

文章编号: 1674 - 5566(2012)05 - 0743 - 07

鱼类尾部神经分泌系统研究进展

吕为群, 刘爽, 钟英斌

(上海海洋大学 水产与生命学院, 上海 201306)

摘要: 尾部神经分泌系统是鱼类特有的神经分泌系统, 位于脊髓末端, 是鱼类适应环境的关键。该系统作为应激系统的一部分, 在鱼类生理和行为方式等多方面具有综合调节作用。综述了自 19 世纪末尾部神经分泌系统被发现以来, 尤其是近年来生物学家在该系统形态结构及组成、主要内分泌细胞(Dahlgren 细胞)及其分泌物的功能和生理调节、神经支配等方面的研究成果, 以及一些环境变化引起的应激反应与尾部神经分泌系统的相关性的研究。为研究该系统相关分泌肽及其功能提供更为广泛的参考, 同时为进一步了解相关分泌肽在高等脊椎动物甚至人类中的功能提供借鉴。

研究亮点: 对尾部神经分泌系统(CNSS)及其分泌物的相关研究做最新的、较为全面的归纳和分析。为研究该系统的调控机制和主要神经分泌物在鱼类及其它物种中的功能提供更为广泛的参考。

关键词: 尾部神经分泌系统; 应激; 神经分泌物; Dahlgren 细胞

中图分类号: S 917

文献标志码: A

应激是生物为了应对环境和自身的要求重新调整体内动态平衡而进行特异和非特异级联放大的生理反应。应激的一个重要神经内分泌反应是下丘脑-垂体-肾上腺(hypothalamus-pituitary-adrenal/interregional, HPA/I)轴的激活反应, 促使肾上腺皮质激素分泌。机体对外界应激的感知引发一系列的级联反应, 从而导致交感神经活化, 并刺激下丘脑神经元释放促肾上腺皮质激素(CRH)和精氨酸后叶加压素(AVP, 鱼类中为AVT)。交感神经通路的活化引起肾上腺髓质释放儿茶酚胺, 儿茶酚胺依次对各个靶组织和靶器官发生作用。CRH和AVT的释放又刺激垂体前叶释放促肾上腺皮质激素(ACTH), 从而刺激肾上腺皮质释放糖皮质激素, 再由糖皮质激素作用于各个靶组织和靶器官, 最终保持机体自身平衡^[1-3]。在鱼类中, 除了下丘脑-垂体系统, 还有一套类似的神经分泌系统—尾部神经分泌系统(caudal neurosecretory system, CNSS)。该系统位于脊髓末端, 包括大型的神经分泌细胞

Dahlgren 细胞、神经轴突和尾垂体。

自 19 世纪末 CNSS 被发现以来, 有关 CNSS 的研究逐步开展并不断取得进展。早期的研究多集中在形态结构方面, 近年来多集中在尾部神经分泌系统的分泌物及生理功能等方面^[4]。组织学、超微结构及免疫组织化学等方面的研究都表明鱼类尾部神经分泌系统的组织结构与下丘脑-垂体系统有一定的相似性, 它们可能共同对鱼类的应激反应、新陈代谢及渗透压调节等起作用^[4-5]。

本文对 CNSS 的形态结构、主要分泌物质及其功能、生理调节及神经支配等方面的研究成果进行较为全面的归纳和分析。

1 CNSS 的形态结构和神经元分布

CNSS 是鱼类特有的神经内分泌结构, CNSS 的形态结构因种而异。普遍来讲, 软骨鱼具有最为简单的 CNSS, 其中全头亚纲兔银鲛(*Hydrolagus*)典型的 Dahlgren 细胞较小、密度低

收稿日期: 2012-04-13 修回日期: 2012-05-11

基金项目: 国家自然科学基金(31072228); 高等学校博士学科点基金(20113104110002); 上海市科学技术委员会项目(09320503500, 11PJ1404500); 上海市教育委员会创新项目(10ZZ102, 12YZ130)

作者简介: 吕为群(1967—), 男, 教授, 博士生导师, 研究方向为适应生理学。E-mail: wqlv@shou.edu.cn

且无显著的神经分泌区域^[6],但在其它软骨鱼类的脊髓中,有较大的神经内分泌细胞弥散分布,如板鳃亚纲(Elasmobranchs)的Dahlgren细胞可从终端向前延伸分布至55节椎骨范围内^[7-8]。

