

综述

饲料营养对亲鱼生殖性能的影响研究进展

谭青松¹ 吴凡¹ 杜浩² 梁旭方¹ 危起伟²

(1. 华中农业大学水产学院/农业部淡水生物繁育重点实验室/淡水水产健康养殖湖北省协同创新中心/

池塘健康养殖湖北省工程实验室 武汉 430070;

2. 农业部淡水生物多样性保护与利用重点开放实验室/中国水产科学院长江水产研究所 武汉 430223)

摘要: 营养对鱼类生殖具有重要的调节作用。亲鱼阶段的营养不仅影响亲鱼的性成熟、配子产生、繁殖力、受精率、受精卵的孵化率和胚胎发育,而且还影响仔稚鱼的质量和存活率;适当的营养可促进鱼类的繁殖性能,而营养缺乏或者过量将降低其繁殖性能。本文总结了饲料中的蛋白质、脂肪、糖、维生素和钙磷等矿物元素的含量和来源等因素对亲鱼生殖活动各个环节的影响,对饲料中一些关键营养素的供应提出了建议,并结合陆生动物的研究成果,对能量、脂肪及必需脂肪酸等调节鱼类繁殖性能的作用机制进行概括和推断。

关键词: 营养; 亲鱼; 性腺发育; 生殖性能

中图分类号: S963 文献标志码: A 文章编号: 1674-3075(2016)04-0001-09

现代水产养殖所需要的优质苗种主要依赖人工养殖条件下的亲本繁殖和苗种培育,开展亲鱼的营养研究以提升其繁殖性能及后代的质量,已成为水产动物营养学研究的重要领域。相关的营养研究表明,繁殖动物的生理过程和营养需要与幼龄动物生长的营养需要存在很大差异。对鱼类而言,生殖阶段的营养供给对亲鱼性腺发育以及配子质量和幼体的生长至关重要,亲鱼的性成熟、性腺发育、卵粒直径、受精率、孵化率、幼苗的质量和存活率等均与饲料营养状况密切相关(Izquierdo et al 2001; Watanabe & Vassallo-Agius 2003)。本文从蛋白质和氨基酸、脂肪和脂肪酸、糖类、矿物质、维生素及其它营养素共6个方面,总结了饲料营养对亲鱼生殖性能的影响及其作用机理,以为亲鱼配合饲料的开发提供参考。

1 饲料营养物质对亲鱼繁殖性能的影响

1.1 蛋白质和氨基酸

蛋白质是鱼类重要的营养素,主要参与合成卵黄物质如卵黄前体卵母细胞(previtellogenic oocytes)、卵黄脂磷蛋白、卵黄蛋白原、肽类激素、酶类、性腺组织和配子,从而在鱼类性腺发育过程中发

挥重要作用。饲料中蛋白质的含量、来源及其氨基酸组成,对亲鱼的生殖性能产生重要影响。

1.1.1 饲料蛋白水平 饲料蛋白质水平对鱼类的繁殖性能有重要影响,但其影响途径在不同的鱼类中存在差异,包括促进性腺的成熟、提高雌鱼的繁殖力、产卵频率和孵化率等。饲料蛋白质水平首先会影响亲鱼进入性成熟的时间。在尼罗罗非鱼(*Oreochromis niloticus*)中,高蛋白质(32%和40%)组亲鱼的性成熟时间较早,在实验28周时均出现IV期卵;而低蛋白质(10%)则延迟亚成体进入性成熟,导致试验期间未有卵粒达到IV期(Gunasekera et al, 1995)。研究发现,适宜的饲料蛋白质水平可有效提高鱼类的繁殖力或产卵量,而饲料蛋白质水平不足时则降低亲鱼繁殖力(El-Sayed et al 2003; Chong et al 2004; Afzal Khan et al 2005; Abidin et al 2006; Masrizal et al 2015)。在尼罗罗非鱼研究中还发现,饲料中较高的蛋白质水平(40%)可缩短产卵间隔时间,提高繁殖力(El-Sayed et al 2003);此外,南亚野鲮(*Labeo rohita*)和丝足鲈(*Ospheronemus gouramy*)亲鱼饲料的蛋白水平分别为35%和30%时,卵粒直径达到最大,从而可能得到更优质的后代(Afzal Khan et al 2005; Masrizal et al 2015)。适宜的饲料蛋白质水平还可以提升卵粒孵化率,这在虹鳟(*Oncorhynchus mykiss*)、丝尾鲮(*Mytus nemurus*)、红剑鱼(*Xiphophorus helleri*)、丝足鲈和南亚野鲮中得到了证实(Watanabe et al, 1984b; Chong et al, 2004; Afzal Khan et al, 2005; Abidin et al, 2006;

收稿日期: 2016-04-17

基金项目: 国家重点基础研究发展计划(973计划)项目(2015CB150702)。

作者简介: 谭青松, 1971年生,男,博士,副教授,主要研究方向为水产动物营养与饲料。E-mail: tanqs2000@163.com

Masrizal et al 2015); 对比各亲鱼的适宜饲料蛋白质水平,发现红剑鱼和南亚野鲮亲鱼对饲料蛋白质的需求比其他鱼要低,其适宜蛋白水平的差异可能与鱼种、鱼体规格、产卵史、试验周期及饲料蛋白源等因素有关。

