

# 鲫鱼尿激酶型纤溶酶原激活物受体(CaCD87)基因克隆及功能分析

刘树艺, 孙苗苗, 胡秀彩\*, 吕爱军

天津农学院水产学院, 天津市水产生态及养殖重点实验室, 天津

收稿日期: 2026年5月26日; 录用日期: 2026年6月18日; 发布日期: 2026年6月29日

## 摘要

基于转录组测序数据筛选获得鲫鱼尿激酶型纤溶酶原激活物受体(CaCD87), 并对其蛋白结构预测与功能分析。通过基因克隆获得CaCD87编码序列, 并对其序列特征、蛋白结构域、系统进化、蛋白互作网络、组织表达谱、GO功能注释及KEGG信号通路进行系统分析。结果显示, CaCD87基因cDNA全长812 bp, 编码199个氨基酸, 三级结构呈三叶草折叠, 含两个串联LU结构域(第20~108和110~184位)。系统进化树显示, CaCD87与鲤、草鱼等鲤科鱼类亲缘最近, 与银鲫同源性达91.46%。蛋白互作网络预测揭示其与PLAU、SERPINE1、PLG、ITGB2、ITGAM、EGFR等蛋白存在互作关系。组织表达谱分析表明CaCD87在脾脏中丰度最高, 其次在肝脏、肾脏中表达。GO功能注释表明CaCD87参与纤溶调节、凝血调节、细胞黏附等生物学过程, 定位于细胞表面、脂筏等细胞组分, 具有信号受体结合功能。KEGG通路富集显示其参与补体与凝血级联、黏着斑、PI3K-Akt等通路, 主要参与调控纤溶酶原激活及免疫细胞迁移功能。为鱼类CD87蛋白功能研究提供了基础数据。

## 关键词

鲫, 尿激酶型纤溶酶原激活物受体, 基因克隆, 功能, 免疫应答

# Cloning and Functional Analysis of Urokinase-Type Plasminogen Activator Receptor (CaCD87) Gene in Crucian Carp

Shuyi Liu, Miaomiao Sun, Xiucai Hu\*, Aijun Lv

Tianjin Key Laboratory of Aqua-Ecology and Aquaculture, College of Fisheries, Tianjin Agricultural University, Tianjin

Received: May 26, 2026; accepted: June 18, 2026; published: June 29, 2026

\*通讯作者。

文章引用: 刘树艺, 孙苗苗, 胡秀彩, 吕爱军. 鲫鱼尿激酶型纤溶酶原激活物受体(CaCD87)基因克隆及功能分析[J]. 水产研究, 2026, 13(2): 242-251. DOI: 10.12677/ojfr.2026.132028

## Abstract

Based on transcriptome sequencing data, the crucian carp (*Carassius auratus*) urokinase-type plasminogen activator receptor (CaCD87) was identified, and its protein structure prediction and functional analysis were performed. The coding sequence of CaCD87 was obtained by gene cloning, and its sequence characteristics, protein domains, phylogeny, protein-protein interaction network, tissue expression profile, GO functional annotation, and KEGG pathway were systematically analyzed. The results showed that the full-length cDNA of the CaCD87 gene is 812 bp, encoding 199 amino acids. Its tertiary structure exhibits a three-leaf clover fold, containing two tandem LU domains (positions 20~108 and 110~184). Phylogenetic analysis revealed that CaCD87 is most closely related to cyprinid fishes such as common carp and grass carp, with a homology of 91.46% to silver crucian carp. Protein interaction network prediction indicated its interactions with PLA2, SERPINE1, PLG, ITGB2, ITGAM, EGFR, and other proteins. Tissue expression profiling showed that CaCD87 is most abundant in the spleen, followed by the liver and kidney. GO functional annotation demonstrated that CaCD87 participates in biological processes including fibrinolysis regulation, coagulation regulation, and cell adhesion; is localized in cellular components such as cell surface and lipid rafts; and possesses signal receptor binding function. KEGG pathway enrichment revealed its involvement in complement and coagulation cascades, focal adhesion, and the PI3K-Akt pathway, primarily in regulating plasminogen activation and immune cell migration. This study provides fundamental data for the functional research of CD87 protein.

## Keywords

Crucian Carp, Urokinase-Type Plasminogen Activator Receptor, Gene Cloning, Function, Immune Response

Copyright © 2026 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

## 1. 前言

鲫(*Carassius auratus*)是我国淡水养殖的重要经济鱼类,但细菌性败血症、烂鳃、肠炎等多种炎症性疾病频繁暴发,给养殖业造成严重损失[1][2]。单纯依靠药物防治难以从根本上解决问题,亟需从分子层面阐明鲫鱼自身的免疫机制,寻找关键免疫相关基因,进而从育种角度提高抗病力。

