

甲状腺激素在鱼类繁殖中的作用

Functions of thyroid hormone in fish reproduction

于道德¹, 宁璇璇², 任贵如³, 刘洪军¹

(1. 山东省海水养殖研究所, 山东 青岛 266071; 2. 国家海洋局 烟台海洋环境监测中心站, 山东 烟台 264006; 3. 滨州市海洋与渔业局, 山东 滨州 256600)

中图分类号: S961

文献标识码: A

文章编号: 1000-3096(2010)07-0106-05

甲状腺激素(Thyroid hormone, TH), 包括三碘甲状腺原氨酸(T_3)和四碘甲状腺原氨酸(T_4), 存在于所有的脊椎动物中。研究表明, TH 对哺乳类和两栖类的早期发育和变态过程发挥着至关重要的作用, 而在鱼类(尤其是鲚类)的变态过程中, TH 的调控作用更加明显^[1, 2]。近期研究发现, TH 在鱼类发育的各阶段都起着重要的调节作用, 其中对鱼类繁殖过程的调控作用尤为显著^[3]。作者旨在阐述鱼类甲状腺的结构特征, 及 TH 在鱼类繁殖过程中的作用。

1 鱼类甲状腺及其发生过程

从进化角度看, 甲状腺起源于脊索动物中最低等的类群——尾索动物亚门(Urochordata), 如海鞘咽部腹侧的内柱能够聚集碘元素, 被看作是脊椎动物甲状腺的同源器官; 而真正意义上甲状腺的出现始于鱼类。与高等脊椎动物相比, 鱼类的甲状腺并不构成单独的腺体, 而是由一些分散的甲状腺滤泡组成。在解剖学上, 这些甲状腺滤泡主要集中在下颌部第一至第三对鳃弓的入鳃动脉和腹大动脉交叉处。与哺乳动物类似, 鱼类甲状腺滤泡也是由单层上皮细胞围绕而成, 其内充满胶质, T_4 主要在此合成。甲状腺滤泡及上皮细胞形态结构的变化通常预示着甲状腺的不同生理状态: 如甲状腺在激素分泌活跃时, 上皮细胞高度增加, 呈现立方形, 滤泡增生, 外形不规则以及滤泡内胶质密度降低和空泡化等; 而在静息状态时, 上皮细胞变为扁平上皮, 滤泡形态变规则, 内含胶质密度高, 且无空泡现象^[4-6]。

基于组织学和组织化学的研究手段, 以检测到嗜酸性的甲状腺滤泡(含甲状腺球蛋白)为标准, 可将鱼类甲状腺的发生过程分为两类: 一类是胚胎发育周期长, 产浮性卵和(或)卵胎生的种类, 其甲状腺

的分化出现在鱼胚孵化前。如大麻哈鱼(*Oncorhynchus keta*)、黑腹无鳔鲉(*Helicolenus dactylopterus*)及太平洋鲱(*Clupea pallasii*)等, 其甲状腺原基出现在胚孔关闭之时, 在孵化前业已形成最初的甲状腺滤泡^[7]。另一类是甲状腺滤泡出现较晚的类群, 其甲状腺的分化发生于卵黄完全吸收前, 主要是产浮性卵的种类, 如尼罗罗非鱼(*Tilapia nilotica*)^[8]、大部分鲚类^[7, 9, 10]、蓝鳍金枪鱼(*Thunnus orientalis*)^[11]等。

无论是哪种类型, 甲状腺的发生均与仔鱼的发育情况和营养的转换过程密切相关。一般来说, 产沉性卵及卵胎生的种类, 其仔鱼在孵化时, 已具备游泳和主动摄食的能力, 且大部分器官发育较完善, 所以需要甲状腺等内分泌腺体的协同成熟作用; 而产浮性卵的种类, 甲状腺的分化发生于卵黄完全吸收前, 此时也正是内源营养向外源营养转化的关键时期。