1.1.2 饲料蛋白源 饲料蛋白源也是影响亲鱼繁殖的重要因素,优质饲料蛋白源可以提升亲鱼的繁殖能力。乌贼粉和磷虾粉被认为是亲鱼饲料中的优质蛋白源,用乌贼粉部分或完全替代白鱼粉会使真鲷(*Pagrus major*)产浮性卵的比例以及仔鱼质量均有很大的提高(Watanabe et al, 1984a); Fernández-Palacios et al (1997) 也发现,用以乌贼粉为蛋白源制成的饲料饲养金头鲷(*Sparus aurata*),能显著提高其产卵量和卵子的成活率。乌贼粉之所以有较高的营养价值,是因为其中的一些脂不溶成分对改善卵的质量起决定性作用,这些脂不溶成分就是蛋白质,其氨基酸组成平衡,消化利用率高(Watanabe, 1989; Fernández-Palacios et al, 1997)。磷虾粉含有金头鲷亲鱼性腺发育所需的磷脂酰胆碱和虾青素,能显著提高亲鱼的生殖性能(Watanabe, 1989); 但磷虾粉中促进生殖作用的确切营养成分及生理机制作用还有待进一步研究。饲料中植物性蛋白的过量使用往往会降低亲鱼的繁殖性能, Santiago 等(1988)用分别添加了0、20%、40%和80%银合欢叶粉的饲料饲养尼罗罗非鱼亲鱼168 d后,发现随着叶粉添加量的增加,雌鱼体重下降,且0、20%叶粉组的平均种苗量显著高于80%组,高叶粉添加水平导致鱼体重和繁殖能力下降,可能是因为银合欢叶粉中存在的含羞草素影响了饲料的适口性;但也有特例,革胡子鲶(*Clarias gariepinus*)亲鱼饲料中的鱼粉被植物性蛋白源替代后,没有对繁殖性能产生负面影响,甚至还能提高类固醇激素的水平并促进繁殖成功(Nyina-wamwiza et al 2012)。这可能与革胡子鲶能很好利用植物性饲料,从而利用其中的甾醇类物质合成类固醇激素有关。

1.1.3 饲料氨基酸组成 亲鱼对蛋白质的利用实质是对氨基酸的需要。饲料中的氨基酸组成既要满足亲鱼自身生理代谢的需求,还要提供亲鱼性腺发育、胚胎和仔鱼前期发育需要的必需氨基酸。金头鲷摄食含小麦面筋(赖氨酸含量低)为蛋白源的饲料时,卵黄蛋白原含量显著下降,且仔鱼的成活率低,而在小麦面筋基础饲料中添加必需氨基酸使之与卵细胞组成相似,可使15 d的仔鱼的成活率成倍增加,仔鱼生长速度提高50%(Harel et al, 1995);

Shim 等(1990)研究发现,去除亲鱼饲料中的一些氨基酸时,拉利毛足鲈(*Colisa lalia*)的产卵和孵化率均受到抑制,如果蛋氨酸缺乏时,则完全不能产卵;乌贼肉中的蛋白质之所以明显改善金头鲷卵子的质量,是因为其氨基酸组成和金头鲷卵中的氨基酸组成相似(Tandler et al, 1995)。因此,有学者建议亲鱼饲料的氨基酸组成应与该鱼种野生状态下的卵巢、卵子或幼体的氨基酸组成相一致。

一些特定的功能性氨基酸也会影响鱼类的繁殖。尽管牛磺酸是一种非结构性氨基酸,但饲料中补充牛磺酸可改善黄尾鲷(*Seriola quinqueradiata*)以及尼罗罗非鱼雌鱼的产卵性能(Matsunari et al, 2006; Al-Fekyet al 2016),且牛磺酸对日本鳗鲡(*Anguilla japonica*)的精子发生也是必需的(Higuchi et al 2012)。对雄体而言,还有必要在饲料中添加足够的精氨酸,因为精子特有的鱼精蛋白(Protamine)中精氨酸含量较高(Lewis et al 2004)。

1.2 脂肪和脂肪酸

脂肪不仅为亲鱼的性腺发育和仔鱼的胚胎发育提供能量,而且还提供必需脂肪酸(EFA)。饲料中脂肪的含量和来源以及EFA组成等对亲鱼的生殖性能有着较大影响。

1.2.1 饲料脂肪水平 饲料脂肪水平对亲鱼繁殖性能的影响表现在各个方面,包括产卵量、卵粒直径、受精率和孵化率及幼体的大小和存活等。黄鳍鲷(*Acanthopagrus latus*)亲本摄食含脂肪15%、20%和25%的饲料时,亲鱼体重并无显著差异,但20%脂肪组的相对繁殖力、卵直径和幼体长度相对较高(Zakeri et al, 2009);也有一些亲鱼的脂肪需要较低,丝足鲈摄食含脂肪5.0%的饲料时,亲鱼的产卵量和孵化率达到最大值,但7.5%和10.0%脂肪组的产卵量和孵化率则随之下降(Masrizal et al, 2015);还有研究认为,脂肪水平对于红剑鱼的性腺指数无显著影响,但会对后代鱼苗的产量有显著影响(Ling et al 2006),这可能与适宜的脂肪含量可提供充分的能量和必需脂肪酸有关。

1.2.2 饲料脂肪源 不同脂肪源对鱼类繁殖性能的影响存在差异,鱼油被认为是亲鱼饲料中理想的脂肪源。金头鲷亲鱼摄食含沙丁鱼油的饲料时,其卵子的可发育能力和仔鱼的成活率均显著高于摄食含乌贼油饲料的鱼,且畸形卵粒数显著降低(Fernández-Palacios et al, 1997)。尼罗罗非鱼分别摄食含大豆油、鱼油、大豆油和鱼油的混合物3种不同脂肪源的饲料时,亲鱼第1次性成熟时的体重无

显著差异,但鱼油组和混合油组的绝对产卵量和仔稚鱼的重量显著高于豆油组,且鱼油组和混合油组间差异不显著(El-Sayed et al, 2005);但半滑舌鲷(*Cynoglossus semilaevis*)亲鱼以鱼油和豆油比例7:1的混合油为脂肪源时,其相对繁殖力比纯鱼油组还高(Liang et al, 2014);而斑点叉尾鲷(*Ictalurus punctatus*)亲鱼分别以10%的家禽油和鱼油为脂肪源时,繁殖成功率、后代的存活率均没有显著的差异(Sink & Lochmann, 2008);这可能与斑点叉尾鲷能自身合成高度不饱和脂肪酸有关。

