

# 卵生型鱼类卵子发育潜能评估研究进展

赵艳飞<sup>1,2,3</sup>, 马爱军<sup>2,3</sup>, 王新安<sup>2,3</sup>, 孙志宾<sup>2,3</sup>, 温海深<sup>1</sup>

(1. 中国海洋大学 水产学院, 山东 青岛 266003; 2. 中国水产科学研究院 黄海水产研究所 农业部海洋渔业可持续发展重点实验室 青岛市海水鱼类种子工程与生物技术重点实验室, 山东 青岛 266071; 3. 青岛海洋科学与技术国家实验室 海洋生物学与生物技术功能实验室, 山东 青岛 266071)

**摘要:** 鱼类卵子发育潜能(即卵子质量)是繁育工作所用卵子好坏的直接体现。雌性亲鱼性成熟过程中, 卵巢内卵母细胞营养物质的积累及其正常减数分裂过程极易受外界环境影响, 进而使亲鱼所产卵子可发育能力往往有较大波动, 故提前预测亲鱼所产卵子的发育潜能, 将对苗种繁育的风险防范及育苗产业健康发展带来积极影响。文章叙述了卵子及其成分特征, 从卵子外形、卵质脂肪酸、氨基酸、蛋白、酶活等生化组成以及母源性 RNA 等角度对卵子质量研究现状做了概括, 并对各自研究中存在的问题进行探讨。综上所述, 从形态、脂肪酸、遗传物质等综合方面对卵质进行分析并建立其多元回归模型, 将有助于找出影响卵质因素的关键信息; 同时将卵质研究与家系构建相结合, 后续跟踪、统计仔稚鱼至商品鱼这一生长阶段的生长参数, 进行遗传评估, 并最终确立具有最大经济效益的卵子参数, 才是目前经济鱼类卵质标准研究需加强的方向。该研究将为今后卵生型鱼类卵子发育潜能预测方法研究提供科学依据, 同时为鱼类繁育工作风险预判提供具实践性的方法资料。

**关键词:** 卵子; 发育潜能; 生化组成; 卵生型鱼类; 繁育

中图分类号: S961 文献标识码: A 文章编号: 1000-3096(2016)08-0157-11

doi: 10.11759/hyhx20141224003

苗种繁育是鱼类养殖工作的起始, 也是后续幼鱼生长发育好坏的关键, 其影响着养殖群体死亡率、生长速度、环境耐受性及后来的商品鱼口感、外观等一系列性状。繁育工作起始阶段, 决定苗种质量、繁育工作成败的直接因素有两点: (1)亲鱼健壮与否; (2)受精、孵化所用卵子发育潜能。鱼类卵子发育潜能又称卵子质量: 即卵子受精及合子经过一系列分化发育成健康仔鱼的能力。在鱼类野生及养殖群体中, 卵子发育潜能受多种因素影响, 亲鱼培育期间光照强度、放养密度、水温、盐度、溶氧量、营养摄取、水流变动、催产药物剂量的不稳定<sup>[1-4]</sup>, 均可致使亲鱼所产卵子质量产生波动, 苗种繁育工作也将受其影响。因此, 卵子质量研究引起越来越多的重视。

目前已知影响卵子发育潜能的因素只有很少一部分, 且其中关系错综复杂, 未来仍需大量研究。为此, 从卵子结构特征、胚胎发育角度简单叙述了卵质成分在胚胎发育中的重要作用; 从形态、生化、分子等方面对鱼类卵子发育潜能评估已有研究做了归纳、概括; 对存在的问题和需进一步研究做出总结并进行展望。以期以后寻找可靠、操作简单、可早期评估的卵子质量评估方法, 进一步提高鱼类繁育

质量, 提供具实践性的背景资料。

## 1 鱼类卵子特征和胚胎发育

鱼类生殖方式大多为卵生型, 少数种类卵胎生。对于卵生型鱼类, 卵母细胞经过长期发育, 积累了大量的营养、遗传物质, 一旦卵子排出雌鱼体外, 其受精后的整个胚胎发育过程所需的蛋白、脂质、糖类、维生素等几乎所有物质均由卵子自身提供, 此阶段仅从外界获取少量水、无机盐。因此, 卵内营养、

收稿日期: 2014-12-24; 修回日期: 2016-5-02

基金项目: 江苏省科技支撑计划(BE2013345); 江苏省水产三新工程项目(Y2013-12); 大连金州新区科技计划项目(2012-B1-012); 现代农业产业技术体系建设专项资金(CARS-50-01); 现代农业人才支撑计划-农业科研杰出人才及其创新团队(2016-2020)

[Foundation: Science and Technology Support Program of Jiangsu Province, No.BE2013345; Three New Project of Fisheries of Jiangsu Province, No.Y2013-12; Science and Technology Project of Dalian Jinzhou New Area, No.2012-B1-012; Special Funds for Construction of Modern Agricultural Industry Technology System, No.CARS-50-01; Modern Agricultural Talent Support Program-Outstanding Talents and Innovative Team of Agricultural Scientific Research, No.2016-2020]

作者简介: 赵艳飞, 男, 硕士, 主要从事海洋鱼类繁育与遗传育种研究, E-mail: yfei.good@163.com; 马爱军, 通信作者, 研究员, 电话: 0532-85835103, E-mail: maaj@ysfri.ac.cn

遗传物质的充足与否直接决定着其未来胚胎的健康发育水平。

大多数鱼类卵子呈圆球形或椭球形,少数鱼类因其卵子外在卵膜具有不同特征,使其卵子外观呈现不同的形状。鱼类卵子也具有一般细胞结构,即细胞质、细胞核、细胞膜3个主要部分,细胞质内除各种细胞器外,还含有大量营养物质并形成以蛋白质为主的卵黄囊和脂质为主的油球。鱼类早期胚胎发生和发育所需的营养和功能物质,如碳水化合物、氨基酸、脂质、维生素、磷、硫及微量元素等主要贮存在卵细胞中的卵黄蛋白上,是保证胚胎继续发育的基础性营养物质。作为卵质主成分,卵黄蛋白主要由卵黄脂磷蛋白(lipovitellin, Lv)、卵黄高磷蛋白(phosvitin, Pv)及一些其他小分子多肽组成<sup>[5]</sup>。Lv富含碳水化合物和脂质是一种糖脂蛋白<sup>[6]</sup>,通常以二聚体或多聚体形式存在,大小在300~500 kDa<sup>[7]</sup>,对不同种属鱼类研究显示,Lv在鱼类卵子中具有种间差异<sup>[8-10]</sup>,同时其在胚胎发育中也起着重要的免疫作用<sup>[11]</sup>,Pv也是一种糖蛋白,其与Lv均具有强的金属螯合作用,Lv储存着足够的 $Zn^{2+}$ 并供应给胚胎发育,这有效防止了胚胎发育畸形<sup>[12]</sup>,Pv的强螯合作用也可帮助胚胎转运 $Ca^{2+}$ 、 $Mg^{2+}$ 、 $Fe^{3+}$ 等金属离子<sup>[13]</sup>。此外,卵黄蛋白在调节卵内渗透压、卵子沉浮性方面发挥着重要作用<sup>[14]</sup>。因此卵黄蛋白在鱼类胚胎发育、孵化及仔鱼存活、生长方面起着至关重要的影响,可作为判断卵子发育潜力的有效指标。卵内细胞核又称卵核,位于卵子动物极,与普通细胞核结构类似。卵子细胞膜又称卵膜,由初级卵膜、次级卵膜构成,初级卵膜又称卵黄膜,为胚胎发育与外界进行物质交换提供保障,根据卵子初级卵膜的透明程度可把卵子分为透明卵和不透明卵;次级卵膜又称绒毛膜,一般具有黏性,其形态各异,决定着卵子的黏性与外形,另外软骨鱼类还有三级卵膜,对卵子起着保护作用。

