

---

分类号\_\_\_\_\_

密级\_\_\_\_\_

U D C \_\_\_\_\_

编号\_\_\_\_\_

厦 门 大 学  
博 士 后 研 究 工 作 报 告

拟穴青蟹细胞膜脂筏结构基因 flotillins 在病原感染过程的机制研究

The mechanism study of the membrane lipid raft gene flotillins in the  
process of pathogen infection in *Scylla paramamosain*

陈芳奕

工作完成日期: 2013 年 8 月至 2017 年 5 月

报告提交日期: 2017 年 7 月

厦门大学

2017 年 7 月

---

拟穴青蟹细胞膜脂筏结构基因 flotillins 在病原感染过程的机制研究

The mechanism study of the membrane lipid raft gene flotillins in the  
process of pathogen infection in *Scylla paramamosain*

博 士 后 姓 名 陈芳奕

流动站（一级学科）名称 海洋科学

专 业（二级学科）名称 海洋生物学

研究工作起始时间 2013 年 8 月

研究工作期满时间 2017 年 7 月

厦 门 大 学

2017 年 7 月

# 厦门大学博士后研究工作报告 著作权使用声明

本人完全了解厦门大学有关保留、使用博士后研究工作报告的规定。厦门大学有权保留并向国家主管部门或其指定机构送交该报告的纸质版和电子版，有权将该报告用于非赢利目的的少量复制并允许该报告进入学校图书馆被查阅，有权将该报告的内容编入有关数据库进行检索，有权将博士后研究工作报告的标题和摘要汇编出版。保密的博士后研究工作报告在解密后适用本规定。

本研究报告属于： 1、保密 ( )， 2、不保密 (√)

纸本在 年解密后适用本授权书；

电子版在 年解密后适用本授权书。

(请在以上相应括号内打“√”)

作者签名： 日期： 年 月 日

导师签名： 日期： 年 月 日

## 摘要

拟穴青蟹 (*Scylla paramamosain*) 是我国东南沿海分布的重要海水养殖蟹类之一, 具有高的营养价值和经济价值。集约化的养殖模式导致近年来拟穴青蟹疾病频发, 而细菌性病原, 特别是以弧菌等革兰氏阴性菌为主的病原是青蟹发病的重要诱因, 对其致病入胞途径和机制的研究能够为控制拟穴青蟹疾病爆发提供科学依据。前期的研究表明青蟹感染溶藻弧菌 3 h 后, SpFLT-1 mRNA 在血淋巴细胞和鳃中显著上调表达, 且该蛋白分布于青蟹血淋巴细胞和鳃上皮细胞的膜脂筏结构中, 与弧菌蛋白之间发生共定位, 暗示它们之间可能存在相互作用。本研究在前期工作基础上, 改进了 RNAi 技术的有效性, 并构建了 SpFLT-1 蛋白在细胞中的过表达体系, 深入探讨了其在弧菌入胞过程的作用。另一方面, 利用化学试剂抑制细胞膜内吞途径, 探究了弧菌的可能入胞途径。对于 flotillins 家族的另一成员, flotillin-2, 命名为 SpFLT-2, 初步研究了其在 LPS 刺激和溶藻弧菌感染中的表达特性。本研究将为青蟹的疾病防治提供重要的研究资料。取得的结果如下:

1 分析了拟穴青蟹病原菌溶藻弧菌的入胞及其可能的途径。本试验将生长至指数期活力良好的溶藻弧菌与分离的拟穴青蟹血细胞孵育, 结果发现多个溶藻弧菌聚集在血细胞外围, 并能穿过细胞膜进入到血细胞内。为了进一步了解溶藻弧菌入侵拟穴青蟹血细胞的可能途径, 我们利用针对细胞膜不同内吞途径的特异性化学抑制剂处理后再加入 FITC 标记的溶藻弧菌, 通过计算内吞效率确定它们对细菌入胞的影响。结果显示胆固醇抽提剂 M $\beta$ CD 处理组中血细胞的内吞效率从 8.8% 降低至 5.8%; 巨胞饮抑制剂 rottlerin 也显著地抑制了溶藻弧菌入胞 (11.6% 至 6.0%)。暗示脂筏结构微区以及巨胞饮可能在溶藻弧菌入胞过程起了一定的作用。