1.2.3 饲料脂肪酸组成 脂肪源对鱼类繁殖性能的影响可能与其脂肪酸组成和含量有关。已发现亲鱼饲料中n-3高不饱和脂肪酸(n-3 HUFA)和n-6高不饱和脂肪酸(n-6 HUFA)缺乏、含量不足或过量时,均会对亲鱼的生殖性能产生较大影响。鱼卵中的n-3 HUFA的含量随饲料中n-3 HUFA的水平的增加而增加(Furuita et al, 2000)。当饲料中n-3 HUFA缺乏或含量不足时,虹鳟、金头鲷和牙鲆(*Paralichthys olivaceus*)形态正常卵的百分率、孵化率和仔鱼的存活率都会显著下降;另一方面,过量n-3 HUFA摄入也显著降低鱼卵和仔稚鱼的质量(Fernández-Palacios et al, 1997; Furuita et al, 2000)。EPA作为一种重要的n-3 HUFA可促进鱼卵的受精,其在饲料中的含量也与金头鲷受精卵的数目成正比例关系(Fernández-Palacios et al, 1997);而Luo等(2015)特别强调了DHA对西伯利亚鲟繁殖的重要意义,与摄食高含量EPA饲料组相比较,日粮中高含量的DHA提高了雌鱼血液中的雌二醇、11-酮基睾酮和黄体激素的含量及卵粒中EPA、DHA和总PUFA的含量,进而提高雌鱼的繁殖力以及卵粒的受精率。除了n-3 HUFA外,饲料中适当的n-6 HUFA含量也能提高亲鱼的繁殖力(Liang et al, 2014);花生四烯酸(ARA)作为重要的n-6 HUFA,对牙鲆的孵化率、卵和仔稚鱼质量的影响尤为显著(Furuita et al, 2000);ARA还显著影响大西洋庸鲽(*Hippoglossus hippoglossus*)的生殖性能,其在饲料总脂肪中的适宜水平为1.8%,此时大西洋庸鲽的产卵量和仔鱼质量最佳(Mazorra et al, 2003)。

1.3 糖类

糖类是鱼饲料中较廉价的能源物质,被分解吸收后以血液葡萄糖形式存在,或以糖原形式在胰腺中累积和储存。葡萄糖是鱼类生殖活动中生物合成中重要的能源来源之一。有研究发现,舌齿鲈(*Dicentrarchus labrax*)在产卵时,有很高的糖异生活

力,而且在生殖过程中,雌鱼对葡萄糖的需求量远大于雄鱼(Garcia-Rejon et al, 1997);但饲料中高含量的糖对鱼类性腺发育的影响研究结果并不一致,Washburn等(1990)分别用低蛋白高糖(LP)、中蛋白中糖(IP)和高蛋白低糖(HP)的饲料投喂虹鳟9个月后,发现各组间亲鱼卵巢组织形态学参数和卵的生化组成并无显著差异,但是LP和IP组中相对产卵力、卵的成活率和孵化率显著高于HP组;Cerdá等(1994)用高蛋白低糖(D₁)和低蛋白高糖(D₂)2组等能的饲料投喂2龄舌齿鲈(*Dicentrarchus labrax*)雌鱼6个月,摄食D₂饲料的鱼1个月后生长率就明显下降,但D₁和D₂组之间的亲鱼卵巢发育的组织形态学、性腺生化成分均没有显著差异;生殖季节里,D₂组的鱼没有出现繁殖高峰,产卵期相对延长,平均每尾雌鱼的产卵数和相对产卵力均显著低于D₁组,相应的浮性卵比例和孵化率也显著低于D₁组,表明低蛋白、高糖的饲料对舌齿鲈的生殖性能产生了负面影响。迄今为止,亲鱼糖类营养的研究报道还很少,加强这一领域的研究具有重要意义。

1.4 维生素

维生素具有重要的代谢调节功能,其对于亲鱼的性腺发育乃至胚胎发育都是必需的。亲鱼的维生素营养研究主要集中在维生素A、E和C。

维生素A可调节神经组织发育、器官生成以及免疫细胞分化(Palace & Werner, 2006)。亲鱼饲料中维生素A缺乏可引起繁殖障碍(Fontagné-Dicharry et al, 2010),适当摄入饲料中的维生素A,有助于鱼类的摄食,满足性腺发育的能量和营养需求,从而提升鱼类的繁殖力(Furuita et al, 2003b)。鳙(*Aristichthy snobilis*)亲鱼在摄食维生素A缺乏的饲料后,鱼卵的受精率和孵化率均表现为轻微下降(Santiago & Gonzal, 2000);牙鲆分别摄食不添加维生素A的饲料(对照组0.75 mg/kg)和添加维生素A的饲料(16.9 mg/kg)时,2组亲鱼均于1月中旬产卵。在产卵初期,产卵量和卵质量并没有显著差异,但对照组亲鱼的产卵量于4月中旬开始显著下降,于5月底停止产卵,而添加组的亲鱼一直产卵到6月,且对照组所产的浮性卵和正常幼鱼的数量均比添加组显著减少(Furuita et al, 2003b);饲料中维生素A含量(对照组 1.1×10^4 IU/100 g、试验组 33.7×10^4 IU/100 g)较高时,过量的维生素A对卵的质量(包括卵中维生素A含量)和繁殖性能没有促进作用(Furuita et al, 2001)。Fontagné-Dicharry等(2010)研究发现,适度的饲料维生素A水平(200 IU/g)可

以提高虹鳟的繁殖力及仔鱼的生长速度,但高水平的维生素 A (700 IU/g) 会增加胚胎期的死亡率。

尽管前面强调了 n-3 系列和 n-6 系列等长链多不饱和脂肪酸 (LC-PUFA) 对亲鱼性腺发育及繁殖的重要性,但鱼卵中过高的 LC-PUFA 含量可导致脂质过氧化,从而需要一个有效的抗氧化系统以保证性腺和胚胎的发育 (Palace & Werner 2006)。维生素 E 是重要的抗氧化剂,能避免细胞膜上的不饱和脂肪酸被氧化,从而保证细胞膜的完整性和正常的生理功能。卵粒中维生素 E 的含量尤其是 $V_E/HU-FA$ 的比值与受精率和成活率成正相关 (Furuita et al, 2003a); 提高金头鲷亲鱼饲料中 V_E 的含量,可减轻因高含量 LC-PUFA 导致的产卵量、孵化率和成活率下降 (Izquierdo et al 2001); 将饲料中 V_E 的含量从 125 mg/kg 增加到 190 mg/kg,还可使由于脂肪过量造成的金头鲷卵黄囊肥大和仔鱼存活率低的现象得到改善 (Fernández-Palacios et al 1998)。