尿激酶型纤溶酶原激活物受体(CD87/uPAR)是一种 I 型膜蛋白,通过 C 端糖基磷脂酰肌醇(GPI)锚定在细胞膜外表面[3]。该锚定方式赋予其主要特性,使 CD87 能够富集于细胞膜的脂筏微区,与 uPA、整合素、玻璃粘连蛋白(VTN)及表皮生长因子受体(EGFR)等分子高效结合,形成瞬时信号复合体[4];可被特定磷脂酶切割,释放可溶形式(suPAR)进入细胞外液或血液循环,作为信号分子作用于远端细胞[5]。CD87 的功能主要通过两条机制发挥:一是酶解功能,uPA 与 CD87 结合后促进纤溶酶原转化为纤溶酶,降解细胞外基质蛋白,清除免疫细胞迁移的物理屏障;二是信号转导,CD87 可直接与整合素、VTN、EGFR 等分子互作,激活胞内 PI3K/Akt、FAK、JAK-STAT 等信号通路,调节细胞增殖、存活、黏附和运动[4]。在肿瘤生物学领域,大量研究表明 uPAR 在乳腺癌、胃癌、结直肠癌等多种实体瘤中表达上调,且高表达通常预示较差的临床预后[6]。

近年来,鱼类免疫相关基因克隆研究取得诸多进展。草鱼 CD81、鲫 Dnmt1、ghrelin、HSP90、Caspase-

8、TLRs 等基因相继被克隆和初步功能分析[7]-[12]。值得关注的是,王伟等[13]从银鲫精巢中克隆到一个 Ly-6/uPAR 家族蛋白,发现其在精巢中特异性高表达,提示 uPAR 家族在鱼类中已出现组织特异性的功能分化。然而,涉及鱼类 CD87 基因深入工作机制的研究仍较为缺乏。本研究通过分子克隆获取 CaCD87 基因的编码序列,借助生物信息学工具对其序列特征、蛋白结构域、信号肽与 GPI 锚位点、三级结构、系统进化位置、蛋白互作网络、免疫相关信号通路及组织表达谱进行系统预测,旨在为后续探究 CaCD87 在鲫鱼免疫应答及抗病机制中的功能奠定基础。

## 2. 材料与方法

### 2.1. 实验材料

健康鲫鱼购自天津市某水产公司,于实验室水族箱中暂养,保持适宜水温,持续充氧。选取无损伤、活力良好的个体进行解剖采样。主要试剂包括: Taq PCR Master Mix 系统(上海捷瑞)、RNA 提取试剂盒和反转录试剂盒提取 RNA 和反转录成 cDNA, DNA marker (宝日医生物技术有限公司)。主要仪器包括:普通 PCR 仪(杭州佑宁)、琼脂糖凝胶水平电泳仪 DYCP-31BN (北京六一)、电泳凝胶成像系统 SN-NJ060 (北京信诺莱伯)。

### 2.2. 实验方法

根据前期鲫鱼转录组差异表达基因筛选分析[1],结合 NCBI 数据库 CD87 基因序列(登录号: LOC113039225),利用 Primer Premier 软件设计特异性引物。上游引物 CD87-F: TGTATGGGTCTGACGG, 下游引物 CD87-R: AACCGAGGATCCAGCATCAC, 由上海生工合成。

以鲫肝脏 cDNA 为模板进行 PCR 扩增。反应体系(20  $\mu$ L): 2 $\times$ Taq PCR Master Mix 10  $\mu$ L, 上下游引物(10  $\mu$ mol/L)各 1  $\mu$ L, cDNA 模板 2  $\mu$ L, 灭菌双蒸水 6  $\mu$ L。扩增程序: 94 $^{\circ}$ C 预变性 3 min; 30 个循环(94 $^{\circ}$ C 变性 30 s, 63 $^{\circ}$ C 退火 30 s, 72 $^{\circ}$ C 延伸 2 min); 72 $^{\circ}$ C 终延伸 10 min。PCR 产物经 1.0%琼脂糖凝胶电泳检测,送上海生工测序。

### 2.3. 生物信息学分析

测序结果用 DNAMAN 软件拼接,利用 NCBI ORF Finder 预测开放阅读框。通过 BLASTp 进行同源性搜索,选取代表性物种 CD87 同源序列,使用 ClustalW 进行多序列比对,MEGA 软件采用邻接法构建系统进化树(Bootstrap = 1000)。利用 SMART 数据库预测蛋白功能结构域, TMHMM 2.0 预测跨膜螺旋区, SignalP 6.0 预测信号肽, Big-PI Predictor 预测 GPI 锚定位点。采用 SOPMA 预测二级结构, SWISS-MODEL 进行同源建模(模板为人 uPAR, PDB ID: 1YWH), PyMOL 可视化。将 CaCD87 氨基酸序列提交至 STRING 数据库,以人 PLAUR 为查询蛋白构建蛋白互作网络(置信度阈值  $\geq 0.4$ ),并进行 GO 功能注释和 KEGG 通路富集分析。