2 深入探讨了拟穴青蟹膜脂筏结构基因 SpFLT-1 在溶藻弧菌入胞过程中的作用。本试验采用双链 RNA (dsRNA) 靶向青蟹原代培养血细胞中的 SpFLT-1 基因, 能够将其蛋白表达量降低 44%, 且 SpFLT-1 dsRNA 处理组细胞内吞率显著性降低。本试验还成功构建了 SpFLT-1 的过表达载体 pCMV-HA-FLT1, 并将其转染至鲤鱼 EPC 细胞中进行表达。结果显示 SpFLT-1 蛋白的过表达可显著增加 EPC 细胞对溶藻弧菌的内吞作用。该结果从体外验证了 SpFLT-1 可能是溶藻

弧菌入侵宿主细胞关键蛋白的推测。

3 研究了拟穴青蟹膜脂筏结构基因 SpFLT-1 和 SpFLT-2 在胚胎不同发育阶段和三种不同类型血细胞中的表达情况。本试验利用 qPCR 法检测了 SpFLT-1 和 SpFLT-2 基因在拟穴青蟹胚胎到幼体不同发育阶段样品中的表达情况。SpFLT-1 基因在胚胎发育早期表达量较高,随着其生长发育,表达量逐步降低,溞状幼体 I 期表达量最低。而 SpFLT-2 基因在胚胎卵裂早期 Em1 表达量较高,其它发育阶段表达水平较低且相近。在整个胚胎发育阶段受精卵 Zy 以及 Em1-4 期,SpFLT-1 基因的表达量显著高于 SpFLT-2。表明 SpFLT-1 基因可能在青蟹胚胎发育早期尤其是神经系统的早期发育过程中发挥着较关键的作用。

采用 Percoll 法分离青蟹三种不同类型的血淋巴细胞,分别是透明细胞、半颗粒细胞以及颗粒细胞。SpFLT-1 在颗粒细胞中表达量最高,半颗粒细胞次之,透明细胞最低;而 SpFLT-2 在三种细胞类型中表达水平较一致,没有显著性差异,且表达量比 SpFLT-1 的低。结果表明这两个基因在血细胞的正常生理以及免疫应答中发挥着一定的作用,尤其是 SpFLT-1 在颗粒细胞中的高表达,暗示其可能与酚氧化酶系统的释放有关。

4 初步分析了拟穴青蟹膜脂筏结构基因 SpFLT-2 在 LPS 刺激和溶藻弧菌感染中的表达特性。本试验利用 qPCR 法检测了 SpFLT-2 基因在 LPS 刺激和细菌感染下拟穴青蟹血淋巴细胞和鳃中的表达情况。结果显示 LPS 刺激后 96 h, SpFLT-2 基因在血淋巴细胞中呈极显著上调表达,而其它时间点的表达量与对照组相比无显著差异;鳃中在 LPS 刺激后 3 h 和 6 h, SpFLT-2 基因的表达量与对照组相比显著提高。溶藻弧菌感染试验青蟹的血细胞和鳃中 SpFLT-2 基因均在感染后 12 h 表达量显著上调。结果表明 SpFLT-2 在溶藻弧菌的感染中发挥着一定的作用,其是否参与了细菌入胞或胞内感染过程还需进一步研究证实。

**关键词:** 血淋巴细胞; 鳃; 溶藻弧菌; SpFLT-1; 内吞; SpFLT-2

## Abstract

The mud crab, *Scylla paramamosain* is one of the most important marine breeding crabs in China, with vital nutritional and economic value. The animals are usually raised in ponds at high densities which has led to disease epidemics in recent years. Bacteria especially Gram-negative bacteria (e.g. *Vibrios*), are one of the leading pathogens infecting these crabs. However, the pathogenesis is poorly understood and there are no effective immune control measures yet. Therefore, clarifying the pathogenic pathway of pathogens could provide a scientific basis for controlling the outbreak of crab disease. Previous study showed that SpFLT-1 mRNA was significantly up-regulated in the haemocytes and gills, and the protein distributed in the membrane of lipid raft microdomain was co-localized with vibrio proteins which indicated that there may be interactions between them. Based on the previous work, this study improved the effectiveness of RNAi and constructed the overexpression system of SpFLT-1 protein in EPC cells, and discussed its role in the pathogenesis of *Vibrio*. On the other hand, we used chemical reagents to inhibit cell membrane endocytosis pathways, to explore the possible strategy of *Vibrio* entry. For another member of the flotillins family, flotillin-2, named SpFLT-2, we characterized its expression pattern upon LPS stimulation and *Vibrio alginolyticus* infection. This study will provide important research data for crabs' disease prevention and control. The results obtained are as follows:

