología de los triploides; especialmente en los casos donde el número total de células por unidad de área no es reducido. Se ha sugerido que probablemente existe límite en el número de células necesarias para formar tejidos y órganos que depende de cada especie (Otto, 2007). Esto hace posible que los peces puedan regular la cantidad de células y de esta forma lidiar satisfactoriamente con los cambios en la regulación de la proporción de la expresión genética y en los patrones de desarrollo acarreados por la triploidización. Sin embargo, se ha observado que en animales con niveles de ploidía muy elevados, el incremento en el tamaño celular parece traer consigo desventajas con organismos que tienen comparativamente niveles inferiores de ploidía (Mable, 2004; Comai, 2005; Otto, 2007).

Capacidad respiratoria y metabolismo

El ambiente acuático exhibe variación espacial y temporal con respecto a los factores físicos y químicos tales como el oxígeno, temperatura y salinidad, los cuales influyen fuertemente la fisiología de los individuos (Maxime, 2008). En los últimos años estudios realizados experimentalmente se han centrado en determinar de manera precisa si los peces triploides son más sensibles a tales variaciones; es decir si los efectos fisiológicos del incremento en el tamaño de la célula causados por la adición de un tercer juego de cromosomas traen consigo adaptaciones fisiológicas favorables para enfrentar los factores ambientales.

Los peces triploides poseen eritrocitos más grandes que los diploides, pero el número total de eritrocitos se reduce para mantener el hematocrito al nivel mostrado por los organismos diploides (Small & Benfey, 1987; Aliah *et al.*, 1991; Parsons, 1993; Benfey *et al.*, 1997; Gao *et al.*, 2007; Kizak *et al.*, 2013). Sin embargo, en algunos casos no se ha observado la reducción característica en el número de eritrocitos triploides (Virtanen *et al.*, 1990) e incluso se han detectado niveles de hemoglobina significativamente más altos en triploides (Benfey & Sutterlin, 1984a; Aliah *et al.*, 1991; Parsons, 1993; Gao *et al.*, 2007). Debido al mayor tamaño de los eritrocitos, la proporción área superficial-volumen se reduce conforme se incrementa el tamaño de las células y por ende el área superficial

en los eritrocitos disponible para el intercambio gaseoso es menor, lo cual ha sido señalado como una posible limitación de la capacidad aeróbica de los peces triploides (Small & Benfey, 1987; Benfey *et al.*, 1997; Gao *et al.*, 2007). Adicionalmente, la reducción de eritrocitos, el contenido de hemoglobina; así como la proporción hemoglobina-oxígeno se ven afectados, lo cual puede resultar como se mencionó previamente en un decremento de la capacidad aeróbica y finalmente en una limitada capacidad de suministrar oxígeno a los tejidos (Virtanen *et al.*, 1990; Ojolic *et al.*, 1995). Se ha reportado que los peces triploides se desenvuelven pobremente cuando se encuentran sometidos a altas temperaturas por largos periodos (estrés crónico), pero esto depende de cada especie en particular. Esto se debe a que el incremento de la temperatura, además de reducir la solubilidad del oxígeno en el agua, produce un incremento en la demanda metabólica de oxígeno por parte del pez, así como un decremento en la afinidad hemoglobina-oxígeno (Benfey *et al.*, 1997). Por lo tanto, periodos de exposición crónica resultan en un incremento de la mortalidad comparado con los diploides. Sin embargo, Benfey *et al.* (1997) no encontraron diferencias significativas en la temperatura máxima crítica comparando diploides contra triploides de la trucha de río *Salvelinus fontinalis*. Adicionalmente, Sadler *et al.* (2000) no encontraron diferencias significativas en la capacidad de captación de oxígeno, así como en la respuesta hematológica de organismos triploides del salmón del Atlántico *Salmo salar* expuestos a estrés. Por otro lado, Gao *et al.* (2007) observaron en el misgurno (*Misgurnus anguillicaudatus*) que los eritrocitos triploides son más resistentes al estrés osmótico en comparación con los eritrocitos diploides. Sadler *et al.* (2000) mencionan que los eritrocitos de los individuos triploides son más grandes a lo largo (eje longitudinal) y a lo ancho (eje transversal) comparados con los de sus homólogos diploides. Sin embargo, no tienen más altura (profundidad), lo cual hace factible que la difusión de oxígeno a través de la superficie del eritrocito no se vea afectada en las branquias y el resto de los tejidos. Esto concuerda con Cal *et al.* (2006), al señalar que el incremento del tamaño celular no afecta homogéneamente la longitud de todos los ejes celulares; pues el eje que más se ve afectado es el eje longitudinal (eje mayor), por ello, la célula se vuelve más elipsoidal. Un ejemplo de lo anterior, se puede observar en la cabrilla arenosa (*P. maculatofasciatus*). En este caso, los peces diploides presentan un largo para el eje longitudinal de $5,36 \pm 0,04 \mu\text{m}$ y un largo para el eje transversal de $3,41 \pm 0,1 \mu\text{m}$. Mientras que los triploides presentan, para el eje transversal presentan un largo de $6,76 \pm 0,1 \mu\text{m}$ y $3,96 \pm 0,1 \mu\text{m}$ para el eje transversal (Alcántar-Vázquez, 2010).

A pesar de las diferencias en el tamaño de las células, la capacidad aeróbica y cardiovascular de los triploides, especialmente en salmónidos, es similar a la de los diploides (Maxime, 2008). Adicionalmente, diferentes estudios no han observado diferencias cuando se compara la tasa metabólica entre diploides y triploides (Benfey & Sutterlin, 1984a; Aliah *et al.*, 1991; Altamiras *et al.*, 2002), la velocidad crítica durante el nado, la presión dorsal aórtica y la frecuencia de ventilación (Altamiras *et al.*, 2002). Por último Hyndman *et al.* (2003), no observaron limitaciones en el almacenamiento y uso de energía por parte de triploides de la trucha de río (*Salvelinus fontinalis*). Sin embargo, si observaron que a altas temperaturas la habilidad de los triploides de utilizar vías metabólicas anaerobias se vio comprometida. Lo anterior sugiere que los cambios en las vías metabólicas son más dependientes de la temperatura en triploides que en diploides.

Varios aspectos hematológicos se encuentran bien caracterizados en peces triploides, pero existen otros factores que afectan el transporte del oxígeno y se relacionan directamente con las dimensiones de los eritrocitos (Sadler *et al.*, 2000). Estas características incluyen la viscosidad, la capacidad de deformación de los eritrocitos (deformabilidad) y la regulación de la afinidad de la sangre (eritrocitos) por el oxígeno que se encuentra bajo el control del pH y de la concentración de ATP. Aunque dichas particularidades se encuentran escasamente comprendidas en los triploides, se ha observado que son importantes en la regulación de la entrega de oxígeno durante situaciones de estrés ambiental como son los cambios de temperatura y oxígeno (Sadler *et al.*, 2000). Otros procesos poco estudiados en triploides, son los procesos metabólicos básicos relacionados con la membrana plasmática. Estos incluyen el intercambio, ya sea a través de difusión o intercambio activo (afectando la bioquímica de los receptores celulares), la transducción de señales y las actividades enzimáticas relacionadas con la membrana (Sadler *et al.*, 2000; Ballarin *et al.*, 2004; Maxime, 2008).

