



卵胎生硬骨鱼许氏平鲈繁殖生物学研究进展*

齐鑫, 杨欣琳, 温海深

中国海洋大学水产学院, 山东 青岛 266003

摘要: 卵胎生作为卵生向胎生进化的中间状态, 具有子代成活率高的特性。因此, 卵胎生许氏平鲈成为我国重要的北方海水养殖对象之一。然而, 大量养殖该物种又带来了一些繁殖过程中的实际问题。比如, 网箱养殖的亲鱼出现明显的交配失败, 导致其子代出生率极低; 妊娠期亲鱼母胎器官发育障碍, 导致仔鱼胎死腹中; 早产、难产导致的亲鱼、仔鱼大量死亡等。本综述将针对上述问题, 分别探讨许氏平鲈交配发生、妊娠维持及分娩启动相关的内分泌调控机制, 以期为后续研究提供潜在思路, 最终实现水产养殖问题的解决。

关键词: 卵胎生; 许氏平鲈; 繁殖生理

中图分类号: S961 文献标志码: A 文章编号: 2097-0137(2025)01-0106-10

Research progress of reproductive biology in ovoviviparous teleost black rockfish (*Sebastes schlegelii*)

QI Xin, YANG Xinlin, WEN Haishen

College of Fisheries, Ocean University of China, Qingdao 266003, China

Abstract: Ovoviviparity, as an intermediate state in the evolution from oviparity to viviparity, is characterized by high offspring viability. However, mass culture of this species has brought some practical problems in the reproduction process. For example, in cage aquaculture, parent fish often experience significant mating failures, resulting in extremely low birth rates of their offspring. During pregnancy, the development of maternal-fetal organs of parent fish is impaired, resulting in the fetal death of larvae. Premature births and dystocia resulted in significant mortality among parent fish and larvae. This review mainly focused on the endocrine regulation mechanisms and discussed the progress related to mating, pregnancy maintenance, and parturition initiation in black rockfish (*Sebastes schlegelii*), aiming to provide potential ideas for future research and ultimately solve the problems in aquaculture.

Key words: ovoviviparity; black rockfish; reproductive physiology

繁殖是生物体生命史中至关重要的过程, 生物为适应各种环境压力, 演化出多样的繁殖以及哺育后代的策略。在脊椎动物中, 繁殖策略主要包括卵生、胎生和卵胎生3种类型, 以实现后代存活的最大化。在脊椎动物的进化史中, 胎生曾多

次独立进化, 以作为对特定环境(如水生环境、寒冷气候、沙漠)的适应性反应(Angelini et al., 1984)。卵子滞留和卵胎生被认为是向胎生进化的过渡过程; 体内受精、卵巢结构和分泌物的改变以及分泌孕酮的黄体演化, 被认为是进化为胎生

* 收稿日期: 2024-06-30 录用日期: 2024-08-14 网络首发日期: 2024-09-26

基金项目: 国家自然科学基金(32470555)

作者简介: 齐鑫(1983年生), 男; 研究方向: 鱼类繁殖生理与内分泌; E-mail: qx@ouc.edu.cn

通信作者: 温海深(1963年生), 男; 研究方向: 鱼类繁殖生理、鱼类生殖调控与品种改良;

E-mail: wenhaishen@ouc.edu.cn

全文阅读



ZR20240218

的重要生物学前提(Angelini et al., 1984)。鱼类, 作为脊椎动物中的重要组成部分, 其繁殖策略也展现出卵生、胎生和卵胎生的多样性。软骨鱼普遍存在体内受精现象, 其中部分物种会在受精后不久产出具有角质外壳的卵, 而大多数物种的受精卵则保留在输卵管内, 直至母体产出可以自由活动的仔鱼。从母体物质供给角度, 这一过程又进一步细分为无胎盘的胎生和有胎盘的胎生。无胎盘的物种依靠卵黄营养进行发育, 其母体仅提供保护和水分。在大多数情况下, 雌性的“子宫黏膜”会在受精完成时发生改变, 分化出具有褶皱的“子宫腔”, 并分泌被称为胚胎营养素或子宫乳汁的分泌物。此外, 子宫内发育的幼鱼还存在噬卵和相互蚕食以获取营养的现象(Wourms, 1977)。而在大部分硬骨鱼中, 体外受精更为常见(Patzner, 2008), 其繁殖过程主要涉及产卵、受精以及孵化三个阶段, 雌雄个体性腺同时成熟, 雌性在水中产卵, 雄性在卵上排精, 从而完成体外受精, 其受精卵在体外环境中孵化(Blackburn, 1999)。在一些体内受精物种中, 雄性通过交接器将精子输入雌性的生殖管中, 受精卵在雌性卵巢内发育成熟, 直至分娩, 少数物种则在受精后直接产出受精卵(Smith et al., 2016)。

卵胎生是一种独特的繁殖策略, 其中受精卵在母体内发育成熟, 直至产出能够独立活动的幼体。这种现象存在于鱼类、爬行类和两栖类等多个物种中(Shine et al., 1979; Halliwell et al., 2017; 温海深, 2020)。卵胎生的胚胎营养可分为两种主要类型: 卵性营养(lecithotrophy)和胎性营养(matrotrophy)。卵性营养型的胚胎主要依赖卵黄作为营养来源; 而胎性营养型则主要从母体获取营养。这两种营养模式可通过胎性营养指数(MI, matrotrophy index)来区分, 该指数定义为幼体出生时的干重与受精时卵子的干重之比(Pollux et al., 2009)。卵胎生兼具卵生与胎生的特点, 其特征表现为卵子具有相对较低的营养储备, 并且在发育过程中出现了类似胎生物种中胎盘同源结构的分化(Wourms, 1981; Wourms et al., 1988)。这些特点在为子代提供稳定营养物质的同时, 避免子代受温度、氧气和渗透压等环境波动的影响, 还降低了被捕食的风险(Blackburn, 1999)。然而, 胎生也会带来不可忽视的缺点, 如母体死亡造成的育雏损失, 母体自能量的高消耗, 繁殖力降低等(Wourms et al., 1992)。卵胎生鱼类的繁殖行为主

要分为交配、妊娠以及分娩3部分, 在卵胎生鱼类中, 雌雄个体发育不同步, 通常雄性发育成熟后, 开始与雌性发生交配行为, 将精液储存在雌性体内。在一定时间后, 卵细胞发育成熟, 精子在特定条件下激活, 成熟卵子在雌性体内完成受精、发育, 并在发育至一定时期后经雌性分娩出生(Koya et al., 2003; Mori et al., 2003)。