卵子入水后即吸水硬化<sup>[15]</sup>,自其正常的卵裂开始,直至囊胚中期阶段,这一过程中新陈代谢所需氨基酸、脂类、糖、维生素、激素及其代谢活动必不可少的酶类、mRNA、rRNA等所有营养、遗传物质均由卵子内母源性物质直接提供<sup>[16]</sup>,自此以后胚胎才开始启动自身遗传物质的转录、翻译,这使得一部分未受精卵也能自行发育到囊胚期阶段,这一现象又称为中囊胚过渡<sup>[17]</sup>,因此养殖一线技术人员常依据可发育到原肠中期阶段的胚胎比例来判断卵子受

精率。激素在胚胎发育中起着重要作用,但鱼类在胚胎及其仔鱼阶段激素合成能力十分有限,因此其自身发育所需激素主要靠卵子自身携带及仔鱼通过摄食补给<sup>[18]</sup>。对胚胎发育过程中激素含量变化研究显示,合子开始孵化后,卵内母源性甲状腺激素含量逐渐降低,部分激素含量可维持到早期发育阶段,自身激素的合成过程待卵黄吸收将尽时才开始启动<sup>[19]</sup>,相似的是,卵内皮质醇含量在胚胎期也出现急剧下降<sup>[20]</sup>,此外卵内还存在性类固醇等多种激素<sup>[21]</sup>,但目前对其在胚胎发育中所起功能仍不清楚,未来对胚胎激素功能性研究将有助于进一步了解鱼类胚胎发育机制。

## 2 卵子发育潜能评估

鱼类合子形成及胚胎发育机制决定了配子内不同物质在胚胎发育阶段起着各自作用。卵子为鱼类胚胎发育提供了几乎所有的物质基础和初期发育平台,其直接决定了受精率、孵化率和胚胎畸形率,并对未来仔鱼正常发育起着重要作用。本节分别从形态学、生化、胚胎卵裂等方面总结了目前对卵子发育潜能研究现状。

目前已有研究大致从卵子物理形态学、营养成分、代谢酶活性及卵巢液生化成分角度研究了与其受精率和胚胎孵化及仔鱼发育能力的关系。

### 2.1 卵子物理形态特征

鱼类生长、繁殖所处环境及方式多种多样,不同种类鱼所产卵子的大小、沉浮性、卵内油球形态等外观特征也不尽相同。目前通过卵子外在特征对多种种属鱼的卵质研究主要在以下几个方面:

#### 2.1.1 卵子大小的变化及其与卵质关系

通常研究认为,同种亲鱼所产卵子中,卵径较大的卵子通常含有更多的营养物质,并可孵化出更大的仔鱼和保证更高的孵化成功率<sup>[22]</sup>。卵子大小在不同物种及不同种群间均有变化,从进化角度分析,在不同时间和空间、生境中适合仔鱼摄取的饵料大小出现差异,捕食者对卵子、初孵仔鱼也出现一定的选择性,这些因素使得只有具有一定大小的卵子和仔鱼存活下来,长时间的定向选择导致了不同生境下物种、种群表现出各异的卵子大小<sup>[23]</sup>。在种群内部,因亲鱼不同、环境变化及产卵时期不同,卵子大小也有波动<sup>[24]</sup>。有研究认为,个头较大的亲鱼通常产较大的卵子<sup>[25]</sup>,Gall<sup>[26]</sup>对人工培育的虹鳟(*Salmo gairdneri*)亲鱼卵子研究也表明,年龄、体质量更大的

亲鱼所产卵子也更大。同时卵子大小还受亲鱼培育期间营养水平<sup>[27]</sup>、产卵批次的影响,比如在克鲤(*Fundulus heteroclitus*)产卵期<sup>[28]</sup>,随着亲鱼多次产卵,其卵巢内营养物质逐渐消耗,导致其所产一批次卵子通常因营养物质的不足而体积更小,进而影响其受精率与胚胎发育。Bozkurt<sup>[29]</sup>等研究显示,在受精率介于72%~80%的鲑鳟(*Salmo trutta abanticus*)受精卵中,受精率与卵子直径显著正相关( $r=0.459$ ,  $P>0.01$ )。但卵子并不是越大越好<sup>[22]</sup>,Forés<sup>[30]</sup>等研究显示,大菱鲂(*Scophthalmus maximus*)卵径在0.9~1.1 mm比1.1~1.2 mm时具有更高的受精率。雷霖霖等<sup>[31]</sup>也对大菱鲂卵子形态进行了研究,发现卵径为0.98 mm左右时,大菱鲂卵子具有更好的活力。因而利用卵子大小评价其受精率具有很大局限性。有研究显示,较大的卵子可孵化出较大的仔鱼<sup>[22]</sup>,Moodie等<sup>[32]</sup>对大眼鲷(*Stizostedion vitreum*)研究认为较大卵子孵化出的仔鱼具有更高的发育速度。由此可知,随着鱼类卵子直径等表观参数的变化,卵子质量的波动规律有着种属差异性。从卵子表观参数方面评价不同种属鱼类卵子质量时,采用不同的评价方法对不同种属鱼类的卵子质量进行评估,才能使卵子直径成为多种鱼类卵子质量评价的可靠指标。

### 2.1.2 卵子沉浮性及其与卵质关系

不同种类鱼的卵子在其孵化水体中分布的水层也会不同。如大菱鲂、鲑鱼(*Pneumatophorus japonicus*)、蓝圆鲂(*Decapterus maruadsi*)、鳊鱼(*Engraulis japonicus*)等<sup>[33]</sup>鱼类活性卵子在各自适合水体中上浮分布,称为浮性卵;而对于如红鳍东方鲀(*Takifugu rubripes*)、鲈鲤(*Percocypris pingi pingi*)<sup>[34]</sup>、大泷六线鱼(*Hexagrammos otakii*)<sup>[35]</sup>及鲢鱼等鱼类卵子在其孵化水体中沉于底层,称为沉性卵;流水中常悬浮于水中孵化的鱼卵则称为半浮性卵,如兴凯湖翘嘴鲌(*Culter alburnus*)<sup>[36]</sup>。Aristizabal等<sup>[37]</sup>对阿根廷红鲷(*Pagrus pagrus*)研究显示,其胚胎孵化率、仔鱼存活率均与卵子浮性呈显著相关,同时Kohn等<sup>[38]</sup>也支持这一观点,在其研究中显示出浮卵率与胚胎孵化率( $R^2=0.22$ ,  $P<0.05$ )、仔鱼存活率( $R^2=0.18$ ,  $P<0.05$ )均呈显著相关。雷霖霖等<sup>[39]</sup>认为大菱鲂优良受精卵的典型特征为透明、浑圆,卵周隙小。Forés等<sup>[30]</sup>制定了大菱鲂卵子质量的鉴定标准,其中认为具有高、中等上浮率是成为高受精率卵子的条件之一。另长期生产经验表明,红鳍东方鲀等鱼所产沉性卵在孵化水体中,沉于水底的卵子往往卵

膜完整、卵黄丰富,浮于上层卵子往往是卵膜已残缺的坏卵。解涵<sup>[40]</sup>认为,卵的沉浮性与其内部油球比重、卵周隙大小有关,浮性卵常有一个较大油球或多个小油球,卵内卵周隙也较大,从而使其密度降低,而沉性卵内油球、卵周隙往往较小或没有。这可能是经过长期自然选择,卵子正常发育所需温度、溶氧、光照等环境因素逐步与其相适应的水下分层吻合所致。因此卵子沉浮性在一定程度上可作为评价卵子质量的参考指标。