- 1 The possible entry pathways of *V. alginolyticus* were analyzed. *V. alginolyticus* with good exponential activity was incubated with primary cultured haemocytes of crab. The results showed that several bacterias gathered in the periphery of the haemocytes and could enter the cells through the cell membrane into cytoplasm. In order to further explored the possible pathways of *V. alginolyticus* invading haemocytes of crab, we treated cells with FITC-labeled *V. alginolyticus* by using specific endocytosis pathways chemical and calculated the endocytic rate. The results showed that the endocytosis rate of haemocytes in the M $\beta$ CD treatment group

decreased from 8.8% to 5.8%, and the macropinocytosis inhibitor rottlerin was significantly inhibited the endocytosis rate (11.6% to 6.0%). The results suggested that lipid raft microdomain and macropinocytosis may played a role in the process of *V. alginolyticus* entry.

2 Further study in the role of a lipid raft gene SpFLT-1 during the process of *V. alginolyticus* entry. In this study, double-stranded RNA (dsRNA) was used to target the SpFLT-1 gene in primary cultured haemocytes, which decreased the protein expression by 44% and the cell endocytosis rate was significantly down-regulated in SpFLT-1 dsRNA treated group. Besides, the overexpression vector pCMV-HA-FLT1 of SpFLT-1 was successfully constructed and transfected into carp EPC cells for expression. The results showed that overexpression of SpFLT-1 protein could dramatically increase the entry of *V. alginolyticus* in EPC cells. The *in vitro* study indicated that SpFLT-1 may be a key protein in the process of *V. alginolyticus* infection.

3 The expression of SpFLT-1 and SpFLT-2 in the different stages of embryonic development and three different types of haemocytes were analyzed. The expression level of SpFLT-1 gene was higher in the early stage of embryonic development, and decreased gradually with the growth, the lowest expression in Zoe I. There were no significant different expression for SpFLT-2 gene. And the expression of SpFLT-1 gene was significantly higher than that of SpFLT-2 in the whole embryo development stage Zy and Em1-4. The results indicated that SpFLT-1 gene may play a more important role in the early development of embryos development, especially the nervous system.

Three different types of haemocytes were isolated by using Percoll method, which were hyaline, semigranular and granular cells. SpFLT-1 had the highest expression level in granular cells, followed by semigranular cells and the lowest level in hyaline cells. The expression SpFLT-2 was consistent in three cell types and there was no significant difference. The results showed that these two genes played a role in the normal physiological and immune responses of haemocytes, especially the high

expression of SpFLT-1 in granular cells, suggesting that they may be related to the release of phenol oxidase system.

4 The expression characteristics of SpFLT-2, a lipid raft related gene, upon LPS stimulation and *V. alginolyticus* infection were analyzed. In this study, the expression of SpFLT-2 gene was detected by qPCR in haemocytes and gills upon LPS stimulation and bacterial infection. The results showed that SpFLT-2 gene was highly upregulated in haemocytes at 96 h after LPS stimulation, but no significant difference was found at other time points compared with the control group. In the gills, 3 h and 6 h after LPS stimulation, the expression of SpFLT-2 gene was significantly increased. The expression of SpFLT-2 gene in haemocytes and gills of crabs was significantly upregulated at 12 h after infection. The results showed that SpFLT-2 played a role in the infection of *V. alginolyticus*, and whether it was involved in the process of bacterial entry or intracellular infection need to be further confirmed.

**Keywords:** Haemocytes; Gills; *Vibrio alginolyticus*; SpFLT-1; Endocytosis; SpFLT-2



## 目 录

缩略词中英文对照表 .....	1
第一章 绪论 .....	1
第一节 拟穴青蟹相关研究进展 .....	1
1. 青蟹致病微生物的发现 .....	1
2. 青蟹免疫相关研究进展 .....	1
3. 转录组学和蛋白质组学技术在研究青蟹中的应用 .....	3
第二节 病原入胞相关研究进展 .....	3
第三节 Flotillins 家族相关研究进展 .....	5
第四节 研究技术路线及目的意义 .....	6
1. 研究的技术路线图 .....	6
2. 研究的目的意义 .....	7
第二章 拟穴青蟹膜脂筏结构蛋白 SPFLT-1 促进病原入胞的机制研究 .....	8
第一节 材料与方法 .....	8
1. 材料 .....	8
2. 方法 .....	11
第二节 结果 .....	20
1. 拟穴青蟹病原菌溶藻弧菌的入胞及其可能的途径 .....	20
2. 免疫荧光技术分析 SpFLT-1 在拟穴青蟹血细胞及其鳃中的定位情况 .....	21
3. RNAi 抑制 SpFLT-1 蛋白的表达对于溶藻弧菌入胞的影响 .....	22
4. 过表达 SpFLT-1 蛋白对于溶藻弧菌入胞的影响 .....	23
第三节 讨论 .....	24
第三章 拟穴青蟹膜脂筏结构基因 SP-FLT2 表达特性分析 .....	28
第一节 材料与方法 .....	28
1. 材料 .....	28
2. 方法 .....	29
第二节 结果 .....	33