硬骨鱼类具有最典型的CNSS,其内分泌神经元通常位于尾端前第3到10节椎骨^[7]。与软骨鱼类中相比较分布更紧凑,由Dahlgren细胞向尾端发出的轴突呈明显的神经束状,一直延伸至富含轴突末梢和毛细血管网的尾垂体中^[9]。Dahlgren细胞产生分泌物并通过轴突运送到尾垂体中贮存,再由尾垂体直接分泌进入尾静脉^[4,10-11],这样可以使这些分泌物迅速抵达靶器官—肾、肠、性腺和肝脏等^[12]。

2 Dahlgren 细胞及其电生理特性

2.1 Dahlgren 细胞位置、大小

1914年DAHLGREN首次发现CNSS中存在大型神经分泌细胞,在软骨鱼(鳐科)中观察到它们是位于脊髓末端的一些特殊的大神经元^[13],后人将其命名为Dahlgren细胞。Dahlgren细胞位置、大小因不同鱼种而异。Dahlgren细胞一般分布在脊髓末端,如北梭鱼(*Albua Vulpes*)的Dahlgren细胞分布在最后6个脊椎骨的脊髓^[14],川鲽(*Platichthys flesus*) Dahlgren细胞位于脊髓末端前8节椎骨^[10];个别种类的Dahlgren细胞在脊髓中的分布范围很广,例如板鳃亚纲^[7]等。川鲽Dahlgren细胞的形态在光学显微镜下可以看出分为3个类型:在脊椎末端前I-II节为小型细胞(直径为25 μm,共150个细胞)、在脊椎末端前III-V节为中型细胞(直径为40 μm,共75个细胞)、在脊椎末端前VI-VIII节为大型细胞(直径为65 μm,共63个细胞),所有细胞均含有多分裂核和显著的核仁^[15]。

2.2 Dahlgren 细胞的电生理特性

Dahlgren细胞自发放电的系列变化通常是从静息状态到放电状态的3种典型类型,包括爆发型、相位型和强直型。与强直型、无规律动作电位相比,高频率、有规律的爆发动作电位可显著提高分泌的效率,表明该脉冲在分泌量上起着重要的作用^[5]。电生理学实验结果显示川鲽Dahlgren细胞特征显著,可以分为两个亚群^[16]。1型细胞具有大幅度动作电位、较频繁的自发神经冲动和兴奋突触后电位;尽管2型细胞与1型

细胞形态相似,但通常仅具有较低的动作电位幅值和宽度^[17]。另有研究表明,1型Dahlgren细胞可在体内外同步冲动并且接收共同的兴奋性突触信号^[18],但它们与其它Dahlgren细胞似乎没有直接的突触连接。这表明CNSS通过广泛而多样的调控来实现精确、灵活的调节功能^[5,14]。

在哺乳动物的神经内分泌细胞中,活性动作电位的高频率和程序爆发可以提高神经肽的分泌,即爆发型动作电位可以促进肽的表达和分泌^[19-20]。鱼类的Dahlgren细胞爆发动作电位依靠其细胞膜特性,一次较短的去极化可引发一次动作电位的爆发,紧接着后去极化电位(afterdepolarization,ADP)的刺激可以继续引发持续时间较长的动作电位爆发,动作电位的爆发只能产生于去极化的细胞^[21]。另外,已知L型Ca离子通道及Ca激活K离子通道是Dahlgren细胞爆发活动基础^[21]。药理学研究表明,ADP的产生依赖于L型的钙离子通道。在一个动作电位爆发过程中,放电活动是由持续时间较短的去极化后电位(depolarizing after potentials,DAP)维持的,并且DAP也具有电压依赖性和L型钙离子通道依赖性^[21-22]。尾部神经分泌系统的多肽分泌量取决于Dahlgren细胞神经调节受体和离子通道的表达量^[18,23]。

3 CNSS 的神经分泌物

尾部神经分泌系统的分泌物有尾加压素I(Urotensin,UI)、尾加压素II(UII)、促肾上腺皮质激素释放激素(CRH)、甲状旁腺激素相关蛋白(PTHrP)^[24]等。

