

文章编号: 1004-7271(2003)02-0168-06

·综述·

# 对虾卵黄蛋白的生化性质及卵黄蛋白原合成部位的研究进展

## Research progress on biochemical character of yolk protein and synthesis sites of vitellogenin in penaeid shrimp

张成锋, 蔡生力

(上海水产大学渔业学院, 上海 200090)

ZHANG Cheng-feng, CAI Sheng-li

(Fisheries College, Shanghai Fisheries University, Shanghai 200090, China)

关键词 对虾; 卵黄蛋白; 合成部位; 卵黄蛋白原

Key words penaeid shrimp; yolk protein; synthesis site; vitellogenin

中图分类号 S917 文献标识码: A

随着对虾养殖的不断发展, 对于高质量苗种的需求也越来越大, 而对虾苗种生产中, 获得充分成熟的高质量虾卵是至为重要的一环。多数对虾种类在人工控制条件下, 卵巢很难发育, 必须通过切除眼柄的方法才能促使亲虾成熟。切除眼柄对大多数甲壳动物来说是有效的促使性腺发育成熟的手段, 但这种方法也有它的副作用。亲虾切除眼柄后因失去性腺抑制激素(gonad-inhibiting hormone, GIH)的抑制, 卵巢会不间断地成熟, 不断产卵, 卵巢得不到必要的休息, 导致卵的质量越来越差, 直至衰竭。剪眼柄破坏了卵巢发育的正常生理机制, 卵母细胞在卵巢中没有积聚充足的卵黄, 造成先天不足, 卵子成熟度不够, 很容易引起产卵后不孵化。多数种类对虾育苗也常遇到此类问题, 尤其是亲虾后几批所产卵的质量较差, 孵化率普遍较低, 或者所培育苗的健康程度较差。因此, 只有弄清卵母细胞发育的生理过程、卵黄发生和积累的内在机理以及内分泌系统在这一发育过程中所起的调控作用, 才能真正达到人工控制亲虾成熟的目的, 避免使用切除眼柄等损害亲虾的方法。对于卵黄蛋白(yolk protein)分离及其前体——卵黄蛋白原(vitellogenin, Vg)合成部位的确定, 是了解虾卵巢成熟过程的第一步, 国内外学者已经做了大量的工作, 但对于合成机理及内分泌调控机制的研究涉及较少, 有待进一步加强。

## 1 对虾卵黄磷蛋白的生化特性

### 1.1 卵黄磷蛋白的作用及生化特性

卵黄是对虾胚胎发生期的主要营养物质, 在孵化后的 36~48h, 对虾幼体完全依赖于卵黄来满足营养的需要。因此, 卵黄数量和质量对于早期幼体维持生命是至关重要的。卵黄的主要成分是卵黄蛋白,

收稿日期 2002-10-16

基金项目 教育部骨干教师资助项目

作者简介 张成峰(1979-)男, 山东陵县人, 上海水产大学 2001 级硕士研究生, 专业方向为水产动物繁殖与发育生物学。

通讯作者 蔡生力(1957-)男, 教授, 博士, 从事水产动物繁殖和发育生物学研究。E-mail: slcai@shfu.edu.cn

由脂肪和蛋白质组成,卵黄磷蛋白(vitellin,  $V_n$ )又是卵黄蛋白的主要成分,所以研究卵黄蛋白的合成机理,卵黄磷蛋白是较为理想的指示物。对卵黄磷蛋白的分离纯化有助于卵黄蛋白原合成场所的确定,也是弄清卵黄合成机理的前提,因此对卵黄蛋白的研究也大都集中在卵黄磷蛋白的分离、定性上,研究的思路大多为:分离纯化卵黄磷蛋白——制备特异性抗体——检测可能的卵黄蛋白原合成部位进而探讨卵黄蛋白合成机理。目前大多数学者认同卵黄磷蛋白的前体是卵黄蛋白原这一说法,但二者的关系到目前为止还不很清楚。十足类甲壳动物的卵黄磷蛋白分子量为 200~500kD,是一种高分子量的脂-糖-类胡萝卜素蛋白质<sup>[1-4]</sup>,不同种类的卵黄磷蛋白的亚基数目为 2~11 个不等<sup>[5-7]</sup>。