2 鱼类甲状腺激素的合成、代谢及作用机制

鱼类不仅能够通过鳃部从水环境中吸收碘, 也可从食物中获取碘离子。吸收的碘离子与血液中的前清蛋白(pre-albumin)结合并运输, 可减少因为肾脏、鳃、皮肤或肠道表面的渗透损失, 从而维持血液中较高的碘离子浓度。含有高浓度碘离子的血液在

收稿日期: 2009-05-08; 修回日期: 2009-08-09

基金项目: 海洋公益性行业科研专项经费项目(200805069)

作者简介: 于道德(1978-), 男, 山东青岛人, 博士, 主要从事海洋生物学研究, 电话: 0532-82655167, E-mail:wensente@163.com; 刘洪军, 通信作者, 研究员, 理学博士, E-mail: Hongjunl@126.com

流经鳃部时,经甲状腺滤泡富集碘离子,由过氧化酶催化氧化成活性碘,并与甲状腺球蛋白(TG)上的酪氨酸残基作用形成甲状腺激素 T_4 。 T_4 进入血液后,大部分与血液内的运载蛋白相结合进入到其他组织中,而少量游离的 T_4 直接进入组织内。脊椎动物 TH 的运载蛋白主要包括清蛋白(albumin)、转甲状腺素蛋白(transthyretin, TTR)和甲状腺激素结合球蛋白(thyroxine-binding globulin, TBG)^[12]。而在鱼类中,血浆脂蛋白(lipoprotein)据报道也参与了 TH 的运载^[13]。

由于 T_4 自身的生物活性较低,在进入肝脏等外周组织后,通过脱碘酶的外脱碘作用,形成活性较强的 T_3 ^[14,15]。 T_3 与核内受体结合,形成的复合物作为基因表达的转录因子,调控特定基因的表达,从而影响着机体生长、发育和繁殖等过程,这种通过结合核受体来发挥作用的机制称为基因组途径(genomic pathway)。此外,TH 还可以通过细胞信号转导系统,直接与细胞表面的受体结合而发挥生物学功能,这种方式称为非基因组途径(non-genomic pathway)作用方式^[16]。与其他脊椎动物类似,鱼类 TH 的失活也主要是通过脱碘酶的脱碘作用,失活的靶器官组织包括肝、肾、脑和肌肉组织^[17]。但是由于鱼类脱碘酶在分布以及对 TH 的敏感性上与哺乳类不同,因此还存在其他多种失活形式,例如氧化脱氨、脱羧以及硫酸化或葡萄糖苷化等^[18];最终,随胆汁或尿液排出体外^[19]。

在所研究的脊椎动物中,TH 的作用方式非常保守。研究发现,TH 缺失所引起的症状在低等脊椎动物中更加明显;因此,相对于哺乳动物来说,TH 在低等脊椎动物,尤其是鱼类中的作用显得更加重要。由于 TH 在鱼类调控生长、发育、变态、生殖等方面发挥的作用,使其成为鱼类生活史中最为重要的激素之一^[20]。

3 甲状腺激素的母体遗传特点

类似于免疫组分的垂直遗传,激素也存在母体遗传的特点,这其中也包括 TH。日本学者 Tagawa 等^[21]利用放射性免疫技术分析了 26 种鱼类的未受精卵和受精卵,发现其中均存在一定量的 T_3 和 T_4 ,其中淡水鱼卵中 T_4 含量高于 T_3 ,而海水鱼类中则相反;并且两者的含量都随着胚胎的发育而降低,表明 TH 对于鱼类早期发育过程具有重要作用,而且不同形式的 TH 也反映了亲本生理状态的差异。通过检测卵

巢的发育过程^[22],发现在卵母细胞发育的初期,TH 以游离的形式进入卵母细胞中;随着卵母细胞的进一步发育以及卵母细胞中卵黄蛋白原的增加,TH 也大量沉积,在此过程中卵黄蛋白原作为载体参与了 TH 的运输^[23]。