3.1 CRH 和 UI

UI属于CRH超家族^[25],该家族包括CRH,UI,UII和利尿激素(diuretic hormone,DH)。UI最先从白亚口鱼(*Catostomus commersoni*)尾垂体分离提纯出来^[26]。它是一种含41个氨基酸残基的、C端被酰胺化的多肽,与从猴树蛙(*Phyllomedusa sauvagei*)的皮肤中分离到的一种含40个氨基酸残基的蛙皮降压肽(sauvagine)^[27]以及哺乳动物的CRH具有部分同源性,尤其是在这些肽的末端区域具有很高的同源性^[28]。随后对多种鱼类的UI序列进行测定,发现UI除了在结构上相似外,它们的序列在进化上保守性并不是很强^[29]。与之相比较,CRH的序列在进化

上却非常保守^[30]。CRH 在脊椎动物中主要调控下丘脑-垂体-肾上腺(HPA/I)轴,在应激反应中起重要作用。CRH 最先从绵羊的下丘脑中分离出来,能刺激促肾上腺皮质激素(corticotropin)和β-啡(β-endorphin)的分泌^[31]。此后,从大鼠脑中^[32]和人脑^[33]中分离出一种 UI 的同源物质—尿皮质激素,对它们的序列测定表明尿皮质激素与 UI 的同源性为 63%,而与 CRH 的同源性仅为 45%,因此认为尿皮质激素是哺乳动物 UI 的等价物^[5]。在哺乳动物中,CRH 和尿皮质激素与很多生理功能有关,如肾上腺皮质激素合成调控,心血管动态平衡和抑制食欲等^[26, 31-33]。

3.2 UII

UII 最早从长腭泥鰍虎鱼(*Gillichthys mirabilis*)的尾垂体中发现和分离出来^[34]。它是一种十二肽,在第 6 和第 11 位半胱氨酸间通过二硫化物跨接形成环形结构^[35]。对一些物种的 UII 序列进行分析,发现除环形结构以外的序列变化比较大,甚至在单个物种中存在亚型,如白亚口鱼的 UII 有两种形式^[36-38],鲤(*Cyprinus carpio*)有 4 种形式^[39],斑马鱼(*Danio rerio*)有两种形式^[40]。目前,处于主要分类地位的大部分鱼类 UII 的氨基酸序列都已确定^[10]。在所有已测序的 UII 中,环状结构区域内的氨基酸都相同,但其它位置均有氨基酸替代现象^[28, 41-42]。因此,UII 的环状结构区域被认为是它的生物活性中心^[43]。

除此之外,在许多非鱼类物种包括一些四足动物中,已经发现 UI、UII。四足动物 UII 最先从湖蛙(*Rana ridibunda*)大脑里分离出来,和鱼的 UII 不一样,蛙的 UII 有 13 个氨基酸,但含有相同的环状结构区域^[41]。最近还从哺乳动物,包括小鼠、大鼠以及人类的中枢神经系统中鉴别和分离出了 UII^[44-45]。其中,人的 UII 仅含有 11 个氨基酸,也含有相同的、高度保守的环状结构区域^[44]。UII 是目前在哺乳动物系统中最有效的血管收缩剂^[36-37, 46-47]。

3.3 CRH、UI 和 UII 的表达和分泌

对川鲮的研究发现 CRH、UI 和 UII 同时存在于其 CNS 中,Northern 印迹和定量 PCR 分析确定 CNS 是 CRH、UI 和 UII 的主要表达组织;原位杂交结果表明,CRH、UI 和 UII 的 mRNA 在 Dahlgren 细胞中表达,并且 CRH 和 UI 存在共定位现象。同样,免疫组织化学结果进一步证实了

CRH 和 UI 共存于同一个 Dahlgren 胞体和轴突中,用电子显微镜观察双免疫金标记结果发现 CRH 和 UI 在尾垂体轴突末端和神经分泌颗粒内存在共定位现象^[5, 48]。免疫细胞化学法表明 10% 的 Dahlgren 细胞中含有 UII^[48],而高达 90% 的 Dahlgren 细胞中具有 UI 和 CRF 的免疫反应^[5]。在哺乳动物中 CRH 主要由下丘脑的下丘脑-垂体门脉系统分泌,而鱼类缺乏类似的下丘脑血管的连接,尾垂体分泌结果进一步证实了 CNS 是血液中 CRH、UI 和 UII 的主要来源^[5, 48]。