## 1.2 主要的研究种类及结论

在现有的资料中,卵黄磷蛋白至少在 7 种对虾科的种类中有定性的报道(表 1),其中有 5 种是对虾属的种类,它们是日本对虾(*Penaeus japonicus*)<sup>[8,9]</sup>、南方滨对虾<sup>①</sup>(*Litopenaeus schmitti*)<sup>[10,11]</sup>、短沟对虾(*P. semisulcatus*)<sup>[11,12]</sup>、斑节对虾(*P. monodon*)<sup>[4,13-15]</sup>、中国对虾(*P. chinensis*)<sup>[16-18]</sup>,以及新对虾属的刀额新对虾(*Metapenaeus ensis*)<sup>[19]</sup>和仿对虾属的长额拟对虾(*Parapenaeus longirostris*)<sup>[20]</sup>。另外,对于淡水种类罗氏沼虾(*Macrobrachium rosenbergii*)<sup>[21-24]</sup>的研究也较多。

表 1 几种虾的卵黄磷蛋白的比较

Tab.1 Comparison of vitellins of several shrimp species

研究种类	$V_n$ 形式	$V_n$ 分子量(kD)	亚基数目(个)	文献来源
斑节对虾	1	540	4(+1次亚基)	Quintio 等 <sup>[15]</sup>
	1	492	8	Chang 等 <sup>[13]</sup>
	1	N	2	Chang 等 <sup>[14]</sup>
	1	>200	4	Chen C. C 和 Chen S. N <sup>[4]</sup>
南方滨对虾	1	371	3	Quackenbush <sup>[10]</sup>
	1	289	( $\alpha$ 主要)	Tom 等 <sup>[11]</sup>
短沟对虾	1	283	( $\alpha$ 主要)	Tom 等 <sup>[11]</sup>
	1	283	4	Browdy 等 <sup>[12]</sup>
中国对虾	1*	276 以上	2	Chang 和 Jeng <sup>[17]</sup>
	2	380	5	Chang 等 <sup>[16]</sup>
	2	500	3	Chang 等 <sup>[16]</sup>
	1	N	N	柳峰松等 <sup>[18]</sup>
日本对虾	N	N	N	Yano 和 Chinzef <sup>[8]</sup>
	1	530	3	Kawazoe 等 <sup>[25]</sup>
	1	260	N	Vazquez-Boucard 等 <sup>[9]</sup>
刀额新对虾	1	350	2	Qiu 等 <sup>[19]</sup>
长额拟对虾	1	N	2	Tom 等 <sup>[20]</sup>
罗氏沼虾	1	330	2	Derelle 等 <sup>[21]</sup>
	1*	N	3	Wilder 等 <sup>[24]</sup>
	3	240	2	Chang 等 <sup>[23]</sup>
	3	450	N	Chang 等 <sup>[23]</sup>
	3	780	N	Chang 等 <sup>[23]</sup>
	1	N	4	Chen 和 Kuo <sup>[22]</sup>

注: \* 指卵黄蛋白原; N 指不清楚。

### 1.2.1 斑节对虾

Quintio 等<sup>[15]</sup>对斑节对虾的卵黄磷蛋白做了分离和定性,得到的卵黄磷蛋白的分子量为 540kD,由 4

① 中国科学院海洋水产研究所刘瑞玉院士提供的国际公认的对虾最新分类表,如南美白对虾(*Penaeus vannamei*)现改为南方滨对虾(*Litopenaeus schmitti*)。