Crecimiento

El crecimiento es uno de los procesos más importantes para un organismo, ya que determina la velocidad con la cual un individuo alcanza su etapa reproductiva (Alcántar-Vázquez, 2010). Células más grandes tienden a tener un área superficial más pequeña en relación al volumen, un fenómeno que puede ocasionar un crecimiento más lento en células triploides (Mable, 2004). Este crecimiento más lento se puede observar a partir etapas muy tempranas del desarrollo, asumiendo que la tasa de división mitótica se vea afectada por la

triploidía. Lo anterior se podría esperar dado que el transporte a través de la membrana limita el crecimiento bajo ciertas circunstancias (Oliva-Teles & Kaushik, 1990; Mable, 2004). Sin embargo, en algunas ocasiones se ha observado una tasa más rápida de desarrollo embrionario en individuos triploides (Happe *et al.*, 1988). Si la geometría celular afecta o no la tasa de crecimiento, depende de las características biológicas de la especie cultivada, de las condiciones ambientales (especialmente la temperatura) en las cuales se desarrolla y la calidad del alimento suministrado (Qin *et al.*, 1998). Quizá como una consecuencia del decremento de las tasas metabólicas; los peces triploides tienden a exhibir un desarrollo más lento. Sin embargo, este patrón no es siempre cierto y puede ser revertido, ya que existen especies donde los peces triploides son más grandes que sus contrapartes diploides (Fast, 1998; Otto, 2007; Maxime, 2008).

Varios estudios se han realizado para determinar el desempeño de los triploides producidos experimentalmente y sus contrapartes diploides (Galbreath *et al.*, 1994; Pradeep *et al.*, 2012a, 2012b), obteniéndose resultados altamente variables incluso entre individuos de la misma especie (Felip *et al.*, 2001; Maxime, 2008). Los datos obtenidos en diversas especies muestran que la tasa de crecimiento, así como la conversión alimenticia de organismos triploides, puede superar en algunas ocasiones, las observadas en los organismos diploides (Fast, 1998; Qin *et al.*, 1998). Diversos autores han atribuido lo anterior a que los peces triploides derivan energía metabolizable hacia el crecimiento somático en lugar de utilizarla para la producción de gametos (Carter *et al.*, 1994; Sadler *et al.*, 2000; Felip *et al.*, 2001; Maxime, 2008). A este respecto, Fast *et al.* (1995) reportan que los triploides del bagre de Asia (*Clarias macrocephalus*) crecieron más de 50% en comparación con los diploides. Resultados similares se han observado en otras especies de bagre como es el caso del bagre chino (*C. fuscus*) (Fast, 1998). Sin embargo, en otras especies del mismo género, como es el caso del bagre africano (*C. gariepinus*), Henken *et al.* (1987) no reportan diferencias significativas en el crecimiento de diploides y triploides cultivados hasta los 150 g de peso. Fast (1998) menciona que la variación observada en los resultados obtenidos en especies relacionadas, indica que los beneficios potenciales de la triploidía son altamente especie-específicos. La realidad es, que excluyendo a algunas especies de tilapias y bagres (Wolters *et al.*, 1982; Tiwary *et al.*, 1997; Fast, 1998), los organismos triploides raramente crecen más rápido que los organismos diploides en las primeras etapas de cultivo, previas a la maduración sexual. Dunham (2004) menciona que generalmente los organismos

diploides crecen más rápido hasta el inicio de la maduración y hasta entonces, los organismos triploides comienzan a crecer más rápido y a tener mejores tasas de conversión alimenticia.

Los peces triploides generalmente no pueden reproducirse, por lo que se pensó inicialmente que la energía que no se canalizaría a la reproducción aumentaría la tasa de crecimiento somático (Wolters *et al.*, 1982; Carter *et al.*, 1994; Felip *et al.*, 2001; Maxime, 2008), sin embargo, esto no ha demostrado ser el caso en muchas especies. Varias hipótesis han tratado de explicar las diferencias en el crecimiento entre triploides y diploides. Una de ellas afirma que los procesos asociados con la inducción a la triploidía pueden tener efecto negativo sobre el crecimiento, debido a aberraciones cromosómicas o bien por acciones bioquímicas provocadas por proteínas específicas intracelulares. Otra hipótesis afirma que la falta del efecto anabólico de los esteroides sexuales debido a la reducción de la gónada en los individuos triploides puede anular cualquier ventaja sobre el crecimiento provocada por la triploidía (Felip *et al.*, 2001; Piferrer *et al.*, 2003).

Se ha observado que los factores más importante a la hora de evaluar si los peces triploides ofrecen o no ventajas en el crecimiento, son las condiciones experimentales, en especial si los triploides son cultivados de manera comunal (en el mismo estanque diploides y triploides) o por separado. Maxime (2008) menciona que cultivando los triploides de forma comunal es la mejor manera de observar si realmente los triploides crecen o no más rápido que sus contrapartes diploides, ya que de esta forma se eliminan las posibles diferencias entre estanques. En general se ha observado un pobre desempeño de peces triploides bajo cultivo comunal (Cassani & Caton, 1986; Carter *et al.*, 1994; Galbreath *et al.*, 1994; Derayat *et al.*, 2013; Taylor *et al.*, 2014). Este crecimiento inferior por parte de los peces triploides se ha atribuido a la competencia por recursos dentro del estanque, la cual expone la baja agresividad y habilidad por competir por alimento por parte de los triploides (Utter *et al.*, 1983; Cassani & Caton, 1986; Fast, 1998; Maxime, 2008). A este respecto, Aliah *et al.* (1990) mencionan que las diferencias observadas durante el cultivo comunal de peces triploides y diploides pueden estar relacionadas con una reducción en el número de células sensoriales, lo cual reduciría la sensibilidad de los peces triploides a la luz y al sonido. Por otro lado, cuando los peces diploides y triploides son cultivados por separado, por lo general no se observan diferencias en el crecimiento o bien los triploides exhiben un crecimiento superior al final del experimento (Oliva-Teles & Kaushik, 1990; Na-Nakorn & Lakhaanantakum, 1993; Galbreath *et al.*,

1994; Bramick *et al.*, 1995; Sheehan *et al.*, 1999; Felip *et al.*, 2001; Johnson *et al.*, 2004; Hernández-Urcera *et al.*, 2012).

Desarrollo gonadal y proporción de sexos

El desarrollo gonadal a menudo es un tema delicado en individuos triploides. De manera interesante, durante un evento de triploidización no todos los rasgos de la célula escalan conforme lo hace el nivel de ploidía, lo cual puede tener consecuencias secundarias importantes. Se ha sugerido que los cambios en el nivel de ploidía alteran las relaciones geométricas entre componentes claves del sistema utilizado para segregarse los cromosomas durante la meiosis, lo cual puede explicar potencialmente la alta tasa de fallas (no disyunción) observadas en la unión de cromosomas (Turner, 1984; Mable, 2004; Otto, 2007).

En el caso de los peces triploides, estos son funcionalmente estériles debido a una falla en el movimiento y unión (sinapsis) de los cromosomas homólogos al momento de aparearse durante la meiosis I (Cassani & Caton, 1985; Arai & Wilkins, 1987; Aldridge *et al.*, 1990; Benfey, 2001; Pradeep *et al.*, 2012a). En este caso, las células goniales (espermatogonias y oogonias) son el único tipo de células afectadas, ya que todos los tipos celulares restantes se dividen por mitosis en lugar de meiosis. La diferencia entre estos dos tipos de división celular es que solo en la meiosis los cromosomas homólogos se unen sinápticamente antes de realizar la división (Benfey & Donaldson, 1988).