许氏平鲷(*Sebastes schlegelii*)隶属于鲷形目(Scorpaeniformes)、平鲷科(Sebastidae)、平鲷属(*Sebastes*), 是我国北方地区重要养殖鱼类, 营卵胎生生殖。不同于卵生鱼类, 许氏平鲷的卵胎生繁殖策略在人工繁殖过程中引发了一系列挑战, 如交配不充分导致的仔鱼产出量极低, 妊娠期类胎盘发育不良导致的胎死腹中, 分娩启动障碍导致的难产和流产等问题, 这些问题不仅影响了种群的繁衍效率, 也阻碍了保种和种质改良的工作。为了克服这些生产难题, 我们对许氏平鲷的交配、妊娠维持、分娩的生理学需求及调控机制进行了研究。这些研究不仅为理解许氏平鲷的繁殖生理提供了科学依据, 也为其养殖管理和种质改良提供了重要指导。

1 许氏平鲷交配研究

交配行为是行有性生殖动物生命周期中最重要的生物学事件之一。在配子成熟后, 雌雄个体均展现出独特的交配行为来释放并融合其配子, 最终产生后代(Balon, 1975; Barlow, 1983)。与其他脊椎动物一致, 硬骨鱼类在其配子释放过程中同样展现出一系列特定的交配行为。根据鱼类在这些行为中所展现出来的运动方式, 科学家们将这些行为命名为: 求爱、追逐、紧抱、交配、产卵、排精、射精等。除此之外, 鱼类还存在一些特殊的生殖行为, 如: 鳗鲡科鱼类的降海洄游繁殖, 鲑鳟鱼的溯河洄游繁殖, 乌鳢的筑巢行为, 雄性罗非鱼的挖沙行为等。鱼类的这些交配行为是先天的, 在其达到性成熟后, 即可在无任何经验的情况下进行。

许氏平鲷营卵胎生生殖, 在实际生产中, 苗种主要来源于网箱自然交配的3龄及以上妊娠期雌鱼, 但受限于养殖环境等因素, 养殖亲鱼的产量显著低于野生亲鱼, 使得苗种数量缺乏保障、质量参差不齐。为查明这一现象的原因, 我们选取了30尾妊娠期雌鱼, 测定生物学指标和妊娠率。结果显示, 11例(36.67%)存在受精不完全的情况,

且在受精不完全组中妊娠率最低的个体仅为 37.81%。基于对雌鱼及其腹中胚胎进行的亲权鉴定,发现不完全受精组和完全受精组均存在多父性现象,即一尾雌鱼与多尾雄鱼交配,并且完全受精组的父本数量显著高于不完全受精组($P < 0.01$)。这表明,与雄鱼交配不充分是导致雌鱼卵子未完全受精的主要原因。基于此,我们继续从嗅觉系统、神经内分泌系统及性激素系统 3 个角度,探究了许氏平鲈交配发生的调控机制,并利用研究结果,成功实现人工诱导许氏平鲈交配的发生,从而显著提高仔鱼产量。

1.1 嗅觉系统

鱼类依靠嗅觉在远距离和其他感官模式不可用的环境条件下获得宝贵的生存信息。这些信息使其能够进行交配、寻找食物、辨别同类、躲避捕食者和归巢等活动。大多数硬骨鱼都有发达、成对的外周嗅觉器官。根据鱼类和气味分子的不同,一旦气味物质被主动或被动地带入嗅室后,气味分子或配体即启动位于嗅觉上皮(OE)中嗅觉感觉神经元(OSN)的相互作用。不同的气味分子会与不同的嗅觉受体结合,这些嗅觉受体隶属于 G 蛋白偶联受体(GPCRs)中的一个超家族,其中包括多达 100 种不同类型的受体(Mombaerts, 1999)。在鱼类和其他脊椎动物中,每个神经元通常表达一种受体类型(Sato et al., 2007),然而,鱼类中的嗅觉受体所感受的气味分子不尽相同。例如,虹鳟(*Oncorhynchus mykiss*)似乎对 F-前列腺素(PGFs)不敏感,而其他鱼类则将其作为交配信息素(Laberge et al., 2003)。与虹鳟类似,我们在卵胎生鱼类孔雀鱼(*Poecilia reticulata*)和许氏平鲈中也发现了类似的现象,这两种鱼类均通过嗅觉系统感受环境中的信息素,随后启动一系列繁殖行为(Jing et al., 2023; Lyu et al., 2024a)。鱼类将外周嗅觉反应整合到嗅球中后,通过僧帽细胞将来自嗅小球的综合感觉信息传递到大脑的其他中枢网络,经过进一步处理,最终产生相应的生理和/或行为反应。在某些情况下,嗅觉可以直接与运动耦合,例如,七鳃鳗(*Lampetra japonica*)会反射性地对迁徙信息素做出反应(Dubuc et al., 2008)。嗅觉可以作为许多复杂行为的基础,包括警报和回避反应、觅食、迁徙、亲属和同种识别以及交配同步等。其中一些反应涉及生理成分,例如雄性鲑鱼接收启动信息素会导致血浆睾酮增加,从而促进精液的产生(Sorensen, 1992; Waring et al.,

1996)。在这个例子中,嗅觉介导的反应与精子发生的不同阶段相对应。嗅觉将鱼类与其生物和非生物环境联系在一起,使其得以生存,并有助于繁殖。

1.2 类固醇激素

卵生鱼类的交配行为主要受内分泌和神经内分泌系统调控,许多激素、神经肽类物质参与其中(Evans, 1984)。通常情况下,诱发交配行为的激素类物质共分 3 种。首先由“触发器”所激发,目前研究所发现的最典型的“触发器”主要为前列腺素(prostaglandin)。以金鱼(*Carassius auratus*)为研究对象的实验显示,PGF 2α 处理仅数分钟后,雌鱼即开始出现产卵行为。此外,斑马鱼(*Danio rerio*)和伯氏妊丽鱼(*Astatotilapia burtoni*)的研究同样显示前列腺素可以诱发一些卵生雌雄个体的交配行为(Juntti et al., 2016; Yabuki et al., 2016)。第二类参与调控交配行为的激素属于辅助类激素,不能直接激发交配行为,但其存在却是交配行为发生所必需的。精巢产生的雄激素就属于这类激素。在许多雄性硬骨鱼中,血清雄激素水平上升到一定程度才有可能发生交配行为,而精巢切除的雄鱼不会出现任何交配行为(Mayer et al., 1994; Munakata et al., 2002)。但对精巢切除的雄鱼补偿一定剂量的雄激素后,外源信息素或其他雌鱼释放的诱导信号便可以诱发该雄鱼的交配行为(Satou, 1987; Satou et al., 1994; Yambe et al., 2003)。第三类激素属于“增强剂”,这类激素既不诱发交配行为,也不是行为发生的必要条件,但其存在可以明显增强鱼类交配行为的效果。促性腺激素释放激素 GnRH 就是其中之一。金鱼中,仅用 PGF 2α 就可诱导交配行为的发生,但诱导的同时加入 GnRH 激动剂可以显著增强产卵行为,而加入 GnRH 拮抗剂则显著抑制产卵行为的发生(Volkoff et al., 1999)。上述这些调控因子均由内分泌器官合成,进入循环系统后直接或间接作用于靶器官——脑,进而行使其功能(Evans, 1984)。