个亚基和1个次亚基组成,分子量分别为74、83、104、168和90kD。而Chang等<sup>[13]</sup>从成熟斑节对虾(GSI > 4)的卵巢中纯化分离出的卵黄磷蛋白分子量为492kD,由8个亚基组成,分子量分别为91、82、68、64、58、49、45和35kD。与此同时,Chen C C和Chen S N<sup>[4]</sup>分离了卵黄合成期的斑节对虾的卵黄磷蛋白,结果显示其分子量大于200kD,由4个亚基组成Ep1、Ep2、Ep3、Ep4,分子量分别为168、104、83、74kD,蛋白水解图谱显示Ep1包含Ep2和Ep3,他们认为Ep1可能是Ep2和Ep3的前体。Chang等<sup>[14]</sup>也从斑节对虾中分离得到了由2个亚基(170、82kD)组成的卵黄磷蛋白。

### 1.2.2 南方滨对虾

近年来我国南方滨对虾的养殖规模越来越大,现已成为养殖产量最大的对虾种类,对于南方滨对虾的研究也更受重视,但国内对它的基础研究还不深入,有关卵黄蛋白合成的研究就更少。Quackenbush<sup>[10]</sup>1989年对南方滨对虾离体肝胰腺和卵巢的卵黄蛋白合成做了研究,发现在卵巢组织中的卵黄蛋白含有3个亚基,分子量分别为103000 ± 1500D、97000 ± 1500D、95000 ± 1500D,从而估计卵巢中的卵黄蛋白的分子量约为371kD。肝胰腺中得到的蛋白只有两个对脂和糖试剂反应呈阳性,分子量为102000 ± 1500D、97000 ± 1500D,这两个蛋白与卵巢中的蛋白分子量很接近(103000 ± 1500D、97000 ± 1500D)。Tom等<sup>[11]</sup>对比研究南方滨对虾和短沟对虾的卵黄磷蛋白,得到二者卵黄磷蛋白的分子量分别为289kD和283kD。南方滨对虾的卵黄磷蛋白是由两个主要亚基组成,分子量分别为61和69kD,短沟对虾的两个主要亚基的分子量分别为86和95kD。另外,两种对虾的卵黄磷蛋白的氨基酸组成也很相似(表2)<sup>[11]</sup>。

### 1.2.3 短沟对虾

Browdy等<sup>[12]</sup>研究短沟对虾的卵黄合成与卵子发生的关系时,认为在卵黄合成时期,在体外培养的直径在100~300μm的卵子,合成的40%~60%的卵黄蛋白在免疫学上与卵黄磷蛋白是等同的,他们分离得到的卵黄磷蛋白的分子量为283kD,由4个亚基组成,分子量分别为50、63、80和90kD。离体培养处于卵黄合成期的短沟对虾的脂肪体和肝胰腺,发现这两个组织有合成蛋白的功能。合成蛋白用TCA(三氯乙酸)沉淀来确定,但合成的蛋白没有卵黄磷蛋白的特异性。因此他们认为卵巢是短沟对虾唯一的卵黄蛋白原合成部位。

### 1.2.4 中国对虾

Chang和Jeng<sup>[17]</sup>在中国对虾的血淋巴中发现一种分子量至少在276kD以上的卵黄蛋白原,由2个亚基组成(191、85kD)。Chang等<sup>[16]</sup>在中国对虾的卵巢中,得到了两种形式的卵黄磷蛋白Vn1、Vn2,分子量分别为380kD和500kD。这两种卵黄磷蛋白可与斑节对虾的抗血清反应,与中国对虾血淋巴中的卵黄磷蛋白相比有较完整的免疫反应沉淀带。Vn1由5个亚基组成(105、85、78、58、40kD),是一种脂-糖-含类胡萝卜素的磷蛋白,Vn2由3个亚基组成(155、85、78kD),是糖-磷蛋白,其中Vn1的量比Vn2多得多。他们发现血淋巴中的卵黄蛋白原与卵巢中的卵黄磷蛋白有着非常相似的氨基酸组成,认为可能是血淋巴中的卵黄蛋白原解离成2个亚基(191、85kD)被卵细胞摄入,其中一个亚基(191kD)部分解离,然后与另一个亚基(85kD)结合,进而形成卵黄磷蛋白。柳峰松等<sup>[18]</sup>对中国对虾卵黄蛋白进行了纯化,只得到了一种形式的卵黄磷蛋白。

