

DOI: 10.3724/SP.J.1005.2011.00707

## 鲟形目鱼类内分泌激素的分子生物学研究

曹宏, 周荣家

武汉大学生命科学学院, 武汉 430072

**摘要:** 鲟鱼是处于软骨鱼类向硬骨鱼类过渡的一类古老物种, 被认为是研究脊椎动物起源和演化的重要物种之一。目前, 绝大多数种类的鲟鱼都处于濒危状态, 因此, 采用各种手段来保证其物种的繁衍刻不容缓。但是到目前为止, 关于鲟鱼的生长和生殖调控的分子机制相关信息, 依然十分有限。文章就近年来对鲟鱼各类内分泌激素基因的研究进展作一概述, 为进一步深入研究鲟鱼的生长和生殖调控的分子机制提供有益的参考资料。

**关键词:** 鲟鱼; 内分泌激素; 生长; 生殖

## Molecular biological study on hormones in Acipenseriformes

CAO Hong, ZHOU Rong-Jia

College of Life Sciences, Wuhan University, Wuhan 430072, China

**Abstract:** Sturgeons belong to the Acipenseriformes, which provide an ideal model for evolutionary studies due to their unique characters. At present, many species of Acipenseriformes are very rare and near extinct. It is urgent to protect these species. However, data on molecular mechanisms of their growth and reproduction regulation are still limited. Hormones are important factors involved in these processes. In this paper, we summarized recent research progresses in the hormones in sturgeon, which will provide valuable information for further studies on molecular mechanisms of growth, sexual development, and reproduction regulation in Acipenseriformes.

**Keywords:** Acipenseriformes; hormone; growth; reproduction

鲟鱼是鲟形目(Acipenseriformes)鱼类的总称, 是一类原始的软骨硬鳞鱼类, 起源于泥盆纪(距今约4.5~3.5 亿年前), 隶属于硬骨鱼纲, 软骨硬鳞鱼下纲(Chondrostei), 为软骨硬鳞鱼下纲现存唯一的目。鲟鱼在进化上处在软骨鱼类向硬骨鱼类过渡的地位, 在鱼类分类学和进化生物学上占有极其重要的位置, 是研究鱼类进化的重要参照物种, 对研究脊椎动物起源和进化具有重要的理论意义。该物种主要分布

在北半球的北美洲大陆和欧亚大陆。

目前, 全世界鲟鱼类均处于不同程度的濒危状态, 有的已近灭绝。我国特有的珍贵物种中华鲟(*Acipenser sinensis*)是我国的一级保护动物, 形态上其头部骨骼为软骨, 其余部分骨骼为硬骨, 尾部是歪型尾, 全身披有坚硬的骨质鳞, 同时, 它又是一种溯河洄游性鱼类, 具有个体大, 寿命长, 性成熟迟, 群体年龄组成复杂等特点。参加繁殖的个体进

收稿日期: 2011-01-20; 修回日期: 2011-04-15

基金项目: 国家自然科学基金项目(编号: 30900139)和国家重点基础研究发展规划(973 计划)项目(编号: 2010CB126306)资助

作者简介: 曹宏, 博士后, 研究方向: 遗传学。Tel: 027-87889292; E-mail: regancao@ihb.ac.cn

通讯作者: 周荣家, 教授, 博士生导师, 专业方向: 遗传学。E-mail: rjzhou@whu.edu.cn

网络出版时间: 2011-5-30 11:38:47

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1913.R.20110530.1138.007.html>

入长江后,在产卵场附近江段滞留至少一年,性腺逐渐发育成熟;其产卵场原分布在长江上游宜宾附近江段<sup>[1]</sup>。从 20 世纪 70 年代末开始,由于环境污染,过度捕捞,特别是大型水利设施阻断了其洄游通道,使得中华鲟种群数量急剧下降,引起了鱼类学家和生态学家的高度关注。为了保护这一珍稀物种,科研工作者们采用了多种手段,其中人工繁殖中华鲟成体并放流幼苗,被实践证明是一种非常有效的保护手段。早期关于中华鲟的研究工作主要集中在产卵场的调查<sup>[2]</sup>,繁殖群体结构的研究<sup>[1]</sup>,产卵后性腺的观察<sup>[3]</sup>,人工繁殖的手段<sup>[4]</sup>,养殖中华鲟性腺发生与分化的组织学研究<sup>[5]</sup>等。但是,到目前为止,关于中华鲟的生长、生殖调控的分子机制的相关信息,依然是十分有限<sup>[6-8]</sup>。