1.3 神经内分泌因子

我们还研究了促性腺激素抑制激素(GnIH)及其受体(GnIHR)、神经分泌因子(SN)对卵胎生许氏平鲈交配行为相关基因表达的调控。研究结果表明,gnih 在下丘脑视前区小细胞体视前核(NPO)、大细胞体视前核(PM)及前室周核(NAPv)表达量最高。gnih 与脑中调控生殖行为的基因 kisspeptin1 和 cgnrh 共定位, GnIH 成熟肽通过结合

GnIHR 激活下游 CRE 信号通路。无论是脑室还是腹腔注射 GnIH 成熟肽, 均能促进性腺成熟并引发交配行为(姚一甲等, 2023)。我们从许氏平鲈中克隆了2个分泌蛋白 II (*scg2*) 的 CDS, 并通过原位杂交技术在端脑和下丘脑发现了 *scg2* mRNA 的阳性表达。实验显示, 脑室内注射合成的许氏平鲈 SN 能够显著影响脑中的 *cgnrh*、*sgnrh*、*kisspeptin1*, 垂体中的 *lh* 和 *fnsh*, 以及性腺中类固醇生成相关基因的表达水平, 且这些影响表现出性别差异(Xie et al., 2023)。

1.4 前列腺素系统

前列腺素(PGs)是一种生物活性脂类物质, 通过激活特异性 G 蛋白偶联受体来发挥功能。在硬骨鱼中, 主要发现的前列腺素包括前列腺素 E2 (PGE2), 前列腺素 D2 (PGD2) 和前列腺素 F2 α (PGF2 α)。这些前列腺素在硬骨鱼的生殖过程中起到关键作用, 包括雌性的产卵和排卵。PGF2 α 和 PGE2 不仅在进化上保留了其生殖激素的重要功能, 而且被认为是在卵生鱼类中调节交配行为同步的重要性外激素。Sorensen et al.(1988)首先描述了 PGF2 α 及其代谢产物 15-酮-PGF2 α 从排卵的雌性金鱼中释放并激活雄性金鱼的嗅觉感觉神经元(OSNs)以诱发求偶行为; 随后在斑马鱼的研究中鉴定出 PGF2 α 的嗅觉受体, 并揭示了由 PGF2 α 激活的下游信号通路。通过基因编辑技术得到的功能缺陷型 PGF2 α 受体突变斑马鱼表现出求偶行为的缺失(Yabuki et al., 2016); 在伯氏妊丽鱼中, 注射 PGF2 α 能够诱发性成熟雌性出现自然的性行为, 而功能缺陷型 PGF2 α 受体突变体则显示出求偶行为的缺失, 证明了前列腺素受体(PTGER)是性行为发生所必需的(Juntti et al., 2016)。由于卵胎生的许氏平鲈雌雄配子异步成熟, 受精依赖于自然交配, 使人工授精和种质优化受阻, 在生产上, 许氏平鲈的人工授精通常会导致受精不完全, 我们先前的研究表明, 这种不完全受精是由于缺少足够的精子储存导致的, 并且精子的数量多少与交配频率有关。因此, 系统解析前列腺素启动卵胎生鱼类交配行为的作用机理, 揭示其交配行为的调控机制极为重要。

在先前的研究中, 我们测试了不同的 PGs (PGF2 α 、PGE2 和 PGD2) 和类固醇激素(E2 和 T) 作为信息素在引发许氏平鲈一系列交配行为中的功能。结果显示, 只有 PGE2 改变了其行为模式。因此, 我们以卵胎生鱼类许氏平鲈以及其模型动物

孔雀鱼为研究对象, 针对 PGE2 在触发交配的作用方面展开研究。

在对孔雀鱼的研究中, 我们观察到水环境中添加 PGE2 可以激活其求偶行为, 表明外周嗅觉系统介导了 PGE2 的作用。通过分子生物学技术, 我们从孔雀鱼中克隆出嗅觉受体 *or52n2*, 这是一个典型的 G 蛋白偶联受体。双萤光素酶报告基因实验揭示, PGE2 激活了由 *or52n2* 介导的下游 CREB 信号通路, 显著增强了人类胚胎肾细胞系(HEK-293T)细胞中 CRE 启动子的活性。此外, 通过原位杂交技术, 我们在孔雀鱼嗅上皮纤毛受体细胞中成功定位到了 *or52n2* mRNA (Jing et al., 2023)。在许氏平鲈中的后续研究显示, 当 PGE2 剂量超过 10 nmol/L 时, 其交配行为显著增加($P < 0.05$)。荧光原位杂交揭示 PGE2 能激活脑内不同区域的特定神经元及嗅囊内的受体细胞。PGE2 与中枢神经系统(CNS)中的特定神经元结合后, 触发了与生殖相关的基因表达。脑室内注射 PGE2 显著提高了 *lhb* 水平($P < 0.05$), 同时影响了性腺中类固醇的生成, 导致雄性 T 水平升高和雌性 E2 水平升高($P < 0.05$) (Lyu et al., 2024a)。综上所述, 我们的研究表明 PGE2 是一种能够激活卵胎生鱼类交配行为的功能分子; PGE2 通过与前列腺素 E2 受体(EP2)结合, 激活外周嗅觉系统和中枢神经系统; PGE2 侧脑室(ICV)给药后激活 *lhb* 水平和类固醇生成; PGE2 通过激素和信息素两种途径激活许氏平鲈的交配行为, 导致性激素水平变化和生殖行为的激活。

2 妊娠维持

妊娠是胎生动物生命周期中极为关键的生物学事件, 是复杂且变化极为协调的生理过程。胚胎发育和胎盘分化两个独立过程的成功结合标志着妊娠的起始。其中, 胚胎发育是动态而有序的过程, 而氧分压在维持和完成胚胎发育所需的关键生物过程中起着基础性作用(Marsico et al., 2023)。哺乳动物的胚胎发育过程始终处于低氧环境中, 这一低氧信号由低氧诱导因子(HIF)介导, 影响了胎盘发育、胚胎血管形成、滋养层增殖、分化等重要发育事件(Dunwoodie, 2009)。胎盘不仅是支持胎儿生长发育的关键器官, 还具有保护、免疫、代谢、造血、屏障和内分泌等多种功能, 并负责胎儿的消化、呼吸和排泄作用(Maltepe et al., 2015)。在卵胎生鱼类中, 存在一种类似哺乳动物胎盘的结构, 称为“卵泡胎盘”。这种结构由