维生素 C 对于卵粒质量有显著改善作用 (Sandnes et al 1984),其含量与卵的孵化率和仔鱼成活率成正相关 (Furuita et al 2009)。Eskelinen 等 (1989) 也发现,在饵料中补充维生素 C 可提高大西洋鲑 (*Salmo salar*) 卵的质量; Sandnes 等 (1984) 建议鲑鳟亲鱼饲料中维生素 C 含量宜为 100 mg/kg; 肖登元等 (2014) 认为半滑舌鲷亲鱼饲料中添加高剂量 (0.525%) 的维生素 C 会促进亲鱼性激素合成,改善亲鱼繁殖性能,提高精卵质量,促进受精卵孵化,减少仔鱼畸形。维生素 C 促进繁殖性能在大菱鲆 (*Scophthalmus maximus*) 中也有报道 (张海涛等, 2013); 另外,维生素 C 和 E 具有协同作用,表现为维生素 C 可保护临界水平的维生素 E 免受氧化破坏 (Palace & Werner 2006)。

1.5 矿物质

有关矿物质对亲鱼生殖方面的研究十分有限。矿物质主要通过 2 条途径影响亲鱼的生殖: 一是矿物质营养不良直接改变卵的生化组成和质量,从而影响卵和胚胎发育、卵的孵化及幼体存活; 二是矿物质不足、缺乏或过量,均会引起机体电解质不平衡,诱导渗透压应激,并伴随脱水、食欲减退以及呼吸和排泄功能的损伤等,从而降低亲鱼的生殖性能。尽管鱼类能够通过鳃和皮肤等直接从水体环境中摄取部分矿物质,但从水体环境中摄取的矿物质无法满足动物各种生理机能的需要,仍需从饲料中得到补充 (麦康森等 2011)。Watanabe 等 (1984a) 观察到饲料中磷缺乏会降低香鱼亲本的产卵量; 接着

又在真鲷的研究中得到了相似的结果,饲料中缺乏磷时,亲鱼的产卵量、浮性卵比例和孵化率均显著下降,且不正常卵和畸形幼体的数量大大增加。Lanes 等 (2012) 还发现野生大西洋鳕 (*Gadus morhua*) 卵粒中的磷含量与其受精率呈正相关; Lall & Hines (1985) 认为虹鳟亲鱼饲料中锰含量低于 72 mg/kg 时,胚胎死亡率升高,孵化率则随之下降; 在 HGC 诱导的日本鳗鲡雄鱼的性成熟中还发现,锌对于生殖细胞的维持、精子生成的推进以及精子活力的调节都是必需的 (Yamaguchi et al 2009)。

1.6 其他营养素

类胡萝卜素不仅是维生素 A 的重要来源,还在鱼类生殖发育方面发挥重要作用。类胡萝卜素对亲鱼生殖和鱼卵质量密切相关,一方面是由于其在胚胎发育中的细胞信号传导和配型方面起着关键作用 (Kawakami et al 2005); 另一方面也是由于其在提高机体体液免疫、细胞免疫和非特异性免疫方面的特殊生理作用 (Yanar et al 2007)。虾青素作为重要的类胡萝卜素,在鱼类繁殖中的作用引起了较多关注。虾青素可通过母体传递给子代从而提升配子质量,尤其是精子的品质提升对于成功受精至关重要 (Izquierdo et al 2001)。亲鱼饲料中添加一定剂量的虾青素能显著提高鱼类的产卵量、卵质量和幼体成活率 (Watanabe & Vassallo-Agius 2003)。研究表明,饲料中补充适量的虾青素 (75 ~ 125 mg/kg) 可显著提升亲鱼的性腺成熟度、卵粒质量、产卵量和受精率 (Chatakondil et al 2014; Palma et al 2016)。Hansen 等 (2016) 还报道了 100 mg/kg 的虾青素比 50 mg/kg 的含量有效提升大西洋鳕的受精率,并能维持鱼体的肥满度; 此外,在产卵前给真鲷亲鱼投喂含 β -胡萝卜素、角黄素和虾青素的饲料,尽管幼体的孵化率没有显著升高,但卵子中的油球数有所减少,浮性卵比例大大升高 (Torrissen & Christiansen, 1995); 但也有研究认为,类胡萝卜素 (虾青素、叶黄素、 β -胡萝卜素等) 的添加对丽鱼 (*Amatitlania nigrofasciata*) 雄鱼的性腺指数、精子活力以及性腺的抗氧化能力均无显著影响 (Sullivan et al 2014)。

饲料水分对亲鱼的繁殖性能也会产生影响。与对照组 (10% 水分) 相比,大西洋鳕亲本饲料中 30% 的水分含量能显著提高亲鱼肥满度和产卵量,降低卵的死亡率,加快亲鱼产后体重恢复并提高幼鱼成活率,这可能是由于较高的饲料水分可能改善饲料的消化吸收,并节省用于摄取或分泌水分进入肠道的能量消耗 (Hansen et al 2016)。