大量试验证明,外源性(包括注射及口服)增加母本 T_3 水平能够促进仔鱼的发育并提高其成活率^[24,25]。而通过使用 TH 受体拮抗剂(amiodarone)和激素抑制剂(goitrogen methimazole, MMI),可导致斑马鱼肠道、鳃器官的发育缓慢,并降低卵黄囊的吸收速率及软骨的沉积速度,进一步证实了 TH 在鱼类胚胎发育及胚后发育过程中的重要性^[26]。而有些研究发现,提高母本 T_3 水平可导致尼罗罗非鱼(*Oreochromis niloticus*)^[8]、鲤鱼(*Cyprinus carpio*)^[27]、褐鳟(*Salmo trutta*)^[28]的仔鱼畸形。上述矛盾现象的出现可能是由于不同的试验条件、TH 剂量以及物种间的差异所造成。

尽管外源添加 TH 产生了相悖的实验结果,但是这并不影响其母体遗传的进化意义,TH 的垂直遗传对后代在胚胎发育、仔鱼生长以及变态过程都具有重要的作用。与大部分鱼类免疫系统的成熟过程类似,直到在变态前期鱼类才能内源性合成自身的 TH。

4 甲状腺激素与鱼类的繁殖系统

鱼类甲状腺激素的分泌活动部分受到脑-垂体-甲状腺轴的调节。鱼脑主要通过神经内分泌调节促使垂体分泌促甲状腺激素(TSH),TSH 进而作用于甲状腺促使其合成和分泌 TH,同时鱼类血清 T_4 水平对 TSH 的释放具有反馈调节作用。研究发现,鱼类的性腺发育亦受到脑-垂体-性腺轴的调节,垂体分泌的促性腺激素(GtH)与 TSH 在结构上具有较高的相似性。早在 1973 年,Sage^[29]就预测了 TSH 和 TH 在鱼类繁殖过程必然存在着特定的调节作用。

鱼类的 GtH 包括 GtH I 和 GtH II 两种,分别是哺乳类 FSH(follicle stimulating hormone)和 LH(luteinizing hormone)的类似物。其中,GtH I 主要参与配子发生和性类固醇激素发生等过程,起到了性腺起始激素的作用;GtH II 则可通过改变性激素的水平,刺激配子的最后成熟以及繁殖行为的正常发生。

事实上,TH 在鱼类繁殖过程的各个水平上均发挥着重要作用,但由于鱼类很少受到碘元素的限制,

导致了 TH 的作用长久来未得到重视。

5 甲状腺激素与雄鱼性腺发育

自从硫脲作为 TH 的抑制剂(抑制甲状腺过氧化物酶活性)被发现以来^[30], 其在甲状腺功能的研究方面得到了广泛的应用。早期研究发现, 硫脲能够抑制鱼类精子的活力并降低精巢的性腺指数^[31]。精囊作为鱼类的附属性器官, 主要分泌物中富含唾液酸、糖蛋白和磷脂^[32], 其不仅能够增加精液量, 同时对精子的活力及精液黏稠度的影响很大。另有证据表明, 精囊亦是产生性外激素(信息素)的器官^[33, 34]。利用硫脲消除血浆和组织中的 TH, 不仅抑制尖齿胡鲶(*Clarias gariepinus*)精巢的发育, 导致精细胞核精子数量的减少; 而且降低精囊唾液酸和糖蛋白的分泌量, 同时输精管的上皮细胞病理性肥大^[35]。

在激素调控方面, 由于雄性鱼类的主要性激素为睾酮(testosterone, T)和 11-酮基睾酮(11-KT); 其中 11-KT 作为效力最高的雄性激素, 在繁殖前期的精子发生过程、第二性征的出现及诱导繁殖行为等过程中发挥着重要作用^[36]。体内 11-KT 的合成主要由 T 转化而来, 该过程需要肝脏中多种酶的催化作用^[37]。研究发现, 硫脲处理可导致血浆 TH 的减少, 进而能够降低肝脏和精巢中 11-β羟化酶(11-βH)和 11-β羟类固醇脱氢酶(11-βHSD)的活性^[38], 从而影响到 T→11-KT 的转化过程, 抑制雄性的繁殖过程。