胚胎腹囊内血管化的心包和卵黄囊,以及胚胎周围的卵巢血管和卵泡壁组成(Du et al., 2021)。与哺乳动物不同,大多数卵胎生硬骨鱼类并未进化出子宫这一器官,其胚胎在卵巢中原位发育,即卵巢组织向功能性胎盘的转变,这一功能性转变为胚胎发育的顺利进行提供物质基础和激素来源(Xu et al., 2022)。虽然卵胎生鱼类的类胎盘具有与哺乳动物胎盘类似的功能,但其由卵巢滤泡细胞转变的调控机制仍未知,是否同样由低氧信号诱导仍有待研究。

不同于卵生生殖模式中胚胎发育完全依赖卵黄营养,许氏平鲉胚胎在亲鱼妊娠期获得的能量约为卵黄能量的1.8倍(Bochlert et al., 1986)。在这种独特的卵胎生繁殖策略下,仔鱼一旦成功娩出,成活率极高(实际生产中可达95%以上,且出生后即开口摄食)。然而,在为期1个月的妊娠期,雌性许氏平鲉需为数十万胚胎提供营养、氧气,同时排出其代谢废物,这一过程对卵泡胎盘及母源毛细血管要求极高,一旦发育不良,大量胚胎会因营养不足或缺氧等原因胎死腹中。这些问题严重影响了许氏平鲉养殖产业的健康发展。因此,针对许氏平鲉妊娠期卵巢组织向功能性胎盘转变及母源毛细血管系统新生的机制研究具有重要的生物学意义和实际应用价值。

信号素(SEMA)是一类在多种生物体中广泛存在的轴突导向信号家族(Alto et al., 2017),在胎盘和肿瘤血管发生中发挥重要调控作用(Neufeld et al., 2012)。为探究许氏平鲉受精后毛细血管形成的潜在机制,我们选取了3个不同发育阶段(成熟卵母细胞期、囊胚期和肌节期)的卵巢样品,进行了转录组测序。我们在全基因组水平上进行了信号素蛋白家族的鉴定以及序列结构、系统进化关系、进化特征和表达模式的系统分析。比较转录组分析显示,妊娠各阶段的表达谱主要富集在细胞增殖和迁移相关基因上,这些都是血管生成的关键过程(Zheng et al., 2023)。

核孕酮受体(nPR)是核激素受体超家族的成员之一,通过与孕酮(P4)结合后进入细胞核,与DNA结合启动下游功能,主要在生殖相关组织中调控基因表达,影响生殖过程(Li et al., 2003; Mulac-Jericevic et al., 2004)。nPR在脊椎动物的性腺发育、配子发生和排卵中起重要作用,在哺乳动物的妊娠维持和分娩中也起重要作用,但在卵胎生硬骨鱼中的生物学功能尚不清楚,于是我

们以许氏平鲉为模型,对其功能进行探究。实时荧光定量PCR分析揭示,npr主要在垂体中表达,其次是卵巢、精巢和大脑,而在脾脏、头肾、肠和鳃中的表达极低或未检测到。性腺发育过程中,卵巢中的npr水平保持稳定,而在精巢组织中,npr的表达随发育阶段而变化,成熟期表达水平最高。npr在受精和围产期的表达模式表明,它可能在妊娠和分娩调节中发挥重要作用。原位杂交显示,围产期的卵泡细胞层中有npr mRNA的表达。体外实验结果表明,当原代培养的卵黄发生期(IV期)的卵泡细胞暴露于hCG时,npr水平显著下调。通过对围产期许氏平鲉卵巢细胞的原代培养和体外处理,我们发现17、20 β -P作用后,与前列腺素合成相关的基因(*pla2g4a*、*cox2*)和基质金属蛋白酶基因(*mmp2*、*mmp9*)表达上调。而17、20 β -P处理可下调npr的表达。综上所述,这些数据表明,nPR在许氏平鲉受精,妊娠维持和分娩中起着重要的作用(Guo et al., 2024)。

3 分 娩

妊娠、分娩是行有性生殖动物生命周期中最重要的生物学事件之一。妊娠是胚胎和胎儿在母体内生长发育的过程,成熟卵子受精是妊娠的开始,胎儿及其附属物自母体排出是妊娠的终止。而分娩特指胎儿脱离母体成为独立个体的过程。虽然导致非自然分娩的诱因仍未研究清楚,但越来越多的证据显示哺乳动物异常分娩的最主要诱因为发生在母胎单元中的炎症反应(Romero et al., 2007; Rubens et al., 2014)。处于正常妊娠期的哺乳动物,其免疫系统必须同时平衡对半同种异源胎儿的排异,以及对先天性和适应性免疫机制的激活,从而在维持胎儿正常发育的情况下,保护其免受微生物感染的威胁(Aagaard-Tillery et al., 2006; Adar et al., 2015)。此时母体中同时存在全身性或局部性的免疫机制,即循环血液中免疫效应器和效应因子的全身性参与,以及母胎单位各组成成分的局部性参与(Aghaeepour et al., 2017; Le Bouteiller et al., 2017)。母体免疫系统的这一平衡机制通常是在抗炎因子和促炎因子两类细胞因子的共同作用下实现的(Racicot et al., 2014)。细胞因子作为细胞间信号传导的局部介质具有关键作用。在临产时的羊水、子宫组织、胎膜及母体血清中,促炎细胞因子水平均显著升高,但几乎没有检测到任何抗炎细胞因子(Hadley et al.,

2018), 而这些样品中并未发现任何感染的迹象, 证明这些促炎因子在分娩的启动中还存在至关重要的功能。另一方面, 哺乳动物妊娠向分娩的转变伴随着子宫内膜及羊膜由静止状态向收缩状态的转化, 这一转化的原因之一就是抗炎途径转变为促炎途径(Conde-Agudelo et al., 2014)。