目前国际上研究比较多的几种鲟鱼中,如俄罗斯鲟(*Acipenser gueldenstaedtii*)、西伯利亚鲟(*Acipenser baeri*)等在俄罗斯等国,高首鲟(*Acipenser transmontanus*)在北美都是重要的水产养殖对象。无论是从物种保护,水产养殖,还是物种进化的研究等方面,深入了解鲟鱼的生长、生殖的分子机制都是非常必要的。近年来,随着科研手段的不断进步,关于鲟鱼生长、生殖相关激素的分子机制等方面已经有许多报道。本文对此作一简要的概述。

## 1 生长激素及其受体

生长激素(Growth hormone, GH)是由脑垂体前叶嗜酸性细胞分泌的一种单链多肽,它是一种具有广泛生理功能的生长调节素,通过刺激类胰岛素样生长因子(Insulin-like growth factor, IGF)的生成来促进鱼体生长。GH 不仅在调节鱼类的生长发育,加速蛋白质的合成,促进脂肪代谢,降低糖类利用以及提高饲料的转化率等方面发挥重要的作用,而且还具有控制能量消耗,调节洄游性鱼类的渗透适应性<sup>[9]</sup>等功能。GH 发挥生理作用的第一步是与靶细胞膜表面的 GH 受体(Growth hormone receptor, GHR)结合,由 GHR 介导将信号传入细胞内从而产生一系列生理效应。GHR 基因突变可导致空间构象改变,从而影响其功能,使信号不能正常转导,进而影响 GH 生理效应的发挥。

生长激素基因在鲟鱼中研究的比较早。早在上个世纪 80 年代初,Farmer 等<sup>[10]</sup>就从俄罗斯鲟垂体中

分离得到了其生长激素的氨基酸片段,对其进行化学成分分析,发现与其他鱼类相比较,其分子结构高度保守。Yasuda 等<sup>[11]</sup>在俄罗斯鲟垂体中发现了 2 类 GH 亚型,其氨基酸仅有 3 个不同。有趣的是,在这篇报道中,发现与其他硬骨鱼类 GH 相比,俄罗斯鲟 GH 与四足类动物的 GH 氨基酸同源性更高,为 63%~76%,高于与硬骨鱼类 GH 的同源性 42%~63%。Din 等<sup>[12]</sup>报道了俄罗斯鲟 GH 基因的 cDNA 全长序列,该序列全长 980 bp,其中编码框为 642 bp,编码 214 个氨基酸。在 1 龄至 5 龄的雌雄个体中, GH 基因的 mRNA 水平没有明显差异。该篇文章同时还报道了中华鲟的类胰岛素生长因子-I (IGF-I),其部分 cDNA 序列长 445 bp,其中编码框为 396 bp,编码 132 个氨基酸,其中含 44 个氨基酸的信号肽。在成体的俄罗斯鲟组织中, IGF-I 在肾脏中表达量最高,在肠道、垂体和肝脏中,其表达量基本一致,另外在脑、心脏和肌肉组织中均有微量 mRNA 水平可以被检测到。与 GH 一样,在 1 龄至 5 龄的雌雄个体中, IGF-I 基因的 mRNA 水平没有明显差异。

Cao 等<sup>[6]</sup>报道了中华鲟 GH。研究发现,中华鲟 GH 基因的 cDNA 序列全长 945 bp,其中编码框为 642 bp,编码 214 个氨基酸。在中华鲟胚胎发育过程中,从受精卵开始直到出苗后 1 天的幼鱼体内,都可以检测到稳定的 GH 基因的 mRNA。通过 Western blotting 实验,发现在 1 龄中华鲟的中枢神经系统和其他组织中, GH 基因只在垂体中特异性高效表达,表达产物主要分为单体和二联体 2 种形式。在胚胎发育的不同时期, GH 的表达产物只有单体形式,包括出苗 1~2 天的幼鱼,从出苗后第 3 天开始,可以检测到其 GH 的二联体表达产物。这篇文章证实,即使在中华鲟早期的胚胎发育时期,其 GH 基因就已经开始表达并发挥功能。