### 2.1.3 卵膜完整性鉴定及卵子活力率判断

卵膜作为卵子维持自身空间形态和与外界物质选择性交换的保障,其完整性对卵子活性至关重要。Omnes等<sup>[41]</sup>利用观察卵形态特征和染色检测技术对大菱鲂卵子外膜完整性进行研究,发现,利用中性红(neutral red,可发育细胞被染成红色,非发育细胞不能被染成红色)和台盼蓝(trypsin blue,染料不能渗透可发育细胞,死细胞则被染色)两种染料可准确评估卵子外膜完整性,进而确定卵子活力率。

### 2.1.4 卵内油球形态特征及其与卵质关系

物理外观上,红鳍东方鲀、小体鲟(*Acipenser ruthenus* Linnaeus)等鱼类卵子在其卵膜表面覆盖一层不透明粘液或丝状纤维质成分,使得卵膜较厚,透明程度较低,虽然随胚胎发育过程卵膜逐渐变薄<sup>[42]</sup>,但总体透明度低,不易用光学显微镜直接观察其内部形态结构,因而难以通过诸如卵内部油球分布等内部形态对其质量评判。有些鱼类诸如金头鲷(*Sparus aurata*)、虹鳟等鱼卵子卵膜较薄,透明度较高,用光学显微镜可直接从油球形态等内部结构角度进行观察并做出卵子发育可行性预测。

根据卵内油球的有无把鱼卵分为有油球卵和无油球卵。黄海大头鳕(*Gadus macrocephalus Tilesius*)<sup>[43]</sup>、条斑星鲽(*Verasper moseri*)<sup>[44]</sup>、星斑川鲽(*Platichthys stellatus*)<sup>[45]</sup>等鱼类所产卵子内部无油球,便是无油球卵;而对于较透明、油球丰富的鱼类卵子,常通过观察卵内油球大小、数量、分布特征对卵子的可发育能力做出预测。Lahnsteiner等<sup>[46]</sup>通过对金头鲷、尖吻鲷(*Diplodus puntazzo*)卵子内部油球进行观察、测量发现,其卵内最大油球径与最小油球径的比值、油球形态均与仔鱼存活率相关。Mansour等<sup>[47]</sup>对褐鲟(*Salmo trutta fario*)卵子观察发现,其卵子内部油球分布与胚胎发育能力显著相关,并将卵内油球分布特征作为预测卵子质量的可靠方法。同时Asturiano<sup>[48]</sup>对鲈科(Percoidea)鱼类亲鱼投喂不同种

类饵料后发现, 饵料种类可影响亲鱼所产卵内油球大小, 并进一步影响卵子活力。因此在苗种繁育中, 或可通过调节亲鱼饵料种类来人为控制卵内油球含量。然而, 近来对人工培育虹鳟鱼研究中, 尚无迹象表明卵子质量与卵内油球分布存在关联<sup>[49]</sup>, 与此相似的是, Kohn<sup>[38]</sup>对尖颌多锯鲷(*Polyprion oxygeneios*)的研究也显示, 其卵子内部油球直径与卵子孵化率、幼体存活率均无相关性。故目前通过卵内油球形态分布等参数来评估卵子质量仅适用于透明卵, 受种属局限性也很大, 且单纯采用卵子卵径、油球分布、沉浮性等外观参数很难说明内部问题, 将其与卵子内部相应生化参数结合分析或能更可靠地反映出卵子优劣。

## 2.2 卵子生化特征

除通过卵子外在特征对其质量进行评判外, 从卵子内部生化特征预测其发育潜能已经成为目前卵质评估的主要研究方向。作为胚胎发育营养平台, 卵子内卵黄蛋白、脂质、糖、酶活等物质成分对卵质起着基础性作用。大量研究表明, 卵内多种生化成分对合子形成、胚胎发育及其后来子稚鱼生长起着重要作用。

### 2.2.1 卵内碳水化合物代谢及其与卵质关系

Lahnsteiner<sup>[50]</sup>对 3 种海洋鱼类卵子研究发现, 九带鲷(*Serranus cabrilla*)、绯鲷鲷(*Mullus barbatus*)和金头鲷未受精卵内的糖类代谢过程相似, 从卵泡发生到卵子成熟过程, 糖酵解持续稳定, 但糖异生作用和戊糖磷酸途径活动减弱; 未受精卵到合子第一次卵裂期间, 糖代谢参数相似; 在之后的卵裂阶段, D-甘油-2-磷酸水平降低, 己糖、酮糖、核糖等开始升高。Lahnsteiner 等<sup>[51-52]</sup>研究指出, 碳水化合物的正常代谢为保证卵裂的正常进行起着关键性作用。因此, 从与糖代谢过程有关的反应物、生成物、酶活力等生化参数角度进行卵子质量分析有着重要意义。贾玉东<sup>[53]</sup>认为, 大菱鲆卵子和卵巢液中碱性磷酸酶和酸性磷酸酶活力同受精率存在着显著相关, 其活力变化在一定程度上反映着卵子质量的优劣, 并可作为评判卵子质量的辅助指标。Lahnsteiner 等<sup>[54]</sup>对 4 种不同鱼类研究发现, 其受精率与卵内苹果酸脱氢酶、丙酮酸激酶活性显著相关, 与果糖、葡萄糖、半乳糖没显示出相关性; 其后 Lahnsteiner<sup>[52]</sup>、Giménez<sup>[55]</sup>对鲷科鱼类研究中显示, 葡萄糖-6-磷酸酶、转醛醇酶、酸性磷酸酶、葡萄糖-6-磷酸和自由

单糖对胚胎孵化率存在显著相关。Turner<sup>[56]</sup>、Mommsen<sup>[57]</sup>等也从果糖、半乳糖、葡萄糖、糖原、乳酸、磷酸果糖激酶、丙酮酸激酶、乳酸脱氢酶等糖代谢途径关键性生化指标角度对鱼类未受精卵质量进行了分析。有研究从多个糖代谢生化指标对鲷科(*Sparidae*)鱼类卵质分析并建立多元回归模型, 结果显示其与胚胎、仔鱼存活率显著相关<sup>[52]</sup>, 这显示了多元回归模型在卵质评价中的运用价值。

### 2.2.2 卵内脂质种类特征及其与卵质关系

卵内脂质是构成卵膜的重要组分, 也是卵子储存能量的物质, 常以油球形式存在于卵内。脂肪酸可通过 $\beta$ -氧化等方式参与卵内代谢, 有研究指出, 非酯化脂肪酸与肉碱脂酰转移酶活性呈正相关( $R^2=0.448, P<0.001$ )<sup>[58]</sup>。Jia 等<sup>[59]</sup>对大菱鲆卵子研究得出, 卵子脂肪酸含量与其活力率存在显著正相关。Lahnsteiner<sup>[54]</sup>认为, 卵内脂肪酸含量的变化对鲤科鱼类受精率无显著影响, 但当湖红点鲑(*Salmo trutta lacustris*)卵内非酯化脂肪酸含量不小于 72.34  $\mu\text{g}/\text{mg}$  时, 其发眼期胚胎存活率可达 80%<sup>[60]</sup>。Pickova<sup>[61]</sup>、Bell 等<sup>[62-64]</sup>在鱼类卵内脂质研究中也得出相似结论, 研究人员进一步对虹鳟鱼过熟卵进行分析得出, 过熟卵子内部脂肪酸含量明显降低, 而卵巢液中脂肪酸含量却显著升高<sup>[3]</sup>, 这可能和卵膜完整性有关, 但上述结果在真鲷卵质研究中却没能得到验证<sup>[55]</sup>。Aristizabal 等<sup>[37]</sup>从亲鱼饵料角度对阿根廷红鲷研究中也得出与真鲷相似结论, 这可能因鲷科鱼类卵内已具有充足脂类物质, 卵内脂肪酸差异很难表现在随后胚胎发育中。Mansour 等<sup>[65]</sup>对冷水鱼类北极红点鲑(*Salvelinus alpinus*)卵子脂肪酸分析显示, 卵内绒毛膜所含短链饱和脂肪酸越少, 其受精率越高, 这也正好与红点鲑所处环境相适应, 使其更适应低温环境。因此, 从卵内脂肪酸等成分判断卵子质量具有种属差异性, 不同的鱼类应研究出各自的卵质评价标准。