Una gran cantidad de estudios realizados a nivel experimental han comprobado la reducción del desarrollo gonadal en peces triploides, especialmente en las hembras (Wolter *et al.*, 1982; Benfey & Sutterlin, 1984b; Hussain *et al.*, 1995; Pradeep *et al.*, 2012b; Derayat *et al.*, 2013; Kizak *et al.*, 2013). De manera general, en los peces, los ovarios de las hembras triploides permanecen en un estado primario de desarrollo (Benfey & Donaldson, 1988; Felip *et al.*, 1999) probablemente asociado a los bajos niveles de gonadotropinas y otros esteroides sexuales, incluido el estradiol-17 β , observados en algunas especies (Lincoln & Scott, 1984; Benfey *et al.*, 1989; Tiwary & Ray, 2000; Felip *et al.*, 2001). Lo anterior, finalmente, se refleja en una producción baja de vitelogenina por parte del hígado (Manning *et al.*, 2004; Tiwary *et al.*, 2004). A este respecto, Cal *et al.* (2006) mencionan que la triploidía altera el desarrollo gonadal, especialmente en las hembras donde la meiosis ocurre muy temprano en el desarrollo de los ovocitos. En contraste, el desarrollo gonadal y los niveles de andrógenos en machos triploides pueden alcanzar niveles comparables con los de machos diploides (Tiwary *et al.*, 2004). Lo anterior

se debe probablemente a que la división de las espermatogonias por mitosis, la formación de cistos y la división de células esteroidogénicas son eventos premeióticos en los machos, lo cual permite un desarrollo normal hasta este punto. Al respecto, Thorgaard (1983) menciona que el estado triploide no interfiere con un gran número de divisiones mitóticas requeridas en los testículos. Adicionalmente, se ha reportado actividad meiótica en machos triploides, incluyendo procesos espermatogénicos activos con la subsiguiente producción de espermatozoides funcionales pero aneuploides, los cuales producen por consiguiente embriones aneuploides cuando son usados para fertilizar huevos haploides. Estos embriones por lo general solo sobreviven hasta la eclosión (Benfey & Donaldson, 1988; Felip *et al.*, 1999). Al respecto, en los salmones machos triploides se ha observado un mayor desarrollo gonadal en comparación con las hembras (Johnson *et al.*, 1986; Cotter *et al.*, 2000), así como elevados niveles de andrógenos durante la temporada reproductiva. Sin embargo, los pocos espermias producidos son aneuploides, lo cual significa que son funcionalmente estériles (Johnstone, 1985). De igual forma, en la carpa herbívora (*Ctenopharyngodon idella*), aunque es posible observar una producción de espermatocitos secundarios en los testículos, estos espermatocitos son irregulares y no desarrollan flagelo. Estudios posteriores confirmaron que solo el 0,00002% del esperma total producido por los machos triploides era euploide y que la densidad espermática de los machos triploides era solo 1/50 comparado con la de un macho diploide (Thompson *et al.*, 1987). Resultados similares se han observado por Papoulias *et al.* (2010) en la carpa herbívora y en la carpa negra (*Mylopharyngodon piceus*) triploides introducidas para el control de plantas acuáticas e invertebrados, respectivamente. En base a lo anterior, se considera de manera general que los machos triploides son fisiológicamente fértiles pero genéticamente estériles, lo cual los vuelve en última instancia funcionalmente estériles. Mientras que las hembras son enteramente estériles y por lo tanto, pueden retener la apariencia y tasa de crecimiento de un pez en estadio juvenil (Chourrout, 1984; Galbreath *et al.*, 1994). Sin embargo, el modelo anterior no es una regla y existen especies en las cuales los machos triploides exhiben un desarrollo gonadal similar al observado en las hembras triploides, como es el caso de bague de la India (*Heteropneustes fossilis*) (Tiwarly *et al.*, 2001) y el salmón plateado (*Oncorhynchus kisutch*) (Piferrer *et al.*, 1994).

En algunas especies de peces variables ambientales, como la temperatura y el pH han demostrado tener un efecto en la determinación del sexo (Devlin & Nagahama, 2002). Adicionalmente, se han detectado muchos tipos de determinación sexual en peces que son

controlados por factores genéticos, algunos de estos tipos incluyen, XX-XY, XX-XO, $X_1X_2X_1X_2$, $XX-XY_1Y_2$ (macho heterogamético) y ZW-ZZ (hembra heterogamética) (Devlin & Nagahama, 2002). La adición de un tercer juego de cromosomas, producto de la triploidización puede alterar el patrón de determinación sexual de la especie en particular y con esto cambiar la proporción de sexos dentro de la población triploide. Lo anterior es causado probablemente por la alteración de factores sexuales epistáticos o autosómicos (Devlin & Nagahama, 2002; Piferrer *et al.*, 2009). Si las hembras son el sexo homogamético XX, y los machos el sexo heterogamético XY, solo dos tipos de triploides podrán producirse, XXX y XXY. Ambos tipos estarían representados en una proporción de 1:1. En cambio, si la hembra es el sexo heterogamético WZ, y el macho el sexo homogamético ZZ, la descendencia resultante será completamente WZZ, es decir hembra. Este tipo de alteraciones en el patrón normal de determinación sexual han sido reportadas previamente por diferentes autores en varias especies, incluyendo el bague de canal (*Ictalurus punctatus*), la dorada (*Sparus aurata*), el esturión híbrido (*Huso huso*, hembra x *Acipenser ruthenus*, macho), el turbot y la cabrilla arenosa (*P. maculatofasciatus*) (Wolters *et al.*, 1982; Haffray *et al.*, 2005; Omoto *et al.*, 2005; Cal *et al.*, 2006; Alcántar-Vázquez, 2010), y pueden ayudar a descifrar el tipo de determinación del sexo presente en dichas especies.

Uso potencial de triploides para el control reproductivo y genético de peces cultivados

A pesar que la producción de peces de mayor tamaño a través de la triploidía no se transformó en una realidad, la triploidía tiene gran variedad de aplicaciones dentro de la acuicultura, ya que de acuerdo a las regulaciones de USA y de la comunidad europea (Directiva 90/220/CEE del 23 de Abril 1990) los especímenes poliploides, incluyendo triploides y los híbridos no son considerados organismos genéticamente modificados (OGM's), por lo tanto están exentos de las estrictas regulaciones actualmente aplicadas para el uso y resguardo de OGM's en las granjas acuícolas (Rasmussen & Morrissey, 2007; Piferrer *et al.*, 2009). Aunque la superioridad de los organismos triploides no siempre ha sido observada, el uso de peces triploides puede ser una solución cuando existen restricciones sobre el cultivo de peces diploides (Galbreath *et al.*, 1994), especialmente, cuando estos se cultivan fuera de su área natural de distribución. Aunque la triploidización es comúnmente reconocida como la forma más práctica y efectiva de producir peces estériles a gran escala (Maxime, 2008), en algunas ocasiones no es posible asegurar que toda la progenie es 100% estéril, pues algunos individuos pueden producir

gametos maduros (Rasmussen & Morrissey, 2007). Sin embargo, cuando se consigue establecer una población estéril gracias a la triploidización, los peces triploides pueden prevenir el cruzamiento de organismos que escapan del cultivo con organismos de poblaciones naturales, de la misma especie o bien a través de la hibridación y de esta forma evitar la interferencia con adaptaciones evolutivas presentes en el pool genético de poblaciones silvestres, las cuales pueden ocasionar la pérdida de diversidad genética natural (alterar frecuencias alélicas, interrupción del flujo genético interpoblacional, ruptura de complejos genéticos localmente co-adaptados). Al mismo tiempo, se previene el establecimiento de poblaciones no deseadas ajenas al ecosistema, y con esto, la competencia interespecífica con poblaciones nativas o bien la depredación de estas últimas (Utter *et al.*, 1983; Thorgaard, 1986; Seeb *et al.*, 1993; Galbreath *et al.*, 1994; Withler *et al.*, 1998; Rasmussen & Morrissey, 2007; Cassani *et al.*, 2008; Piferrer *et al.*, 2009; Douglas & Brown, 2010). El valor de los peces triploides para reducir o evitar interacciones genéticas entre peces cultivados y silvestres requiere una evaluación de su comportamiento y desempeño en el ambiente natural. Sin embargo, existe escasa información disponible acerca de peces triploides en el ambiente natural (Piferrer *et al.*, 2009).