表2 短沟对虾和南方滨对虾的卵黄磷蛋白的氨基酸组成

Tab.2 Amino acid composition of *P. semisulcatus* and *Litopenaeus schmitti*

氨基酸	摩尔百分含量	
	短沟对虾	南方滨对虾
Asp	6.67	6.24
Glu	12.11	11.24
Ser	7.27	7.37
Gly	8.3	7.05
His	1.89	2.5
Arg	4.8	4.65
Thr	5.63	6.08
Ala	10.62	10.78
Pro	6.27	5.36
Tyr	3.325	3.16
Val	7.635	7.8
Met	2.45	2.24
Cys	NE*	1.31
Ilu	6.69	6.6
Leu	7.27	7.35
Phe	3.7	3.81
Lys	5.33	6.26
Trp	NE*	0

NE\* 没有检。

### 1.2.5 日本对虾

Yano 和 Chinzef<sup>[8]</sup>对日本对虾的卵黄合成研究表明,卵巢是卵黄合成的场所,而肝胰腺合成的蛋白与抗卵黄磷蛋白血清没有沉淀反应,所以他们认为肝胰腺不是卵黄的合成场所。他们做组织和免疫化学观察时发现,早期的滤泡细胞有直径增大和卵黄磷蛋白出现,这些都说明滤泡细胞应该是卵黄的合成部位。Vazquez-Boucard 等<sup>[9]</sup>认为日本对虾的卵黄磷蛋白为一个二聚体,每个亚单位的分子量为 260kD。Kawazoe 等<sup>[25]</sup>分离得到日本对虾的卵黄磷蛋白为一种形式,其分子量为大约 530kD,由 3 个亚基组成,其分子量分别为 91,128,186kD。

### 1.2.6 其他虾类的研究

除了对虾属的种类外,对卵黄蛋白分离定性研究的对虾科种类还有新对虾属的刀额新对虾<sup>[19]</sup>和仿对虾属的长额拟对虾<sup>[20]</sup>等。另外,对于淡水种类罗氏沼虾<sup>[21-24]</sup>的研究也较多。

Qiu 等<sup>[19]</sup>分离的刀额新对虾卵黄磷蛋白的分子量为 350kD,两个主要组成亚基的分子量分别为 76 和 102kD。长额拟对虾<sup>[20]</sup>卵黄磷蛋白由两个亚基组成,分子量分别为 45,66kD。Derelle 等<sup>[21]</sup>报道了罗氏沼虾的卵黄磷蛋白和卵黄蛋白原是由 2 个亚基组成(84,92kD),它们的分子量约为 330kD。Wilder<sup>[24]</sup>的研究表明罗氏沼虾的卵黄蛋白原包含 3 个组分(90,102,199kD)。Chang 等<sup>[23]</sup>从罗氏沼虾中分离出 3 种形式的卵黄磷蛋白,分子量分别为 Vn1:240kD,Vn2:450kD,Vn3:780kD,其中 Vn1 是主要的组成部分,由 2 个亚基组成(90,104kD)。Chen 等<sup>[22]</sup>同样对罗氏沼虾的卵黄磷蛋白做了分离定性的研究,认为罗氏沼虾的卵黄磷蛋白由四种蛋白质组成。