## 3. 结果与分析

### 3.1. CaCD87 基因克隆与序列分析

基于前期鲫鱼转录组测序数据及 NCBI 数据库信息,获得鲫 CaCD87 基因全长 cDNA 序列(812 bp),编码 199 个氨基酸,与鱼类 CD87 家族典型结构特征相符。进一步设计 CaCD87 基因片段的特异性引物,以鲫肝脏 cDNA 为模板进行 RT-PCR 扩增,经琼脂糖凝胶电泳检测,在约 430 bp 处出现单一条带(图 1),与预期片段大小一致。

BLASTP 同源比对结果显示,该序列与多种鱼类的 uPAR/CD87 家族蛋白高度同源:与金鱼、银鲫和

鲤的 uPAR-like 蛋白序列一致性达 90%以上, 与斑马鱼同源蛋白序列一致性为 59.30%, 与哺乳动物(人、鼠)的一致性约为 27%~32%。序列中存在的 Ly6/PLAUR 结构域特征进一步验证了所获序列为鲫 CD87 基因的编码序列。

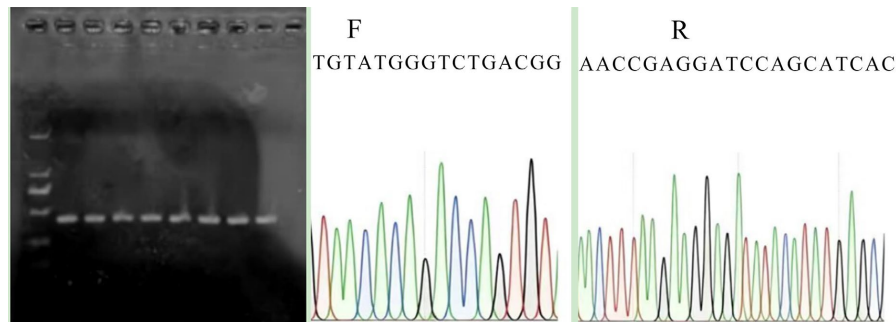


Figure 1. PCR agarose gel electrophoresis and sequencing primer sequences.

图 1. PCR 电泳图及测序引物序列

### 3.2. 同源性比对与系统进化分析

多序列比对结果显示(图 2), CaCD87 与银鲫的同源性最高(91.46%), 与鲤(84.92%)、金线鲃(77.39%)、罗非鱼(75.86%)、草鱼(72.00%)、欧鲢(72.86%)、斑马鱼(59.30%)的同源性依次递减。基于 12 种物种 CD87 蛋白序列构建的 NJ 系统进化树显示, CaCD87 与银鲫亲缘关系最近, 其次与鲤鱼聚为一支, 然后与其他鲤科鱼类聚集, 最后与哺乳动物和鸟类分开(图 3)。该结果与之前关于 uPA/uPAR 基因在脊索动物中起源与分化的研究结论一致, 即鱼类序列形成独立于哺乳动物的分支。

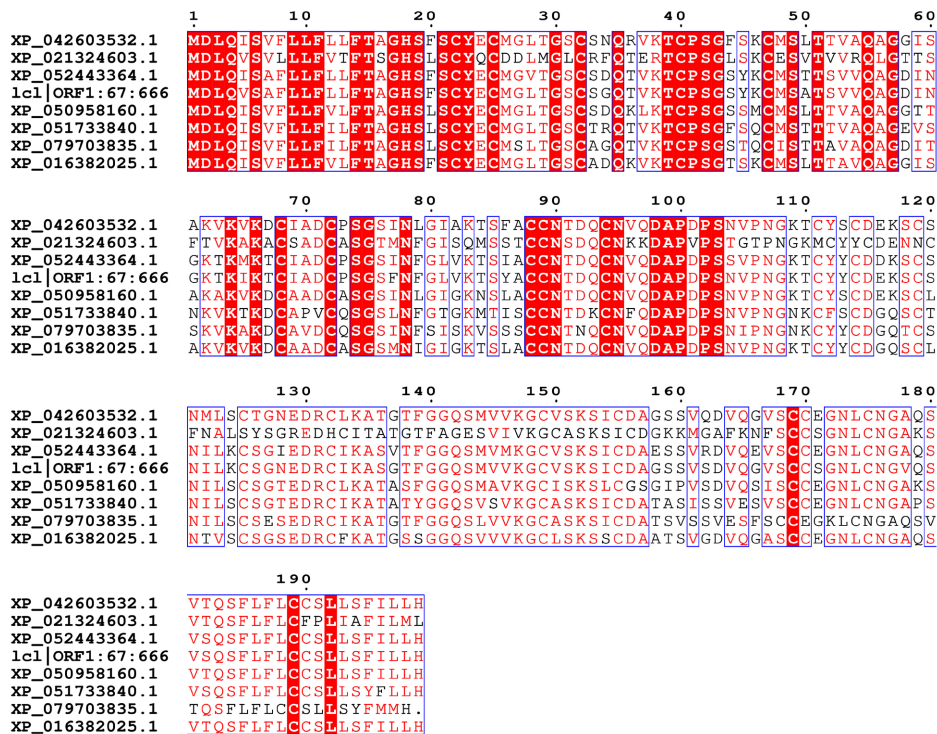
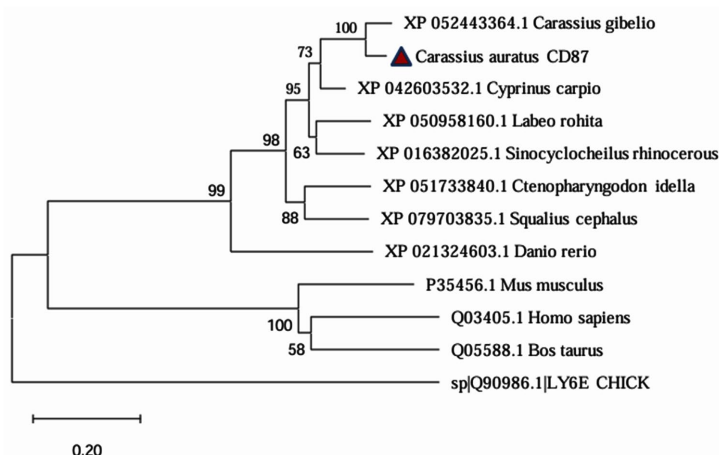