CONCLUSIONES

Las consecuencias fisiológicas de la triploidía se encuentran ligadas directamente al incremento del tamaño de las células. Sin embargo, este incremento tiene un efecto sinérgico en todos los procesos relacionados con la célula, incluyendo la respiración y metabolismo. Actualmente, a pesar del número creciente de estudios en peces triploides, las consecuencias funcionales de la triploidización se encuentran poco investigadas, con un número escaso de trabajos al respecto. La mayoría de los trabajos se han centrado en evaluar la supervivencia de la progenie, crecimiento, utilización de oxígeno disuelto y fisiología reproductiva en diferentes estadios del desarrollo. Debido a que los triploides poseen rasgos fisiológicos “anormales”, ofrecen la oportunidad de descubrir nuevos mecanismos moleculares o bioquímicos, lo cual hace relevante el estudio de otros aspectos como, la transmisión de señales en tejidos y órganos con menor número de células de mayor tamaño, así como los procesos de transporte a través de la membrana celular. Comprender estas consecuencias es de vital importancia, no solo desde el punto de vista de biología básica, sino para maximizar el desempeño de los peces triploides durante el cultivo.

REFERENCIAS

- Alcántar-Vázquez, J.P. 2010. Evaluación de los efectos de la triploidía en las diferentes etapas del desarrollo de la cabrilla arenera. Tesis de Doctorado, CICIMAR-IPN, 90 pp.
- Alcántar-Vázquez, J.P., S. Dumas, E. Puente-Carreón, H.S. Pliego-Cortés & R. Peña. 2008. Induction of triploidy in spotted sand bass (*Paralabrax maculatofasciatus* Steindachner, 1868) by cold shock. *Aquac. Res.*, 39: 59-63.
- Aldridge, F.J., R.Q. Marston & J.V. Shireman. 1990. Induced triploids and tetraploids in bighead carp *Hypophthalmichthys nobilis*, verified by multi-embryo cytofluorometric analysis. *Aquaculture*, 87: 121-131.
- Aliah, R.S., K. Yamaoka, Y. Inada & N. Taniguchi. 1990. Effects of triploidy on tissue structure of some organs of the ayu. *Nipp. Suis. Gakk.*, 56: 569-575.
- Aliah, R.S., Y. Inada, K. Yamaoka & N. Taniguchi. 1991. Effects of triploidy on haematological characteristics and oxygen consumption of ayu. *Nipp. Suis. Gakk.*, 57: 833-836.
- Allen Jr., S.K. 1983. Flow cytometry: assaying experimental polyploidy fish and shellfish. *Aquaculture*, 33: 317-328.
- Allen Jr., S.K. & J.G. Stanley. 1979. Polyploid mosaics induced by cytochalasin B in landlocked Atlantic salmon *Salmo salar*. *Am. Fish. Soc.*, 108: 462-466.
- Allen Jr., S.K. & S.L. Downing. 1986. Performance of triploid Pacific oyster, *Crassostrea gigas*. Part I. Survival, growth, glycogen content and sexual maturation in yearlings. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 102: 197-208.
- Allen Jr., S.K. & D. Bushek. 1992. Large-scale production of triploid oyster, *Crassostrea virginica* (Gmelin), using “stripped” gametes. *Aquaculture*, 103: 241-251.
- Al-Sabti, K. 1995. Detection of triploidy in fish using the cytokinesis-blocked method for erythrocyte and hepatic cells. *Cytobios*, 82: 181-187.
- Altamiras, J., M. Axelsson, G. Claireaux, C. Lefrancois, C. Mercier & A.P. Farrell. 2002. Cardiorespiratory status of triploid brown trout during swimming at two acclimation temperatures. *J. Fish Biol.*, 60(1): 102-116.
- Arai, K. & N. Wilkins. 1987. Triploidization of brown trout (*Salmo trutta*) by heat shocks. *Aquaculture*, 64: 97-103.
- Arai, K., K. Matsubara & R. Suzuki. 1991. Karyotype and erythrocyte size of spontaneous tetraploidy and triploidy in the loach *Misgurnus anguillicaudatus*. *Nipp. Suis. Gakk.*, 57: 2157-2172.

