

戴姝娣, 冯宇妍, 陈晓静, 等. 延长光照时长对开产初期扬州公鹅睾丸发育的影响 [J]. 畜牧与兽医, 2025, 57 (9): 22-28.

DAI S D, FENG Y Y, CHEN X J, et al. The effect of prolonged light exposure on testicular development of Yangzhou male geese in the early stage of production [J]. Animal Husbandry & Veterinary Medicine, 2025, 57 (9): 22-28.

## 延长光照时长对开产初期扬州公鹅睾丸发育的影响

戴姝娣<sup>1</sup>, 冯宇妍<sup>2</sup>, 陈晓静<sup>2</sup>, 李承军<sup>1</sup>, 刘杰<sup>3\*</sup>, 朱欢喜<sup>3\*</sup>

(1. 江苏大学, 江苏 镇江 212000;

2. 南京农业大学, 江苏 南京 210095;

3. 江苏省农业科学院, 江苏 南京 210014)

**摘要:** 旨在解析光照调控鹅睾丸急速变化的分子机制。每组随机选取 3 只延长光照后鹅群开产初期的扬州鹅公鹅, 分别采集延长光照后第 20 天 (T1 组) 和第 32 天 (T2 组) 的睾丸和血液样品, 进行表型分析和转录组学分析。结果: 延长光照后血液中三碘甲状腺原氨酸 (T3) 含量维持在 2.8 ng/mL 以上, 与 T1 组相比, T2 组两侧睾丸的重量和外观尺寸均极显著增加 ( $P < 0.01$ ), 曲细精管和管腔直径均极显著增加 ( $P < 0.01$ ), 并且发现仅 T2 组曲细精管管腔内出现少量成熟精子; 转录组学分析显示, 从 T1 组至 T2 组有 2 648 个基因表达上调, 632 个基因表达下调; 差异基因富集到类固醇激素合成相关通路, 甲状腺激素、雌激素和维生素的消化和吸收信号通路等。研究结果提示, 公鹅睾丸发育迟缓可能是导致鹅群开产初期种蛋受精率低的重要原因之一, 而甲状腺激素可能在睾丸部位参与调控睾丸发育。

**关键词:** 鹅; 光照; 睾丸发育; RNA-seq

中图分类号: S835 文献标志码: A 文章编号: 0529-5130(2025)09-0022-07

## The effect of prolonged light exposure on testicular development of Yangzhou male geese in the early stage of production

DAI Shudi<sup>1</sup>, FENG Yuyan<sup>2</sup>, CHEN Xiaojing<sup>2</sup>, LI Chengjun<sup>1</sup>, LIU Jie<sup>3\*</sup>, ZHU Huanxi<sup>3\*</sup>

(1. Jiangsu University, Zhenjiang 212000, China;

2. Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China;

3. Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014, China)

**Abstract:** Geese are sensitive to light and their reproductive activities respond to changes in light signals, with rapid and significant changes in the testes. However, it is unclear how light regulates rapid changes in the testes. Therefore, this study selected Yangzhou geese in the early stage of production after prolonged light exposure as the research object. Testicular and blood samples (T1 and T2) were collected from the geese on the 20th and 32nd day after prolonged light exposure, respectively, for phenotype analysis and transcriptome analysis. The results showed that, after prolonged exposure to light, the thyroid hormone T3 content in the blood remained above 2.8 ng/mL. Compared with T1, the weight and appearance size of the testes on both sides increased significantly ( $P < 0.01$ ) in the T2 group, and the diameter of the seminiferous tubules and lumen increased significantly ( $P < 0.01$ ). It was also found that only a small amount of mature sperm appeared in the lumen of T2. The transcriptome analysis results showed that 2 648 genes were upregulated and 632 genes were downregulated from T1 to T2. Differential expression genes are enriched in the pathways related to steroid hormone synthesis, as well as signaling pathways, for the digestion and absorption of thyroid hormones, estrogen and vitamins. The present research results suggest that delayed testicular development in male geese may be one of the important reasons for the low fertilization rate of eggs in the geese in the early stages of production, and thyroid hormones may be involved in regulating testicular development in the testicular area.

**Keywords:** goose; light; testicular development; RNA-seq

收稿日期: 2024-08-09; 修回日期: 2025-07-01

基金项目: 江苏省“333 人才”青年人才项目 (31871248)

第一作者: 戴姝娣, 女, 硕士

\* 通信作者: 刘杰, 博士, 助理研究员, 主要研究方向: 家禽繁殖调控, E-mail: liujie891213@163.com; 朱欢喜, 博士, 副研究员, 主要研究方向: 家禽繁殖调控与育种, E-mail: xuanzaizhu@163.com.