Figure 2. Multiple sequence alignment of crucian carp CD87 protein with amino acid sequences from other species

图 2. 鲫 CD87 蛋白与其他物种氨基酸序列的多序列比对



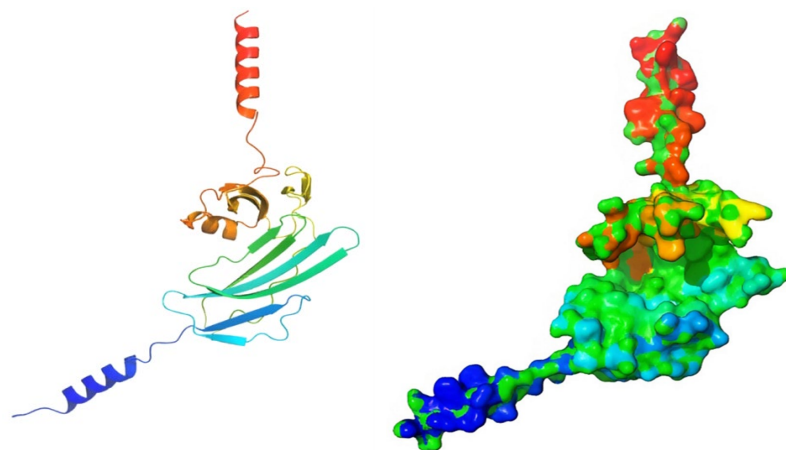
**Figure 3.** Phylogenetic tree of crucian carp CD87 protein constructed using the Neighbor-Joining (N-J) method  
**图 3.** N-J 法构建鲫 CD87 蛋白系统进化树

### 3.3. CaCD87 蛋白结构特征分析

SignalP 6.0 预测显示第 19~20 位氨基酸之间存在信号肽切割位点, 表明该蛋白为分泌蛋白。SMART 分析显示该蛋白含有两个串联的 LU 结构域: 第一个位于第 20~108 位, 第二个位于第 110~184 位, C 末端预测到一个低复杂区域。与哺乳动物 uPAR 具有三个 LU 结构域(D1, D2, D3)不同, CaCD87 仅含两个结构域, 这与在银鲫中发现的 Ly-6/uPAR 蛋白特征一致, 可能为鱼类 uPAR 家族的普遍特征。

TMHMM 2.0 预测显示该蛋白无跨膜螺旋区。Big-PI 预测发现潜在 GPI 修饰位点: 最佳位点位于第 176 位丝氨酸(评分-3.46,  $P = 2.87e-03$ ), 质量等级为良好。该结果表明 CaCD87 可能通过 GPI 锚定于细胞膜外表面, 与哺乳动物 uPAR 的膜锚定方式一致。

SOPMA 预测显示, CaCD87 蛋白二级结构以无规卷曲为主(55.28%, 110 个残基), 其次为  $\beta$ -折叠(20.60%, 41 个残基)、 $\alpha$ -螺旋(17.59%, 35 个残基)和  $\beta$ -转角(6.53%, 13 个残基)。该比例与人 uPAR 高度相似(无规卷曲约 56%,  $\beta$ -折叠约 20%,  $\alpha$ -螺旋约 12%)。SWISS-MODEL 同源建模以金鱼 Ly6/PLAUR 结构域蛋白(A0A6P6JX32.1)为模板, 序列一致性达 94.47%, GMQE 评分为 0.85, 属于高质量模型。三级结构(3D)显示典型的三叶草状折叠, 中央凹槽完整(图 4), 提示其配体结合功能保守。



**Figure 4.** Tertiary structure of CaCD87 (red:  $\alpha$ -helix, yellow:  $\beta$ -sheet, green: random coil)  
**图 4.** CaCD87 三级结构(红色  $\alpha$  螺旋, 黄色  $\beta$  折叠, 绿色无规则卷曲)