总之, TH 在维持鱼类雄性的产精期、精子活力以及精液量方面都有重要的作用, 同时对主要的性激素以及性外激素的调控作用亦不容忽视。

6 甲状腺激素与雌鱼性腺发育

TH 在雌鱼早期性腺发育过程中的含量通常较高, 其主要参与了诱导肝脏的卵黄发生及卵巢沉积、卵巢内卵黄蛋白原受体的表达及卵母细胞的发育等过程^[39]。在罗非鱼和虹鳟卵母细胞的发育过程中, 可以检测到 TH 的沉积^[22, 40]。而在繁殖前手术切除小点猫鲨(*Scyliorhinus canicula*)甲状腺后, 可导致卵巢发育过程中卵母细胞无卵黄蛋白沉积^[41]。对尖齿胡鲶(*Clarias gariepinus*)的研究发现, 在卵巢的恢复阶段外源添加 T₄ 能促使卵巢提早进入成熟阶段, 并促进卵母细胞的快速生长^[42]。而利用硫脲来抑制 TH 对卵巢的发育均存在不利影响, 虽然不能排除硫脲的毒性作用, 但其主要原因还应归因于 TH 的缺乏^[42]。

另有研究发现, TH 与卵母细胞的最后成熟及排卵相关, 而且此过程中可以检测到 TH 浓度的升高。如鲤鱼在卵巢发育到后期卵黄阶段, 联合使用 T₃ 和孕激素(progesterone)能够有效地诱导产生成熟的卵子^[43]。在矮密鲈(*Colisa lalia*)中的研究发现, 长期使用 TH 能够明显提高促黄体素释放激素类似物(LHRHa)的排卵作用^[44]。在胎生的无备平鲷(*Sebastes inermis*)中, 总 T₄ 的高水平一直维持到仔鱼阶段。其中, 血液 T₄ 水平在胚胎期达到峰值, 这说明 T₄ 对于维持胚胎在母体内的发育是必须的。而且, 在卵黄生成期和妊娠期两个时期卵巢中高水平的 T₄, 都预示着母体遗传机制的存在^[45]。

因此, TH 在雌鱼类性腺发育的早期和最后成熟过程, 尤其是卵母细胞中 TH 与卵黄之间的协同沉积, 对于性腺的后续发育以及最终繁殖过程的顺利进行都具有重要的作用。其中, TH 母体遗传机制的存在, 又为胚胎及仔鱼的正常发育和存活奠定良好的内分泌基础。

总的来说, TH 在性腺发育的早期和繁殖前期含量都很高, 而在繁殖过程中又降低到基础水平, 这种明显的变化可在多种鱼类中观察到, 包括红麻哈鱼(*Oncorhynchus nerka*)^[46]、大麻哈鱼(*Oncorhynchus keta*)^[47]、虹鳟^[48]、*Heteropneustes fossilis* Bloch^[49]等。如文中所述, TH 含量的变化与性腺的发育、配子成熟、卵黄发生、性类固醇的变化等密切相关。

在水产养殖实际应用中, 很多鱼类繁殖技术的突破都依赖于下丘脑-垂体-性腺轴系统各层面上激素的使用, 包括 LHRHa、鲤鱼脑垂体匀浆液(carp pituitary extract, CPE)、E₂、T、11-KT 等。我国著名鱼类内分泌专家林浩然院士通过消除多巴胺对促性腺激素释放抑制作用, 揭示单独使用促性腺激素释放激素对鱼类催产效果不好的内因^[50]。此成果被誉为鱼类人工催产的第三个里程碑, 国际上定名为“林彼方法”, 已被各国学者所公认和引用。