Liao 等<sup>[7]</sup>报道了中华鲟 GHR (Chinese sturgeon GHR, csGHR)。疏水性分析显示 csGHR cDNA 中共 1 833 个碱基的可读框编码了一个 611 个氨基酸残基的一次跨膜蛋白质。csGHR 前体有一段假定的 19 个氨基酸残基的信号肽、含有 5 个半胱氨酸残基、5 个潜在的 N-糖基化位点和配体结合结构域(FGDFS)的 219 个氨基酸残基的胞外域、24 个氨基酸残基的疏水结构域(跨膜区)和含有两个保守功能结构域

Box 1 和 Box 2 以及 9 个酪氨酸残基共 349 个氨基酸残基的胞内域。该实验利用中国仓鼠卵巢细胞(CHO)分析了 csGHR 的生物功能和 csGHR 分子中高度保守性氨基酸残基替换的生物意义。在该实验中, csGHR 稳定表达细胞中共转染的受丝氨酸蛋白酶抑制剂 2.1(Spi 1.2)启动子驱动的荧光素酶报告基因受海鲤(seabream 应该为鲟鱼)生长激素(seabream GH, sbGH)诱导表达, 且表达水平依赖于 sbGH 的量。这一实验表明, CHO 细胞表达的 csGHR 具有生物活性, 进一步的实验还证实了 GH 与 GHR 的结合存在种属特异性。该实验还在 csGHR 稳定表达细胞培养液中检测到中华鲟生长激素结合蛋白质(Growth hormone binding protein, GHBP) csGHBP, 并且 csGHBP 的生成需要金属蛋白酶活性的参与。同时, 研究还发现 csGHR 配体结合域的 Asp 突变为 Glu 显著提高 csGHR 介导的上述生物活性, 而 Asp 突变为 Ala 则明显降低 csGHR 的生物活性。这些结果表明, 克隆的 csGHR 具有完全生物功能, 并且 csGHBP 可能通过 csGHR 蛋白酶解而生成。这些发现将有助于全面了解中华鲟生长调控机制。

鲟鱼 GHR 同样也有许多相关研究。早期的研究中, Tarpey 等<sup>[13]</sup>通过放射性受体测定法, 确定高首鲟的 GHR 主要分布肝脏表面。通过和几种不同物种 GH 的亲合力实验的验证, 发现鲟鱼 GHR 与非灵长类哺乳动物 GHR 的同源性要高于其与硬骨鱼类 GHR 的同源性, 这个实验也证明了与 GH 一样, GHR 在进化过程中也经历了多次演化。

近年来, Fukamachi 等<sup>[14]</sup>报道了达氏鳊(*Huso dauricus*) GHR, 其 cDNA 序列全长 2 448 bp, 其中编码框为 1 833 bp, 编码 571 个氨基酸。研究发现, 达氏鳊 GHR 和肺鱼(*Protopterus dolloi*) GHR 一样, 相对于硬骨鱼类的 GHR, 其与硬骨鱼类的生长催乳素受体(Somatolactin receptor, SLR)的氨基酸同源性更高。由于普遍认为 SLR 是由 GHR 在硬骨鱼类的一次基因组加倍后演化而来的, 而鲟鱼和肺鱼都属于进化上出现的较早的, 较低等的鱼类, 并没有参与这次硬骨鱼类特有的基因组加倍过程, 所以 SLR 只存在于硬骨鱼类中。因此, 鲟鱼的 GHR 同时也要承担类似于 SLR 的部分功能, 这一结果也证明了鱼类的 GHR 和 SLR 在进化上的分化速度是很快的。

## 2 促性腺激素

鱼类促性腺激素(Gonadotropin, GTH)通过刺激性类固醇激素的合成来调控性腺的发育和功能, 其中, 促滤泡激素(Follicle-stimulating hormone, FSH)主要是促进配子的产生和发育, 而促黄体激素(Luteinizing hormone, LH)是促进配子的最后成熟。Moberg 等<sup>[15]</sup>最早在高首鲟中报道了其 *FSH $\beta$*  及 *LH $\beta$*  基因, 当时分别命名为 *GTH I* 和 *GTH II* 基因。研究发现, 在卵黄形成和精子发生的早期, 在垂体和血浆中, *FSH $\beta$*  的浓度都高于 *LH $\beta$*  的浓度。与之相反, 在排卵和排卵期, *LH $\beta$*  的浓度都高于 *FSH $\beta$*  的浓度。