---

1. 总 RNA 提取 .....	33
2. 各基因扩增效率及其扩增产物的特异性分析 .....	34
3. SpFLT-1 和 SpFLT-2 在拟穴青蟹胚胎各发育阶段的表达分析 .....	34
4. SpFLT-1 和 SpFLT-2 在青蟹三种不同类型血淋巴细胞中的表达分析 .....	35
5. SpFLT-2 基因在 LPS 刺激和细菌感染下拟穴青蟹血淋巴细胞和鳃中的诱导表达特性 .....	35
<b>第三节 讨论 .....</b>	<b>36</b>
1. SpFLT-1 和 SpFLT-2 基因在拟穴青蟹发育过程中的潜在功能 .....	36
2. SpFLT-1 和 SpFLT-2 基因在青蟹不同血细胞类型的表达特性 .....	37
3. SpFLT-2 基因在 LPS 刺激和溶藻弧菌感染后的表达特性 .....	38
<b>参考文献 .....</b>	<b>39</b>
<b>附录 .....</b>	<b>49</b>
<b>博士后期间承担的科研项目及科研成果 .....</b>	<b>79</b>
<b>致谢 .....</b>	<b>82</b>

## Content

<b>Lists of abbreviation .....</b>	<b>1</b>
<b>Chapter 1 Introduction.....</b>	<b>1</b>
<b>Section 1 The research progress of <i>Scylla paramamosain</i> .....</b>	<b>1</b>
1. Discovery of pathogen in mud crab .....	1
2. Research progress of immune-related of genes and proteins .....	1
3. Application of transcriptomics and proteomics technology in mud crab .....	3
<b>Section 2 The pathway of pathogens for entry into host cells .....</b>	<b>3</b>
<b>Section 3 The research progress of flotillins family.....</b>	<b>5</b>
<b>Section 4 Technical proposal, aims and significance of present study .....</b>	<b>6</b>
1. Technical proposal .....	6
2. Aims and significance of present study.....	7
<b>Chapter 2 Further study of SpFLT-1 edocytosis function from <i>S. paramamosain in vitro</i> .....</b>	<b>8</b>
<b>Section 1 Materials and methods.....</b>	<b>8</b>
1. Materials .....	8
2. Methods.....	11
<b>Section 2 Results.....</b>	<b>20</b>
1. The entry of <i>Vibrio alginolyticus</i> and its possible pathways .....	20
2. Immunofluorescence annalysis for the localization of SpFLT-1 in haemocytes and gills ..	21
3. Effect of knock down SpFLT-1 protein on the bacterial entry .....	22
4. Effect of over-expression SpFLT-1 protein on the bacterial entry .....	23
<b>Section 3 Discussion .....</b>	<b>24</b>
<b>Chapter 3 Expression and characterization of membrane lipid raft gene Sp-FLT2.....</b>	<b>28</b>
<b>Section 1 Materials and methods.....</b>	<b>28</b>
1. Materials .....	28
2. Methods.....	29
<b>Section 2 Results.....</b>	<b>33</b>

1. Total RNA extraction .....	33
2. Real-time PCR amplification efficiency and specificity tests .....	34
3. The expression pattern of SpFLT-1 and SpFLT-2 gene in different development stages of <i>S. paramamosain</i> .....	34
4. The expression analysis of SpFLT-1 and SpFLT-2 in three different types of haemocytes.	35
5. The expression characteristics of SpFLT-2 gene upon LPS stimulation and bacterial challenge .....	35
<b>Section 3 Discussion .....</b>	<b>36</b>
1. The potential function of SpFLT-1 and SpFLT-2 in the development stages of <i>S. paramomosain</i> .....	36
2. The expression characteristics of SpFLT-1 and SpFLT-2 in the different types of haemocytes.....	37
3. The expression characteristics of SpFLT-2 gene upon LPS stimulation and bacterial challenge .....	38
<b>References.....</b>	<b>39</b>
<b>Appendix.....</b>	<b>49</b>
<b>Research projects involved and achievements obtained in the period of postdoctoral work.</b>	<b>79</b>
<b>Acknowledgements.....</b>	<b>82</b>