3.1 免疫调控

母体对胎儿的免疫耐受对于胎盘哺乳动物的成功怀孕至关重要, 因为对于母体而言, 胚胎属于异源组织(Alijotas-Reig et al., 2014; Fu et al., 2013)。相反, 免疫反应或炎症上调是分娩驱动的关键因素(Stephen et al., 2015)。细胞因子是一类相对分子质量较小的分泌蛋白(约10 000~20 000), 几乎每个细胞都能产生, 在免疫、发育、代谢、衰老和癌症中起作用(Dinarelli, 2007; Kany et al., 2019)。在妊娠和分娩过程中, 细胞因子在免疫耐受和免疫上调之间的平衡中发挥着重要作用(Bonney, 2017; Stephen et al., 2015)。人类临近分娩期时, 羊水和子宫组织中促炎细胞因子(如IL-1、IL-6、IL-17A、IL-10、TNF- α)水平显著升高(Dubicke et al., 2010)。促炎细胞因子通过诱导前列腺素合成和释放基质金属蛋白酶(MMPs)促进胎膜破裂和分娩(Vannuccini et al., 2016)。IL6敲除小鼠出现分娩延迟, 分娩晚于野生型小鼠(Robertson et al., 2010)。灰短尾负鼠(*Monodelphis domestica*)属于有袋类哺乳动物, 尽管有袋类动物胎盘侵入母体子宫组织程度较低, 不像真兽类胎盘具有高度侵入性, 但在临近分娩时, 母胎界面促炎/抑炎相关细胞因子基因(如*illa*、*il1b*、*il6*、*il8*、*il10*、*il17a*、*tnfa*)显著表达上调(Hansen et al., 2017)。

细胞因子不仅对哺乳类的妊娠过程至关重要, 在非哺乳类胎生动物中, 细胞因子同样对妊娠过程具有潜在的调节作用(Paulesu et al., 2005; Paulesu, 1997)。胎生爬行类眼斑石龙子(*Chalcides ocellatus*)妊娠期间子宫与代谢、细胞增殖和死亡、细胞运输相关的基因上调, 先天免疫相关的功能下调(Brandley et al., 2012)。胎生的铜蜥(*Chalcides chalcides*)子宫上皮有IL-1 β 及其受体IL-1R1的阳性信号(Romagnoli et al., 2003)。美星鲨(*Mustelus canis*)是一种胎生软骨鱼类, 具有子宫、卵黄囊胎盘和脐带的生理构造, 属于和哺乳类胎盘类似的趋同进化, 在妊娠时的母胎界面具有IL-1 α 、IL-1 β 及IL-1R的阳性信号, 信号来自于母胎界面的上皮细胞和浸润的白细胞(Cateni et

al., 2003)。以上证据表明, 在非哺乳类胎生脊椎动物中, 免疫相关的细胞因子可能在其妊娠期、分娩期发挥调控作用。

对许氏平鲈围产期(分娩前、分娩过程中、分娩后24 h)卵巢组织进行转录组数据分析, 发现差异基因富集到细胞连接、细胞凋亡、炎症反应及上皮细胞间质化相关通路。随后通过mRNA、蛋白水平检测、共定位分析等研究, 证实卵胎生许氏平鲈围产期卵巢组织中发生的生物学事件与哺乳动物分娩机制类似(Lyu et al., 2024b)。于是, 我们选取抗炎性细胞因子IL-22和促炎性细胞因子IL-1 β , 对其在许氏平鲈分娩中的作用展开研究, 结果表明IL-22通过上调PG的合成, 增加趋化因子、促炎因子和PG合成酶的水平, 在许氏平鲈的分娩过程中发挥重要作用(Yan et al., 2022a); IL-1 β 可能通过改变围产期许氏平鲈卵巢由静止状态变为炎症激活状态, 促进PG合成和ECM重塑, 从而导致胎膜破裂, 最终导致分娩(Yan et al., 2023)。除此之外, 我们的研究还发现, 糖皮质激素受体(GRs)在许氏平鲈分娩过程中可能通过抑制促炎因子的功能而发挥抗炎作用(Wang et al., 2022)。

3.2 激素调控

分娩的传统观点之一是“孕酮撤退”理论, 该理论认为孕酮水平的下降和随后的雌二醇水平升高导致分娩的开始(Zakar et al., 2007)。孕酮是维持妊娠期子宫内环境的主要因素。在哺乳动物中, 随着分娩的进行, 外周孕酮水平显著降低(Brown et al., 2004)。分娩的另一个重要方面是下丘脑-垂体-肾上腺轴(HPA轴), 该轴在妊娠晚期被激活, 胎儿的HPA轴与母亲的HPA轴协同反应(Ochedalski et al., 2004)。我们先前的研究发现, PGF 2α 引发的孔雀鱼分娩过程受到神经肽Arg-加压素的促进(Lyu et al., 2021)。在硬骨鱼类中, 大多数研究集中在卵生物种排卵过程中大脑中的神经肽或类固醇激素, 导致对卵胎生物种的认识不足。因此, 我们以许氏平鲈为研究模型, 进行脑信号调控卵胎生硬骨鱼类分娩的潜在机制的研究, 对其分娩前后3个不同时间点的大脑进行转录组测序。初步的分析报告阐明, 差异基因富集在细胞因子-细胞因子受体互作、细胞外基质-受体互作、细胞周期、免疫相关过程等方面, 为理解许氏平鲈大脑组织中基因表达的动态变化提供了宝贵的数据, 并揭示了与生殖阶段相关的关键生物学过程(Lyu et al., 2022b)。

作为生殖的最后一步,胎生脊椎动物的分娩和卵生硬骨鱼类的排卵似乎有着相似的机制,都是前列腺素作为启动整个过程的触发器(Crisuolo-Urbinati et al., 2012; Fujimori et al., 2011; Sorensen et al., 2018; Vannuccini et al., 2016)。我们之前的研究已经确定了前列腺素内过氧化物H合成酶 1/2(PGHS-1/2)在许氏平鲷分娩过程中的显著表达(Lyu et al., 2022a),但是PGs在许氏平鲷分娩中的具体作用和机制尚不清楚,所以我们对此开展了研究。结果显示,PGE2是许氏平鲷分娩过程中的主要激素,能有效诱导许氏平鲷围产期的分娩行为,并且能够诱导未受精的许氏平鲷排卵,揭示了PGE2在许氏平鲷生殖生物学中的重要作用。PGE2在激活许氏平鲷分娩和排卵这两个过程中的功能与胎生或卵生保守的途径相对不同,这为卵生脊椎动物的进化地位提供了新的证据(Lyu et al., 2024b)。

除前列腺素外,我们还探索了雌性体内最重要的类固醇激素雌激素(E2)和硬骨鱼体内与哺乳动物催产素(OT)同型的异催产素(IT)的受体之间的转录调控关系,结果表明卵胎生硬骨鱼类的分娩过程可能是通过雌激素受体(ESR)对异催产素受体(*itr*)表达的调控而启动的(Li et al., 2024)。在与性腺发育和生殖调控相关的核雄激素受体(nARs)的研究中,我们克隆了两个核雄激素受体基因(*ara*和*arb*)