### 3.4. 蛋白互作网络分析

基于 STRING 分析显示(图 5), CD87 (PLAUR)与多个蛋白存在高置信度互作(置信度  $\geq 0.85$ )。其中, PLAUR(尿激酶型纤溶酶原激活物)和 SERPINE1 (纤溶酶原激活物抑制剂-1)的互作分数最高(0.999), 与 CD87 作为 uPA 受体的经典功能完全一致。此外, PLG (纤溶酶原, 分数 0.974)、SERPINB2 (PAI-2, 分数 0.938)直接参与纤溶酶原激活级联反应。网络中还包括整合素亚基 ITGB2(分数 0.873)和 ITGAM(分数 0.853)、生长因子受体 EGFR(分数 0.896)以及 MRC2(分数 0.853)。这些蛋白主要富集在“纤溶酶原激活”“细胞外基质降解”和“整合素介导的细胞黏附”等通路。鉴于 CaCD87 与人 PLAUR 在关键结构域上具有高度保守性, 推测鲫鱼 CD87 同样可能通过结合 uPA 样配体激活纤溶酶原系统, 并通过与整合素和 EGFR 的互作参与免疫细胞迁移和信号转导调控。

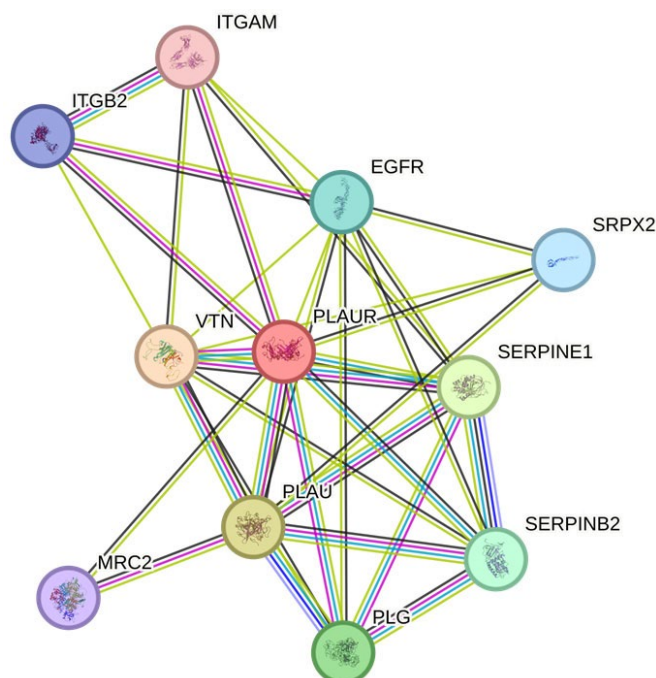


Figure 5. Predicted protein-protein interaction network of CD87  
图 5. 预测 CD87 蛋白互作网络图