Quérat 等<sup>[16]</sup>报道了西伯利亚鲟的 *FSH $\beta$*  及 *LH $\beta$*  基因, 其中 *FSH $\beta$*  的 cDNA 全长序列长 1 051 bp, 其编码框编码 128 个氨基酸残基, 包含 20 个氨基酸残基的信号肽; *LH $\beta$*  的 cDNA 全长序列长 570 bp, 其编码框编码 137 个氨基酸残基, 包含 22 个氨基酸残基的信号肽。系统进化分析发现, 和硬骨鱼类的 *FSH $\beta$*  相比较, 鲟鱼的 *FSH $\beta$*  与两栖类的 *FSH $\beta$*  氨基酸同源性更高; 而其 *LH $\beta$*  则与硬骨鱼类的 *LH $\beta$*  氨基酸同源性更高。鲟鱼所属的软骨硬鳞类与硬骨鱼类同属于辐鳍亚纲, 这一亚纲是在 4 亿年前从肉鳍鱼类分化而来的; 而两栖类可能是于 2.5 亿年前从肉鳍鱼类进化而来的。因此, 看似矛盾的系统分析结果从侧面证明了鱼类的 *FSH $\beta$*  在进化过程中进化速度比 *LH $\beta$*  更快。

Hurvitz 等<sup>[17]</sup>报道了俄罗斯鲟 *GTH $\alpha$* 、*FSH $\beta$*  和 *LH $\beta$* 。该研究发现, 俄罗斯鲟的 *FSH $\beta$*  在雌性个体中的 mRNA 水平明显要比其雄性个体中的高, 而 *LH $\beta$*  的 mRNA 水平在雌雄个体中的水平基本一致; 并且不论是在雌雄个体中, 其 *LH $\beta$*  的 mRNA 水平均比 *FSH $\beta$*  的 mRNA 水平要高。研究还发现, 在 1 龄以下的雌性个体中, 其 *FSH $\beta$*  的 mRNA 水平非常低, 从 2 龄个体开始, 其 *FSH $\beta$*  的 mRNA 水平急剧增高, 并且一直维持在一个稳定的高水平直到 4 龄个体。

胡红霞等<sup>[18]</sup>发现并报道了史氏鲟(*Acipenser schrenkii*)促性腺激素的 2 个  $\beta$  亚基。与其他物种的氨基酸序列进行同源性比较发现, 其 *FSH $\beta$*  与西伯利亚鲟相似性最高, 为 99.1%; 与硬骨鱼类中鲈形目相似性最低, 为 34.5%。其 *LH $\beta$*  与西伯利亚鲟相似性为 98.3%; 与其他硬骨鱼类除鲈形目外相似性

都超过 60%，与鸟类相似性最低，为 42.8%。成熟肽相似性、遗传距离和系统树分支长度显示 FSH $\beta$  亚基在真骨鱼类进化速率显著快于其他脊椎动物，而 LH $\beta$  亚基在羊膜动物中进化比其他脊椎动物快。暗示这两种糖蛋白基因的进化伴随物种进化而显示其功能。

Cao 等<sup>[8]</sup>发现并报道了中华鲟促性腺激素家族的 GTH $\alpha$ 、FSH $\beta$  和 LH $\beta$ 。该研究发现，在性成熟的野生中华鲟垂体中，可以通过 Western blotting 检测到这 3 种蛋白质存在。通过免疫荧光组织化学法来定位这 3 种蛋白质，发现中华鲟 GTH $\alpha$  主要表达在垂体中间部(Pars intermedia, PI)、远端垂体前叶(Rostral pars distalis, RPD)和近端垂体前叶(Proximal pars distalis, PPD); 中华鲟 FSH $\beta$  主要在位于 PPD 中间的一小部分集中表达; 中华鲟 LH $\beta$  在整个 PI、PPD 以及垂体的外围边缘靠近 RPD 的部分表达。免疫荧光共定位分析还发现，中华鲟的 FSH $\beta$  和 LH $\beta$  是在不同的垂体细胞中进行表达的。该研究还发现，在尚未性成熟的 1~5 龄中华鲟雌雄个体中，通过 Western blotting 仅仅能够检测到 FSH $\beta$  的表达，分别位于 4 龄的雄性个体以及 5 龄的雌性个体中。免疫荧光分析发现在 4 龄雄性个体的垂体的外围靠近 PPD 以及 RPD 的一段边缘部分表达，显示出了和性成熟个体相比，其表达部位明显范围狭窄。