并对它们在特定组织、性腺发育不同阶段以及分娩过程中的表达模式进行了表征,结果表明AR不仅在卵胎生硬骨鱼的性腺发育中起重要作用,而且在交配行为和分娩中也起重要作用(Yan et al., 2022a)。

4 结 语

上述对许氏平鲷交配、妊娠维持以及分娩的研究不仅增进了我们对这一卵胎生鱼类繁殖生理的理解,还为解决其繁殖生理和生态适应性的重要生物学问题提供了新的视角。这些发现为许氏平鲷的人工繁殖技术提供了科学依据,有助于优化其育种和种质改良策略,促进许氏平鲷产业的持续健康发展。

尽管目前对卵胎生硬骨鱼许氏平鲷的研究已取得了一定进展,今后仍需在以下几个方面开展研究:首先,深入探讨许氏平鲷妊娠维持的调控机制,改善人工繁殖许氏平鲷中出现的分娩启动障碍、难产和流产等问题。其次,在种质改良方面,利用现代生物技术手段,如基因编辑、分子标记辅助选择等,加速许氏平鲷的育种进程,培育出更具优良性状的品种。最后,还需重视许氏平鲷的遗传多样性研究,利用基因组学和分子生物学手段,揭示其遗传结构和多样性,制定科学的种质资源保护和利用策略,有效避免近亲繁殖带来的不良影响。

参考文献:

- 温海深, 2020. 卵胎生硬骨鱼类进化机制及繁殖生理特征研究[J]. 大连海洋大学学报, 35(4): 469-480.
- 姚一甲, 温海深, 吕里康, 等, 2023. GnIH/GnIHR调控卵胎生许氏平鲷交配行为相关基因表达的研究[J]. 水生生物学报, 47(10): 1561-1575.
- AAGAARD-TILLERY K M, SILVER R, DALTON J, 2006. Immunology of normal pregnancy [J]. Semin Fetal Neonatal Med, 11(5): 279-295.
- ADAR T, GRISARU-GRANOVSKY S, YA'ACOV ABEN, et al, 2015. Pregnancy and the immune system: General overview and the gastroenterological perspective [J]. Dig Dis Sci, 60(9): 2581-2589.
- AGHAEPOUR N, GANIO E A, MCILWAIN D, et al, 2017. An immune clock of human pregnancy [J]. Sci Immunol, 2(15): eaan2946.
- ALIJOTAS-REIG J, LLURBA E, GRIS J M, 2014. Potentiating maternal immune tolerance in pregnancy: A new challenging role for regulatory T cells [J]. Placenta, 35(4): 241-248.
- ALTO L T, TERMAN J R, 2017. Semaphorins and their signaling mechanisms [J]. Methods Mol Biol, 1493: 1-25.
- ANGELINI F, GHIARA G, 1984. Reproductive modes and strategies in vertebrate evolution [J]. Bolletino Di Zool, 51(1/2): 121-203.
- BALON E K, 1975. Reproductive guilds of fishes: A proposal and definition [J]. J Fish Res Bd Can, 32(6): 821-864.
- BARLOW G W, 1983. Fishes: An introduction to ichthyology (Peter B): Moyle [J]. Q Rev Biol, 58(2): 273.
- BLACKBURN D G, 1999. Viviparity and oviparity: Evolution and reproductive strategies [M]. London: Academic Press.
- BOEHLERT G W, KUSAKARI M, SHIMIZU M, et al, 1986. Energetics during embryonic development in kurosoi, *Sebastes schlegeli* Hilgendorf [J]. J Exp Mar Biol Ecol, 101(3): 239-256.
- BONNEY E A, 2017. Alternative theories: Pregnancy and

- immune tolerance[J]. *J Reprod Immunol*, 123: 65–71.
- BRANDLEY M C, YOUNG R L, WARREN D L, et al, 2012. Uterine gene expression in the live-bearing lizard, *Chalcides ocellatus*, reveals convergence of squamate reptile and mammalian pregnancy mechanisms [J]. *Genome Biol Evol*, 4(3): 394–411.
- BROWN A G, LEITE R S, STRAUSS J F III, 2004. Mechanisms underlying “functional” progesterone withdrawal at parturition[J]. *Ann N Y Acad Sci*, 1034(1): 36–49.
- CATENI C, PAULESU L, BIGLIARDI E, et al, 2003. The interleukin 1 (IL-1) system in the uteroplacental complex of a cartilaginous fish, the smoothhound shark, *Mustelus canis*[J]. *Reprod Biol Endocrinol*, 1: 25.
- CONDE-AGUDELO A, ROMERO R, 2014. Prediction of preterm birth in twin gestations using biophysical and biochemical tests [J]. *Am J Obstet Gynecol*, 211 (6) : 583–595.
- CRISCUOLO-URBINATI E, KURADOMI R Y, URBINATI E C, et al, 2012. The administration of exogenous prostaglandin may improve ovulation in pacu (*Piaractus mesopotamicus*)[J]. *Theriogenology*, 78(9): 2087–2094.
- DINARELLO C A, 2007. Historical insights into cytokines [J]. *Eur J Immunol*, 37(Suppl 1): S34–S45.
- DU T, XIAO Y, ZHAO H, et al, 2021. Multiple fetal nutritional patterns before parturition in viviparous fish *Sebastes schlegelii* (Hilgendorf, 1880) [J]. *Front Mar Sci*, 7: 571946.
- DUBICKE A, FRANSSON E, CENTINI G, et al, 2010. Pro-inflammatory and anti-inflammatory cytokines in human preterm and term cervical ripening [J]. *J Reprod Immunol*, 84(2): 176–185.
- DUBUC R, BROCARD F, ANTRI M, et al, 2008. Initiation of locomotion in lampreys [J]. *Brain Res Rev*, 57(1): 172–182.
- DUNWOODIE S L, 2009. The role of hypoxia in development of the Mammalian embryo [J]. *Dev Cell*, 17(6): 755–773.
- EVANS D H, 1984. The roles of gill permeability and transport mechanisms in euryhalinity [M]//*Fish Physiology*. Amsterdam: Elsevier: 239–283.
- FU B, LI X, SUN R, et al, 2013. Natural killer cells promote immune tolerance by regulating inflammatory TH17 cells at the human maternal–fetal interface [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 110(3): E231–E240.
- FUJIMORI C, OGIWARA K, HAGIWARA A, et al, 2011. Expression of cyclooxygenase-2 and prostaglandin receptor EP4b mRNA in the ovary of the medaka fish, *Oryzias latipes*: Possible involvement in ovulation [J]. *Mol Cell Endocrinol*, 332(1/2): 67–77.
- GUO Q, LYU L, WEN H, et al, 2024. Black rockfish (*Sebastes schlegelii*) nuclear progesterone receptor: Cloning, tissue distribution and potential role in ovoviviparity teleost pregnancy and parturition [J]. *Aquac Rep*, 36: 102068.
- HADLEY E E, RICHARDSON L S, TORLONI M R, et al, 2018. Gestational tissue inflammatory biomarkers at term labor: Asystematic review of literature [J]. *American J Rep Immunol*, 79(2): e12776.
- HALLIWELL B, ULLER T, HOLLAND B R, et al, 2017. Live bearing promotes the evolution of sociality in reptiles [J]. *Nat Commun*, 8(1): 2030.
- HANSEN V L, FABER L S, SALEHPOOR A A, et al, 2017. A pronounced uterine pro-inflammatory response at parturition is an ancient feature in mammals [J]. *Proc Biol Sci*, 284(1865): 20171694.
- JING X, LYU L, GONG Y, et al, 2023. Olfactory receptor OR52N2 for PGE₂ in mediation of guppy courtship behaviors [J]. *Int J Biol Macromol*, 241: 124518.
- JUNTTI S A, HILLIARD A T, KENT K R, et al, 2016. A neural basis for control of cichlid female reproductive behavior by prostaglandin F2 α [J]. *Curr Biol*, 26 (7) : 943–949.
- KANY S, VOLLRATH J T, RELJA B, 2019. Cytokines in inflammatory disease [J]. *Int J Mol Sci*, 20(23): E6008.
- KOYA Y, FUJITA A, NIKI F, et al, 2003. Sex differentiation and pubertal development of gonads in the viviparous mosquitofish, *Gambusia affinis* [J]. *Zoolog Sci*, 20(10): 1231–1242.
- LABERGE F, HARA T J, 2003. Behavioural and electrophysiological responses to F-prostaglandins, putative spawning pheromones, in three salmonid fishes [J]. *J Fish Biol*, 62(1): 206–221.
- Le BOUTEILLER P, BENSUSSAN A, 2017. Up-and-down immunity of pregnancy in humans [J]. *F1000Research*, 6: 1216.
- LI J, LYU L, WEN H, et al, 2024. Estrogen regulates the transcription of guppy isotocin receptors [J]. *Comp Biochem Physiol B Biochem Mol Biol*, 269: 110895.
- LI X, O’MALLEY B W, 2003. Unfolding the action of progesterone receptors [J]. *J Biol Chem*, 278(41): 39261–39264.
- LYU L K, LI J S, WANG X J, et al, 2021. Arg-vasotocin directly activates isotocin receptors and induces COX2 expression in ovoviviparous guppies [J]. *Front Endocri-*