2 营养对鱼类繁殖性能影响的作用机制

2.1 性腺发育对能量储存的响应机制

鱼类生殖是其生活史中的一个重要环节,包括亲鱼性腺发育、产卵或排精,到精卵结合,再到孵化出仔鱼等一系列过程。鱼类的生殖性能是以性腺发育为前提和基础的。因此,可以说性腺发育是鱼类生殖的关键。Bertoldo 等(2015)指出,从秀丽线虫到哺乳动物,营养和能量代谢是影响性腺发育的重要因素。已有的关于营养对鱼类繁殖性能的作用机制研究还非常有限,主要集中在能量和脂肪对性腺发育和繁殖过程的调控作用。通常认为,鱼类性成熟的启动要求体内必须有一定量的脂肪储备(Weil et al 2008)。鱼体内肠系膜和肝脏的脂肪沉积在食物缺乏季节会被转移到性腺,从而促进性腺发育,若鱼体的脂肪储存不足,可导致亲鱼繁殖力下降(MacFarlane et al 1993);但过量的脂肪储备也可能损害性腺的类固醇生成,从而对繁殖性能产生负作用(Caprio et al 2001)。亲鱼自身的能量消耗过大时(如洄游),循环系统中的能量供应减少,卵巢中卵黄蛋白原受体的基因表达水平降低,卵母细胞对卵黄蛋白原的吸收受到抑制,卵母细胞的发育延缓(Palstra et al 2010);上述研究结果均表明,充分的能量供应和储存对于鱼类性腺发育具有非常重要的意义。

2.2 脂肪调控鱼类繁殖的机制

体内储积的脂肪可以通过瘦素(leptin)和胰岛素(insulin)等信号从多个途径来影响动物的繁殖(Caprio et al 2001)。对哺乳动物的研究表明,繁殖轴(下丘脑、垂体和性腺)中存在很多营养素感应机制,从而将机体的营养状况和繁殖能力关联起来,重要的感应元件包括胰岛素、脂肪因子(adipokines)、葡萄糖转运子(GLUT)、mTOR 活化因子、PPARs 以及腺苷酸活化蛋白激酶(adenosine monophosphate activated protein kinase, AMPK)等(Dupont et al 2014);但在鱼类中,这些方面的研究还非常有限。已发现雌性真鲷的卵巢活力和脑-垂体-性腺轴基因(*GnRH-R*, *lh β* , *fsh β*)的表达量有相关性(Okuzawa & Gen 2013)。对野生大马哈鱼(*Oncorhynchus keta*)代谢和性腺成熟的关系研究发现,性腺成熟阶段的亲鱼垂体中 *fsh β* 和 *lh β* 的 mRNA 表达水平以及血液中睾酮、11-酮基睾酮和雌二醇的含量均显著上升,而 IGF-1 的升高则表明其作为亲躯体的信号刺激垂体-性腺轴(Onuma et al 2010)。在卵母细

胞发育的不同时期,也发现了 IGF-1 和 IGF-2 的基因表达差异,进一步提示 IGFs 通过自分泌和旁分泌机制在鱼类性腺发育和繁殖中的重要作用(Higuchi et al 2016);此外, Peyon 等(2001)研究表明,鼠源重组 leptin 可在体外刺激性成熟前期的舌齿鲈垂体释放 LH 激素。AMPK 通常被游泳、应激或者一些代谢激素(leptin 和 ghrelin)所活化,并通过刺激分解作用和抑制合成作用维持细胞间的 ATP 浓度,从而调节能量平衡。作为调节细胞能量代谢的中心物质,AMPK 对动物性腺发育具有重要影响。脂肪因子可通过 AMPK 的磷酸化调控卵母细胞的成熟和颗粒细胞的增殖,从而调控生殖性能;同时,脂肪因子调节 AMPK 磷酸化后,能影响胰岛素样生长因子-1(IGF-1)和促黄体素(LH)的分泌,从而对卵巢发育产生一定影响(Bertoldo et al 2015);但其具体的调控机制尚有待进一步研究。

2.3 脂肪酸调节鱼类繁殖的机制

如前所述,鱼类的繁殖成功取决于亲鱼性腺和配子中长链多不饱和脂肪酸的总含量及各种 LC-PUFA 的比例(Fernández-Palacios et al 2011),这可能与不饱和脂肪酸对生殖激素的调节作用有关。ARA 可生成类花生酸物质,从而对繁殖活动进行调控,尤其是由 ARA 转化形成的 2 型系列前列腺素(包括 PGE_2 和 $\text{PGF}_2\alpha$)对卵细胞的成熟以及排卵活动都非常重要;甚至培养基中添加游离 ARA 也可诱导离体卵母细胞的成熟,并促进 GTH 对性腺成熟的诱导作用。令人难以解释的是,游离 EPA 和 DHA 的添加则效果完全相反(Kagawa et al 2003)。ARA 还通过转化为 PGE_2 刺激巢中睾酮生成,而 EPA 和 DHA 则阻断 ARA 的类固醇合成作用(Fernández-Palacios et al 2011)。亲鱼必需脂肪酸的缺乏或不平衡会导致类固醇合成受阻,从而延迟雄鱼的精子形成和排精过程,并导致受精率降低(Izquierdo et al 2001)。仔鱼内源性营养阶段,ARA 还会被选择性保留,从而促进仔鱼的存活和应激应答(Tandler et al 1995)。鱼卵中的 ARA 含量与仔鱼逃避捕食者的侵害能力也具有极强的正效应(Fuiman & Ojanguren 2011);另外,有人认为 PG 是硬骨鱼类的一种重要的信息素,比如金鱼雌体产生的前列腺素(PGFS)可刺激雌体的性行为,使雌雄的性成熟同步,直接影响受精的成功率,但 EPA 和 DHA 在鱼类性腺发育、产卵和受精等过程中的生理作用还基本未知。

3 结语

尽管人们已经认识到亲鱼营养是关系到其生殖成功与否的重要因素,但由于亲鱼培育周期较长、实验成本较高、实验评价的指标体系尚未完全建立、实验方法尚未规范等因素,迄今为止,亲鱼的营养生理和代谢需求仍然是鱼类营养中研究得较少的领域之一,所得到的研究结果也极其有限。尤其对我国的水产动物营养来说,这方面的研究特别匮乏。为满足我国日益发展的水产养殖需要,加强亲鱼的营养研究更具有重要的意义。后期的亲鱼营养研究应集中在以下几个方面:

(1) 完善国内各主要养殖品种亲鱼阶段的营养需要;

(2) 探究亲体在性腺成熟过程中的关键营养物质蓄积和迁移规律;

(3) 探讨关键营养物质在性腺发育和生殖活动中的特殊生理功能及营养素之间的相互作用;

(4) 继续深入探究能量和关键营养物质调控鱼类繁殖的机制及信号通路。

通过这些研究,最终实现亲鱼繁殖的营养调控,从而为优质苗种供应及高端鱼子酱食品生产提供理论基础和技术方案。

参考文献

- 麦康森. 2011. 水产动物营养与饲料学[M]. 北京: 中国农业出版社.
- 齐茜, 刘晓勇, 孙大江, 等. 2014. 饲料脂肪源搭配对施氏鲟雌鱼繁殖性能和血清性类固醇激素的影响[J]. 中国水产科学, 21(1): 118-124.
- 肖登元, 梁萌青, 郑珂珂, 等. 2014. 维生素C对半滑舌鲷亲鱼繁殖性能及后代质量的影响[J]. 动物营养学报, 26(9): 2664-2674.
- 张海涛, 梁萌青, 郑珂珂, 等. 2013. 饲料中维生素C对大菱鲆繁殖性能的影响[J]. 渔业科学进展, 34(2): 73-81.
- Abidin M Z, Hashim R, Chong Shuchien A, 2006. Influence of dietary protein levels on growth and egg quality in broodstock female bagrid catfish (*Mystus snemurus* Cuv & Val) [J]. Aquac Res, 37: 416-418.
- Afzal Khan M, Jafri A K, Chadha N K, 2005. Effects of varying dietary protein levels on growth, reproductive performance, body and egg composition of rohu, *Labeo rohita* (Hamilton) [J]. Aquacult Nutr, 11: 11-17.
- Al-Feky S S A, El-Sayed A F M, Ezzat A A, 2016. Dietary taurine improves reproductive performance of Nile tilapia

- (*Oreochromis niloticus*) broodstock [J]. Aquacult Nutr, 22: 392-399.
- Bertoldo M J, Faure M, Dupont J, et al, 2015. AMPK: a master energy regulator for gonadal function [J]. Front Neurosci, 9: 235. doi: 10.3389/fnins.2015.00235.
- Caprio M, Fabbrini E, Isidori A M, et al, 2001. Leptin in reproduction [J]. Trends Endocrinol Metab, 12: 65-72.
- Cerdá J, Carrillo M, Zanuy S, et al, 1994. Influence of nutritional composition of diet on sea bass, *Dicentrarchus labrax* L., reproductive performance and egg and larval quality [J]. Aquaculture, 128: 345-361.
- Chatakondil N G, Li M H, Peterson B C, et al, 2012. Pre-spawning carotenoid fortified diets improve reproductive traits of channel catfish, *Ictalurus punctatus* and subsequent performance of the progeny [C]. In: Hatchery technology for high quality juvenile production-Proceedings of the 40th US-Japan Aquaculture Panel Symposium (Rust M, Olin P, Bagwill A and Fujitani M, Eds). pp16-22. University of Hawaii East West Center, Honolulu, Hawaii.
- Chong A S C, Ishak S D, Osman Z, et al, 2004. Effect of dietary protein level on the reproductive performance of female swordtails *Xiphophorus helleri* (Poeciliidae) [J]. Aquaculture, 234: 381-392.
- Dupont J, Reverchon M, Bertoldo M J, et al, 2014. Nutritional signals and reproduction [J]. Mol Cell Endocrinol, 382: 527-537.
- El-Sayed A F M, Mansour C R, Ezzat A A, 2003. Effects of dietary protein level on spawning performance of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) broodstock reared at different water salinities [J]. Aquaculture, 220(1): 619-632.
- El-Sayed A F M, Mansour C R, Ezzat A A, 2005. Effects of dietary lipid source on spawning performance of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) broodstock reared at different water salinities [J]. Aquaculture, 248: 187-196.
- Eskelinen P, 1989. Effects of different diets on egg production and egg quality of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) [J]. Aquaculture, 79: 275-281.
- Fernández-Palacios H, Izquierdo M, Gonzalez M, et al, 1998. Combined effect of dietary α -tocopherol and n-3 HUFA on egg quality of gilthead seabream (*Sparus auratus*) broodstock [J]. Aquaculture, 161: 475-476.
- Fernández-Palacios H, Izquierdo M, Robaina L, et al, 1997. The effect of dietary protein and lipid from squid and fish meals on egg quality of broodstock for gilthead seabream (*Sparus aurata*) [J]. Aquaculture, 148: 233-246.
- Fernández-Palacios H, Norberg B, Izquierdo M, et al, 2011. Effects of broodstock diet on eggs and larvae [M]. In: Larval Fish Nutrition (Holt G ed), pp. 151-181, Wiley-