既然鱼类的繁殖受到多种神经内分泌轴系统的调控, 而且鱼类的繁殖过程本身就是一个整体、连续的过程。今后应重点研究众多轴系统在各个层面对繁殖的作用, 以及各系统间相互的抑制或协同作用。

参考文献:

- [1] Miwa S, Tagawa M, Inui Y, *et al.* Thyroxine surge in metamorphosing flounder larvae [J]. **General and**

- Comparative Endocrinology**, 1988, 70: 158-163.
- [2] Yamano K. The role of thyroid hormone in fish development with reference to aquaculture[J]. **Japan Agricultural Research Quarterly**, 2005, 39: 161-168.
- [3] Cyr D G, Eales J G. Interrelationships between thyroidal and reproductive endocrine systems in fish [J]. **Reviews in Fish Biology and Fisheries**, 1996, 6: 165-200.
- [4] Eales J G, Brown S B. Measurement and regulation of thyroidal status in teleost fish[J]. **Reviews in Fish Biology and Fisheries**, 1993, 3: 299-347.
- [5] Gisbert E, Piedrahita R H, Conklin D E. Ontogenetic development of the digestive system in California halibut (*Paralichthys californicus*) with notes on feeding practices[J]. **Aquaculture**, 2004, 232: 455-470.
- [6] Krayushkina I S, Kiseleva S G, Moiseyenko S N. Functional changes in the thyroid gland and the chloride cells of the gills during adaptation of the young beluga sturgeon *Huso huso* to a hypertonic environment[J]. **Journal of Ichthyology**, 1976, 16: 834-841.
- [7] Tanaka M. Development of the pituitary, thyroid and interrenal glands and applications of endocrinology to the improved rearing of marine fish larvae[J]. **Aquaculture**, 1995, 135: 111-126.
- [8] Nacario J F. The effect of thyroxine on the larvae and fry of *Sarotherodon niloticus* L. (*Tilapia nilotica*)[J]. **Aquaculture**, 1983, 34: 73-83.
- [9] Delgado J B O, Ruane N M, Pousão-Ferreira P, *et al.* Thyroid gland development in Senegalese sole (*Solea senegalensis* Kaup 1858) during early life stages: A histochemical and immunohistochemical approach[J]. **Aquaculture**, 2006, 260: 346-356.
- [10] Padrós F, Crespo S. Ontogeny of the lymphoid organs in the turbot *Scophthalmus maximus*; a light and electron microscopy study[J]. **Aquaculture**, 1996, 144: 1-16.
- [11] Kawakami Y, Nozaki J, Seoka M, *et al.* Characterization of thyroid hormones and thyroid hormone receptors during the early development of Pacific bluefin tuna (*Thunnus orientalis*)[J]. **General and Comparative Endocrinology**, 2008, 155: 597-606.
- [12] Power D M. Evolution of the thyroid hormone binding protein, transthyretin[J]. **General and Comparative Endocrinology**, 2000, 199: 241-255.
- [13] Babin P J. Binding of thyroxine and 3,5,3'- triiodothyronine to trout plasma lipoproteins[J]. **American Journal of Physiology**, 1992, 262: E712-720.
- [14] Hadley M E. **Endocrinology**[M]. London:Prentice-Hall International, 1992.
- [15] Ingbar S H. **Williams Textbook of Endocrinology**[M]. Philadelphia: Saunders Company, 1985. 682-815.
- [16] Davis P J, Leonard J L, Davis F B. Mechanisms of nongenomic actions of thyroid hormone[J]. **Frontiers in Neuroendocrinology**, 2008, 29: 211-218.
- [17] Orozco A, Valverde-R C. Thyroid Hormone Deiodination in Fish[J]. **Thyroid**, 2005, 15: 799-813.