## 缩略词中英文对照表

英文缩写	英文全称	中文全称
ALF	Anti-lipopolysaccharide factor	抗脂多糖因子
MCRV	mud crab reovirus	呼肠孤病毒
AMP	Antimicrobial peptide	抗菌肽
MF	Methyl farnesoate	法尼酸甲酯
WSSV	White spot syndrome virus	对虾白斑病毒
CW	Cell wall	细胞壁
JEV	Japanese encephalitis virus	日本脑炎病毒
HCMV	Human cytomegalovirus	人巨细胞病毒
MERS	Middle East respiratory syndrome	中东呼吸综合征
CoV	Coronavirus	冠状病毒
HMEC-1	Human microvascular endothelial cells	人微血管内皮细胞
RNAi	RNA interference	RNA 干扰
PCR	Polymerase chain reaction	聚合酶链式反应
FITC	Fluorescein isothiocyanate	异硫氰酸荧光素
cDNA	Complementary DNA	互补脱氧核糖核酸
cfu	Colony formation unit	单克隆菌落形成单位
Ct	Cycle threshold	阈值循环数
dsRNA	Double strand RNA	双链 RNA
EDTA	Ethylene diamine teraacetic acid	乙二醇四乙酸
EPC	Epithelioma papulosum cyprinid	鲤鱼上皮瘤细胞
GFP	Green-fluorescent protein	绿色荧光蛋白
EGFR	Epidermal growth factor receptor	表皮生长因子受体

英文缩写	英文全称	中文全称
kDa	Kilodalton	千道尔顿
LB	Luria-Bertani medium	LB 培养基
LPS	Lipopolysaccharide	脂多糖
M $\beta$ CD	Methyl- $\beta$ -cyclodextrin	甲基- $\beta$ -环糊精
ORF	Open reading frame	开放阅读框
PBS	Phosphate buffered saline	磷酸盐缓冲液
PMSF	Phenylmethanesulfonyl fluoride	苯甲基磺酰氟
PO	Phenoloxidase	酚氧化酶
proPO	Prophenoloxidase	酚氧化酶原
qPCR	Real-time quantitative PCR	实时荧光定量 PCR
RNAi	RNA interference	RNA 干扰
SDS	Sodium dodecyl sulfate	十二烷基硫酸钠
SDS-PAGE	SDS-polyacrylamide gel electrophoresis	SDS-聚丙烯酰胺凝胶电泳
TAE	Tris-acetic acid-EDTA buffer	Tris-乙酸 EDTA 缓冲液
TE	Tris-EDTA buffer	Tris EDTA 缓冲液
Tris	Tris(hydroxymethyl)methyl aminomethane	三羟甲基氨基甲烷

## 第一章 绪论

本人的博士毕业论文中，已对拟穴青蟹及其致病菌、青蟹免疫相关研究、病原入侵宿主细胞的方式以及 flotillins 家族的研究进展等作了详细的概述，这里就不再累述。本章拟对近四年来的相关进展作简要的概述。

### 第一节 拟穴青蟹相关研究进展

#### 1. 青蟹致病微生物的发现

通过对青蟹养殖环境及体内细菌性病原的鉴定过程中发现，弧菌属是水体的主要优势菌群，且是青蟹主要的携带病原<sup>[1, 2]</sup>。有报道称泥蟹呼肠孤病毒（Mud crab reovirus, MCRV）也是重要的病原微生物，其具有高致病性，可以通过肠道和泥蟹的身体表面传播，该病毒能够感染鳃、肠和肝胰腺的结缔组织细胞，造成蟹大量死亡<sup>[3]</sup>。

近年来研究者还从青蟹体内分离得到一种寄生鞭毛藻血卵涡边虫属 *Hematodinium* sp.，已被证实它可以感染多种海洋甲壳动物，其流行病影响了我国海水养殖的可持续性发展<sup>[4]</sup>。