- Baldwin, N.W., C.A. Busak & K.O. Meals. 1990. Induction of triploidy in white crappie by temperature shock. *Am. Fish. Soc.*, 119: 438-444.
- Ballarin, L., M. Dall'Oro, D. Bertotto, A. Libertini, A. Francescon & A. Barbaro. 2004. Hematological parameters in *Umbrina cirrosa* (Teleostei, Sciaenidae): a comparison between diploid and triploid specimens. *Comp. Biochem. Physiol.*, 138: 45-51.
- Balsano, J.S., M.D. Reznat & P. Abramoff. 1972. Electrophoretic evidence of triploidy associated with populations of the gynogenetic teleost *Poecilia formosa*. *Copeia*, 1972(2): 292-297.
- Basavaraju, Y., G.C. Mair, H.M. Kumar, S.P. Kumar, G.Y. Keshavappa & D.J. Penman. 2002. An evaluation of triploidy as a potential solution to the problem of precocious sexual maturation in common carp, *Cyprinus carpio*, in Karnataka, India. *Aquaculture*, 204: 407-418.
- Beaumont, A.R. & E. Zourus. 1991. Physiological integration and energy partitioning. In: S. Shumway (ed.). *Scallops: biology, ecology and aquaculture*. Elsevier, Ottawa, pp. 585-623.
- Benfey, T.J. 1999. The physiology and behavior of triploid fishes. *Rev. Fish. Sci.*, 7: 39-67.
- Benfey, T.J. 2001. Use of sterile triploid Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) for aquaculture in New Brunswick, Canada. *J. Mar. Sci.*, 58: 525-529.
- Benfey, T.J. & E.M. Donaldson. 1988. Triploidy in the culture of Pacific salmon. *Proceedings of Aquaculture International Congress, Vancouver*, 6-9: 549-554.
- Benfey, T.J. & A.M. Sutterlin. 1984a. Oxygen utilization by triploid landlocked Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Aquaculture*, 42(1): 69-73.
- Benfey, T.J. & A.M. Sutterlin. 1984b. Growth and gonadal development in triploid landlocked Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 41(9): 1387-1392.
- Benfey, T.J., M.A. Sutterlin & R.J. Thompson. 1984. Use of erythrocyte measurement to identify triploid salmonids. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 41: 980-984.
- Benfey, T.J., E.L. McCabe & P. Pepin. 1997. Critical thermal maxima of diploid and triploid brook charr, *Salvelinus fontinalis*. *Environ. Biol. Fish.*, 49: 259-264.
- Benfey, T.J., H.M. Dye, I.I. Solar & E.M. Donaldson. 1989. The growth and reproductive endocrinology of adult triploid Pacific salmonids. *Fish Physiol. Biochem.*, 6: 113-120.
- Bramick, U., B. Puckhaber, H.J. Langholz & G. Horstgen-Schwark. 1995. Testing of triploid tilapia (*Oreochromis niloticus*) under tropical pond conditions. *Aquaculture*, 137: 343-353.
- Cal, R.M., S. Vidal, C. Gómez, B. Álvarez-Blázquez, P. Martínez & F. Piferrer. 2006. Growth and gonadal development in diploid and triploid turbot (*Scophthalmus maximus*). *Aquaculture*, 251: 99-108.
- Carter, C.G., I.D. McCarthy, D.F. Houlihan, R. Johnstone, M.V. Walsingham & A.I. Mitchell. 1994. Food consumption, feeding behavior, and growth of triploid and diploid Atlantic salmon, *Salmo salar* L., parr. *Can. J. Zool.*, 72: 609-617.
- Cassani, J.R. & W.E. Caton. 1985. Induced triploidy in grass carp, *Ctenopharyngodon idella* Val. *Aquaculture*, 46: 37-44.
- Cassani, J.R. & W.E. Caton. 1986. Growth comparisons of diploid and triploid grass carp under varying conditions. *Prog. Fish-Cult.*, 48: 184-187.
- Cassani, J.R., S. Hardin, V. Mudrak & P. Zajicek. 2008. A risk analysis pertaining to the use of triploid grass carp for the biological control of aquatic plants. Project Report. Florida Department of Environmental Protection, Bureau of Invasive Plant Management and the Florida Department of Agriculture and Consumer Services, Division of Aquaculture, 47 pp.
- Chao, N.H., F.G. Li, C.F. Huang, C.P. Yang, & I.C. Liao. 1993. Investigation on artificially induced triploidy in common carp using flow cytometer. *J. Taiwan Fish. Res.*, 1(2): 39-54.
- Chourrout, D. 1984. Pressure-induced retention of second polar body and suppression of first cleavage in rainbow trout: production of all-triploids, all-tetraploids, and heterozygous and homozygous diploid gynogenetics. *Aquaculture*, 36: 111-126.
- Comai, L. 2005. The advantages and disadvantages of being polyploid. *Genetics*, 6: 836-846.
- Cotter, D., V.O. Donovan, N.O. O'Maoiléidigh, J. Rogan, N. Roche & N.P. Wilkins. 2000. An evaluation of the use of triploid Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in minimizing the impact of escaped farmed salmon on wild populations. *Aquaculture*, 186: 61-75.
- Day, S.J. & P.A. Lawrence. 2000. Measuring dimensions: the regulation of size and shape. *Development*, 127: 2977-2987.
- Devlin, R.H. & Y. Nagahama. 2002. Sex determination and sex differentiation in fish: an overview of genetic, physiological, and environmental influences. *Aquaculture*, 208: 191-364.
- Derayat, A., Á. Magnússon, A. Steinarsson & B. Björnsson. 2013. Growth and gonadal development in diploid and triploid Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Fish Physiol. Biochem.*, 39: 1195-1203.
- Desrosier, R.R., A. Gérard, J.M. Peignon, Y. Naciri, L. Dufresne, J. Morasse, C. Ledu, P. Phelipot, P. Guerrier & F. Dubé. 1993. A novel method to produce triploids embryos in bivalve mollusks by the use of 6-Dimethylaminopurine. *J. Exp. Biol. Ecol.*, 170: 29-43.

- Douglas, J. & P. Brown. 2010. Triploid brown trout for roach control and a trophy fishery. Fisheries Victoria Technical Report No. 85. Department of Primary Industries, Queens Cliff, Victoria, 9 pp.
- Don, J. & R.R. Avtalion. 1988. Comparative study on the induction of triploidy in tilapias, using cold- and heat-shock techniques. *J. Fish Biol.*, 32: 665-672.
- Downing, S.L. & S.K. Allen Jr. 1987. Induced triploidy in the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*: Optimal treatments with cytochalasin B depend on temperature. *Aquaculture*, 61: 1-15.
- Dubé, P., J.M. Blanc, M. Chouinard & J. De La Noüe. 1990. Triploidy induced by heat shock in brook trout (*Salvelinus fontinalis*). *Aquaculture*, 92: 621-624.
- Dunham, R.A. 2004. Aquaculture and fisheries biotechnology: genetic approaches. CABI Publishing, London, 546 pp.
- Eudeline, B., S.K. Allen Jr. & X. Guo. 2000. Optimization of tetraploid induction in Pacific oysters, *Crassostrea gigas*, using first polar body as a natural indicator. *Aquaculture*, 187: 73-84.
- Fast, A.W. 1998. Triploid Chinese catfish. Aquafarmer information sheet. Center for Tropical and Subtropical Aquaculture, 134.
- Fast, A.W., T. Pewnim, R. Keawtabtim, R. Saijit & R. Vejaratpimol. 1995. Comparative growth of diploid and triploid Asian catfish (*Clarias macrocephalus*) in Thailand. *J. World Aquacult. Soc.*, 26: 390-395.
- Felip, A., F. Piferrer, S. Zanuy & M. Carrillo. 2001. Comparative growth performance of diploid and triploid European sea bass over the first four spawning seasons. *J. Fish Biol.*, 58: 76-88.
- Felip, A., S. Zanuy, M. Carrillo & F. Piferrer. 1999. Growth and gonadal development in triploid sea bass (*Dicentrarchus labrax*) during the first two years of age. *Aquaculture*, 173: 389-399.
- Felip, A., S. Zanuy, M. Carrillo, G. Martínez, J. Ramos & F. Piferrer. 1997. Optimal conditions for the induction of triploidy in the sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.). *Aquaculture*, 152: 287-298.
- Food and Agriculture Organization (FAO). 2005. Fisheries and aquaculture topics. Genetic biotechnologies. Topics Fact Sheets. Text by Devin Bartley. In: FAO Fisheries and Aquaculture Department [online]. Rome. Updated 27 May 2005. [<http://www.fao.org/fishery/topic/14796/en>]. Reviewed: 24 August 2015.
- Futuyma, L. 2005. Evolution. Sinauer Associates, Sunderland MA, 894 pp.
- Galbreath, F.P., W. St. Jean, V. Anderson & G.H. Thorgaard. 1994. Freshwater performance of all-female diploid and triploid Atlantic salmon. *Aquaculture*, 128: 41-49.
- Garrido-Ramos, M., R. De La Herrán, R. Lozano, S. Cardenas, C. Ruiz-Rejón & M. Ruiz-Rejón. 1996. Induction of triploidy of gilthead seabream (*Sparus aurata*) by means of heat shock. *J. Appl. Ichthyol.*, 12: 53-55.
- Gao, Z., W. Weimin, A. Khalid, X. Zhou, Y. Yang, J.S. Diana, H. Wang, H. Wang, Y. Li & Y. Sun. 2007. Hematological characterization of loach *Misgurnus anguillicaudatus*: comparison among diploid, triploid and tetraploid specimens. *Comp. Biochem. Physiol. A*, 147: 1001-1008.
- Gérard, A., C. Ledu, P. Phelipot & Y. Naciri. 1999. The induction of MI and MII triploids in the Pacific oyster *Crassostrea gigas* with 6-DMAP or CB. *Aquaculture*, 174: 229-242.
- Gillet, C., C. Vauchez & P. Haffray. 2001. Triploidy induced by pressure shock in Arctic charr (*Salvelinus alpinus*): growth, survival and maturation until the third year. *Aquat. Living Resour.*, 14(5): 327-334.
- Gold, J.R. & R. Ellison. 1982. Silver staining for nucleolar organizing regions of vertebrate chromosomes. *Stain Technol.*, 58: 51-55.
- Gomelsky, B.I., O.V. Emelyanova & A.V. Recoubratsky. 1992. Application of the scale cover gene (N) to identification of type of gynogenesis and determination of ploidy in common carp. *Aquaculture*, 106: 233-237.
- Gregory, T.R., P.D. Hebert & J. Kolasa. 2000. Evolutionary implications of the relationship between genome size and body size in flatworms and copepods. *Heredity*, 84: 201-208.
- Gu, Z., A. Cavalcanti, F.C. Chen, P. Bouman & W.H. Li. 2002. Extent of gene duplication in the genomes of *Drosophila*, nematode, and yeast. *Mol. Biol. Evol.*, 19(3): 256-262.
- Guo, X., G. DeBrosse & S.K. Allen Jr. 1996. All-triploid Pacific oysters (*Crassostrea gigas* Thunberg) produced by mating tetraploids and diploids. *Aquaculture*, 142: 149-161.
- Haffray, P., J.S. Bruant, M. Facqueur & A. Fostier. 2005. Gonad development, growth survival and quality traits in triploids of the protandrous hermaphrodite gilthead seabream *Sparus aurata* (L.). *Aquaculture*, 247: 107-117.
- Hammed, M., H.A. Fashina-Bombata & A.O. Osinaike. 2010. The use of cold shock in inducing triploidy in African mud catfish (*Clarias gariepinus*). *Afr. J. Biotechnol.*, 9(12): 1844-1847.
- Happe, A., E. Quillet & B. Chevassus. 1988. Early life history of triploid rainbow trout (*Salmo gairdneri* Richardson). *Aquaculture*, 71: 107-118.