- [18] Finnson K W, McLeese J M, Eales J G. Deiodination and deconjugation of thyroid hormone conjugates and type I deiodination in liver of rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*[J]. **General and Comparative Endocrinology**, 1999, 115: 387-397.
- [19] Brown S B. Altered thyroid status in lake trout (*Salvelinus namaycush*) exposed to coplanar 3,3',4,4',5-pentachlorobiphenyl[J]. **Aquatic Toxicology**, 2004, 67: 75-85.
- [20] Power D M. Thyroid hormones in growth and development of fish[J]. **Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Toxicology & Pharmacology**, 2001, 130: 447-459.
- [21] Tagawa M, Tanaka M, Matsumoto S, *et al.* Thyroid hormones in eggs of various freshwater, marine and diadromous teleosts and their changes during egg development[J]. **Fish Physiology and Biochemistry**, 1990, 8: 515-520.
- [22] Weber G M, Okimoto D K, Richman N H, *et al.* Patterns of thyroxine and triiodothyronine in serum and follicle-bound oocytes of the tilapia, *Oreochromis mossambicus*, during oogenesis[J]. **General and Comparative Endocrinology**, 1992, 85: 392-404.
- [23] Monteverdi G H, Giulio R T. Vitellogenin Association and Oocytic Accumulation of Thyroxine and 3,5,3'-Triiodothyronine in Gravid *Fundulus heteroclitus*[J]. **General and Comparative Endocrinology**, 2000, 120: 198-211.
- [24] Ayson F D, Lam T J. Thyroxine injection of female rabbitfish (*Siganus guttatus*) broodstock: changes in thyroid hormone levels in plasma, eggs, and yolk-sac larvae, and its effect on larval growth and survival[J]. **Aquaculture**, 1993, 109: 83-93.
- [25] Garg S. Effect of oral administration of l -thyroxine (T4) on growth performance, digestibility, and nutrient retention in *Channa punctatus* (Bloch) and *Heteropneustes fossilis* (Bloch)[J]. **Fish Physiology and Biochemistry**, 2007, 33: 347-358.
- [26] Liu Y W, Chan W K. Thyroid hormones are important for embryonic to larval transitory phase in zebrafish[J]. **Differentiation**, 2002, 70: 36-45.
- [27] Lam T J, Sharma R. Effects of salinity and thyroxine on larval survival, growth and development in the carp, *Cyprinus carpio*[J]. **Aquaculture**, 1985, 44: 201-212.
- [28] Mylonas C, Sullivan C, Hinshaw J. Thyroid hormones in brown trout (*Salmo trutta*) reproduction and early development[J]. **Fish Physiology and Biochemistry**, 1994, 13: 485-493.
- [29] Sage M. The evolution of thyroidal function in fishes[J]. **American Zoologist**, 1973, 13: 899-905.
- [30] Davidson B. Thiourea and cyanamide as inhibitors of thyroid peroxidase: the role of iodide[J]. **Endocrinology**, 1979, 104: 919-924.
- [31] Misra M, Panday K. Effect of thiourea on the testicular steroidogenesis and secondary sexual characters of a tropical freshwater fish, *Mystus vittatus* (Bloch) [J]. **Annual Endocrinology**, 1985, 46: 421-425.
- [32] Senthilkumaran B, Joy K P. Annual cyclic, and castration and cyproterone acetate-induced, changes in sialic acid content of the seminal vesicle of the catfish, *Heteropneustes fossilis* (Bloch)[J]. **Fish Physiology and Biochemistry**, 1993, 10: 425-430.