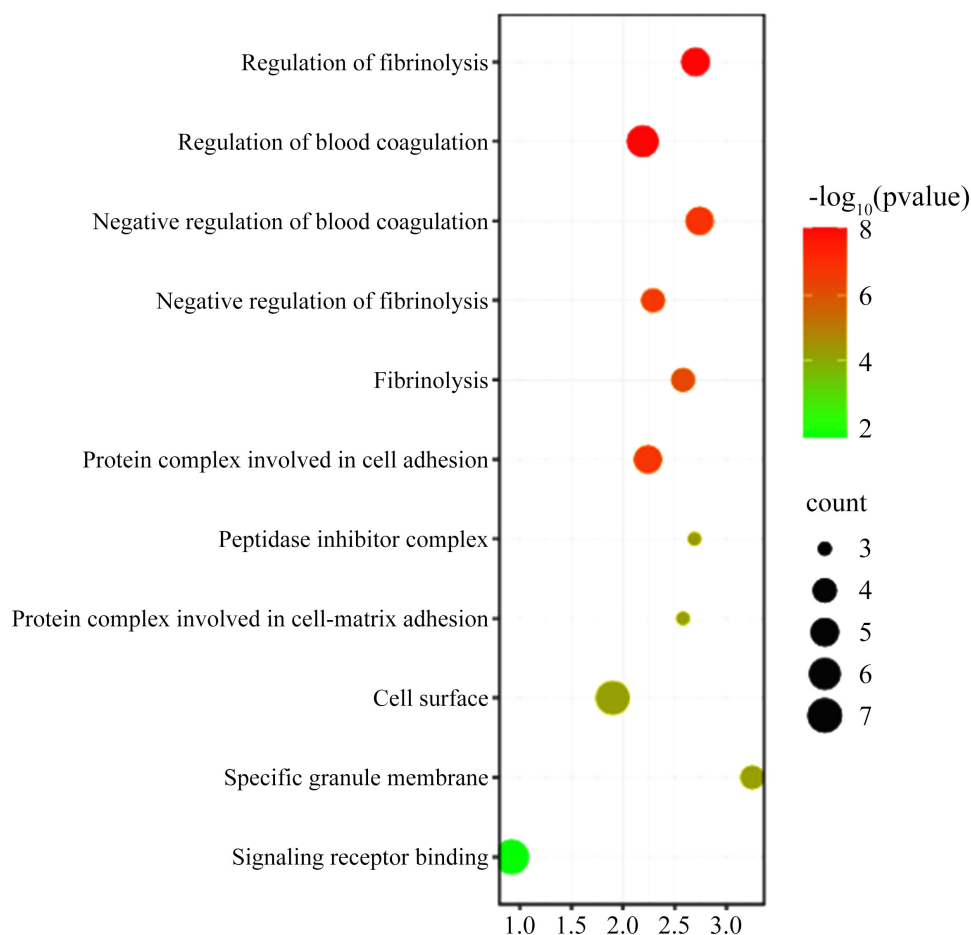
### 3.5. 组织表达特征分析

基于 NCBI 数据库中 CD87 组织表达谱与 CaCD87 预测表达模式的比较分析显示, 人 CD87 在脾脏中呈显著高表达(RPKM  $\approx 4.2$ ), 而在肝脏和肾脏中表达量相对较高。值得注意的是, 考虑到鱼类头肾兼具哺乳动物骨髓的造血和免疫功能, 提示 CaCD87 在脾脏、肾脏、肝脏等组织中高丰度表达及其在鱼类先天免疫系统中可能承担更广泛的基础防御作用。CD87 在主要淋巴组织中高表达的特征在进化上高度保守, 暗示其在脊椎动物免疫调节中的重要功能。

### 3.6. GO 功能注释与 KEGG 通路分析

GO 功能注释分析显示(图 6), CD87 及其互作蛋白主要参与 5 种生物学过程: 纤溶调节、凝血调节、纤溶负调节、凝血负调节及纤溶过程。在细胞组分方面, 定位于细胞黏附蛋白复合体、肽酶抑制剂复合物、细胞-基质黏附蛋白复合体、细胞表面及特异性颗粒膜 5 种组分, 其中“脂筏”的显著富集提示 CaCD87

可能通过 GPI 锚富集于膜微区以高效组装信号复合体。分子功能主要富集于信号受体结合。KEGG 通路富集分析共鉴定到 5 条显著通路(FDR < 0.01), 其中“补体与凝血级联”(hsa04610)富集程度最高。在该通路中, CD87 编码的 uPAR 可结合 uPA 参与纤溶酶原激活, 影响凝血和纤溶系统的平衡。通路中多个互作蛋白(SERPINE1、PLG、F2、PLAT 等)同时出现在蛋白互作网络中, 表明 CaCD87 可能通过该通路调节细胞外基质降解和炎症反应。此外, “黏着斑”和“PI3K-Akt”通路的富集与 CD87 参与细胞黏附和信号转导的功能相符。



**Figure 6.** Functional annotation of the CD87 gene based on Kyoto Encyclopedia of Genes and Genomes (KEGG) and Gene Ontology (GO) databases

**图 6.** CD87 基因参与 KEGG 和 GO 功能注释

## 4. 讨论

### 4.1. CaCD87 结构特征与进化保守性

本研究成功克隆了 CaCD87 基因编码序列, 并获得全长 cDNA。结构分析揭示其具有典型的 GPI 锚定 uPAR 家族蛋白特征。与人 uPAR 相比, CaCD87 信号肽位置相近(第 1~19 位 vs 第 1~22 位), 提示翻译后同样进入内质网-高尔基体分泌途径进行修饰[3]。结构域组成上, CaCD87 含有两个 LU 结构域而非哺乳动物的三个, 这与王伟等[13]报道的银鲫 Ly-6/uPAR 蛋白特征一致, 可能反映了鱼类该基因家族的普遍结构特征。哺乳动物的 uPAR 依赖其三指折叠 D1 结构域提供与尿激酶型纤溶酶原激活剂(uPA)生

长因子域结合的关键接触点,其缺失可导致亲和力下降。然而,鱼类的多数相关蛋白仅携带两个 LU 结构域,似乎削弱了高亲和力结合的结构基础。尽管缺少 D1 结构域,但三级结构模型显示中央凹槽完整,提示其结合 uPA 能力可能保留。GPI 锚定位点预测符合经典规则( $\omega$  位点为小侧链氨基酸,其后为疏水区),该锚定方式使 CD87 可被磷脂酶切割产生可溶性形式(suPAR)。在哺乳动物中, suPAR 可作为独立的信号分子激活免疫细胞,血浆 suPAR 水平已被证实与慢性肾病、心血管疾病等密切相关[5][14],这对鲫中建立基于 suPAR 的非侵入性健康监测方法提供了结构基础。

二级结构组成与人 uPAR 高度相似,较高的无规卷曲比例赋予蛋白构象灵活性,有利于与多种配体结合[4]。三级结构建模 GMQE 评分 0.85,远高于可接受阈值,中央凹槽的完整形态进一步支持 CaCD87 可能以类似亲和力结合 uPA 样配体。系统进化分析结果与 Chana-Muñoz 等[15]的研究结论一致,证实 uPAR 在脊椎动物进化中具有保守性,同时鱼类形成了独立的分支。