此外,RT-PCR 实验结果显示,CRH、UI 和 UII 的 mRNA 在川鲮中 CNS 以外的组织特别是大脑中存在,除垂体中未发现 CRH 基因表达外,在端脑、下丘脑、中脑、后脑区域都检测到 CRH、UI 和 UII 的转录^[5, 48]。在其它鱼类的视束前核(NPO)和下丘脑某些区域也都检测到 CRH^[49-51],另外在白亚口鱼^[52]、金鱼^[53]和斑马鱼^[49]的下丘脑核和垂体发现了 UI。此外,CRH、UI 和 UII 的 mRNA 在鱼的其他非神经组织中也有表达,表明这些肽可以在这些组织中合成并有可能参与其他组织特定的自分泌和旁分泌作用^[5, 48]。

4 CNS 在渗透压调节中的作用

鱼类在水中需在一定范围内保持稳定的渗透压,CNS 直接或间接参与鱼体内的渗透压调节,控制着鱼类对环境盐度适应力的大小。1979 年 MARSHALL 和 BERN^[54]观察发现 UII 可以直接作用于氯细胞,调节鳃的离子流量。体外实验还发现 UI 和 UII 对某种虾虎鱼皮肤中的氯化物的流通有抑制作用^[54]。在分离的一种虾虎鱼膀胱中,UII 能增加 Na⁺ 的吸收^[30]。在淡水中适应的一种虾虎鱼,其 UII 还可以促进氯化钠在肠道中的跨膜运输^[55]。除对渗透压调节有直接作用外,UI 和 UII 通过调节血流流量和离子/水交换还可以间接作用^[26, 30, 56]。许多研究证实皮质醇和催乳素有协调鳃、肠和肾等渗透压调节组织功能的作用,研究表明 UII 对罗非鱼(*Oreochromis niloticus*)中催乳素的分泌有抑制作用^[57-58],而对在海水中适应的川鲮的研究表明,UI、UII 直接促进头肾分泌皮质醇^[59]。

当川鲮在海水和淡水间相互转换时,CRH、UI 和 UII 的 mRNA 表达会发生相应的变化。当

鱼从海水转移到淡水后 UII 的 mRNA 出现上调, 最终逐渐回落至起始水平; 尾垂体内分泌物蛋白的含量逐渐增加, 它们的受体表达也有相应的变化, 并通过改变受体对这些神经肽敏感度进行调控^[5, 21]。此外, 在完全适应淡水的川鲈尾部神经分泌系统中, 离子通道 mRNA 的表达很低, 但是在适应海水的川鲈尾部神经分泌系统中则较高^[48]。另外, 发现在适应淡水环境的鱼中的 Dahlgren 细胞比海水适应鱼中的 Dahlgren 细胞放电活动低^[18, 21]。

5 CNSS 神经分泌物与季节变化的关系

川鲈是有极强的季节性繁殖和迁移特性的鱼类, 繁殖季节在 4-5 月。研究表明 4 月正值产卵高峰期, 血浆皮质醇含量达到高峰, UI、UII 和 CRF 的 mRNA 的表达水平呈季节性变化, 4 月最低而 10 月最高; CRH、UI、UII 的受体与肽的表达无相关性^[60]。CNSS 神经传导物受体的基因表达图谱也表现出季节性。与皮质醇相似, 5-羟色胺, κ -阿片和谷氨酸受体表达高峰出现在 4 月左右, 表明神经分泌 Dahlgren 细胞的电活动调节在这一时间段尤为重要^[60]。研究还发现, L-型钙离子和钙离子激活钾离子通道的 mRNA 表达在夏季较低, 这与多肽分泌量的季节变化相对应。该研究证实鱼尾部神经内分泌系统的功能与生殖和季节适应有关。尾部神经分泌系统特定基因的表达使硬骨鱼类能够适应随季节变化的某些生态因子(盐度、食物等)^[60]。

6 总结

应激是生物生存和进化必不可少的生理反应, CNSS 是应激系统的一部分, 它与下丘脑-神经垂体系统共同作用, 为鱼类提供着系统的神经内分泌调控。CNSS 是 CRH、UI 和 UII 的表达和分泌的主要场所, 是鱼类中这些循环肽的主要来源。CNSS 除了对渗透压和心血管调节有直接作用外, 还调节皮质醇产量, 因此在生物环境适应可塑性方面具有重要的作用。CNSS 与下丘脑-神经垂体系统相比, 有许多相似之处, CNSS 为研究主要分泌肽在环境的适应和其他调控中的作用提供了一个完美的独立于下丘脑-垂体的系统。鱼类 CNSS 独特的结构, 为进一步研究 CNSS 在鱼类中的生理作用及其对环境适应力的调控提供