### 2.2.3 卵内蛋白成分研究及其与卵质关系

在鱼类胚胎发育和发生的早期阶段, 其主要依靠母源性卵黄蛋白来提供营养物质, 作为卵内碳水化合物、氨基酸、脂质、维生素、磷、硫及微量元素载体<sup>[66]</sup>, 卵黄蛋白对鱼类胚胎的生长发育起着至关重要的作用。卵黄蛋白的主要组分为卵黄蛋白原(Vitellogenin, Vg)、酶解产生的卵黄脂磷蛋白(Lipovitellin, Lv)、卵黄高磷蛋白(Phosvitin, Pv)及其他一些小分子多肽<sup>[67]</sup>, Lv 可为胚胎发育提供  $\text{Zn}^{2+}$ ,

Zn<sup>2+</sup>对胚胎发育至关重要, 缺乏时可导致胚胎畸形, 有研究证明, 在非洲爪蟾(*Xenopus laevis*)和鸡卵内, 卵黄中的 Lv 负责在卵子发生和胚胎发育时期 Zn<sup>2+</sup>的储存与供应<sup>[67, 12]</sup>。此外, Vg 不仅可为卵母细胞的生长及受精卵发育提供营养物质, 还有着重要的免疫防护作用<sup>[11, 68]</sup>, 故可推测出胚胎中 Pv、Lv 在胚胎发育中起着一定的免疫作用, 而后对斑马鱼(*Barchydanio rerio var*)胚胎的研究证实了这一点<sup>[69]</sup>。Zhang 等<sup>[70]</sup>发现, 玫瑰无须鲂(*Puntius conchonius*)中的 Lv 可参与非己识别, Sattar 等<sup>[71]</sup>也证明鸡体内的 Pv 具有一定杀菌作用。因此, 从卵黄蛋白角度出发研究鱼类卵子孵化过程中的抗病性及可发育能力具有一定价值。研究者在鲈科鱼类卵子研究中发现, 其好卵与坏卵具有不同的蛋白表达水平<sup>[72]</sup>。Samaee 等<sup>[73]</sup>对鲷科鱼类卵子研究发现, 卵内卵黄蛋白含量与卵子活力率显著相关, 且蛋白水解产物量与卵孵化率、仔鱼存活率亦呈现一定相关性。Lahnsteiner 等<sup>[60]</sup>对湖红点鲑卵巢液分析显示, 卵巢液中的 pH、蛋白浓度、谷草转氨酶活力等生化指标与发眼期胚胎存活率高度相关, 这一结果与虹鳟<sup>[3]</sup>相似。大菱鲆<sup>[74]</sup>产卵期内, 卵巢的 pH 为 8.2 时, 卵的成活率为 100%, 但当 pH 为 7.3 时, 成活率则为 0。这是因过熟卵子卵膜损坏, 卵内蛋白成分外泄入卵巢液中, 导致卵巢液 pH 下降、蛋白水平升高。此外, 卵巢液生化参数只可反应卵子过熟, 没有结果显示其与胚胎孵化率存在相关性<sup>[75]</sup>。卵内自由氨基酸在氨基酸代谢中扮演着重要角色, 其种类、含量均可在一定程度上反映出胚胎孵化率及幼体存活率的高低<sup>[76]</sup>。依此可知, 卵黄蛋白对卵子受精、孵化发育起着重要作用, 目前仅个别海水鱼类卵黄蛋白代谢及生理机能得到研究, 以后还需对多种鱼类卵黄蛋白结构、功能进行进一步研究, 这将有助于深入了解鱼类的卵子形成过程及胚胎发育过程中多种蛋白的参与机制, 以便为鱼类卵质调控及评价提供理论依据。

### 2.3 胚胎卵裂特征

自 Kjorsvik 等<sup>[77]</sup>首先提出后, 对于卵膜较透明的鱼卵, 通过观察其胚胎发育过程内部卵裂特征来判断胚胎发育能力, 渐渐成为评估早期胚胎发育能力的方法之一<sup>[61, 78-81]</sup>。对于正常卵裂模式, 卵子经过受精成为合子后, 经过一系列有丝分裂而形成分裂球, 分裂球内细胞呈对称规则分布, 在分裂过程中内部细胞逐渐变小, 但分裂球大小始终变化不大, 至 4~5 次卵裂后卵裂球对称性逐渐消失, 此时开始,

卵裂特征作为胚胎质量评估标准的可靠性也逐步下降。雷霖霖<sup>[39]</sup>认为, 大菱鲆卵子在受精后的第 1、2 次分裂后, 分裂球内细胞清晰对称, 则说明此批卵受精率和孵化率高。合子在卵裂过程中因自身营养不足或外界环境刺激时, 常会进行非正常卵裂, 主要表现为以下几个方面: 卵裂球不对称, 内部分裂细胞大小不一、排列松散、边缘模糊<sup>[82]</sup>。胚胎发育前期出现非正常卵裂时, 可导致胚胎发育终止、孵化率降低及仔鱼畸形等现象, 这在大西洋鳕(*Gadus morhua* L)<sup>[78, 80]</sup>、大西洋庸鲽(*Hippoglossus hippoglossus*)<sup>[82-83]</sup>、黄盖鲽(*Limanda limanda*)<sup>[81]</sup>、大菱鲆(*Scophthalmus maximus*)<sup>[84]</sup>、美洲黄盖鲽(*Limanda ferruginea*)<sup>[85-86]</sup>、黑斑鳕(*Melanogrammus aeglefinus*)<sup>[79]</sup>等海洋性鱼类研究中得到验证。这可能因为非正常卵裂球内细胞的错位扰乱了胚胎的有序发育, 或因卵子本身营养物质不足导致胚胎发育出现异常, 使得胚胎进一步发育更加困难。然而, Avery 等<sup>[86]</sup>发现, 美洲黄盖鲽胚胎在 4~8 细胞期时出现卵裂畸形可导致其死亡率升高, 但在此后发育阶段, 出现非正常卵裂的胚胎与正常卵裂胚胎相比, 孵化率并未出现显著性变化, 这表明在美洲黄盖鲽卵裂球 8 细胞期以后出现的发育畸形可随着胚胎发育的进行得到恢复。Vallin 等<sup>[80]</sup>对大西洋鳕研究发现, 尽管其卵裂球畸形现象可导致胚胎孵化率降低, 但仍有大量畸形卵可继续发育成健康仔鱼, 这表明在胚胎发育早期出现的畸形卵或有部分可随着发育的进行得到恢复。故鱼类非正常卵裂胚胎与其可发育能力的关系或更为复杂。Avery 等<sup>[87]</sup>依卵裂球畸形特征将大西洋鳕畸形卵分为 7 种非正常卵裂方式, 并对其继续孵化, 发现不同方式的胚胎畸形对大西洋鳕胚胎发育有着不同程度的影响, 这表明有些胚胎的畸形方式可在后续的胚胎发育中得到恢复, 有些畸形方式则很难使胚胎继续发育下去。同时在大西洋鳕胚胎发育中, 对于同一种畸形方式, 胚胎畸形越严重, 其致死率也越高, 有些轻微畸形在后续的胚胎发育中亦可得到恢复<sup>[88]</sup>。目前已有的关于鱼类胚胎非正常卵裂的研究结果往往有着较大的种属差异, 这可能因为各研究人员对胚胎非正常卵裂的判断往往受主观因素影响或各自对胚胎畸形的定义标准存在差异, 亦或是研究者数据分析时方法不恰当, 进而使所得数据不一定真实反映胚胎分裂的真实特征<sup>[87]</sup>。通过观察卵裂形态来对胚胎继续发育能力做出预测, 这一方法简单易学, 可快速对胚胎质量进行判断, 但因目前对鱼类胚胎