我国是世界上最大的鹅肉生产和消费国，鹅存在季节性繁殖和抱窝等现象，导致其繁殖性能较低。基于鹅对光照敏感这一特性，通过光照调控等技术可调整其繁殖活动<sup>[1-2]</sup>。研究认为眼睛是哺乳动物唯一的感光器官，摘除眼睛完全阻断了光周期反应<sup>[3]</sup>，眼睛接收到的光刺激通过视交叉上核传输到松果体，引起褪黑素分泌水平变化，褪黑激素在哺乳动物的季节性繁殖调控中发挥关键作用<sup>[4]</sup>。在光照调控动物繁殖途径方面禽类表现出与哺乳动物极大地区别，Benoit等<sup>[5]</sup>首次证明了盲鸭在光刺激表现出性腺发育；鹤鹑切除松果体和失明也显示出性腺发育<sup>[6]</sup>，但是在失明和松果体切除的麻雀的头皮下注射墨汁却能够阻断光周期反应<sup>[7]</sup>。目前认为眼睛和松果体在鸟类季节性繁殖的调节中不是必需的，而目前关于光照调控禽类繁殖的理论研究主要集中在中枢部位，研究认为光可以穿透禽类颅骨直接作用于丘脑的深脑光感受器<sup>[8]</sup>，影响垂体结节部促甲状腺激素（TSH）的生成，进一步改变下丘脑室膜细胞表达Ⅱ型脱碘酶（DIO2）水平，调节有活性的三碘甲状腺原氨酸（T3）水平，影响促性腺激素释放激素（GnRH）生成和分泌，启动繁殖活动<sup>[9]</sup>，鹅上的研究也与该理论相一致<sup>[10]</sup>。另外，在分析人工光照程序调控鹅繁殖的内分泌机制时发现，光照会改变血液中T3的含量<sup>[11]</sup>。尽管甲状腺激素在季节性繁殖中的作用已经提出几十年<sup>[11]</sup>，但是其作为一种脂溶性激素，在光信号变化后，是否可以直接作用于禽类外周的靶器官发挥作用并未见相关报道。

睾丸是禽类生殖系统的重要组成部分，其功能直接影响种蛋的受精率。禽类的精子形成过程与哺乳动物相似，分为精原干细胞更新和增殖、减数分裂和精子形成三个阶段<sup>[12]</sup>。维甲酸（RA）作为精子发生启动的“开关”，是生殖细胞减数分裂的起始因子。动物摄入的维生素A（视黄醇）进入睾丸支持细胞，经两步氧化形成RA<sup>[13-15]</sup>，RA进入生殖细胞调节减数分裂。对啮齿类<sup>[16-18]</sup>研究发现，下丘脑中的RA信号受到光信号的调节，并且发现T3调节脑中参与RA合成和降解的酶的基因表达。在光照调控种鹅繁殖模型中，T3若能在睾丸组织内直接作用，其影响减数分裂进程的潜在途径之一可能是调控局部视黄酸的水平。

因此，本研究首先以扬州鹅种鹅为研究对象，通过适当延长光照时长诱导鹅群开产，在鹅群开产阶段采集两个时间点的样品。在该模型下，通过表型描述，转录组学分析和低通量验证的方式，初步解析光照调控种鹅繁殖时，T3是否直接在睾丸部位发挥作用及可能的作用机制，以期完善光照调控禽类繁殖的

理论。

## 1 材料与方法

### 1.1 主要试剂

RNA isolater Total RNA Extraction Reagent (R401)、HiScript III RT SuperMix for qPCR (R223)和ChamQ Universal SYBR qPCR Master Mix (Q311)均购自南京诺唯赞生物科技股份有限公司；鹅T3 ELISA科研试剂盒购自江苏酶免实业有限公司；血液生化指标检测试剂盒购自美康生物科技股份有限公司等。

### 1.2 试验方案

健康成年扬州鹅按照公母比例1:5进行封闭棚舍饲养，24 h内人工给予长光照（L）6.5 h，短光照（D）17.5 h，处理2个月后，延长光照时间至L:D=11.5:12.5，鹅群于15 d后开始产蛋。在第20天（产蛋率约2%，标记为T1组，即产蛋初期的早期阶段）和第32天（产蛋率约5%，标记为T2组，即产蛋初期的晚期阶段），随机选取3只公鹅采集睾丸组织，液氮短暂保存后放入-80℃冰箱保存；采集血液于2 000 r/min离心5 min后，吸取上层血清，保存在-80℃冰箱。

### 1.3 血液生化及激素指标检测

收集并分离鹅血清，使用自动生化分析仪检测血清中丙氨酸氨基转移酶（ALT）、天门冬氨酸氨基转移酶（AST）、总蛋白（TP）、白蛋白（ALB）、总胆红（TBIL）、磷（P）、胆固醇（CHOL）、甘油三酯（TG）、肌酸激酶（CK）、乳酸脱氢酶（LDH）、球蛋白（GLOB）的含量；使用江苏酶免实业有限公司鹅T3 ELISA科研试剂盒检测血清中T3含量，操作步骤均按照说明书进行。