- Hegarty, J.M. & S.J. Hiscock. 2008. Genomic clues to the evolutionary success of review polyploid plants. *Curr. Biol.*, 18: 435-444.
- Henken, A.M., A.M. Brunink & C.J.J. Richter. 1987. Differences in growth rates and feed utilization between diploid and triploid African catfish (*Clarias gariepinus* Burchell, 1822). *Aquaculture*, 63: 233-242.
- Hernández-Urcera, J., E. Torres, J.D. Barreiro, A. Barreiro-Lois, J.M. Alonso, R. Cal & J. Rotllant. 2012. Induction of triploidy in turbot (*Scophthalmus maximus*) does not affect gross body morphology and skeleton characteristics. *Aquaculture*, 338-341: 309-312.
- Holmerfjord, I. & T. Refstie. 1997. Induction of triploidy in Atlantic halibut by temperature shocks. *Aquacult. Int.*, 5: 169-173.
- Hussain, M.G., G.P.S. Rao, N.M. Humayun, C.F. Randall, D.J. Penman, D. Kime, N.R. Bromage, J.M. Myers & B.J. McAndrew. 1995. Comparative performance of growth, biochemical composition and endocrine profiles in diploid and triploid tilapia *Oreochromis niloticus* L. *Aquaculture*, 138: 87-97.
- Hyndman, C.A., J.D. Kieffer & T.J. Benfey. 2003. The physiological response of diploid and triploid brook trout to exhaustive exercise. *Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol.*, 134: 167-179.
- Johnson, O.W., W.W. Dickhoff & F.M. Utter. 1986. Comparative growth and development of diploid and triploid coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*. *Aquaculture*, 57: 329-336.
- Johnson, R.M., J.M. Shrimpton, J.W. Heath & D.D. Heath. 2004. Family, induction methodology and interaction effects on the performance of diploid and triploid Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). *Aquaculture*, 234: 123-142.
- Johnstone, R. 1985. Induction of triploidy in Atlantic salmon by heat shock. *Aquaculture*, 49: 133-139.
- Kang, J.H., H.J. Lim, H.S. Kang, J.M. Lee, S. Baby & J.J. Kim. 2013. Development of genetic markers for triploid verification of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*. *J. Anim. Sci.*, 26(7): 916-920.
- Kim, D.S., J.Y. Jo & T.Y. Lee. 1994. Induction of triploidy in mud loach (*Misgurnus mizolepis*) and its effect on gonad development and growth. *Aquaculture*, 120: 263-270.
- Kizak, V., Y. Güner, M. Türel & M. Kayim. 2013. Comparison of growth performance, gonadal structure and erythrocyte size in triploid and diploid brown trout (*Salmo trutta fario* L., 1758). *Turk. J. Fish. Aquat. Sci.*, 13: 571-580.
- Komen, A., Y. Uchimura, H. Ieyama & K.T. Wada. 1988. Detection of induced triploid scallop, *Chlamys nobilis*, by DNA microfluorometry with DAPI staining. *Aquaculture*, 69: 201-209.
- Lamatsch, D.K., C. Steinlein, M. Schmid & M. Scharfl. 2000. Non-invasive determination of genome size and ploidy level in fishes by flow cytometry detection of triploid *Poecilia formosa*. *Cytometry*, 39: 91-95.
- Lemoine Jr., H.L. & L.T. Smith. 1980. Polyploidy induced in brook trout by cold shock. *Am. Fish. Soc.*, 109: 626-631.
- Lincoln, R.F. & A.P. Scott. 1984. Sexual maturation in triploid rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson. *J. Fish Biol.*, 25: 385-392.
- Lincoln, R.F., D. Aulstad & A. Grammeltvedt. 1974. Attempted triploid induction in Atlantic salmon (*Salmo salar*) using cold shocks. *Aquaculture*, 4: 287-297.
- Liu, S., K. Sezaki, K. Hashimoto H. Kobayasi & M. Nakamura. 1978. Simplified techniques for determination of polyploidy in gimbuna *Carassius auratus langsdorfi*. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, 44: 601-606.
- Liu, W., M. Heasman & R. Simpson. 2004. Induction and evaluation of triploidy in the Australian blacklip abalone, *Haliotis rubra*: a preliminary study. *Aquaculture*, 233(1-4): 79-92.
- Longo, F.K. 1972. The effects of cytochalasin B on the events of fertilization in the surf clam, *Spisula solidissima*. *J. Exp. Zool.*, 182: 322-344.
- Loopstra, D.P. & P.A. Hansen. 2008. Induction of triploidy in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) using hydrostatic pressure. *Alaska Department Fish & Game, Fish. Data Ser.*, N°08-22: 12 pp.
- Mable, K.B. 2004. Why polyploidy is rarer in animals than in plants: myths and mechanisms. *Biol. J. Linn Soc.*, 82: 453-466.
- Maldonado-Amparo, R., J.L. Ramírez, S. Ávila & A.M. Ibarra. 2004. Triploid lion-paw scallop (*Nodipecten subnodosus* Sowerby); growth, gametogenesis and gametic cell frequencies, when grown at high food availability site. *Aquaculture*, 235: 185-205.
- Manning, A.J., M.P.M. Burton & L.W. Crim. 2004. Reproductive evaluation of triploid yellowtail flounder, *Limanda ferruginea* (Storer). *Aquaculture*, 242: 625-640.
- Maxime, V. 2008. The physiology of triploid fish: current knowledge and comparisons with diploid fish. *Fish Fish.*, 9: 67-78.
- Na-Nakorn, U. & A. Lakhaanantakun. 1993. Comparison between the performance of diploid and triploid *Clarias macrocephalus*. *Fish Genet.* 52: 79-86.