了方便, 进而为理解高等脊椎动物的神经内分泌系统奠定了基础。

参考文献:

- [1] BALMENT R J, LU W, WEYBOURNE E. Arginine vasotocin a key hormone in fish physiology and behaviour: a review with insights from mammalian models [J]. *General and Comparative Endocrinology*, 2006, 147(1): 9-16.
- [2] GUILLEMIN R B, ROSENBERG. Humoral hypothalamic control of anterior pituitary: a study with combined tissue cultures [J]. *Endocrinology*, 1955, 57(5): 599-607.
- [3] SAFFRAN M, SCHALLY A V, BENFEY B G. Stimulation of the release of corticotropin from the adenohypophysis by a neurohypophysial factor [J]. *Endocrinology*, 1955, 57(4): 439-444.
- [4] MCCROHAN C R, LU W, BRIERLEY M J, et al. Fish caudal neurosecretory system: a model for the study of neuroendocrine secretion [J]. *General and Comparative Endocrinology*, 2007, 153: 243-50.
- [5] LU W, DOW L, GUMUSGOZ S, et al. Coexpression of corticotrophin-releasing hormone and urotensin I precursor genes in the caudal neurosecretory system of the euryhaline flounder (*Platichthys flesus*): a possible shared role in peripheral regulation [J]. *Endocrinology*, 2004, 145: 5786-5797.
- [6] ONSTOTT D, ELDE R. Immunohistochemical localization of urotensin I/corticotropin-releasing factor, urotensin II, and serotonin immunoreactivities in the caudal spinal cord of nonteleost fishes [J]. *Journal of Comparative Neurology*, 1986, 249(2): 205-225.
- [7] FRIDBERG G. Studies on the caudal neurosecretory system in teleosts [M]. *Acta Zoologica Sinica*, 1962, 43: 1-77.
- [8] OWADA K, KAWATA M, AKAJI K. Urotensin II-immunoreactive neurons in the caudal neurosecretory system of freshwater and seawater fish [J]. *Cell and Tissue Research*, 1985, 239(2): 349-354.
- [9] KRIEBEL R M. The Caudal neurosecretory system of poecilia sphenops (*Poeciliidae*) [J]. *Journal of Morphol*, 1980, 165(2): 157-165.
- [10] WINTER M J, ASHWORTH A, BOND H. The caudal neurosecretory system: control and function of a novel neuroendocrine system in fish [J]. *Biochemical and Cell Biology*, 2000, 78: 193-203.
- [11] BERN H A. The caudal neurosecretory system: quest and bequest [J]. *Progress in clinical and biological research*, 1990, 342: 242-249.
- [12] 陈恒, 刘书朋, 谷平. 鱼类尾部神经分泌系统研究进展 [J]. *上海大学学报: 自然科学版*, 2000, 6(3): 248-254.
- [13] DAHLGREN U. The electric motor nerve-center in skates (*Rajidae*) [J]. *Science*, 1914, 40(1041): 62.
- [14] FRIDBERG G. The caudal neurosecretory system of the