### 3 生长催乳素

生长催乳素(Somatolactin, SL)、生长激素(Growth hormone, GH)及催乳素(Prolactin, PRL)是一组具有类似的结构和功能，并被认为是由同一个祖先基因经过复制和分化而产生的垂体激素<sup>[19]</sup>。其中 SL 是由鱼类脑垂体中部细胞产生的单链多肽类激素，具有多种生理功能。

Amemiya 等<sup>[20]</sup>在高首鲟中报道了 SL 基因。该基因 cDNA 序列全长 881 bp，其中编码框为 696 bp，编码 232 个氨基酸，其中包括一段 24 个氨基酸残基的信号肽及 208 个氨基酸残基的成熟肽段。通过对高首鲟垂体切片进行免疫染色分析，发现大部分含 SL 的细胞分布在神经组织的边缘部分而且和含促黑激素(Melanocyte stimulating hormone, MSH)的细胞完全不兼容。我们也克隆了中华鲟 SL 基因，其 cDNA 序列全长 1 143 bp，其中编码框为 696 bp，编

码 232 个氨基酸。通过对不同 2、3 和 4 龄的雄性中华鲟组织进行 RT-PCR 分析，发现 SL 为垂体特异性表达基因，而且从 3 龄开始表达(结果未发表)。

### 4 生长抑素

生长抑素，又名生长激素释放抑制激素(Somato-statin, SS)。是 20 世纪 70 年代中期分离出的一种含 14 个氨基酸的环状多肽，是一种抑制生长激素释放的因子，主要通过与细胞膜上的生长抑素受体(SSR)结合而发挥作用。

生长抑素在鲟鱼中研究的比较多，有许多种鲟鱼的生长抑素有报道。其中，最早在 1995 年，Nishii 等<sup>[21]</sup>就在俄罗斯鲟中分离到了该基因的表达产物，并研究发现其抑制垂体 GH 的表达呈现剂量依赖效应。Kim 等<sup>[22]</sup>在密苏里鲟(*Scaphirhynchus albus*)亦分离得到了生长抑素肽段，发现该蛋白质的结构与哺乳动物的 SS 高度保守，并且发现该蛋白质具有组织表达特异性。Trabucchi 等<sup>[23]</sup>在高首鲟中首先发现了 2 种亚型的 SS，分别命名为 SS-14 及 [Pro(2)] SS-14，在这篇报道中，作者获得了 2 种亚型 SS 前体的 cDNA 序列，其中一个序列编码一段 116 个氨基酸残基的片段，其 3'末端含有 SS-14，该基因命名为 PSS1。另外一个序列编码一段 111 个氨基酸残基的片段，其 3'末端含有 [Pro(2)] SS-14，该基因命名为 PSS2。其中高首鲟 PSS2 与肺鱼和金鱼的 PSS2 有 67%的同源性。研究发现，PSS1 在中枢神经系统、胰脏和肠道中表达；而 PSS2 在中枢神经系统中表达但是不在消化道中表达。二者均在下丘脑中表达但是只有 PSS2 的 mRNA 可以在垂体中检测到。Adrio 等<sup>[24]</sup>在西伯利亚鲟中发现，SS 检测阳性的细胞主要分布在视前区和下丘脑，大量 SS 阳性的纤维细胞沿着下丘脑层列，证明其含有垂体调节功能。另外在端脑、后脑和脊髓等部位中，也可以检测到 SS 的蛋白质，说明该蛋白质亦具有神经调节及神经递质的功能。该篇报道还发现鱼类和四足类的 SS 在脑部组织中都是广泛分布的，这一特性在进化中高度保守。最近，Li 等<sup>[25]</sup>在中华鲟下丘脑中也扩增得到了 SS 基因，共有 2 个亚型，分别命名为 AsSS1 和 AsSS2。研究发现，这 2 种亚型在垂体及其他脑部组织中均有表达，和 AsSS1 相比，AsSS2 的表达谱更为广泛，