不正常卵裂方面的研究往往较为费时、费力,且所得数据易受外界因素的波动而出现较大变动,这些特点使该方面的研究进展缓慢,以后还需加强研究。

## 2.4 母源性 RNA

因在鱼类胚胎囊胚中期及以前阶段,胚胎自身不能合成 RNA,故母源性 RNA 在受精卵初期卵裂及胚胎发育中起着关键性作用。研究人员用放线菌酮对虹鳟胚胎母源性 mRNA 翻译过程进行抑制后发现,其胚胎发育出现延缓<sup>[89]</sup>,Aegerter<sup>[90]</sup>、Bonnet<sup>[91]</sup>等研究显示,在不同质量的鱼卵中,其母源性 mRNA 浓度也出现一定变化。目前较少有从母源性 RNA 角度对卵子发育潜能进行评估方面的研究出现,故从 RNA 水平及卵内参与 RNA 浓度调节的生化因子如 miR-430 入手研究其对鱼类卵子发育能力影响,或将有助于快速鉴别卵子可发育能力和从分子水平了解鱼类胚胎发育过程。

## 3 展望

卵子质量对胚胎发育及仔稚鱼存活、生长、抗逆性有着直接影响。在鱼类人工繁育工作中,人们仅能通过卵子色泽、透明度等外观进行主观判断并排除质量极差的卵子,对大多数质量低下的卵子并不能做出有效评判。在人工养殖鱼类繁育时,技术人员常采用激素诱导方法促使亲鱼产卵或调整亲鱼产卵时间,但这仅适用于性腺成熟度、生理状态均较好的亲鱼,当人工激素诱导时间过早或过晚时,则会造成卵子质量下降,影响苗种生产。且因鱼类繁育工作的时机性和周期性往往造成人工繁育工作错过繁育高峰期而达不到理想规模,给育苗企业也带来一定风险。

针对以上问题,许多研究以不同鱼类为材料初步分析了卵子形态结构<sup>[83]</sup>、生化组成<sup>[92]</sup>、遗传因素<sup>[93]</sup>等对卵子质量的影响,但距完全认识还很远,且目前已有研究大都从某个单一方面简单分析其与受精率、胚胎孵化率的相关性,显然这忽略了其他多种因素对卵质的影响,致使研究结果差异很大。从形态、脂肪酸、蛋白、酶活、遗传物质等综合方面进行分析并最终建立起卵质分析的多元回归模型,将有助于更为有效地找出影响卵质因素的关键信息。同时,在开展卵质评估工作中,不应将视线仅限于受精率、孵化率等早期判定卵质的参数,为建立某一经济鱼种的良种质量标准,还需将卵质研究与家系构建相

结合,后续跟踪、统计仔稚鱼至商品鱼这一生长阶段的生长参数,进行遗传评估,并最终确立具有最大经济效益的卵子参数,才是目前经济鱼类卵质标准研究需加强的方向。

目前卵生型鱼类合子形成、胚胎发育的基本生理学过程已经清晰,从分子及细胞水平发掘出卵子受精及胚胎发育过程中可体现卵子及胚胎发育潜能的生物学活性标志物,将有助于卵子质量标准的建立。在人类胚胎发育潜能评估方法的研究中表明,对胚胎发育过程中的蛋白质组学进行研究,不仅可研究胚胎内分子水平的动态变化,还有助于发现胚胎的异常发生机制<sup>[94]</sup>。研究人员采用 TOF-MS 方法对人类胚胎发育过程中的蛋白质组学进行了研究,并发现泛素等多种与胚胎发育潜能有关的蛋白质标志物<sup>[95]</sup>,而至今在鱼类卵质评估研究中尚未开展此类系统性工作。今后对鱼类胚胎蛋白组学、代谢组学方面的研究将有助于发掘出可靠的卵子质量评价标准,并阐明鱼类胚胎发育过程中的细胞调控机制,这也将为发现此一过程中相关功能基因的作用机制成为可能。此外初步研究表明,虹鳟不同质量的卵子中,某些特定基因的表达丰度也存在差异<sup>[93]</sup>,但引起特定基因表达差异的原因尚不明确,且这一表达丰度的差异是如何影响到卵子质量的,这一作用机制也不明确。在未来遗传育种研究中,找出可影响卵子质量的重要遗传因素,并阐明其调控机理,将有助于鱼类种质的优化,促进苗种行业的健康发展。

### 参考文献:

- [1] 姚善成,丛娇日. 海水鱼类养殖技术[M]. 青岛: 青岛海洋大学出版社, 1998: 16-20.  
Yao Shancheng, Cong Jiaori. Culture technology of the marine fish[J]. Qingdao: Qingdao Ocean University Press, 1998: 16-20.
- [2] Vladić T, Jättrvi T. Sperm motility and fertilization time span in Atlantic salmon and brown trout—the effect of water temperature[J]. Journal of Fish Biology, 1997, 50(5): 1088-1093.
- [3] Lahnsteiner F. Morphological, physiological and biochemical parameters characterizing the over-ripening of rainbow trout eggs[J]. Fish Physiology and Biochemistry, 2000, 23(2): 107-118.
- [4] Jones A. Sexual maturity, fecundity and growth of the turbot *Scophthalmus maximus* L.[J]. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 1974, 54(1): 109-125.
- [5] Finn R N. Vertebrate yolk complexes and the functional