- sospondytons teleost, albula valpes from different habitats [J]. *General and Comparative Endocrinology*, 1966, 6(2): 195–212.
- [15] PERROTT M N, CARRICK S, BALMENT R J. Pituitary and plasma arginine vasotocin levels in teleost fish [J]. *General and Comparative Endocrinology*, 1991, 83(1): 68–74.
- [16] HUBBARD P C, BALMENT R J, MCCROHAN C R. Identification of two subpopulations of dahlgren cells using electrophysiological criteria in the flounder, *Platichthys flesus* [J]. *Journal of Endocrinology*, 1995, 147: 56.
- [17] HUBBARD P C, BALMENT R J, MCCROHAN C R. Electrophysiological characterization of cells of the caudal neurosecretory system in the teleost [J]. *Platichthys flesus*. *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology*, 1996, 115: 293–301.
- [18] ASHWORTH A J, BANKS J R, BRIERLEY M J, et al. Electrical activity of caudal neurosecretory neurons in seawater and freshwater adapted platichthys flesus, in Vivo [J]. *Journal of Experimental Biology*, 2005, 208: 267–275.
- [19] BICKNELL R J. Optimizing release from peptide hormone secretory nerve terminals [J]. *Journal of Experimental Biology*, 1988, 139: 51–65.
- [20] CAZALIS M, DAYANITHI G, NORDMANN J J. The role of patterned burst and interburst interval on the excitation-coupling mechanism in the isolated rat neural lobe [J]. *Journal of Physiology*, 1985, 369: 45–60.
- [21] BRIERLEY M J, BAUER C S, LU W, et al. Voltage- and Ca^{2+} -dependent burst generation in neuroendocrine dahlgren cells in the teleost platichthys flesus [J]. *Journal of Neuroendocrinology*, 2004, 16: 832–841.
- [22] BRIERLEY M J, ASHWORTH A J, BANKS J R, et al. Bursting properties of caudal neurosecretory cells in the flounder platichthys flesus, in Vitro. [J]. *Journal of Experimental Biology*, 2001, 204: 2733–2739.
- [23] BRIERLEY M J, ASHWORTH A J, CRAVEN T P, et al. Electrical activity of caudal neurosecretory neurons in seawater-and freshwater-adapted flounder; responses to cholinergic agonists [J]. *Journal of Experimental Biology*, 2003, 206: 4011–4020.
- [24] INGLETON P M, BENDELL L A, FLANAGAN J A, et al. Calcium-sensing receptors and parathyroid hormone-related protein in the caudal neurosecretory system of the flounder (*Platichthys flesus*) [J]. *Journal of Anatomy*, 2002, 200: 487–497.
- [25] LOVEJOY D A, LOVEJOY D B. Characterization of a corticotropin-releasing factor (CRF)/diuretic hormone-like peptide from tunicates; insight into the origins of the vertebrate CRF family [J]. *General and Comparative Endocrinology*, 2010, 165(2): 330–336.
- [26] LEDERIS K, FRYER J, YULIS C R. The fish neuropeptide urotensin I: its physiology and pharmacology [J]. *Peptides*, 1985, 6: 353–361.
- [27] MENENDEZ-BOTET C J, KOLLER N E, MONTE C L, et al. Performance evaluation of a blood gas system in a central and satellite laboratory [J]. *Annals of Clinical and Laboratory Science*, 1979, 9(3): 247–250.
- [28] PITTMAN Q J, HOLLENBERG M D. Urotensin I-CRF-urocortins: a Mermaid's Tail [J]. *General and Comparative Endocrinology*, 2009, 164(1): 7–14.
- [29] WAUGH D. A peptide from the caudal neurosecretory system of the dogfish scyliorhinus canicula that is structurally related to urotensin I [J]. *General and Comparative Endocrinology*, 1995, 99(3): 333–339.
- [30] ICHIKAWA T. The caudal neurosecretory system of gishes [J]. *General and Comparative Endocrinology*, 1986, 3: 585–598.
- [31] VALE W, JOACHIM S, CATHERINE R, et al. Characterization of a 41-residue ovine hypothalamic peptide that stimulates secretion of corticotropin and beta-endorphin [J]. *Science*, 1981, 213(4514): 1394–1397.
- [32] VAUGHAN J. Urocortin, a mammalian neuropeptide related to fish urotensin I and to corticotropin-releasing factor [J]. *Nature*, 1995, 378(6554): 287–292.
- [33] DONALDSON L F, HASKELL C A, HANLEY M R. Functional characterization by heterologous expression of a novel cloned tachykinin peptide receptor [J]. *Biochemical Journal*, 1996, 320: 1–5.
- [34] PEARSON D, SHIVELY J E, CLARK R, et al. Urotensin II: a somatostatin-like peptide in the caudal neurosecretory system of fishes [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1980, 77: 5021–5024.
- [35] ICHIKAWA T, ISHIDA I, OHSAKO S, et al. In situ hybridisation demonstrating coexpression of urotensins I, II-alpha, and II-gamma in the caudal neurosecretory neurons of the carp, *Cyprinus carpio* [J]. *General and Comparative Endocrinology*, 1988, 71(3): 493–501.
- [36] VAUDRY H, REGO J C, MEVEL J C, et al. Urotensin II, from fish to human [J]. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 2010, 1200: 53–66.
- [37] AMES R S, SARAU H M, CHAMBERS J K, et al. Human urotensin-II is a potent vasoconstrictor and agonist for the orphan receptor GPR14 [J]. *Nature*, 1999, 401(6750): 282–286.
- [38] MACCANNELL K L, LEDERIS K. Mammalian pharmacology of the fish neuropeptide urotensin I [J]. *Federation Proceedings*, 1983, 42(1): 91–95.
- [39] ICHIKAWA T, LEDERIS K, KOBAYASHI H. Primary structures of multiple forms of urotensin II in the urophysis of the carp, *Cyprinus carpio* [J]. *General and Comparative Endocrinology*, 1984, 55(1): 133–141.
- [40] TOSTIVINT H. Comparative genomics provides evidence for close evolutionary relationships between the urotensin II and