### 1.4 睾丸组织形态分析

采集左侧睾丸，切取约1 cm<sup>3</sup>睾丸组织置于多聚甲醛组织固定液中。委托武汉塞维尔生物科技有限公司进行石蜡切片制作及苏木精-伊红（HE）染色拍照。使用软件CaseViewer，在3个组织切片中共选取10个不同视野的生精小管或单位面积，使用Image J软件测量睾丸生精小管上皮高度、管腔直径以及曲细精管直径等参数。根据精子发生状态，判断Johnsen评分。

### 1.5 睾丸组织RNA-seq检测分析

提取睾丸组织RNA（n=3），送广州基迪奥生物科技有限公司进行mRNA样品质量检测和纯化，并构建测序文库。利用Omicshare生物信息学云平台（<https://www.omicshare.com>）对测序数据进行分析，按照 $|\log_2FC| \geq 1$ ，同时错误发现率（FDR）<0.05

为筛选标准进行差异表达基因 (DEGs) 筛选; 对 DEGs 进行京都基因与基因组百科全书 (KEGG) 通路富集分析。

### 1.6 睾丸组织实时荧光定量 PCR (RT-qPCR) 分析

液氮研磨睾丸组织, 取 30 mg 使用 RNA isolater Total RNA Extraction Reagent 提取 RNA, 使用 Nanodrop ND-2000 仪器测定样品总 RNA 的浓度, 取 1 000 ng RNA 使用 HiScript III RT SuperMix for qPCR 进行反转录, cDNA 稀释 5 倍后使用 ChamQ Universal SYBR qPCR Master Mix 进行 RT-qPCR 检测基因表达水平, RT-qPCR 数据的分析方法采用  $2^{-\Delta\Delta Ct}$  法, 内参基因为甘油醛-3-磷酸脱氢酶 (GAPDH)。使用 Primer 5.0 软件设计, 促甲状腺激素受体 (TSHR)、热休克蛋白 70 家族成员 2 (HSPA2)、细胞色素 P450 家族 19 亚家族 A 成员 1 (CYP19A1) 均由擎科生物有限公司合成。引物序列见表 1。

### 1.7 数据统计与分析

数据使用 SPSS 23 进行处理, Graphpad Prism 9 制图, 结果以“平均值±标准误”表示, 使用 *t* 检测进行显著性分析, 以  $P < 0.05$  代表差异显著,  $P < 0.01$  代表差异极显著。