- implications of phosvitins and other subdomains in vitellogenins[J]. *Biology of Reproduction*, 2007, 76(6): 926-935.
- [6] Thompson J R, Banaszak L J. Lipid-protein interactions in lipovitellin[J]. *Biochemistry*, 2002, 41(30): 9398-9409.
- [7] Mommsen T P, Walsh P J. Vitellogenesis and oocyte assembly[J]. *Fish Physiology*, 1988, 11(part A): 347-406.
- [8] Hiramatsu N, Hara A. Relationship between vitellogenin and its related egg yolk proteins in Sakhalin taimen (*Hucho perryi*)[J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 1996, 115(3): 243-251.
- [9] 温茹淑, 方展强, 江世贵, 等. 剑尾鱼卵黄脂磷蛋白的纯化及免疫分析[J]. *水产学报*, 2007, 31 (5): 647-654.  
Wen Rushu, Fang Zhanqiang, Jiang Shigui, et al. Purification and immune analysis of lipovitellin from *Xiphophorus helleri*. [J]. *Journal of Fisheries of China*, 2007, 31 (5): 647-654.
- [10] 索力, 曲秋芝, 孙大江, 等. 黑龙江茴鱼卵黄脂磷蛋白分离纯化及抗血清的研制[J]. *华北农学报*, 2011, 26(z1): 229-234.  
Suo Li, Qu Qiuzhi, Sun Dajiang, et al. Isolation and purification of lipovitellin from *Thymallus arcticus grubei* and Preparation of Anti-serum [J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2011, 26(z1): 229-234.
- [11] Shi X, Zhang S, Pang Q. Vitellogenin is a novel player in defense reactions[J]. *Fish & Shellfish Immunology*, 2006, 20(5): 769-772.
- [12] Montorzi M, Falchuk K H, Vallee B L. *Xenopus laevis* vitellogenin is a Zinc protein[J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 1994, 200(3): 1407-1413.
- [13] López F R, Marc A, Schade R, et al. Bioactive egg compounds[M]. New Delhi: Springer, 2007: 17-24.
- [14] Wallace R A, Greeley Jr M S, McPherson R. Analytical and experimental studies on the relationship between Na<sup>+</sup>, K<sup>+</sup>, and water uptake during volume increases associated with *Fundulus* oocyte maturation in vitro[J]. *Journal of Comparative Physiology B*, 1992, 162(3): 241-248.
- [15] Lønning S, Kjorsvik E, Davenport J. The hardening process of the egg chorion of the cod, *Gadus morhua* L., and lump sucker, *Cyclopterus lumpus* L.[J]. *Journal of Fish Biology*, 1984, 24(5): 505-522.
- [16] Tata J R. Coordinated assembly of the developing egg[J]. *Bio-Essays*, 1986, 4(5): 197-201.
- [17] Kane D A, Kimmel C B. The zebrafish midblastula transition[J]. *Development*, 1993, 119(2): 447-456.
- [18] Tanaka M, Tanangonan J B, Tagawa M, et al. Development of the pituitary, thyroid and interrenal glands and applications of endocrinology to the improved rearing of marine fish larvae[J]. *Aquaculture*, 1995, 135(1): 111-126.
- [19] Tagawa M, Hirano T. Effects of thyroid hormone deficiency in eggs on early development of the medaka, *Oryzias latipes*[J]. *Journal of Experimental Zoology*, 1991, 257(3): 360-366.
- [20] Contreras-Sanchez W M, Schreck C B, Fitzpatrick M S, et al. Effects of stress on the reproductive performance of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*)[J]. *Biology of Reproduction*, 1998, 58(2): 439-447.
- [21] Feist G, Schreck C B, Fitzpatrick M S, et al. Sex steroid profiles of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) during early development and sexual differentiation[J]. *General and Comparative Endocrinology*, 1990, 80(2): 299-313.
- [22] Bromage N, Jones J, Randall C, et al. Broodstock management, fecundity, egg quality and the timing of egg production in the rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*)[J]. *Aquaculture*, 1992, 100(1): 141-166.
- [23] 牛翠娟, 娄安如. 基础生态学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2007: 112-115.  
Niu Cuijuan, Lou Anru, et al. Basic ecology[M]. Beijing: Higher Education Press, 2007: 112-115.
- [24] Bobe J, Labbé C. Egg and sperm quality in fish[J]. *General and Comparative Endocrinology*, 2010, 165(3): 535-548.
- [25] DeMartini E E. Annual variations in fecundity, egg size, and the gonadal and somatic conditions of queenfish *Seriphys politus* (Sciaenidae)[J]. *Fishery Bulletin*, 1991, 89(1): 9-18.
- [26] Gall G A E. Influence of size of eggs and age of female on hatchability and growth in rainbow trout[J]. *California Fish and Game*, 1974, 60(1): 26-35.
- [27] Tyler C R, Nagler J J, Pottinger T G, et al. Effects of unilateral ovariectomy on recruitment and growth of follicles in the rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*[J]. *Fish Physiology and Biochemistry*, 1994, 13(4): 309-316.
- [28] Hsiao S, Greeley M S, Wallace R A. Reproductive cycling in female *Fundulus heteroclitus*[J]. *The Biological Bulletin*, 1994, 186(3): 271-284.
- [29] Bozkurt Y, Seçer S, Bejcan S. Relationship between spermatozoa motility, egg size, fecundity and fertilization success in *Salmo trutta abanticus*[J]. *Tarim Bilimleri Dergisi*, 2006, 12(4): 345-348.
- [30] Forés R, Iglesias J, Olmedo M, et al. Induction of spawning in turbot (*scophthalmus maximus* L.) by a sudden change in the photoperiod[J]. *Aquacultural Engineering*, 1990, 9(5): 357-366.
- [31] 雷霖霖, 马爱军, 刘新富, 等. 大菱鲂(*Scophthalmus maximus* L.) 胚胎及仔稚幼鱼发育研究[J]. *海洋与湖*

- 沼, 2003, 34(1): 9-18.
- Lei Jilin, Ma Aijun, Liu Xinfu, et al. Study on the development of embryo, larval and juvenile of turbot *Scophthalmus maximus* L.[J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2003, 34(1): 9-18.
- [32] Moodie G E E, Loadman N L, Wiegand M D, et al. Influence of egg characteristics on survival, growth and feeding in larval walleye (*Stizostedion vitreum*)[J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1989, 46(3): 516-521.
- [33] 曾慧慧, 徐宾铎, 薛莹, 等. 胶州湾浅水区鱼类种类组成及其季节变化[J]. *中国海洋大学学报(自然科学版)*, 2012, 42(1): 67-74.
- Zeng Huihui, Xu Binduo, Xue Ying, et al. Study on fish species composition and seasonal variation in the shallow waters of Jiaozhou bay[J]. *Periodical of Ocean University of China(Natural Science Edition)*, 2012, 42(1): 67-74.
- [34] 左鹏翔, 李光华, 冷云, 等. 鲈鲤胚胎发育研究[J]. *现代农业科技*, 2014(6): 272-273.
- Zuo Pengxiang, Li Guanghua, Leng Yun, et al. Study on embryonic development stages of *Percocypris pingi pingi*(Tchang)[J]. *Modern Agricultural Science and Technology*, 2014(6): 272-273.
- [35] 胡发文, 潘雷, 高凤祥, 等. 大泷六线鱼胚胎发育及其与水温的关系[J]. *渔业科学进展*, 2012, 33(1): 28-33.
- Hu Fawen, Pan Lei, Gao Fengxiang, et al. Embryonic development of *Hexagrammos otakii* and its relationship with incubation temperature[J]. *Progress in Fishery Sciences*, 2012, 33(1): 28-33.
- [36] 刘丹阳, 司力娜, 张晓光, 等. 兴凯湖翘嘴鲌胚胎和仔鱼发育的研究[J]. *东北农业大学学报*, 2012, 43(3): 110-116.
- Liu Danyang, Si Lina, Zhang Xiaoguang, et al. Research on embryonic and larvae development of *Culter alburnus* of Xingkai Lake[J]. *Journal of Northeast Agricultural University*, 2012, 43(3): 110-116.
- [37] Aristizabal E, Suárez J, Vega A, et al. Egg and larval quality assessment in the Argentinean red porgy (*Pagrus pagrus*)[J]. *Aquaculture*, 2009, 287(3): 329-334.
- [38] Kohn Y Y, Symonds J E. Evaluation of egg quality parameters as predictors of hatching success and early larval survival in hapuku (*Polyprion oxygeneios*)[J]. *Aquaculture*, 2012, 342: 42-47.
- [39] 雷霖霖. 海水鱼类养殖理论与技术[M]. 北京: 中国农业出版社, 2005: 524-591.
- Lei Jilin. Theory and technology of marine fish culture[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2005: 524-591.
- [40] 解涵, 金广海, 解玉浩, 等. 鱼类产卵孵化方式及其适应意义[J]. *河北渔业*, 2010, 3: 53-57.
- Xie Han, Jin Guanghai, Xie Yuhao, et al. Aspects of spawning and hatching of fishes and its adaptability[J]. *Hebei Fisheries*, 2010, 3: 53-57.
- [41] Omnes M H, Dorange G, Suquet M, et al. Application of staining techniques to improve the viability assessment of turbot (*Psetta maxima*) ova[C]//Proceedings of the 6th International Symposium on the Reproductive Physiology of Fish, Bergen, Norway, July 4-9, 1999. Norway: International Symposium on the Reproductive Physiology of Fish, 2000, 6: 435.
- [42] 陈林, 周文玉, 潘桂平. 盐度对菊黄东方鲀受精卵孵化和仔鱼生长的影响[J]. *广东海洋大学学报*, 2012, 32(4): 73-77.
- Chen Lin, Zhou Wenyu, Pan Guiping. Effect of the salinity on embryo and larval of *Takifugu flavidus*[J]. *Journal of Guangdong Ocean University*, 2012, 32(4): 73-77.
- [43] 于道德, 刘名, 刘洪军, 等. 黄海大头鳕胚胎发育过程[J]. *海洋科学*, 2014, 38(3): 80-86.
- Yu Daode, Liu Ming, Liu Hongjun, et al. The embryonic development of *Gadus macrocephalus* Tilesius[J]. *Marine Sciences*, 2014, 38(3): 80-86.
- [44] 肖志忠, 于道德, 张修峰, 等. 条斑星鲽早期发育生物学研究——受精卵的形态、生态和卵胚发育特征[J]. *海洋科学*, 2008, 32(2): 17-21.
- Xiao Zhizhong, Yu Daode, Zhang Xiufeng, et al. Biological study on the early life history of barfin flounder(*Verasper moseri*) ——Morphological& ecological characteristics of fertilized ova and the embryonic development of barfin flounder[J]. *Marine Sciences*, 2008, 32(2): 17-21.
- [45] 王波, 刘振华, 孙丕喜, 等. 星斑川鲽胚胎发育的形态观察[J]. *海洋学报(中文版)*, 2008, 30(2): 130-136.
- Wang Bo, Liu Zhenhua, Sun Pixi, et al. The morphological observation on the embryonic development of Starry flounder, *Platichthys stellatus*[J]. *Acta Oceanologica Sinica(Chinese Edition)*, 2008, 30(2): 130-136.
- [46] Lahnsteiner F, Patarnello P. The shape of the lipid vesicle is a potential marker for egg quality determination in the gilthead seabream, *Sparus aurata*, and in the sharpnose seabream, *Diplodus puntazzo*[J]. *Aquaculture*, 2005, 246: 423-435.
- [47] Mansour N, Lahnsteiner F, Patzner R A. Distribution of lipid droplets is an indicator for egg quality in brown trout, *Salmo trutta fario*[J]. *Aquaculture*, 2007, 273(4): 744-747.
- [48] Asturiano J F, Zanuy S, Ramos J, et al. Spawning performance and eggs and larvae quality in European sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.) broodstock fed with krill or pufa enriched diets[J]. *Journal of Animal and Veterinary Advances*, 2006, 5(12): 1133-1142.