- nol, 12: 617580.
- LYU L, WANG R, WEN H, et al, 2022a. Cyclooxygenases of ovoviparous black rockfish (*Sebastes schlegelii*): Cloning, tissue distribution and potential role in mating and parturition [J]. *Comp Biochem Physiol B Biochem Mol Biol*, 257: 110677.
- LYU L, WEN H, LI Y, et al, 2022b. Brain transcriptomic dataset during parturition in ovoviparous *Sebastes schlegelii* [J]. *Front Genet*, 13: 840067.
- LYU L, WEN H, LI Y, et al, 2024a. PGE2 functions in ovoviparous teleost black rockfish (*Sebastes schlegelii*): Evolutionary status between parturition and ovulation [J]. *Biol Reprod*, 110(1): 140–153.
- LYU L, YAO Y, XIE S, et al, 2024b. Mating behaviors in ovoviparous black rockfish (*Sebastes schlegelii*): Molecular function of prostaglandin E2 as both a hormone and pheromone [J]. *Mar Life Sci Technol*, 6(1): 15–30.
- MALTEPE E, FISHER S J, 2015. Placenta: The forgotten organ [J]. *Annu Rev Cell Dev Biol*, 31: 523–552.
- MARSICO T V, SILVA M V, VALENTE R S, et al, 2023. Unraveling the consequences of oxygen imbalance on early embryo development: Exploring mitigation strategies [J]. *Animals*, 13(13): 2171.
- MAYER I, LILEY N R, BORG B, 1994. Stimulation of spawning behavior in castrated rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) by 17 α , 20 β -dihydroxy-4-pregnen-3-one, but not by 11-ketoandrostenedione [J]. *Horm Behav*, 28(2): 181–190.
- MOMBAERTS P, 1999. Molecular biology of odorant receptors in vertebrates [J]. *Annu Rev Neurosci*, 22: 487–509.
- MORI H, NAKAGAWA M, SOYANO K, et al, 2003. Annual reproductive cycle of black rockfish *Sebastes schlegelii* in captivity [J]. *Fisheries Sci*, 69(5): 910–923.
- MULAC-JERICEVIC B, CONNEELY O M, 2004. Reproductive tissue selective actions of progesterone receptors [J]. *Reproduction*, 128(2): 139–146.
- MUNAKATA A, AMANO M, IKUTA K, et al, 2002. Sex steroids control migration of Masu salmon [J]. *Fish Sci*, 68(sup1): 49–52.
- NEUFELD G, SABAG A D, RABINOVICZ N, et al, 2012. Semaphorins in angiogenesis and tumor progression [J]. *Cold Spring Harb Perspect Med*, 2(1): a006718.
- OCHEDALSKI T, LACHOWICZ A, 2004. Maternal and fetal hypothalamo-pituitary-adrenal axis: Different response depends upon the mode of parturition [J]. *Neuro Endocrinol Lett*, 25(4): 278–282.
- PATZNER R A, 2008. Reproductive strategies of fish [M]// *Fish Reproduction*. CRC Press: 325–364.
- PAULESU L, 1997. Cytokines in mammalian reproduction and speculation about their possible involvement in nonmammalian viviparity [J]. *Microsc Res Tech*, 38(1/2): 188–194.
- PAULESU L, ROMAGNOLI R, BIGLIARDI E, 2005. Materno-fetal immunotolerance: Is Interleukin-1 a fundamental mediator in placental viviparity? [J]. *Dev Comp Immunol*, 29(5): 409–415.
- POLLUX B J A, PIRES M N, BANET A I, et al, 2009. Evolution of placentas in the fish family Poeciliidae: An empirical study of macroevolution [J]. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 40: 271–289.
- RACICOT K, KWON J Y, ALDO P, et al, 2014. Understanding the complexity of the immune system during pregnancy [J]. *Am J Reprod Immunol*, 72(2): 107–116.
- ROBERTSON S A, CHRISTIAENS I, DORIAN C L, et al, 2010. Interleukin-6 is an essential determinant of on-time parturition in the mouse [J]. *Endocrinology*, 151(8): 3996–4006.
- ROMAGNOLI R, CATENI C, GUARINO F M, et al, 2003. Potential role of interleukin-1 at the peri-ovulation stage in a species of placental viviparous reptile, the three-toed skink, *Chalcides chalcides* (Squamata: Scincidae) [J]. *Reprod Biol Endocrinol*, 1: 60.
- ROMERO R, ESPINOZA J, GONÇALVES L F, et al, 2007. The role of inflammation and infection in preterm birth [J]. *Semin Reprod Med*, 25(1): 21–39.
- RUBENS C E, SADOVSKY Y, MUGLIA L, et al, 2014. Prevention of preterm birth: Harnessing science to address the global epidemic [J]. *Sci Transl Med*, 6(262): 262sr5.
- SATO Y, MIYASAKA N, YOSHIHARA Y, 2007. Hierarchical regulation of odorant receptor gene choice and subsequent axonal projection of olfactory sensory neurons in zebrafish [J]. *J Neurosci*, 27(7): 1606–1615.
- SATOU M, TAKEUCHI H A, TAKEI K, et al, 1994. Characterization of vibrational and visual signals which elicit spawning behavior in the male himé salmon (landlocked red salmon, *Oncorhynchus nerka*) [J]. *J Comp Physiol A*, 174(5): 527–537.
- SATOU M, 1987. A neuroethological study of reproductive behavior in the salmon [C]// *Proc 3rd Int Symp Reprod Physiol Fish*: 154–159.
- SHINE R, BULL J J, 1979. The evolution of live-bearing in lizards and snakes [J]. *Am Nat*, 113(6): 905–923.