- Nai-Hsien, Ch., H. Hui-Wen, H. Hung-Yu, L. Wen-Hsin & L. Chiu. 1993. Studies on methods of triploidy percentage analysis. TML Conference Proceedings, 3: 203-210.
- Nell, J.A., A.K. Sheridan & I.R. Smith. 1996. Progress in a Sidney rock oyster, *Saccostrea commercialis* (Iredale & Roughley), breeding program. *Aquaculture*, 144(4): 295-302.
- Norris, B.J. & N.P. Preston. 2003. Triploid induction in the tropical abalone, *Haliotis asinina* (Linne), with 6-dimethylaminopurine. *Aquac. Res.*, 34(3): 261-264.
- Norris, B.J., F.E. Coman, M.J. Sellars & N.P. Preston. 2005. Triploid induction in *Penaeus japonicus* (Bate) with 6 dimethylaminopurine. *Aquacult. Res.*, 36: 202-206.
- Ojolic, E.J., R. Cusack, T.J. Benfey & S.R. Kerr. 1995. Survival and growth of all-female diploid and triploid rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) reared at chronic high temperature. *Aquaculture*, 131: 177-187.
- Okazaki, K., K. Kurimoto, I. Miyajima, A. Enami, H. Mizuochi, Y. Matsumoto & H. Ohya. 2005. Induction of 2n pollen in tulips by arresting meiotic process with nitrous oxide gas. *Euphytica*, 143: 101-114.
- Okumura, S., K. Ara, Y. Harigaya, H. Eguch, M. Saka, H. Senbokuya, S. Furukawa & K. Yamamori. 2007. Highly efficient induction of triploid Pacific abalone *Haliotis discus hannai* by caffeine treatment. *Fish. Sci.*, 73: 237-243.
- Olele, N.F. & O.H. Tiguiri. 2013. Optimization of triploidy induction and growth performance of *Clarias anguillarias* (African catfish) using cold shock. *Acad. J. Interdisc. Stud.*, 2(7): 189-196.
- Oliva-Teles, A. & S.J. Kaushik. 1990. Growth and nutrient utilization by 0+ and 1+ triploid rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *J. Fish Biol.*, 37: 125-133.
- Omoto, N., M. Maebayashi, A. Adachi, K. Arai & K. Yamauchi. 2005. Sex ratios of triploids and gynogenetic diploids induced in the hybrid sturgeon, the bester (*Huso huso* female \times *Acipenser ruthenus* male). *Aquaculture*, 12: 54-62.
- Otto, P.S. 2007. The evolutionary consequences of polyploidy. *Cell*, 131: 452-462.
- Papoulias, D.M., J. Candrl, J.A. Jenkins & D.E. Tillit. 2010. Verification of ploidy and reproductive potential in triploid black carp and grass carp. In: D.C. Chapman (ed.). *Invasive Asian carps in North America*. American Fisheries Society, Symposium 74, Bethesda, Maryland, pp. 251-266
- Parsons, G.R. 1993. Comparisons of triploid and diploid white crappies. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 122: 237-243.
- Peruzzi, S. & B. Chatain. 2000. Pressure and cold shock induction of meiotic gynogenesis and triploidy in the European sea bass, *Dicentrarchus labrax* L.: relative efficiency of methods and parental variability. *Aquaculture*, 189: 23-37.
- Piferrer, F., T.J. Benfey & E.M. Donaldson. 1994. Gonadal morphology of normal and sex reversed triploid and gynogenetic diploid coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *J. Fish Biol.*, 45: 541-553.
- Piferrer, F., R.M. Cal, R. Álvarez-Blázquez, B. Sánchez & P. Martínez. 2000. Induction of triploidy in the turbot (*Scophthalmus maximus*) I. Ploidy determination and the effects of cold shocks. *Aquaculture*, 188: 79-90.
- Piferrer, F., R.M. Cal, C. Gómez, C. Bouza & P. Martínez. 2003. Induction of triploidy in the turbot (*Scophthalmus maximus*) II. Effects of cold shock timing and induction of triploidy in a large volume of eggs. *Aquaculture*, 220: 821-831.
- Piferrer, F., B. Beaumont, C.j.C. Falguiere, D.M. Flajshans, P.E. Haffray & L. Colombo. 2009. Polyploid fish and shellfish: production, biology and applications to aquaculture for performance improvement and genetic containment. *Aquaculture*, 293: 125-156.
- Pradeep, P.J., T.C. Srijaya, A. Bahuleyan & A. Papini. 2012a. Can sterility through triploidy induction make an impact on Tilapia industry? *Int. J. Aquat. Sci.*, 3(2): 89-96.
- Pradeep, P.J., T.C. Srijaya, A. Papini & A.K. Chatterji. 2012b. Effects of triploidy induction on growth and masculinization of red tilapia [*Oreochromis mossambicus* (Peters, 1852) \times *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758)]. *Aquaculture*, 344: 181-187.
- Pradeep, P.J., T.C. Srijaya, D. Jose, A. Papini, A. Hassan & A.K. Chatterji. 2011. Identification of diploid and triploid red tilapia by using erythrocyte indices. *Caryologia*, 64(4): 485-492.
- Pradeep, P.J., T.C. Srijaya, A. Hassan, A.C. Kumar, B. Withyachumnarnkul & A. Jeffs. 2014. Optimal conditions for cold-shock induction of triploidy in red tilapia. *Aquacult. Int.*, 22(3): 1163-1174.
- Qin, J.G., A.W. Fast & H. Ako. 1998. Growout performance of diploid and triploid chinese catfish *Clarias fuscus*. *Aquaculture*, 166: 247-258.
- Purdom, C.E. 1993. Genetic engineering by the manipulation of chromosomes. *Aquaculture*, 33: 287-300.
- Rasmussen, R.S. & M.T. Morrissey. 2007. Biotechnology in Aquaculture: transgenics and polyploidy. *Comp. Rev. Food Sci. Food. Safe*, 6(1): 2-16.
- Razak, S.A., G.L. Hwang, M.A. Rahman & N. Maclean. 1999. Growth performance and gonadal development of growth enhanced transgenic tilapia *Oreochromis niloticus* (L.). Following heat-shock-induced triploidy. *Mar. Biotechnol.*, 1: 533-544.