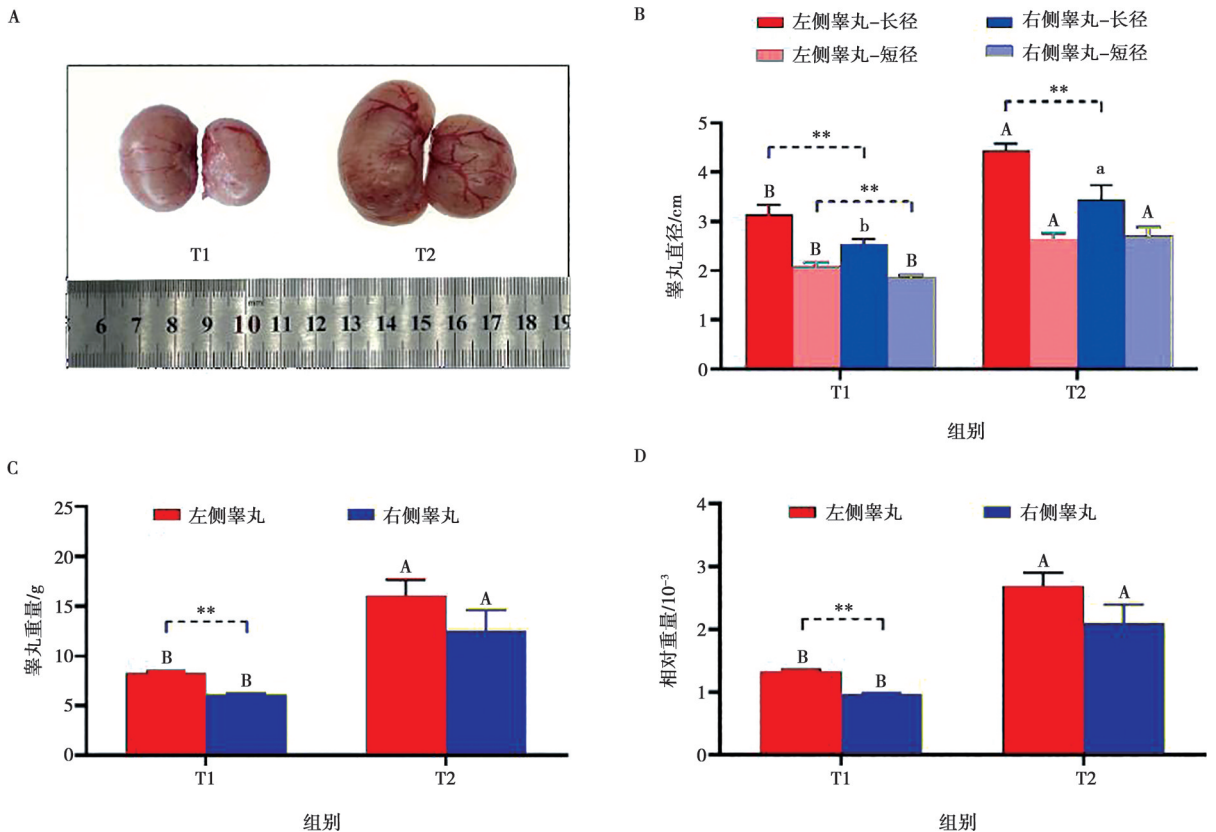
表 1 引物序列

基因名称	ID	引物序列 (5'→3')
GAPDH	NM_204305.1	F: GCCATCACAGCCACACAGA
		R: TTTCCCCACAGCCTTAGCA
TSHR	XM_013194615.1	F: TGCTTGCCTATGGACACAGA
		R: TCAACACAGCCATCCGTTTG
HSPA2	XM_013183105.2	F: GTGGACAAGAGCACGGGTAA
		R: CACCCGATCTCTGTTGGCTT
CYP19A1	AH_002433.2	F: TCCCAGATCTCCAGCGTAT
		R: TGATAGAGTGCCGACAGTGTG

## 2 结果与分析

### 2.1 产蛋初期不同时间睾丸外观及大小变化

由图 1 可知, 鹅睾丸呈现左大右小的状态, 左侧睾丸为长椭圆形, 右侧偏球形, 左侧睾丸在长径和重量方面均高于右侧睾丸; 与 T1 组相比, T2 组的左右两侧睾丸长径和短径均显著或者极显著增加 ( $P < 0.05$ ), 同时睾丸重量和相对重量 (睾丸/体重) 均极显著增加 ( $P < 0.01$ )。



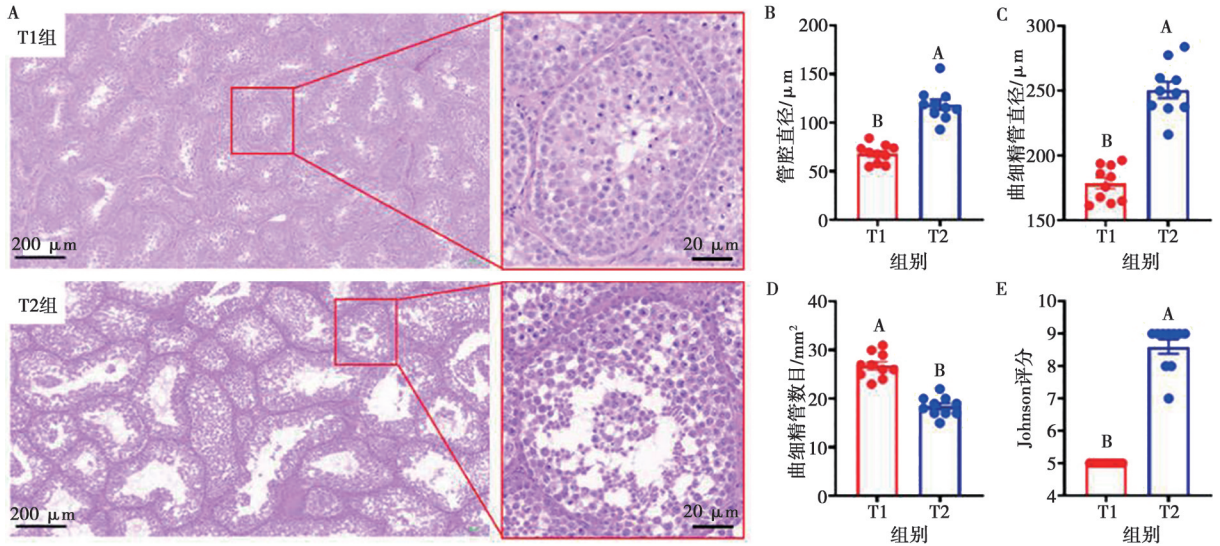
\*\* 代表差异极显著 ( $P < 0.01$ ); 相同指标组间比较, 不同小写字母代表差异显著 ( $P < 0.05$ ), 不同大写字母代表差异极显著 ( $P < 0.01$ )。