#### 2. 青蟹免疫相关研究进展

本课题组首次从拟穴青蟹中分离得到一种性腺特异的抗菌肽命名为 SCY2，结果表明该蛋白可能通过交配作用维持精子在雌蟹体内的稳定状态，从而发挥其生殖免疫功能，使蟹成功受精<sup>[5]</sup>。且我们已证实从拟穴青蟹 SSH cDNA 文库鉴定出来的组蛋白 2A（H2A）对不同革兰氏阳性菌、阴性菌和真菌具有较强的抗菌活性<sup>[6]</sup>；其截短肽 Sph12-38 显示出更强的活性，尤其对金黄色葡萄球菌，谷氨酸棒杆菌，溶酶体微球菌，枯草芽孢杆菌，荧光假单胞菌，嗜水气单胞菌和温和气单胞菌具有较低的最小抑制浓度（ $3\mu\text{M}$ ）<sup>[7]</sup>。本课题组还对一种新型抗菌肽 SpHyastatin 的表达特性、基因调控、抗菌活性与机制以及细菌感染后的保护力等进行了深入研究<sup>[8, 9]</sup>。另外，innexins 家族是一类跨膜蛋白，对于胚胎发育，形

态发生和电突触形成很重要，我们从青蟹中分离鉴定了一种新型的 *innexin2* 基因，结果表明该蛋白与免疫功能和细胞凋亡相关<sup>[10]</sup>。

研究表明从青蟹中分离得到富含脯氨酸的抗菌肽 SpPR-AMP1 对藤黄微球菌 (*Micrococcus luteus*) 及哈式弧菌 (*Vibrio harveyi*) 表现出强抗菌活性<sup>[11]</sup>。Zhou 等证实一种不具有溶菌酶活性的溶酶体抗菌肽 Splis-i 能够在病原感染下上调表达，且其重组蛋白具有抗革兰氏阳性菌、阴性菌及真菌活性，它的抗菌机制可能与它和病原的结合能力及其凝集活性有关<sup>[12]</sup>。在甲壳类动物中，抗脂多糖因子 (ALF) 是具有序列多态性并表现出广泛抗菌活性的重要免疫效应物，其不同的氨基酸序列可能导致功能的多样性。Hou 等<sup>[13]</sup>在研究新分离得到的 SpALF6 的抗菌机制过程中，构建了两个突变序列 SpALF6-M (单个氨基酸突变) 及 SpALF6-V (两个氨基酸突变)。结果发现单个氨基酸突变蛋白 SpALF6-M 与 SpALF6 相比，拥有更好的抗革兰氏阳性菌和真菌活性以及脂磷壁酸结合活性。而青蟹肿瘤坏死因子 6 (Sp-TRAF6) 可能参与调控 ALF 的表达，在宿主防御病原体侵袭中起重要作用<sup>[14]</sup>。

病原与宿主之间有着必然的联系，如何寻找它们的相互作用蛋白对于揭示病原的致病机制显得尤为重要。Xu 等<sup>[15]</sup>通过 SDS-PAGE、质谱、酵母双杂交系统、免疫共沉淀以及 Western blot 技术鉴定出与泥蟹呼肠孤病毒 VP12 相互作用蛋白 mcVDAC，该结果为研究 MCRV 感染的机制提供了新的思路。

研究发现从青蟹肠道中分离出来的益生菌，枯草芽孢杆菌 (*Bacillus subtilis*) 和短小芽孢杆菌 (*Bacillus pumilus*) 作为食物添加能够提高青蟹的存活率，结果暗示这两种内源益生菌对于控制弧菌性病原具有潜在的应用价值<sup>[16]</sup>。

对拟穴青蟹发育过程的研究，叶海辉教授课题组作了大量的工作。他们发现卵黄原蛋白 Vitellogenin2 可能参与了对精子成熟过程中的免疫保护作用<sup>[17]</sup>。Shu 等<sup>[18]</sup>的研究暗示骨形态发生蛋白 BMPs 及其受体可能通过自分泌/旁分泌过程在卵巢发育过程起重要作用。该课题组还证实法尼酸甲酯 (Methyl farnesoate, MF) 和类视黄醇 X 受体 Sp-RXR 可能通过特异的信号路径参与调控青蟹的卵巢发育<sup>[19]</sup>。



Degree papers are in the "[Xiamen University Electronic Theses and Dissertations Database](#)". Full texts are available in the following ways:

1. If your library is a CALIS member libraries, please log on <http://etd.calis.edu.cn/> and submit requests online, or consult the interlibrary loan department in your library.
2. For users of non-CALIS member libraries, please mail to [etd@xmu.edu.cn](mailto:etd@xmu.edu.cn) for delivery details.

厦门大学博硕士学位论文摘要库