- Blackwell , Oxford.
- Fontagné-Dicharry S , Lataillade E , Surget A , et al , 2010. Effects of dietary vitamin A on broodstock performance , egg quality , early growth and retinoid nuclear receptor expression in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) [J]. *Aquaculture* , 303: 40 – 49.
- Fuiman L A , Ojanguren A F , 2011. Fatty acid content of eggs determines antipredator performance of fish larvae [J]. *J Exp Mar Biol Ecol* , 407: 155 – 165.
- Furuita H , Tanaka H , Yamamoto T , et al , 2000. Effects of n-3 HUFA levels in broodstock diet on the reproductive performance and egg and larval quality of the Japanese flounder , *Paralichthys olivaceus* [J]. *Aquaculture* , 187: 387 – 398.
- Furuita H , Tanaka H , Yamamoto T , et al , 2001. Effects of high dose of vitamin A on reproduction and egg quality of Japanese flounder , *Paralichthys olivaceus* [J]. *Fisheries Sci* , 67: 606 – 613.
- Furuita H , Ohta H , Unuma T , et al , 2003a. Biochemical composition of eggs in relation to egg quality in the Japanese eel , *Anguilla japonica* [J]. *Fish Physiol Biochem* , 29: 37 – 46.
- Furuita H , Tanaka H , Yamamoto T , et al , 2003b. Supplemental effect of vitamin A in diet on the reproductive performance and egg quality of the Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* (T & S) [J]. *Aquac Res* , 34: 461 – 468.
- Furuita H , Unuma T , Nomura K , et al , 2009. Vitamin contents of eggs that produce larvae showing a high survival rate in the Japanese eel *Anguilla japonica* [J]. *Aquac Res* , 40: 1270 – 1278.
- García-Rejon L , Sánchez-Muros M J , Cerdá J , et al , 1997. Fructose 1 , 6 biphosphatase activity in liver and gonads of sea bass (*Dicentrarchus labrax*) . Influence of diet composition and stage of the reproductive cycle [J]. *Fish Physiol Biochem* , 16: 93 – 105.
- Gunasekera R M , Shim K F , Lam T J , 1995. Effect of dietary protein level on puberty , oocyte growth and egg chemical composition in the tilapia , *Oreochromis niloticus* (L.) [J]. *Aquaculture* , 134: 169 – 183.
- Hansen ØJ , Puvanendran V , Bangera R , 2016. Broodstock diet with water and astaxanthin improve condition and egg output of brood fish and larval survival in Atlantic cod , *Gadus morhua* L [J]. *Aquac Res* , 47: 819 – 829.
- Harel M , Tandler A , Kissil G W , et al , 1995. The role of broodstock dietary protein in vitellogenin synthesis and oocyte development , and its effects on reproductive performance and egg quality in gilthead seabream *Sparus aurata* [C]. In: *Proceedings of the Fifth International Symposium on the Reproductive Physiology of Fish* (Goetz , F. & Thomas , P. eds) , pp 105 – 107. Fish Symposium 95 , The University of Texas at Austin.
- Higuchi K , Gen K , Izumida D , 2016. Changes in gene expression and cellular localization of insulin-like growth factors 1 and 2 in the ovaries during ovary development of the yellowtail , *Seriola quinqueradiata* [J]. *Gen Comp Endocrinol* , DOI: 10.1016/j.ygcen.2016.01.002.
- Higuchi M , Celino F , Tamai A , et al , 2012. The synthesis and role of taurine in the Japanese eel testis [J]. *Amino Acids* , 43: 773 – 781.
- Izquierdo M S , Fernández-Palacios H , Tacon A G J , 2001. Effect of broodstock nutrition on reproductive performance of fish [J]. *Aquaculture* , 197: 25 – 42.
- Kagawa H , Tanaka H , Unuma T , et al , 2003. Role of prostaglandin in the control of ovulation in the Japanese eel *Anguilla japonica* [J]. *Fisheries Sci* , 69: 234 – 241.
- Kawakami Y , Raya A , Raya R M , et al , 2005. Retinoic acid signalling links left-right asymmetric patterning and bilaterally symmetric somitogenesis in the zebrafish embryo [J]. *Nature* , 435: 165 – 171.
- Lall S P , Hines J A , 1985. Manganese bioavailability and requirements of Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brook trout (*Salvelinus fontinalis*) [C]. *Satellite Symposium on Assessment by Physiological and Biochemical Methods of Nutrient Availability in Fish*. B , Brighton pp17.
- Lewis J D , Saperas N , Song Y , et al , 2004. Histone H1 and the origin of protamines [J]. *Proc Natl Acad Sci USA* , 101: 4148 – 4152.
- Liang M Q , Lu Q K , Qian C , et al , 2014. Effects of dietary n-3 to n-6 fatty acid ratios on spawning performance and larval quality in tongue sole *Cynoglossus semilaevis* [J]. *Aquacult Nutr* , 20: 79 – 89.
- Ling S , Hashim R , Kolkovski S , et al , 2006. Effect of varying dietary lipid and protein levels on growth and reproductive performance of female swordtails *Xiphophorus helleri* (Poeciliidae) [J]. *Aquac Res* , 37: 1267 – 1275.
- Luo L , Ai L , Li T , et al , 2015. The impact of dietary DHA/EPA ratio on spawning performance , egg and offspring quality in Siberian sturgeon (*Acipenser baeri*) [J]. *Aquaculture* , 437: 140 – 145.
- MacFarlane R B , Norton E C , Bowers M J , 1993. Lipid dynamics in relation to the annual reproductive cycle in yellowtail rockfish (*Sebastes flavidus*) [J]. *Can J Fish Aquat Sci* , 50: 391 – 401.
- Masrizal , Udin Z , Zein M , et al , 2015. Effect of energy , lipid and protein content in broodstock diets on spawning fecundity and eggs quality of giant gourami (*Osphronemus*