- SMITH C, WOOTTON R J, 2016. The remarkable reproductive diversity of teleost fishes [J]. *Fish*, 17(4): 1208–1215.
- SORENSEN P W, 1992. Hormones, pheromones and chemoreception [M]//HARA T J, ed. *Fish chemoreception*. Dordrecht, Netherlands: Springer: 199–228.
- SORENSEN P W, APPELT C, STACEY N E, et al, 2018. High levels of circulating prostaglandin $F_{2\alpha}$ associated with ovulation stimulate female sexual receptivity and spawning behavior in the goldfish (*Carassius auratus*) [J]. *Gen Comp Endocrinol*, 267: 128–136.
- SORENSEN P W, HARA T J, STACEY N E, et al, 1988. F prostaglandins function as potent olfactory stimulants that comprise the postovulatory female sex pheromone in goldfish [J]. *Biol Reprod*, 39(5): 1039–1050.
- STEPHEN G L, LUI S, HAMILTON S A, et al, 2015. Transcriptomic profiling of human choriodecidua during term labor: Inflammation as a key driver of labor [J]. *Am J Reprod Immunol*, 73(1): 36–55.
- VANNUCCINI S, BOCCHI C, SEVERI F M, et al, 2016. Endocrinology of human parturition [J]. *Ann Endocrinol*, 77(2): 105–113.
- VOLKOFF H, PETER R E, 1999. Actions of two forms of gonadotropin releasing hormone and a GnRH antagonist on spawning behavior of the goldfish *Carassius auratus* [J]. *Gen Comp Endocrinol*, 116(3): 347–355.
- WANG X, MENG W, QI X, et al, 2022. Molecular characterization and expression patterns of glucocorticoid receptors in the viviparous black rockfish *Sebastes schlegelii* [J]. *Gen Comp Endocrinol*, 316: 113947.
- WARING C P, MOORE A, SCOTT A P, 1996. Milt and endocrine responses of mature male Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) parr to water-borne testosterone, 17β -dihydroxy-4-pregnen-3-one 20-sulfate, and the urines from adult female and male salmon [J]. *Gen Comp Endocrinol*, 103(2): 142–149.
- WOURMS J P, 1977. Reproduction and development in chondrichthyan fishes [J]. *Integr Comp Biol*, 17(2): 379–410.
- WOURMS J P, 1981. Viviparity: The maternal-fetal relationship in fishes [J]. *Integr Comp Biol*, 21(2): 473–515.
- WOURMS J P, GROVE B D, LOMBARDI J, 1988. The maternal-embryonic relationship in viviparous fishes [M]//*Fish physiology*. Amsterdam: Elsevier: 1–134.
- WOURMS J P, LOMBARDI J, 1992. Reflections on the evolution of piscine viviparity [J]. *Integr Comp Biol*, 32(2): 276–293.
- XIE S, YAO Y, WEN H, et al, 2023. Function of secretoneurin in regulating the expression of reproduction-related genes in ovoviparous black rockfish (*Sebastes schlegelii*) [J]. *Comp Biochem Physiol B Biochem Mol Biol*, 266: 110852.
- XU X, WANG X, LIU Q, et al, 2022. New insights on folliculogenesis and follicular placentation in marine viviparous fish black rockfish (*Sebastes schlegelii*) [J]. *Gene*, 827: 146444.
- YABUKI Y, KOIDE T, MIYASAKA N, et al, 2016. Olfactory receptor for prostaglandin $F_{2\alpha}$ mediates male fish courtship behavior [J]. *Nat Neurosci*, 19(7): 897–904.
- YAMBE H, MUNAKATA A, KITAMURA S, et al, 2003. Methyltestosterone induces male sensitivity to both primer and releaser pheromones in the urine of ovulated female Masu salmon [J]. *Fish Physiol Biochem*, 28(1): 279–280.
- YAN S, CHEN J, LYU L, et al, 2022a. Molecular characterization and expression patterns of nuclear androgen receptors in the ovoviparous black rockfish *Sebastes schlegelii* [J]. *Aquac Fish*, 7(5): 454–461.
- YAN S, LYU L, WANG X, et al, 2022b. The anti-inflammatory cytokine IL-22 exhibited a proinflammatory effect in the ovary aiding with the parturition of ovoviparous black rockfish (*Sebastes schlegelii*) [J]. *Front Mar Sci*, 9: 1041681.
- YAN S, LYU L, WANG X, et al, 2023. Pro-inflammatory cytokine IL1 β participates in promoting parturition related pathways in the ovoviparous teleost black rockfish (*Sebastes schlegelii*) [J]. *Biol Reprod*, 109(5): 693–704.
- ZAKAR T, HERTELENDY F, 2007. Progesterone withdrawal: Key to parturition [J]. *Am J Obstet Gynecol*, 196(4): 289–296.
- ZHENG B, LYU L, WANG X, et al, 2023. Comparative transcriptomic analysis and genome-wide characterization of the semaphorin family reveal the potential mechanism of angiogenesis around embryo in ovoviparous black rockfish (*Sebastes schlegelii*) [J]. *Gen Comp Endocrinol*, 338: 114275.

(责任编辑 张冰)