图 1 睾丸外观变化

### 2.2 产蛋初期不同时间睾丸组织形态变化

由图2可知，两个时间点的睾丸内部结构发生巨大变化，曲细精管直径和管腔直径极显著增大 ( $P < 0.01$ )；

单位面积内曲细精管数目极显著减少 ( $P < 0.01$ )；Johnsen 评分极显著升高 ( $P < 0.01$ )。



A. 左侧睾丸组织形态图；B. 曲细精管管腔直径；C. 曲细精管直径；D. 单位面积内曲细精管数目；E. Johnsen 评分情况。不同大写字母代表差异极显著 ( $P < 0.01$ )。

图2 睾丸组织结构变化

### 2.3 产蛋初期不同时间血液生化指标变化

本一致，不存在统计学差异。

由表2可知，两个时间点的公鹅血液生化状态基

表2 血液生化指标水平变化情况

项目	T1 组	T2 组	P 值
ALT/ (U · L <sup>-1</sup> )	23.75±6.84	15.50±3.77	>0.05
AST/ (U · L <sup>-1</sup> )	68.75±29.78	35.50±8.57	>0.05
TP/ (g · L <sup>-1</sup> )	63.85±3.36	69.80±3.08	>0.05
ALB/ (g · L <sup>-1</sup> )	13.13±0.77	13.60±0.66	>0.05
TBIL/ (μmol · L <sup>-1</sup> )	4.58±2.24	1.23±0.24	>0.05
P/ (mg · dL <sup>-1</sup> )	1.56±0.23	1.28±0.09	>0.05
CHOL/ (mmol · L <sup>-1</sup> )	4.39±0.28	4.02±0.51	>0.05
TG/ (mmol · L <sup>-1</sup> )	1.52±0.11	1.48±0.14	>0.05
CK/ (U · L <sup>-1</sup> )	443.75±263.11	197.25±17.98	>0.05
LDH/ (U · L <sup>-1</sup> )	462.25±129.00	311.00±48.63	>0.05
GLOB/ (g · L <sup>-1</sup> )	50.73±4.12	56.20±2.76	>0.05