- Refstie, T., V. Vassvik & T. Gjedrem. 1977. Induction of polyploidy in salmonids by cytochalasin B. *Aquaculture*, 10: 65-74.
- Sadler, J., R.M.G. Wells, M.P. Pankhurst & N.W. Pankhurst. 2000. Blood oxygen transport, rheology and hematological responses to confinement stress in diploid and triploid Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Aquaculture*, 184: 349-361.
- Seeb, J.E., C. Habicht & G.D. Miller. 1993. Use of triploid for gene conservation of salmonids. In: M.R. Collie & J.P. McVey (eds.). Interactions between cultured species and naturally occurring species in the environment. Proceedings of the Twenty-second U.S.-Japan Aquaculture Panel Symposium, pp. 67-68.
- Sheehan, R.J., S.P. Shasteen, A.V. Suresh, A.R. Kapuscinski & J.E. Seeb. 1999. Better growth in all-female diploid and triploid rainbow trout. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 128: 491-498.
- Shelton, C.J., A.G. Macdonald & R. Johnstone. 1986. Induction of triploidy in rainbow trout using nitrous oxide. *Aquaculture*, 58: 155-159.
- Shimizu, Y., T. Oshiro & M. Sakaizumi. 1993. Electrophoretic studies of diploid, triploid, and tetraploid forms of the Japanese silver crucian carp, *Carassius auratus langsdorfii*. *Jpn. J. Ichthyol.*, 40: 65-75.
- Small, A.S. & T.J. Benfey. 1987. Cell size in triploid salmon. *J. Exp. Zool.*, 241: 339-342.
- Smith, L.T. & H.L. Lemoine. 1979. Colchicine-induced polyploidy in brook trout. *Prog. Fish-Cult.*, 41: 86-88.
- Stanley, J.G., H. Hidu & S.K. Allen Jr. 1984. Growth of American oysters increased by polyploidy induced by blocking meiosis I but not meiosis II. *Aquaculture*, 37:147-155.
- Strachan, T. & A.P. Read. 1996. Human molecular genetics. Bios Scientific Publishers, Oxford, 597 pp.
- Stephens, N.K. & P.A. Cook. 1998. Induction of triploidy in the south African abalone using cytochalasin B. *Aquacult. Int.*, 6: 161-169.
- Szöllösi, M.S., J.Z. Kubiak, P. Debey, H. De Pennart, D. Szöllösi & B. Maro. 1993. Inhibition of protein kinases by 6-dimethylaminopurine accelerates the transition to interphase in activated mouse oocytes. *J. Cell Sci.*, 104: 861-872.
- Taylor, E.W. 1965. The mechanism of colchicine inhibition of mitosis. *J. Cell Biol.*, 25(1): 145-160.
- Taylor, J.F., P. Pozolla, B. Frenzi, C. Matthew, D. Hunter & H. Migaud. 2014. Triploid Atlantic salmon growth is negatively affected by communal ploidy rearing during seawater grow-out in tanks. *Aquaculture*, 432: 163-174.
- Teskeredzic, E., Z. Teskeredzic, E.M. Donaldson, E. McLean & I. Solar. 1993. Triploidization of coho salmon following application of heat and electric shocks. *Aquaculture*, 116: 287-294.
- Thititananukij, S., R. Vejaratpimol, T. Pewnim & A.W. Fast. 1996. Ethidium bromide nuclear staining and fluorescence microscopy: an alternative method for triploidy detection in fish. *J. World Aquacult. Soc.*, 27: 213-217.
- Thomas, P. & R. Morrison. 1995. A method to assess triploidy in swim-up rainbow trout. *Austasia Aquacult.*, 9: 62-63.
- Thompson, B.Z., R.J. Wattendor, R.S. Hestand & J.L. Underwood. 1987. Triploid grass carp production. *Prog. Fish-Cult.*, 49: 213-217.
- Thorgaard, G.H., 1983. Chromosome set manipulation and sex control in fish. In: W.S. Hoar, D.J. Randall & E.M. Donaldson (eds.). *Fish physiology*, Academic Press, New York, 9B, pp. 405-434.
- Thorgaard, G.H. 1986. Ploidy manipulation and performance. *Aquaculture*, 57: 57-64.
- Thorgaard, G.H., M.E. Jazwin & A.R. Stier. 1981. Polyploidy induced by heat shock in rainbow trout. *Am. Fish. Soc.*, 110: 546-550.
- Thorgaard, G.H., P.S. Rabinovitch, M.W. Shen, G.A.E. Gall, J. Propp & F.M. Utter. 1982. Triploid rainbow trout identified by flow cytometry. *Aquaculture*, 29: 305-309.
- Thorpe, H.P., B.S. Gonzalez & R. Rothstein. 2007. More is not always better: the genetic constraints of polyploidy. *Trends Genet.*, 8: 546-552.
- Tiwary, B.K., R. Kirubakaran & A.K. Ray. 1999. Altered body shape as a morphometric indicator of triploidy in Indian catfish *Heteropneustes fossilis* (Bloch). *Aquacult. Res.*, 30: 907-910.
- Tiwary, B.K. & A.K. Ray. 2000. Gonadal development in triploid *Heteropneustes fossilis*. *J. Fish Biol.*, 57: 1343-1348.
- Tiwary, B.K., R. Kirubakaran & A.K. Ray. 1997. Induction of triploidy by cold shock in catfish, *Heteropneustes fossilis* (Bloch). *Asian Fish. Sci.*, 10: 123-129.
- Tiwary, B.K., R. Kirubakaran & A.K. Ray. 2001. Plasma levels of Gonadotropin-II and gonadal sex steroids in triploid catfish, *Heteropneustes fossilis* (Bloch). *Fish Physiol. Biochem.*, 24(1): 9-14.
- Tiwary, B.K., R. Kirubakaran & A.K. Ray. 2004. The biology of triploid fish. *Rev. Fish Biol. Fish.*, 14: 391-402.
- Turan, F. & R. Gucarac. 2014. Induction of triploidy with caffeine treatment in the African catfish (*Clarias gariepinus*). *Iran. J. Fish. Sci.*, 13(4): 1014-1020.
- Turner, B.S. 1984. Evolutionary genetics of fishes. Plenum Press, New York, 636 pp.

- Utter, F.M., O.W. Johnson, G.H. Thorgaard & P.S. Rabinovitch. 1983. Measurement and potential applications of induced triploidy in Pacific salmon. *Aquaculture*, 35: 125-135.
- Valenti, R.J. 1975. Induced polyploidy in *Tilapia aurea* (Steindachner) by means of temperature shock treatment. *J. Fish Biol.*, 7: 519-528.
- Virtanen, E., L. Forsman & A. Sundby. 1990. Triploidy decreases the aerobic swimming capacity of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Comp. Biochem. Physiol. A: Physiol.*, 96(1): 117-121.
- Volckaert, F.A.M., P.H.A. Galbusera, B.A.S. Hellemans, C. Van den Haute, D. Vanstaen & F. Ollevier. 1994. Gynogenesis in the African catfish *Clarias gariepinus*. I. Induction of meiogynogenesis with thermal and pressure shocks. *Aquaculture*, 128: 221-233.
- Withler, R.E., C.W. Clarke, J. Blackburn & I. Baker. 1998. Effect of triploidy on growth and survival of pre-smolt and post-smolt coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Aquaculture*, 168: 413-422.
- Wolters, W.R., G.S. Libey & C.L. Chrisman. 1982. Effect of triploidy on growth and gonad development of channel catfish. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 111: 102-105.
- Yoshimatsu, K., A. Yamaguchi, H. Yoshino, N. Koyanagi & K. Kitoh. 1997. Mechanism of action of E7010, an orally active sulfonamide antitumor agent: inhibition of mitosis by binding to the colchicine site of tubulin. *Cancer Res.*, 57: 3208-3213.
- Zhenmin, B., Z. Quanqi, W. Hai & D. Jixon. 1994. Cytochalasin B induced triploidy in *Penaeus chinensis*. *Acta Oceanol. Sin.*, 132: 261-267.

Received: 7 January 2015; Accepted: 2 December 2015