## 4.2. CaCD87 在免疫应答中的潜在功能

蛋白互作网络分析揭示了 CaCD87 可能参与的多条免疫相关通路。PLAU 作为核心互作蛋白,是激活纤溶酶原的关键丝氨酸蛋白酶,被 uPAR 结合后在细胞表面局部激活纤溶酶原生成纤溶酶,后者降解细胞外基质以协助免疫细胞穿越血管壁[3]。SERPINE1 作为 uPA 主要抑制剂,在炎症晚期或修复阶段上调以防止基质过度降解[3],其存在表明调控回路在进化上保守。整合素 ITGB2 和 ITGAM 形成  $\alpha M\beta 2$  复合体(Mac-1),可直接结合 uPAR 促进细胞黏附和信号转导[4],网络中出现这些整合素亚基提示 CaCD87 可能同样通过整合素参与吞噬和杀菌过程。

KEGG 通路分析中“补体与凝血级联”通路的显著富集值得关注。近年研究发现,在脓毒症等病理条件下, uPAR 可通过调节纤溶系统间接影响补体激活[5]。金鱼感染嗜水气单胞菌后的转录组数据显示,脾脏中多个与细胞迁移、炎症相关的基因上调,纤溶系统整体激活特征明显[16],从侧面支持本研究的预测。GO 富集中“脂筏”组分的显著富集表明, CaCD87 可能与人 uPAR 一样通过 GPI 锚富集于膜微区,与下游信号分子高效偶联[4]。

组织表达谱方面, CaCD87 在脾脏中高表达与哺乳动物 uPAR 在淋巴组织中的分布特征一致[5]。鱼类脾脏作为主要淋巴器官,富含巨噬细胞和淋巴细胞,是免疫应答的重要场所。肾脏中较高的表达水平可能反映鱼类头肾特有的免疫功能。综合以上分析,可推测 CaCD87 在脾脏等免疫器官中高表达,通过 uPA-纤溶酶通路、整合素黏附通路及脂筏信号复合体参与免疫细胞迁移和炎症调控。

## 4.3. CaCD87 在抗病免疫中的应用前景

本研究获得了 CaCD87 的全长序列和结构信息,为后续抗病免疫应用提供了基础。在分子标记开发方面,可借鉴人类 uPAR 基因与疾病关联的研究思路[6],通过筛选不同鲫鱼群体 CaCD87 基因 SNP 位点,结合人工感染试验进行关联分析,鉴定与抗病力显著相关的基因。鲫 MC4R 基因已成功用于生长性状关联分析,为类似策略的实施提供了技术参考。

在免疫监测方面,可建立基于 qRT-PCR 的 CD87 表达量检测体系,在健康鱼群中测定基线水平,监测应激或疾病状态下表达量的变化,为疾病预警提供指标。若未来能开发针对 CaCD87 的 ELISA 试剂盒,则可直接检测血清 suPAR 浓度,实现非侵入性监测。

在免疫增强剂筛选方面,可利用已建立的检测体系评估  $\beta$ -葡聚糖、黄芪多糖等添加剂对 CD87 表达的影响,为功能性饲料添加剂的筛选提供分子指标。此外,小分子抑制剂和基因编辑策略在哺乳动物中的成功应用[6]也为鱼类抗病育种提供了方向。尽管目前鱼类 CD87 研究仍处于起步阶段,但鉴于其与哺乳动物同源蛋白的高度相似性,哺乳动物中已积累的大量功能知识和工具方法可直接借鉴。关于在细菌

感染诱导 CaCD87 表达及其 SERPINE1 靶蛋白功能, 有待于通过感染模型进行验证研究。

## 5. 结论

本研究成功克隆了 CaCD87 基因片段, 并获得了其全长 cDNA 序列。结构预测表明, CaCD87 具有典型的 GPI 锚定蛋白特征, 三级结构呈三叶草折叠, 与哺乳动物 uPAR 高度相似。功能富集分析显示该基因参与纤溶调节、细胞黏附及补体凝血等免疫相关通路。组织表达谱预测提示 CaCD87 在脾脏等免疫器官中高表达。综合以上结果, CaCD87 可能通过介导免疫细胞迁移和炎症反应在鲫鱼抗感染免疫中发挥关键作用, 具备作为抗病育种分子标记的潜力。

## 基金项目

天津市大学生创新训练计划项目: 中草药复方剂抗菌作用及介导鲫肠道免疫的分子机制研究(202510061207); 甘肃省科技计划-津甘双地科技特派员项目: 兰白地区水产动物疫病精准防控技术及复合微生物菌剂应用示范与推广(24CXNA078)。