- [33] Lambert J G, Resink J W. Steroid glucuronides as male pheromones in the reproduction of the African catfish *Clarias gariepinus*-a brief review[J]. **The Journal of Steroid Biochemistry and Molecular Biology**, 1991, 40: 549-556.
- [34] Mansour N, Franz L, Robert A P. Seminal vesicle secretion of African catfish, its composition, its behaviour in water and saline solutions and its influence on gamete fertilizability[J]. **Journal of Experimental Zoology**, 2004, 301: 745-755.
- [35] Swapna I. Thiourea-induced thyroid hormone depletion impairs testicular recrudescence in the air-breathing catfish, *Clarias gariepinus*. [J] **Comparative Biochemistry and Physiology - Part A: Molecular & Integrative Physiology**, 2006, 144: 1-10.
- [36] Borg B. Androgens in teleost fishes[J]. **Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Pharmacology, Toxicology and Endocrinology**, 1994, 109: 219-245.
- [37] Cavaco J E B, Vischer H F, Lambert J G D, et al. Mismatch between patterns of circulating and testicular androgens in African catfish, *Clarias gariepinus*[J]. **Fish Physiology and Biochemistry**, 1997, 17: 155-162.
- [38] Rasheeda M. Thiourea-induced alteration in the expression patterns of some steroidogenic enzymes in the air-breathing catfish *Clarias gariepinus*[J]. **Fish Physiology and Biochemistry**, 2005, 31: 275-279.
- [39] Wallace R A. *Developmental Biology*[M]. New York: Plenum Press, 1985. 117-127.
- [40] Reine J C, Leatherland J F. Trafficking of l-triiodothyronine between ovarian fluid and oocytes of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*)[J]. **Comparative Biochemistry and Physiology - Part B: Biochemistry and Molecular Biology**, 2003, 136: 267-274.
- [41] Lewis M, Dodd J M. Thyroid function and the ovary in the spotted dogfish, *Scyliorhinus canicula*[J]. **Journal of Endocrinology**, 1974, 63: 63.
- [42] Supriya A. Thyroid hormone modulation of ovarian recrudescence of air-breathing catfish *Clarias gariepinus*[J]. **Fish Physiology and Biochemistry**, 2005, 31: 267-270.
- [43] Epler P, Bieniarz K. Effects of triiodothyronine and of some gonadotropic and steroid hormones on the maturation of carp (*Cyprinus carpio* L.) oocytes in vitro[J]. **Reproduction Nutrition Development**, 1983, 23: 1 101-1 107.
- [44] Ng N K, Tsi D, Munro A D. Induced final maturation and ovulation in a small anabantoid teleost, the dwarf gourami, *Colisa lalia*. I. The effects of gonadotrophic preparations, LHRHa, steroids and thyroid hormones[J]. **Aquarium Sciences and Conservation**, 1997, 1: 169-188.
- [45] Kwonm J Y, Chang Y J, Sohn Y C, et al. Plasma and ovarian thyroxine levels in relation to sexual maturation and gestation in female *Sebastes inermis*[J]. **Journal of Fish Biology**, 1999, 54: 370-379.
- [46] Biddiscombe S, Idler D R. Plasma levels on thyroid hormones in sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) decrease before spawning.[J] **General and Comparative Endocrinology**, 1983, 52: 467-470.
- [47] Ueda H, Hiroi O, Hara A, et al. Changes in serum concentrations of steroid hormones, thyroxine, and vitellogenin during spawning migration of the chum salmon, *Oncorhynchus keta*[J]. **General and Comparative Endocrinology**, 1984, 52: 203-221.
- [48] Cyr D G, Eales J G. In vitro effects of thyroid hormones on gonadotropin-induced estradiol-17 β secretion by ovarian follicles of rainbow trout, *Salmo gairdneri*[J]. **General and Comparative Endocrinology**, 1988, 69: 80-87.
- [49] Biswas A. Thyroid hormone profile during annual reproductive cycle of diploid and triploid catfish, *Heteropneustes fossilis* (Bloch)[J]. **General and Comparative Endocrinology**, 2006, 147: 126-132.
- [50] Lin H-R. Effects of [_D-Arg⁶, Trp⁷, Leu⁸, Pro⁹ NEt]-luteinizing hormone-releasing hormone (sGnRH-A) and [_D-Ala⁶, Pro⁹ NEt]-luteinizing hormone-releasing hormone (LHRH-A), in combination with pimozide or domperidone, on Gonadotropin release and ovulation in the Chinese loach and common carp[J]. **General and Comparative Endocrinology**, 1988, 69: 31-40.

(本文编辑: 梁德海)