- [49] Ciereszko A, Wojtczak M, Dietrich G J, et al. A lack of consistent relationship between distribution of lipid droplets and egg quality in hatchery-raised rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*[J]. *Aquaculture*, 2009, 289(1): 150-153.
- [50] Lahnsteiner F. Carbohydrate metabolism of vitellogenic follicles and eggs of *Serranus cabrilla* (Serranidae) and *Mullus barbatus* (Mullidae) and of embryos of *Sparus aurata* (Sparidae)[J]. *Fish Physiology and Biochemistry*, 2006, 32(2): 131-139.
- [51] Lahnsteiner F, Patarnello P. Investigations on the metabolism of viable and nonviable gilthead sea bream (*Sparus aurata*) eggs[J]. *Aquaculture*, 2003, 223(1): 159-174.
- [52] Lahnsteiner F, Patarnello P. Egg quality determination in the gilthead seabream, *Sparus aurata*, with biochemical parameters[J]. *Aquaculture*, 2004, 237(1): 443-459.
- [53] 贾玉东, 孟振, 刘新富, 等. 大菱鲂(*Scophthalmus maximus*)繁殖期卵子和卵巢液中磷酸酶活性变化及其与受精率相关性[J]. *海洋与湖沼*, 2013, 44(6): 1530-1535.
- Jia Yudong, Meng Zhen, Liu Xinfu, et al. Activities of phosphatase in eggs and ovarian fluids and its correlation with the fertilization rate during the reproductive cycle of turbot(*Scophthalmus maximus*)[J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2013, 44(6): 1530-1535.
- [54] Lahnsteiner F, Urbanyi B, Horvath A, et al. Bio-markers for egg quality determination in cyprinid fish[J]. *Aquaculture*, 2001, 195(3): 331-352.
- [55] Giménez G, Estévez A, Lahnsteiner F, et al. Egg quality criteria in common dentex (*Dentex dentex*)[J]. *Aquaculture*, 2006, 260(1): 232-243.
- [56] Terner C. Metabolism and energy conversion during early development[J]. *Fish Physiology*, 1979, 8: 261-278.
- [57] Mommsen T P, Walsh P J. Vitellogenesis and oocyte assembly[J]. *Fish physiology*, 1988, 11(part A): 347-406.
- [58] Rawn J D. *Biochemistry*[M]. New York: Harper and Row, 1983: 113-117.
- [59] Jia Y, Meng Z, Liu X, et al. Biochemical composition and quality of turbot (*Scophthalmus maximus*) eggs throughout the reproductive season[J]. *Fish Physiology and Biochemistry*, 2014: 1-12.
- [60] Lahnsteiner F, Weismann T, Patzner R A. Physiological and biochemical parameters for egg quality determination in lake trout, *Salmo trutta lacustris*[J]. *Fish Physiology and Biochemistry*, 1999, 20(4): 375-388.
- [61] Pickova J, Dutta P C, Larsson P O, et al. Early embryonic cleavage pattern, hatching success, and egg-lipid fatty acid composition: comparison between two cod (*Gadus morhua*) stocks[J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1997, 54(10): 2410-2416.
- [62] Bell J G, Sargent J R. Arachidonic acid in aquaculture feeds: current status and future opportunities[J]. *Aquaculture*, 2003, 218(1): 491-499.
- [63] Tveiten H, Jobling M, Andreassen I. Influence of egg lipids and fatty acids on egg viability, and their utilization during embryonic development of spotted wolf-fish, *Anarhichas minor* Olafsen[J]. *Aquaculture Research*, 2004, 35(2): 152-161.
- [64] Salze G, Tocher D R, Roy W J, et al. Egg quality determinants in cod (*Gadus morhua* L.): egg performance and lipids in eggs from farmed and wild broodstock[J]. *Aquaculture Research*, 2005, 36(15): 1488-1499.
- [65] Mansour N, Lahnsteiner F, McNiven M A, et al. Relationship between fertility and fatty acid profile of sperm and eggs in Arctic char, *Salvelinus alpinus*[J]. *Aquaculture*, 2011, 318(3): 371-378.
- [66] 马杰, 张士瑾. 卵黄蛋白的结构和功能[J]. *鲁东大学学报(自然科学版)*, 2012, 28(3): 252-260.
- Ma Jie, Zhang Shicui. Structure and functions of yolk proteins[J]. *Ludong University Journal(Natural Science Edition)*, 2012, 28(3): 252-260.
- [67] Groche D, Rashkovetsky L G, Falchuk K H, et al. Subunit composition of the zinc proteins  $\alpha$ - and  $\beta$ -lipovitellin from chicken[J]. *Journal of Protein Chemistry*, 2000, 19(5): 379-387.
- [68] Li Z, Zhang S, Zhang J, et al. Vitellogenin is a cidal factor capable of killing bacteria via interaction with lipopolysaccharide and lipoteichoic acid[J]. *Molecular Immunology*, 2009, 46(16): 3232-3239.
- [69] Wang S, Wang Y, Ma J, et al. Phosvitin plays a critical role in the immunity of zebrafish embryos via acting as a pattern recognition receptor and an antimicrobial effector[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2011, 286(25): 22653-22664.
- [70] Zhang J, Zhang S. Lipovitellin is a non-self recognition receptor with opsonic activity[J]. *Marine Biotechnology*, 2011, 13(3): 441-450.
- [71] Sattar Khan M A, Nakamura S, Ogawa M, et al. Bactericidal action of egg yolk phosvitin against *Escherichia coli* under thermal stress[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2000, 48(5): 1503-1506.
- [72] Crespel A, Rime H, Fraboulet E, et al. Egg quality in domesticated and wild seabass (*Dicentrarchus labrax*): A proteomic analysis[J]. *Cybio, Revue Internationale d'Ichtyologie*, 2008, 32(2).
- [73] Samae S M, Lahnsteiner F, Giménez G, et al. Quantitative composition of vitellogenin-derived yolk proteins and their effects on viability of embryos and larvae of common dentex (*Dentex dentex*), a marine pelagophil teleost[J]. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, 2009, 311(7): 504-520.