## 参考文献

- [1] Huo, Y., Hu, X., Lü, J., Luo, F., Liang, J., Lei, H., *et al.* (2023) Single-Cell Transcriptome, Phagocytic Activity and Immunohistochemical Analysis of Crucian Carp (*Carassius auratus*) in Response to *Rahnella aquatilis* Infection. *Fish & Shellfish Immunology*, **140**, Article ID: 108970. <https://doi.org/10.1016/j.fsi.2023.108970>
- [2] Shi, M., Cao, Y., Hu, X., Luo, F. and Lv, A. (2024) Development of RT-qPCR and Loop-Mediated Isothermal Amplification (LAMP) Assays for the Rapid Detection of *Rahnella aquatilis* in Fish. *Aquaculture*, **578**, Article ID: 740117. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2023.740117>
- [3] Iftikhar, A., Mahmood, N. and Rabbani, S.A. (2025) The Urokinase-Type Plasminogen Activator Receptor (uPAR) as a Mediator of Physiological and Pathological Processes: Potential Therapeutic Strategies. *Cancers*, **17**, Article No. 3309. <https://doi.org/10.3390/cancers17203309>
- [4] Hamada, M., Varkoly, K.S., Riyadh, O., Beladi, R., Munuswamy-Ramanujam, G., Rawls, A., *et al.* (2024) Urokinase-Type Plasminogen Activator Receptor (uPAR) in Inflammation and Disease: A Unique Inflammatory Pathway Activator. *Biomedicines*, **12**, Article No. 1167. <https://doi.org/10.3390/biomedicines12061167>
- [5] Diaz, A., Merino, P., Manrique, L.G., Ospina, J.P., Cheng, L., Wu, F., *et al.* (2017) A Cross Talk between Neuronal Urokinase-Type Plasminogen Activator (uPA) and Astrocytic uPA Receptor (uPAR) Promotes Astrocytic Activation and Synaptic Recovery in the Ischemic Brain. *The Journal of Neuroscience*, **37**, 10310-10322. <https://doi.org/10.1523/jneurosci.1630-17.2017>
- [6] Zhang, H., Xie, Z., Xie, S., Wu, J., Khan, M., Gao, P., *et al.* (2025) Targeting Urokinase-Type Plasminogen Activator Receptor (uPAR) in Cancer Therapy: Insights from the Development of Small-Molecule Inhibitors. *Bioorganic Chemistry*, **163**, Article ID: 108773. <https://doi.org/10.1016/j.bioorg.2025.108773>
- [7] 李华英, 黄容, 杜富宽, 廖兰杰, 等. 草鱼 CD81 基因的克隆及功能分析[J]. 水生生物学报, 2015, 39(3): 468-474.
- [8] 张蕾, 谢冰花, 张琼宇, 等. 鲫鱼 Dnm1 基因 cDNA 的克隆及表达分析[J]. 水生生物学报, 2010, 34(2): 229-235.
- [9] 周朝伟, 林方军, 刘遥鹏, 等. 鲫鱼 ghrelin 基因的克隆和生物信息学分析[J]. 中国兽医科学, 2011, 41(2): 138-142.
- [10] 焦雪, 张雅斌, 卢玉婷, 等. CODEHOP 克隆鲫鱼 HSP90 基因及其同源性分析[J]. 中国畜牧兽医, 2015, 42(8): 2006-2010.
- [11] Ban, Z., Yue, X., Huang, K., Yuan, L., Zhou, S., Jiang, J., *et al.* (2025) Molecular Cloning and Functional Characterization of Caspase-8 in Goldfish (*Carassius auratus* L.). *Fish & Shellfish Immunology*, **157**, Article ID: 110090. <https://doi.org/10.1016/j.fsi.2024.110090>
- [12] Fan, Y., Wu, M., Dai, C., Li, L. and Yuan, J. (2025) Duplicated TLRs Possess Sub- and Neo-Functionalization to Broaden Their Ligand Recognition in Crucian Carp (*Carassius auratus*). *European Journal of Immunology*, **55**, e202451360. <https://doi.org/10.1002/eji.202451360>
- [13] 王伟, 刘珍, 周莉, 李志, 等. 银鲫精巢特异的 Ly-6/uPAR 相关蛋白的分子克隆及其特征分析[J]. 水生生物学报, 2015, 39(3): 441-448.
- [14] Reiser, J., Hayek, S.S. and Sever, S. (2026) The Role of suPAR and Related Proteins in Kidney, Heart Diseases, and

- 
- Diabetes. *Journal of Clinical Investigation*, **136**, e197141. <https://doi.org/10.1172/jci197141>
- [15] Chana-Muñoz, A., Jendroszek, A., Sønnichsen, M., Wang, T., Ploug, M., Jensen, J.K., *et al.* (2019) Origin and Diversification of the Plasminogen Activation System among Chordates. *BMC Evolutionary Biology*, **19**, Article No. 27. <https://doi.org/10.1186/s12862-019-1353-z>
- [16] Nawaz, M., Gouife, M., Zhu, S., Yue, X., Huang, K., Ma, R., *et al.* (2023) Transcriptome Profiling and Differential Expression Analysis of Altered Immune-Related Genes in Goldfish (*Carassius auratus*) Infected with *Aeromonas Hydrophila*. *Fish & Shellfish Immunology*, **137**, Article ID: 108789. <https://doi.org/10.1016/j.fsi.2023.108789>