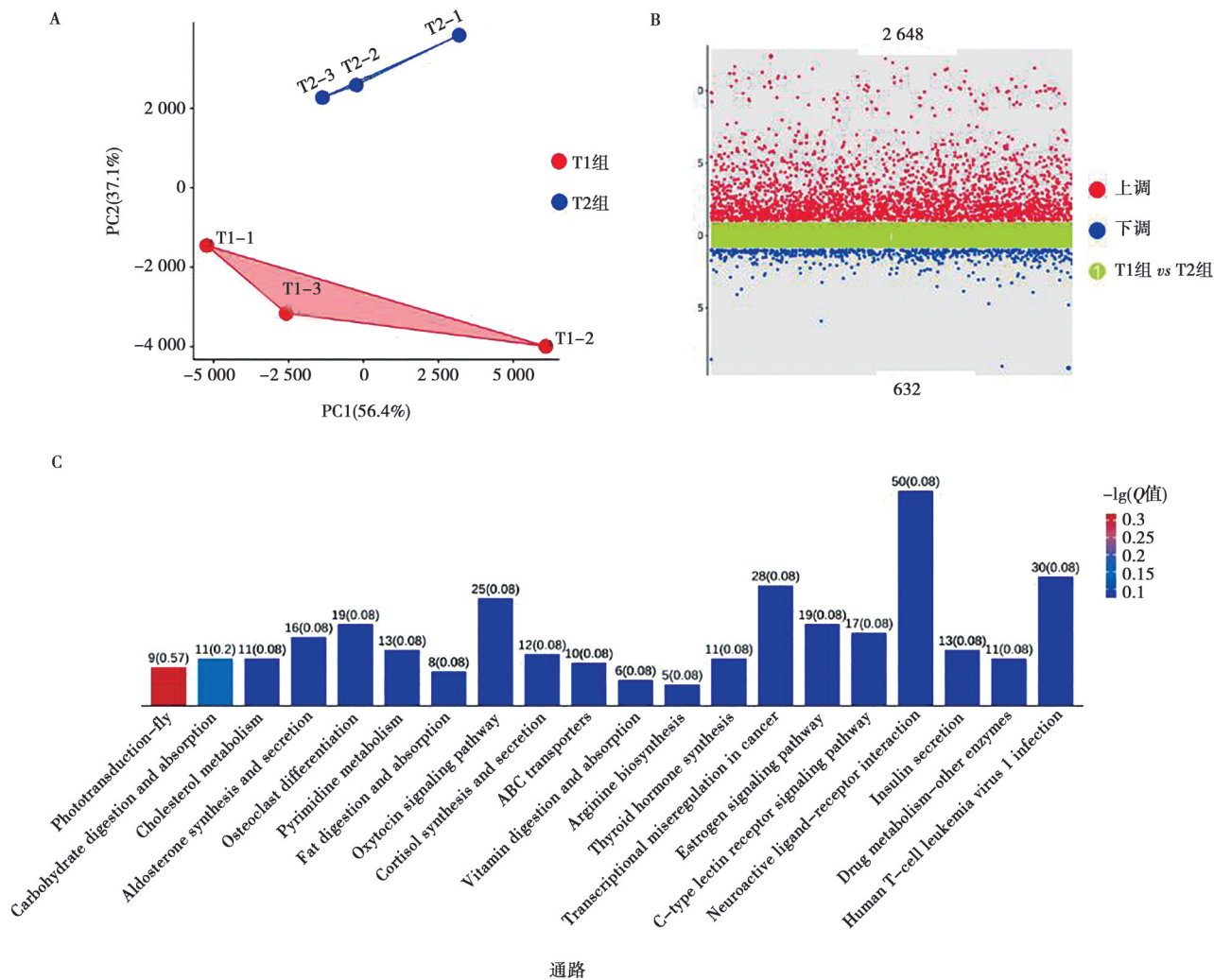
### 2.4 产蛋初期不同时间点睾丸 RNA-seq 分析

由图3可知，两个时间点内3个独立样品的相似性较高，时间点之间差异明显。与从T1到T2组，有2648个表达上调的差异基因，有632个下调的差异基因。对上述差异基因进行KEGG富集分析，结果

显示富集到的前20位通路包括：类固醇激素合成相关通路 (steroid hormone synthesis related pathways)、甲状腺激素 (thyroid hormone signaling pathway)、雌激素 (estrogen signaling pathway)、催产素 (oxytocin signaling pathway) 和胰岛素 (insulin signaling

pathway) 相关信号通路和维生素的消化和吸收信号通路 (vitamin digestion and absorption signaling path-

ways) 等。



A. 主成分分析; B. 上调和下调差异表达基因统计; C. 差异表达基因 KEGG 富集分析。

图3 睾丸组织 RNA-seq 分析

### 2.5 RT-qPCR 分析及验证

如图4所示, 3个基因表达水平的变化趋势在RNA-seq结果和RT-qPCR结果中保持一致。

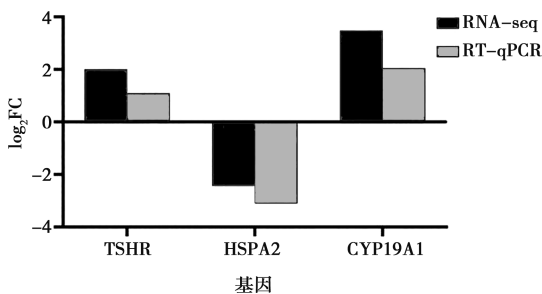


图4 差异基因验证

### 2.6 公鹅血清中 T3 浓度变化

检测公鹅血液中 T3 浓度, T1 组 T3 浓度为 (2.86 ± 0.05) ng/mL, T2 组 T3 浓度为 (2.81 ± 0.10) ng/mL, 2 组间的 T3 浓度无显著差异。

## 3 讨论

本试验以扬州鹅为研究对象, 用生产中已成熟应用的光照程序处理种鹅, 在繁殖启动的关键时期采集 2 个时间点的公鹅样品, 通过表型分析、睾丸转录组学分析和低通量验证, 解析光照影响睾丸发育的机制。

鹅的繁殖活动受光周期调控。缩短短日照鹅 (如马冈鹅) 的日照时长可诱导其进入繁殖季节; 反

之,延长长日照鹅(如扬州鹅)的日照时长可启动其产蛋期<sup>[19]</sup>,相似的变化在日本鹌鹑中也得到印证<sup>[20]</sup>。在本试验中,将光照从6.5 h延长至11.5 h,鹅群于2周后开始产蛋。在鹅群开产的阶段,也是睾丸变化最剧烈的阶段,选择第20天(产蛋率约2%)和第32天(产蛋率约5%)样品进行对比分析,能够最大程度还原睾丸功能复苏过程的变化规律。

对采集的睾丸样品进行外观分析,发现T1与T2这2组时间点仅相差12 d,但是睾丸重量、相对重量和直径均发生显著变化。禽类睾丸进入繁殖季节后会迅速变大,有报道称亚热带鸟类的睾丸变化甚至可以达到100倍<sup>[21]</sup>。通过观察睾丸内部结构发现,在繁殖启动的关键时间段内,曲细精管变粗,生精上皮变厚,同在鹅群开产初期的早期阶段,曲细精管腔没有成熟精子,这与生产中面临的产蛋初期种鹅受精率低的现象高度一致,说明精子发生迟缓是造成产蛋初期种蛋受精率低的重要原因。