- [74] 马爱军, 雷霖, 王新安, 等. 大菱鲆亲鱼, 配子和仔稚鱼的质量评价[J]. 海洋科学, 2011, 35(1): 98-104.  
Ma Aijun, Lei Jilin, Wang Xinan, et al. Quality assessment of broodstock, sperm, egg, oosperm and larva of turbot (*Scophthalmus maximus* L.)[J]. Marine Sciences, 2011, 35(1): 98-104.
- [75] Aegerter S, Jalabert B. Effects of post-ovulatory oocyte ageing and temperature on egg quality and on the occurrence of triploid fry in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*[J]. Aquaculture, 2004, 231(1): 59-71.
- [76] Samae S M, Mente E, Estévez A, et al. Embryo and larva development in common dentex (*Dentex dentex*), a pelagophil teleost: The quantitative composition of egg-free amino acids and their interrelations[J]. Theriogenology, 2010, 73(7): 909-919.
- [77] Kjørsvik E, Mangor-Jensen A, Holmefjord I. Egg quality in fishes[J]. Advances in Marine Biology, 1990, 26: 71-112.
- [78] Penney R W, Lush P L, Wade J, et al. Comparative utility of egg blastomere morphology and lipid biochemistry for prediction of hatching success in Atlantic cod, *Gadus morhua* L.[J]. Aquaculture Research, 2006, 37(3): 272-283.
- [79] Rideout R M, Trippel E A, Litvak M K. Predicting haddock embryo viability based on early cleavage patterns[J]. Aquaculture, 2004, 230(1): 215-228.
- [80] Vallin L, Nissling A. Cell morphology as an indicator of viability of cod eggs-results from an experimental study[J]. Fisheries Research, 1998, 38(3): 247-255.
- [81] Cameron P, Berg J. Morphological and chromosomal aberrations during embryonic development in dab *Limanda limanda*[J]. Marine Ecology Progress Series, 1992, 91(1): 163-169.
- [82] Shields R J, Brown N P, Bromage N R. Blastomere morphology as a predictive measure of fish egg viability[J]. Aquaculture, 1997, 155(1): 1-12.
- [83] Mazorra C, Bruce M, Bell J G, et al. Dietary lipid enhancement of broodstock reproductive performance and egg and larval quality in Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*)[J]. Aquaculture, 2003, 227(1): 21-33.
- [84] Kjørsvik E, Hoehne-Reitan K, Reitan K I. Egg and larval quality criteria as predictive measures for juvenile production in turbot (*Scophthalmus maximus* L.)[J]. Aquaculture, 2003, 227(1): 9-20.
- [85] Manning A J, Crim L W. Maternal and interannual comparison of the ovulatory periodicity, egg production and egg quality of the batch-spawning yellowtail flounder[J]. Journal of Fish Biology, 1998, 53(5): 954-972.
- [86] Avery T S, Brown J A. Investigating the relationship among abnormal patterns of cell cleavage, egg mortality and early larval condition in *Limanda ferruginea*[J]. Journal of Fish Biology, 2005, 67(3): 890-896.
- [87] Avery T S, Killen S S, Hollinger T R. The relationship of embryonic development, mortality, hatching success, and larval quality to normal or abnormal early embryonic cleavage in Atlantic cod, *Gadus morhua*[J]. Aquaculture, 2009, 289(3): 265-273.
- [88] Kjørsvik E. Egg quality in wild and broodstock cod *Gadus morhua* L.[J]. Journal of the World Aquaculture Society, 1994, 25(1): 22-29.
- [89] Nagler J J. In vivo treatment with cycloheximide or actinomycin D inhibits early embryonic development in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*)[J]. Fish Physiology and Biochemistry, 2000, 22(1): 61-66.
- [90] Aegerter S, Jalabert B, Bobe J. Large scale real-time PCR analysis of mRNA abundance in rainbow trout eggs in relationship with egg quality and post-ovulatory ageing[J]. Molecular Reproduction and Development, 2005, 72(3): 377-385.
- [91] Bonnet E, Fostier A, Bobe J. Microarray-based analysis of fish egg quality after natural or controlled ovulation[J]. Bmc Genomics, 2007, 8(1): 55.
- [92] Lahnsteiner F, Mansour N, Caberlotto S. Composition and metabolism of carbohydrates and lipids in *Sparus aurata* semen and its relation to viability expressed as sperm motility when activated[J]. Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology, 2010, 157(1): 39-45.
- [93] Bonnet E, Fostier A, Bobe J. Characterization of rainbow trout egg quality: a case study using four different breeding protocols, with emphasis on the incidence of embryonic malformations[J]. Theriogenology, 2007a, 67: 786-794.
- [94] 韩春生. DNA 芯片与蛋白质质谱技术在生殖内分泌研究中的应用[J]. 中华妇产科杂志, 2006, 41(6): 361-363.  
Han Chunsheng. Application of DNA chip and protein mass spectrometry in the study of reproductive endocrine[J]. Chinese Journal of Obstetrics and Gynecology, 2006, 41(6): 361-363.
- [95] Katz-Jaffe M, Schoolcraft W, Gardner D. Analysis of protein expression(secretome) by human and mouse preimplantation embryos[J]. Fertil Steril, 2006, 86(3): 678-685.

# Advances in the evaluation of oviparous fish egg development potential

ZHAO Yan-fei<sup>1, 2, 3</sup>, MA Ai-jun<sup>2, 3</sup>, WANG Xin-an<sup>2, 3</sup>, SUN Zhi-bin<sup>2, 3</sup>, WEN Hai-shen<sup>1</sup>

(1. Ocean University of China, Fisheries College, Qingdao 266003, China; 2. Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences; Key Laboratory of Sustainable Development of Marine Fisheries, Ministry of Agriculture; Qingdao Key Laboratory for Marine Fish Breeding and Biotechnology, Qingdao 266071, China; 3. Laboratory for Marine Biology and Biotechnology, Qingdao National Laboratory for Marine Science and Echnology, Qingdao 266071, China)

**Received:** Dec. 24, 2014

**Key words:** egg; development potential; biochemical composition; oviparous fish; breeding

**Abstract:** Fish egg development potential, also known as fish egg quality, can directly reflect the egg quality for breeding. The process of nutrient accumulation in the ovary and the normal meiosis of the oocyte can be easily affected by the external environment, which can also affect the egg developmental potential. Early prediction of egg developmental potential will assist in mitigating risk and in the healthy development of the seeding industry. In this paper, we have summarized fish egg and its components and have analyzed the research status of fish egg quality from different aspects, such as egg shape, biochemical composition, and maternal RNA. Further, existing questions in recent studies have been discussed. In conclusion, analyzing egg quality in terms of morphology, fatty acids, and genetic material, along with other comprehensive analyses and establishing a multivariate regression model of the ooplasm analysis can contribute to finding the key factors affecting egg quality. Meanwhile, in research on the egg quality of economic fish, the following research directions need strengthening: combining egg quality research with family building, counting the growth parameters of the growth stage from the larval and juvenile fish to marketable-size fish, and establishing the maximum economic benefit with genetic assessment. This study will provide a scientific basis for the evaluation of oviparous fish egg development potential for further research on the fish egg quality and also practical methods for risk anticipation in fish breeding.

(本文编辑: 谭雪静)