- somatostatin gene families [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2006, 103(7): 2237–2242.
- [41] POLIAK S, MOR F, WONG T, et al. Stress and autoimmunity: the neuropeptides corticotropin-releasing factor and urocortin suppress encephalomyelitis via effects on both the hypothalamic-pituitary-adrenal axis and the immune system [J]. The Journal of Immunology, 1997, 158(12): 5751–5756.
- [42] PITTMAN Q J, HOLLENBERG M D. Urotensin I-CRF-urocortins: a mermaid's tail [J]. General and Comparative Endocrinology, 2009, 164(1): 7–14.
- [43] BITTENCOURT J C, PRESSE F, ARIAS C, et al. The melanin-concentrating hormone system of the rat brain: an immuno- and hybridization histochemical characterization [J]. Journal of Comparative Neurology, 1992, 319(2): 218–245.
- [44] COULOUARN Y, LIHRMANN I, JEGOU S, et al. Cloning of the cDNA encoding the urotensin II precursor in frog and human reveals intense expression of the urotensin II gene in motoneurons of the spinal cord [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 1998, 95(26): 15803–15808.
- [45] YOLAINE C J, GOU S, TOSTIVINT H, et al. Cloning, sequence analysis and tissue distribution of the mouse and rat urotensin II precursors I [J]. FEBS letters, 1999, 457(1): 28–32.
- [46] GRUSON D, GINION A, LAUSE P, et al. Urotensin II and urocortin trigger the expression of myostatin, a negative regulator of cardiac growth, in cardiomyocytes [J]. Peptides, 2012, 33(2): 351–353.
- [47] BALMENT R, SONG W, ASHTON N. Urotensin II: ancient hormone with new functions in vertebrate body fluid regulation [J]. Annals of the New York Academy of Sciences, 2005, 1040(1): 66–73.
- [48] LU W, GREENWOOD M, DOW L, et al. Molecular characterization and expression of urotensin II and its receptor in the flounder (*Platichthys flesus*): a hormone system supporting body fluid homeostasis in euryhaline fish [J]. Endocrinology, 2006, 147: 3692–3708.
- [49] ALDERMAN S L, BERNIER N J. Localization of corticotropin-releasing factor, urotensin I, and CRF-binding protein gene expression in the brain of the zebrafish, *Danio rerio* [J]. Journal of Comparative Neurology, 2007, 502(5): 783–793.
- [50] PEPELS P P L M, MEEK J, SJOERD E W, et al. Distribution and quantification of corticotropin-releasing hormone (CRH) in the brain of the teleost fish *Oreochromis mossambicus* (tilapia) [J]. Journal of Comparative Neurology, 2002, 453(3): 247–268.
- [51] ZUPANC G K, HORSCHKE I, LOVEJOY D A. Corticotropin releasing factor in the brain of the gymnotiform fish, *Apteronotus leptorhynchus*: immunohistochemical studies combined with neuronal tract tracing [J]. General and Comparative Endocrinology, 1999, 114(3): 349–364.
- [52] YULIS C R, LEDERIS K. The distribution of 'extraurophyseal' urotensin I-immunoreactivity in the central nervous system of *Catostomus commersoni* after urophysectomy [J]. Neurosci Lett, 1986, 70(1): 75–80.
- [53] WOO N Y, HONTELA J N, FRYER Y, et al. Activation of hypothalamo-hypophysial-interrenal system by urophysectomy in holdfish [J]. American Journal of Physiology, 1985, 248(2): 197–201.
- [54] MARSHALL W S, BERN H A. Active chloride transport by the skin of a marine teleost is stimulated by urotensin I and inhibited by urotensin II [J]. General and Comparative Endocrinology, 1981, 43(4): 484–491.
- [55] LORETZ C A, HOWARD M E, SIEGEL A J. Ion transport in goby intestine: cellular mechanism of urotensin II stimulation [J]. American Journal of Physiology, 1985, 249(2): 284–293.
- [56] BERN H A. The elusive urophysis—twenty-five years in pursuit of caudal neurohormones [J]. American Society of Zoologists, 1985, 25: 763–769.
- [57] GRAU E G, NISHIOKA R S, BERN H A. Effects of somatostatin and urotensin II on tilapia pituitary prolactin release and interactions between somatostatin, osmotic pressure Ca^{2+} , and adenosine 3', 5'-Monophosphate in Prolactin Release in Vitro [J]. Endocrinology, 1982, 110(3): 910–915.
- [58] RIVAS R J, NISHIOKA R S, BERN H A. In vitro effects of somatostatin and urotensin II on prolactin and growth hormone secretion in tilapia, *Oreochromis mossambicus* [J]. General and Comparative Endocrinology, 1986, 63(2): 245–251.
- [59] KELSALL C J, BALMENT R J. Native urotensins influence cortisol secretion and plasma cortisol concentration in the euryhaline flounder, *Platichthys flesus* [J]. General and Comparative Endocrinology, 1998, 112(2): 210–219.
- [60] LU W, JONATHAN W, DANIELA R. Seasonal changes in peptide, receptor, and ion channel mRNA expression in the caudal neurosecretory system of the flounder (*Platichthys flesus*) [J]. General and Comparative Endocrinology, 2007, 153: 262–272.