对公鹅进行血液生化分析发现2个采样节点公鹅的肝脏功能和能量代谢水平的部分指标差异较大,但不存在统计学差异,这可能是因样本数目不足造成的。转录组学分析显示:延长光照后32 d相对于20 d睾丸,有2 648个表达上调的差异基因,有632个下调的差异基因。差异基因的富集分析结果显示:类固醇激素合成相关通路、甲状腺激素、雌激素、催产素和胰岛素相关信号通路以及维生素的消化和吸收信号通路被显著富集光信号对禽类繁殖活动的调节存在甲状腺激素依赖性<sup>[22]</sup>,切除棕鸟甲状腺后,其睾丸的生长和萎缩不再受光照时间影响<sup>[23]</sup>。利用丙基硫氧嘧啶(PTU)诱导甲状腺短暂性功能减退,火鸡光钝化效应结束,恢复产蛋<sup>[24]</sup>。同样,在乌鬃鹅上的研究指出夏季血液中T3含量显著高于冬季<sup>[25]</sup>,而浙东白鹅的DIO2表达也受季节性变化影响<sup>[26]</sup>。因此认为,甲状腺激素T3是光信号调控禽类繁殖活动的重要中间信号分子。接受不同光照程序的扬州鹅,在短光照时期血液中T3浓度小于2 ng/mL,而延长光照后,T3浓度升高至3 ng/mL左右<sup>[1]</sup>。本试验发现2个时间点扬州鹅血液中T3浓度均在3 ng/mL左右。T3是一种脂溶性激素,可经血液循环直接进入或者经转运蛋白进入细胞,并且,睾丸组织中存在甲状腺激素代谢相关酶,并且证实甲状腺激素是人类睾丸发育期重要的激素调节因子,参与调节支持细胞和间质细胞的增殖和分化<sup>[27]</sup>。因此,认为在光照调控种鹅繁殖模型中,T3可能会直接在睾丸中发挥调节作用。

光照启动种鹅繁殖时,公鹅睾丸内精子发生状态发生剧烈变化,其中生殖细胞减数分裂的起始因子RA的变化是影响精子状态的重要因素。有研究指

出,在原代培养的小鼠大脑皮层细胞中,甲状腺激素T3处理可促进调控视黄酸代谢的关键酶基因表达:上调合成酶醛脱氢酶1A1(ALDH1A1)和RA分解酶细胞色素P450家族成员26B1(CYP26B1),同时降低醛脱氢酶1家族成员A3(ALDH1A3)基因表达;通过敲除甲状腺激素受体 $\alpha$ 蛋白(TR $\alpha$ )或甲状腺激素受体 $\beta$ 蛋白(TR $\beta$ )并添加T3发现,TR $\alpha$ 作为转录因子介导了T3对ALDH1A1的调控作用<sup>[28]</sup>。大鼠注射T3增加下丘脑中ALDH1A1基因表达水平,而T3处理大鼠脑片和伸长细胞24 h后,ALDH1A1和CYP26B1基因表达水平均显著升高,并且在ALDH1A1启动子区发现与甲状腺激素应答元件一致的序列,提示T3在转录因子TRs(TR $\alpha$ 和TR $\beta$ )介导下直接调控ALDH1A1表达<sup>[29]</sup>。

## 4 结论

综上所述,适当延长扬州鹅的光照时长可以诱导种公鹅性腺复苏,而在母鹅开始产蛋初期,公鹅睾丸发育迟缓可能是造成该阶段种蛋受精率较低的重要原因之一;转录组学数据显示类固醇激素合成、甲状腺激素和维生素的消化和吸收等信号通路可能参与调节该生理现象,特别是甲状腺激素T3在公鹅睾丸中的作用值得进一步关注。

## 参考文献:

- [1] ZHU H, SHAO X, CHEN Z, et al. Induction of out-of-season egg laying by artificial photoperiod in Yangzhou geese and the associated endocrine and molecular regulation mechanisms [J]. *Anim Reprod Sci*, 2017, 180: 127-136.
- [2] ZHU H X, HU M D, GUO B B, et al. Effect and molecular regulatory mechanism of monochromatic light colors on the egg-laying performance of Yangzhou geese [J]. *Anim Reprod Sci*, 2019, 204: 131-139.
- [3] LEGAN S J, KARSCH F J. Importance of retinal photoreceptors to the photoperiodic control of seasonal breeding in the ewe [J]. *Biol Reprod*, 1983, 29 (2): 316-325.
- [4] ARENDT J. Melatonin and the pineal gland: influence on mammalian seasonal and circadian physiology [J]. *Rev Reprod*, 1998, 3 (1): 13-22.
- [5] BENOIT J. Le role des yeux dans l'action stimulante de la lumiere sure le developpement testiculaire chez le canard [J]. *C R Soc Biol (Paris)*, 1935, 118: 669-671.
- [6] SIOPEs T D, WILSON W O. Extraocular modification of photoreception in intact and pinealectomized coturnix [J]. *Poult Sci*, 1974, 53 (6): 2035-2041.
- [7] MENAKER M, ROBERTS R, ELLIOTT J, et al. Extraretinal light perception in the sparrow. 3. The eyes do not participate in photoperiodic photoreception [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1970, 67 (1): 320-325.