在肝脏、心脏、肾脏中均有表达, 另外在卵巢中也能检测到 *AsSS2* 的 mRNA 信号。另外, 在 5 龄的中华鲟个体中, 研究发现, *AsSS2* 的表达比 *AsSS1* 更加稳定。

## 5 阿黑皮素原

阿黑皮素原 (Proopiomelanocortin, POMC) 是多种肽类激素的共同前体。由其衍生得到的激素包括  $\gamma$ -黑细胞色素刺激激素 ( $\gamma$ -melanocyte stimulating hormone,  $\gamma$ -MSH)、促肾上腺皮质激素 ACTH (含  $\alpha$ -MSH ( $\alpha$ -黑细胞色素刺激激素,  $\alpha$ -melanocyte stimulating hormone) 和 CLIP 片段(即类促肾上腺皮质激素垂体中叶肽, Corticotropin-like intermediate lobe peptide))、 $\gamma$ -脂肪酸释放激素 ( $\gamma$ -lipotropic hormone,  $\gamma$ -LPH)、 $\beta$ -黑细胞色素刺激激素 ( $\beta$ -melanocyte stimulating hormone,  $\beta$ -MSH) 和  $\beta$ -内啡肽 ( $\beta$ -endorphin) 等。Alrubaihan 等<sup>[26]</sup>在高首鲟中获得了其 POMC 的 cDNA 序列, 并且一共获得了 2 种亚型的 POMC, 分别命名为 POMC A 和 POMC B。这 2 类 POMC 开放阅读框架内共有 45 个核苷酸碱基的差异, 其成熟氨基酸肽段共有 26 个氨基酸残基的差异。Danielson 等<sup>[27]</sup>在匙吻鲟 (*Polyodon spathula*) 中也克隆得到了 2 种亚型的 POMC, 系统进化分析发现鲟鱼和鲑鳟鱼类的  $\gamma$ -MSH 的核心区及其氨基酸末端蛋白质水解位点的分化要早于鲟鱼和匙吻鲟的分化, 说明鲟鱼是一类进化速度较慢的古老物种。

## 6 促甲状腺激素

Quérat 等<sup>[16]</sup>在西伯利亚鲟报道了促甲状腺激素 (Thyroid-stimulating hormone, TSH) 基因, 其 cDNA 全长序列长 1 010 bp, 其编码框编码 143 个氨基酸残基, 包含 20 个氨基酸残基的信号肽。系统进化分析发现和硬骨鱼类的 TSH 相比较, 鲟鱼的 TSH 与两栖类的 TSH 氨基酸同源性更高。这一结果与其 *FSH $\beta$*  基因相类似, 得出的结论是: 和 *FSH $\beta$*  一样, TSH 在鱼类的进化过程中, 其进化速度比 *LH $\beta$*  更快。

## 7 展望

随着分子生物学技术的不断发展, 鲟鱼的生长、生殖和性腺分化的相关激素的研究一定会更加深入。在水产养殖方面, 以生长激素为例, 可以通过

分子生物学技术生产鲟鱼生长激素类似物, 用生长激素浸渍或加入饲料中喂食; 或是筛选可调控鲟鱼生长激素基因表达的外源启动子, 采用改变饲料成分的方法来有效诱导或调控, 从而促进养殖鲟鱼的生长。

在物种遗传与进化的研究方面, 目前有不少报道指出, 促性腺激素对鱼类性腺分化的作用需要有更直接的证据, 而且在对哺乳动物的研究中得了一些差异的结果<sup>[28, 29]</sup>。因此, 促性腺激素对鱼类性腺分化的作用还需要进一步的研究证实。由于鲟鱼在进化上处在软骨鱼类向硬骨鱼类过渡的地位, 并且没有经历过硬骨鱼类所经历过的大规模基因组加倍的过程, 因此其相关分子机制对于了解促性腺激素对鱼类性腺分化的影响具有重要作用。