Research progress on the caudal neurosecretory system of fish

LÜ Wei-qun, LIU Shuang, ZHONG Ying-bin

(College of Fisheries and Life Science, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China)

Abstract: The caudal neurosecretory system (CNSS) is a unique neuroendocrine system of fish, which located at the caudal spinal cord. CNSS is the key for fish to adapt the environment. As a part of the stress system, CNSS plays comprehensive regulatory role in fish physiology and behavior. Here, we reviewed morphology and composition of this system, its main secreting products, and their role in physiological regulation and innervation since the end of the 19th century when CNSS was found. All of these will provide scientific basis for further studying on neural secretions in higher vertebrates, and even for understand the functions of neurosecretory materials in human.

Key words: caudal neurosecretory system (CNSS); stress; neural secretion; dahlgen cell

欢迎订阅 2013 年《水产科技情报》

《水产科技情报》是由上海市水产研究所、上海市水产学会主办的水产技术类杂志,是中文核心期刊、中国期刊方阵双效期刊、华东地区优秀期刊、上海市优秀科技期刊。本刊坚持“以技术性为主,兼容学术性、普及性和动态、信息性”的办刊方针以及“立足上海、服务全国、面向市场,积极参与国际间渔业科技和信息交流”的办刊目标,注重学科的前瞻性,技术的先进性,动态信息的及时性,市场的导向性以及文字的可读性,把普及与提高结合起来,较好地适应了水产界多层次读者的需求,发行面遍及全国(包括港台地区),并涉足东南亚地区。主要栏目:综述、海水养殖、淡水养殖、水产饲料、病害防治、渔业环境、专题讲座(以特种水产养殖为主)、观赏鱼和水族生态、渔业简讯等。

本刊为双月刊,逢单月 20 号出版。国际标准大 16 开,54 页。读者可向当地邮局办理订阅手续,也可直接汇款至编辑部订阅。欢迎来电来函垂询。

本刊承接各类渔业商品广告,封页涂塑,彩版采用进口铜版纸印刷,并有彩色、双色、单色插页,设计独到,制作精良,收费合理,欢迎广大厂商惠顾。

邮发代号:4-204,每册定价:5.00 元,全年订费:30.00 元

编辑部地址:上海市佳木斯路 265 号 上海市水产研究所 邮编:200433

电话:021-65483215-636,65489796(直线) 联系人:任文玲

传真:021-65508504

E-mail: fishmaga@163.com, fishmaga@126.com

网址: <http://www.shfishery.net>