- [ 8 ] PEREZ J H. Light receptors in the avian brain and seasonal reproduction [J]. *J Exp Zool A Ecol Integr Physiol*, 2022, 337 (9/10): 985–993.
- [ 9 ] YOSHIMURA T. Thyroid hormone and seasonal regulation of reproduction. *Front Neuroendocrinol* [J]. *Front Neuroendocrinol*, 2013, 34 (3): 157–166.
- [ 10 ] ZHU H X, LIU X Q, HU M D, et al. Endocrine and molecular regulation mechanisms of the reproductive system of Hungarian white geese investigated under two artificial photoperiodic programs [J]. *Theriogenology*, 2019, 123: 167–176.
- [ 11 ] NAKANE Y, YOSHIMURA T. Photoperiodic regulation of reproduction in vertebrates [J]. *Annu Rev Anim Biosci*, 2019, 7: 173–194.
- [ 12 ] 张学明, 文兴豪, 赖良学, 等. 性成熟前小鼠生精细胞的发育过程 [J]. *中国兽医学报*, 2000, 20 (3): 293–297.
- [ 13 ] GRISWOLD M D. Spermatogenesis: the commitment to meiosis [J]. *Physiol Rev*, 2016, 96 (1): 1–17.
- [ 14 ] ENDO T, MIKEDIS M M, NICHOLLS P K, et al. Retinoic acid and germ cell development in the ovary and testis [J]. *Biomolecules*, 2019, 9 (12): 775.
- [ 15 ] ZHANG H Z, HAO S L, YANG W X. How does retinoic acid (RA) signaling pathway regulate spermatogenesis? [J]. *Histol Histopathol*, 2022, 37 (11): 1053–1064.
- [ 16 ] SHEARER K D, GOODMAN T H, ROSS A W, et al. Photoperiodic regulation of retinoic acid signaling in the hypothalamus [J]. *J Neurochem*, 2010, 112 (1): 246–257.
- [ 17 ] HELFER G, ROSS A W, RUSSELL L, et al. Photoperiod regulates vitamin A and Wnt/ $\beta$ -catenin signaling in F344 rats [J]. *Endocrinology*, 2012, 153 (2): 815–824.
- [ 18 ] SHEARER K D, STONEY P N, NANESCU S E, et al. Photoperiodic expression of two RALDH enzymes and the regulation of cell proliferation by retinoic acid in the rat hypothalamus [J]. *J Neurochem*, 2012, 122 (4): 789–799.
- [ 19 ] 郭彬彬, 朱欢喜, 施振旦. 鹅的季节性繁殖及其调控机制与技术的研究进展 [J]. *黑龙江动物繁殖*, 2020, 28 (1): 42–46.
- [ 20 ] BANERJEE S, CHATURVEDI C M. Testicular atrophy and reproductive quiescence in photorefractory and scotosensitive quail: involvement of hypothalamic deep brain photoreceptors and GnRH–GnIH system [J]. *J Photochem Photobiol B*, 2017, 175: 254–268.
- [ 21 ] TAMAI T K, YOSHIMURA T. Molecular and neuroendocrine mechanisms of avian seasonal reproduction [J]. *Adv Exp Med Biol*, 2017, 1001: 125–136.
- [ 22 ] RENTHLEI Z, YATUNG S, LALPEKHLUI R, et al. Seasonality in tropical birds [J]. *J Exp Zool A Ecol Integr Physiol*, 2022, 337 (9/10): 952–966.
- [ 23 ] DAWSON A. Thyroidectomy progressively renders the reproductive-system of starlings (*Sturnus Vulgaris*) unresponsive to changes in daylength [J]. *J Endocrinol*, 1993, 139 (1): 51–55.
- [ 24 ] SIOPE S T. Transient hypothyroidism reinitiates egg laying in turkey breeder hens: termination of photorefractoriness by propylthiouracil [J]. *Poult Sci*, 1997, 76 (12): 1776–1782.
- [ 25 ] 肖雄, 孔丽娜, 吴银宝, 等. 不同季节对鹅若干生理和免疫指标的影响 [J]. *家畜生态学报*, 2014, 35 (7): 45–48.
- [ 26 ] ZHAO W, YUAN T, FU Y, et al. Seasonal differences in the transcriptome profile of the Zhedong white goose (*Anser cygnoides*) pituitary gland [J]. *Poult Sci*, 2021, 100 (2): 1154–1166.
- [ 27 ] HERNANDEZ A, MARTINEZ M E. Thyroid hormone action in the developing testis: intergenerational epigenetics [J]. *J Endocrinol*, 2020, 244 (3): R33–R46.
- [ 28 ] GIL-IBÁÑEZ P, BERNAL J, MORTE B. Thyroid hormone regulation of gene expression in primary cerebrocortical cells: role of thyroid hormone receptor subtypes and interactions with retinoic acid and glucocorticoids [J]. *PLoS One*, 2014, 9 (3): e91692.
- [ 29 ] STONEY P N, HELFER G, RODRIGUES D, et al. Thyroid hormone activation of retinoic acid synthesis in hypothalamic tanycytes [J]. *Glia*, 2016, 64 (3): 425–439.