对鲟鱼激素的分子机制也有待深入研究, 如激素与其受体的研究, 不同激素产生不同生理作用的机理, 其信号通路的研究以及激素之间的联系机制等等。这些工作将对我们认识鲟鱼这一古老物种的生长和生殖提供重要的理论依据。

## 参考文献(References):

- [1] 邓中燚, 余志堂, 许蕴珏, 周春生. 中华鲟年龄鉴别和繁殖群体结构的研究. 水生生物学报, 1985, 9(2): 99-110.
- [2] 胡德高, 柯福恩, 张国良, 罗俊德, 龚明华. 葛洲坝下中华鲟产卵场的第二次调查. 淡水渔业, 1985, (3): 22-24.
- [3] 柯福恩, 胡德高, 张国良, 罗俊德. 葛洲坝下中华鲟产卵群体性腺退化的观察. 淡水渔业, 1985, (4): 38-41.
- [4] 傅朝君, 刘宪亭, 鲁大椿, 贺昌辉, 邹武, 田应培, 谢大敬, 何裕康, 秦元祥, 谢明汉, 柯薰陶, 张昌方. 葛洲坝下中华鲟人工繁殖. 淡水渔业, 1985, (1): 1-5.
- [5] 陈细华, 危起伟, 杨德国, 朱永久, 刘筠. 养殖中华鲟性腺发生与分化的组织学研究. 水产学报, 2004, 28(6): 633-639.
- [6] Cao H, Zhou RJ, Wei QW, Li CJ, Gui JF. Molecular characterization of the growth hormone in Chinese sturgeon including expression during embryogenesis and early larval stages. *J Appl Ichthyol*, 2011, 27(2): 501-504.
- [7] Liao ZY, Chen XL, Wu MJ. Molecular cloning and functional analysis of Chinese sturgeon (*Acipenser sinensis*) growth hormone receptor. *Sci China Ser C*, 2009, 52(10): 911-921.
- [8] Cao H, Zhou L, Zhang YZ, Wei QW, Chen XH, Gui JF.