- gouramy* Lac) [J]. *Pakistan J Nutr*, 14(7): 412–416.
- Matsunari H, Hamada K, Mushiaki K, et al, 2006. Effects of taurine levels in broodstock diet on reproductive performance of yellowtail *Seriola quinqueradiata* [J]. *Fisheries Sci*, 72: 955–960.
- Mazorra C, Bruce M, Bell J G, et al, 2003. Dietary lipid enhancement of broodstock reproductive performance and egg and larval quality in Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) [J]. *Aquaculture*, 227: 21–33.
- Nyina-wamwiza L, Defreyne P S, Ngendahayo L, et al, 2012. Effects of partial or total fish meal replacement by agricultural by-product diets on gonad maturation, sex steroids and vitellogenin dynamics of African catfish (*Clarias gariepinus*) [J]. *Fish Physiol Biochem*, 38: 1287–1298.
- Okuzawa K, Gen K, 2013. High water temperature impairs ovarian activity and gene expression in the brain-pituitary-gonadal axis in female red seabream during the spawning season [J]. *Gen Comp Endocrinol*, 194: 24–30.
- Onuma T A, Makino K, Katsumata H, et al, 2010. Changes in the plasma levels of insulin-like growth factor-I from the onset of spawning migration through upstream migration in chum salmon [J]. *Gen Comp Endocrinol*, 165: 237–243.
- Palace V P, Werner J, 2006. Vitamins A and E in the maternal diet influence egg quality and early life stage development in fish: a review [J]. *Sci Mar*, 70: 41–57.
- Palma J, Andrade J P, Bureau D P, 2016. The impact of dietary supplementation with astaxanthin on egg quality and growth of long snout seahorse (*Hippocampus guttulatus*) juveniles [J]. *Aquacult Nutr*, Doi: 10.1111/anu.12394.
- Palstra A P, Crespo D, Van den Thillart G E, et al, 2010. Saving energy to fuel exercise: swimming suppresses oocyte development and downregulates ovarian transcriptomic response of rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* [J]. *Am J Physiol-Regl*, 299: R486–499.
- Peyon P, Zanuy S, Carrillo M, 2001. Action of leptin on in vitro luteinizing hormone release in the European Sea Bass (*Dicentrarchus labrax*) [J]. *BioReprod*, 65: 1573–1578.
- Sandnes K, Ulgenes Y, Braekkan O R, et al, 1984. The effect of ascorbic acid supplementation in broodstock feed on reproduction of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) [J]. *Aquaculture*, 43: 167–177.
- Santiago C B, Aldaba M B, Laron M A, et al, 1988. Reproductive performance and growth of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) broodstock fed diets containing Leucaena leucocephala leaf meal [J]. *Aquaculture*, 70: 53–61.
- Santiago C, Gonzal A C, 2000. Effect of prepared diet and vitamins A, E and C supplementation on the reproductive performance of cage-reared bighead carp *Aristichthys nobilis* (Richardson) [J]. *J Appl Ichthyol*, 16: 8–13.
- Shim K F, Lam T J, Landesman L, 1990. Effect of deletion of amino acid from supplement on the growth and reproductive performance of the dwarf gourami, *Colisa lalia* (Hamilton) [J]. *J Aqua Tropics*, 5: 149–154.
- Sullivan M, Brown A C, Clotfelter E D, 2014. Dietary carotenoids do not improve motility or antioxidant capacity in cichlid fish sperm [J]. *Fish Physiol Biochem*, 40: 1399–1405.
- Tandler A, Harel M, Koven W M, et al, 1995. Broodstock and larvae nutrition in gilthead seabream *Sparus aurata*: New findings on its mode of involvement in improving growth, survival and swimbladder inflation [J]. *Isr J Aquacult-Bamid*, 47(3/4): 95–111.
- Torrisen O J, Christiansen R, 1995. Requirements for carotenoids in fish diets [J]. *J Appl Ichthyol*, 11: 225–230.
- Washburn B S, Frye D J, Hung S S O, et al, 1990. Dietary effects on tissue composition, oogenesis and the reproductive performance of female rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) [J]. *Aquaculture*, 90: 179–195.
- Watanabe T, 1989. Effect of broodstock diets on reproduction of fish [C]. *Advances in Tropical Aquaculture, Workshop at Tahiti, French Polynesia*, 20 Feb–4 Mar.
- Watanabe T, Arakawa T, Kitajima C, et al, 1984a. Effect of nutritional quality of broodstock diets on reproduction of red sea bream [J]. *Nippon Suisan Gakk*, 50: 495–501.
- Watanabe T, Takeuchi T, Saito M, et al, 1984b. Effect of low protein-high calory or essential fatty acid deficiency diet on reproduction of rainbow trout [J]. *Nippon Suisan Gakk*, 50: 1207–1215.
- Watanabe T, Vassallo-Agius R, 2003. Broodstock nutrition research on marine finfish in Japan [J]. *Aquaculture*, 227: 35–61.
- Weil C, Goupil A S, Quillet E, et al, 2008. Two-way selection for muscle lipid content modifies puberty and gametogenesis in rainbow trout [J]. *Cybiuim*, 32(Suppl. 2): 198.
- Yanar Y, Buyukchapar H, Yanar M, et al, 2007. Effects of carotenoids from red pepper and marigold flower on pigmentation, sensory properties and fatty acid composition of rainbow trout [J]. *Food Chem*, 100: 326–330.
- Zakeri M, Marammazi J G, Kochanian P, et al, 2009. Effects of protein and lipid concentrations in broodstock diets on growth, spawning performance and egg quality of yellowfin sea bream *Acanthopagrus latus* [J]. *Aquaculture*, 295: 99–105.

(责任编辑 万月华)

Effects of Broodstock Nutrition on Reproductive Performance of Fish: A Review

TAN Qing-song¹, WU Fan¹, DU Hao², LIANG Xu-fang¹, WEI Qi-wei²

(1. College of Fisheries, Huazhong Agricultural University /Key Laboratory of Freshwater

Animal Breeding, Ministry of Agriculture/Hubei Collaborative Innovation Center

for Freshwater Aquaculture, Wuhan 430070, P. R. China;

2. Key Laboratory of Freshwater Biodiversity Conservation and Utilization, Ministry of Agriculture/Yangtze River Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fisheries Science, Wuhan 430223, P. R. China)

Abstract: Broodstock nutrition is an important regulator for reproduction performance of fish, affecting not only the gonad maturation, gametogenesis, fecundity, fertilization of the broodstocks, but also the hatching of fertilized eggs, embryonic development and the survival of larval fish. Optimal nutrient would benefit the reproduction performance of fish, whereas deficient or excessive nutrient supply would depress the reproduction. In this paper the sources of dietary protein, lipid, carbohydrate, vitamins and minerals and their effects on the reproductive performance of fish in the past three decades were reviewed. Some suggestions were given for the key nutrients in the diets of broodstocks. Combining with the research results on the terrestrial animal, the mechanism of how the energy, lipid and essential fatty acids regulate the reproduction performance of fish were discussed.

Key words: nutrition; broodstock; gonad development; reproduction performance