- Molecular characterization of Chinese sturgeon gonadotropins and cellular distribution in pituitaries of mature and immature individuals. *Mol Cell Endocrinol*, 2009, 303(1–2): 34–42.
- [9] Tschöp M, Smiley DL, Heiman ML. Ghrelin induces adiposity in rodents. *Nature*, 2000, 497(19): 908–913.
- [10] Farmer SW, Hayashida T, Papkoff H, Polenov AL. Characteristics of growth hormone isolated from sturgeon (*Acipenser gueldenstaedtii*) pituitaries. *Endocrinology*, 1981, 108(2): 377–381.
- [11] Yasuda A, Yamaguchi K, Noso T, Papkoff H, Polenov AL, Nicoll CS, Kawauchi H. The complete amino acid sequence of growth hormone from sturgeon (*Acipenser gueldenstaedtii*). *Biochim Biophys Acta*, 1992, 1120(3): 297–304.
- [12] Din SY, Hurvitz A, Goldberg D, Jackson K, Levavi-Sivan B, Degani G. Cloning of Russian sturgeon (*Acipenser gueldenstaedtii*) growth hormone and insulin-like growth factor I and their expression in male and female fish during the first period of growth. *J Endocrinol Invest*, 2008, 31(3): 201–210.
- [13] Tarpey JF, Nicoll CS. Characterization of hepatic growth hormone binding sites in two fish species, *Gillichthys mirabilis* (Teleostei) and *Acipenser transmontanus* (Chondrostei). *Gen Comp Endocrinol*, 1985, 60(1): 39–50.
- [14] Fukamachi S, Meyer A. Evolution of receptors for growth hormone and somatolactin in fish and land vertebrates: lessons from the lungfish and sturgeon orthologues. *J Mol Evol*, 2007, 65(4): 359–372.
- [15] Moberg GP, Watson JG, Doroshov S, Papkoff H, Pavlick RJ Jr. Physiological evidence for two sturgeon gonadotropins in *Acipenser transmontanus*. *Aquaculture*, 1995, 135(1–3): 27–39.
- [16] Quérat B, Sellouk A, Salmon C. Phylogenetic analysis of the vertebrate glycoprotein hormone family including new sequences of sturgeon (*Acipenser baeri*)  $\beta$  subunits of the two gonadotropins and the thyroid-stimulating hormone. *Biol Reprod*, 2000, 63(1): 222–228.
- [17] Avshalom H, Gad D, Doron G, Svetlana YD, Karen J, Berta LS. Cloning of FSH $\beta$ , LH $\beta$ , and glycoprotein  $\alpha$  subunits from the Russian sturgeon (*Acipenser gueldenstaedtii*),  $\beta$ -subunit mRNA expression, gonad development, and steroid levels in immature fish. *Gen Comp Endocrinol*, 2005, 140(1): 61–73.
- [18] 胡红霞, 张勇, 刘晓春, 贝锦新, 朱华, 林浩然. 史氏鲟两种促性腺激素  $\beta$  亚基 cDNA 克隆及序列进化分析. *动物学报*, 2006, 52(2): 362–375.
- [19] Ono M, Takayama Y, Rand-Weaver M, Sukata S, Yasunaga T, Noso T, Kawauchi H. cDNA cloning of somatolactin, a pituitary protein related to growth hormone and prolactin. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1990, 87(11): 4330–4334.
- [20] Amemiya Y, Sogabe Y, Nozaki M, Takahashi A, Kawauchi H. Somatolactin in the white sturgeon and African lungfish and its evolutionary significance. *Gen Comp Endocrinol*, 1999, 114(2): 181–190.
- [21] Nishii M, Movérus B, Bukovskaya OS, Takahashi A, Kawauchi H. Isolation and characterization of [Pro<sup>2</sup>] somatostatin-14 and melanotropins from Russian sturgeon, *Acipenser gueldenstaedti* Brandt. *Gen Comp Endocrinol*, 1995, 99(1): 6–12.
- [22] Kim JB, Gadsbøll V, Whittaker J, Barton BA, Conlon JM. Gastroenteropancreatic hormones (insulin, glucagon, somatostatin, and multiple forms of PYY) from the pallid sturgeon, *Scaphirhynchus albus* (Acipenseriformes). *Gen Comp Endocrinol*, 2000, 120(3): 353–363.
- [23] Trabucchi M, Tostivint H, Lihmann I, Sollars C, Vallarino M, Dores RM, Vaudry H. Polygenic expression of somatostatin in the sturgeon *Acipenser transmontanus*: molecular cloning and distribution of the mRNAs encoding two somatostatin precursors. *J Comp Neurol*, 2002, 443(4): 332–345.
- [24] Adrio F, Anadón R, Rodríguez-Moldes I. Distribution of somatostatin immunoreactive neurons and fibres in the central nervous system of a chondrosteian, the Siberian sturgeon (*Acipenser baeri*). *Brain Res*, 2008, 1209: 92–104.
- [25] Li CJ, Wei QW, Zhou L, Cao H, Zhang Y, Gui JF. Molecular and expression characterization of two somatostatin genes in the Chinese sturgeon, *Acipenser sinensis*. *Comp Biochem Physiol A*, 2009, 154(1): 127–134.
- [26] Alrubaian J, Danielson P, Fitzpatrick M, Schreck C, Dores RM. Cloning of a second proopiomelanocortin cDNA from the pituitary of the sturgeon, *Acipenser transmontanus*. *Peptides*, 1999, 20(4): 431–436.
- [27] Danielson PB, Alrubaian J, Muller M, Redding JM, Dores RM. Duplication of the POMC gene in the paddlefish (*Polyodon spathula*): analysis of  $\gamma$ -MSH, ACTH, and  $\beta$ -endorphin regions of ray-finned fish POMC. *Gen Comp Endocrinol*, 1999, 116(2): 164–177.
- [28] Pakarinen P, Kimura S, El-Gehani F, Pelliniemi LJ, Huhtaniemi I. Pituitary hormones are not required for sexual differentiation of male mice: phenotype of the T/ebp/Nkx2.1 null mutant mice. *Endocrinology*, 2002, 143(11): 4477–4482.
- [29] Rao CV, Lei ZM. Consequences of targeted inactivation of LH receptors. *Mol Cell Endocrinol*, 2002, 187(1–2): 57–67.