## 2 卵黄蛋白原合成部位研究

国外及我国台湾地区对于卵黄磷蛋白的分离提纯及抗体制备的研究较多,但对于卵黄蛋白原合成部位及合成机理仍不很清楚。低等和高等脊椎动物的研究表明鱼类、两栖类和鸟类的卵黄蛋白是由肝脏合成的卵黄蛋白原的衍生物,卵黄蛋白原通过循环系统运送至卵细胞,进而形成卵黄蛋白<sup>[26,27]</sup>。在无脊椎动物中,卵黄由卵细胞合成,或者由滤泡细胞或卵巢以外的组织合成,昆虫卵黄蛋白中含有源于脂肪体的卵黄磷蛋白样物质<sup>[4]</sup>。对甲壳动物的研究表明,卵巢、脂肪体、肝胰腺是卵黄蛋白原的可能合成部位<sup>[28]</sup>。

对虾的卵黄蛋白原合成部位,不同研究者得出的结果不一致。日本对虾的卵巢是卵黄蛋白的合成场所,而肝胰腺合成的蛋白与抗卵黄磷蛋白血清没有沉淀反应,所以他们认为肝胰腺不是卵黄的合成场所<sup>[8]</sup>。Quackenbush<sup>[10]</sup>认为肝胰腺可能是南方滨对虾卵黄蛋白原的合成部位。Browdy 等<sup>[12]</sup>的研究结果表明卵巢是短沟对虾唯一的卵黄蛋白原合成部位,Fainzilber 等<sup>[28]</sup>研究短沟对虾的卵黄蛋白原的合成时,认为卵巢是其主要的卵黄蛋白原合成场所,处于卵黄合成早期雌体的肝胰腺也有合成卵黄蛋白原的功能,合成量低于合成总蛋白量的 15%,而卵巢组织合成的卵黄蛋白中有 38% 是 Vt 特异性蛋白<sup>[12]</sup>,因此他们认为短沟对虾的外源性合成对卵黄发生作用较小。Chang 和 Jeng<sup>[17]</sup>在中国对虾的血淋巴中发现一种卵黄蛋白原,说明中国对虾也可能存在着外源性合成部位。其他虾类的卵黄蛋白原的合成部位研究报道较少。

## 3 存在的问题与讨论

卵黄磷蛋白为十足目甲壳动物卵黄蛋白的主要成分,其大小存在种间差异,分子量为 200~500kD,是一种高分子量脂-糖-类胡萝卜素蛋白质<sup>[1-4]</sup>,不同种类的卵黄磷蛋白的组成亚基的数目不等,一般由 2~11 个亚基<sup>[5-7]</sup>组成。

对于同一种类由于采用的方法不同,各个学者的结论相差很大。例如斑节对虾,Quinitio 等<sup>[15]</sup>认为卵黄磷蛋白的分子量为 540kD,由 4 个亚基和 1 个次亚基组成;Chang 等<sup>[12]</sup>的结果是分子量为 492kD,由 8 个亚基组成,而 Chen 等<sup>[4]</sup>得出的卵黄磷蛋白的分子量大于 200kD,由 4 个亚基组成。这种差异在罗氏

沼虾<sup>[21-24]</sup>的研究中同样表现的很明显。

不同种对虾的卵黄磷蛋白的大小相差很大。Quinitio 等<sup>[15]</sup>分离到的斑节对虾的卵黄磷蛋白分子量为 540kD,而 Tom 等<sup>[11]</sup>得到的南方滨对虾和短沟对虾的卵黄磷蛋白分子量分别为 289kD 和 283kD。这有可能是由于卵黄磷蛋白的存在形式有关,Vazquez-Boucard 等<sup>[9]</sup>认为日本对虾的卵黄磷蛋白为一个二聚体,每个亚单位的分子量为 260kD。Tom 等<sup>[11]</sup>认为 Quintio 等<sup>[15]</sup>分离的斑节对虾的卵黄磷蛋白也可能是一个二聚体。

脂肪体可能是端足类和等足类的卵黄蛋白的卵巢外合成部位<sup>[29]</sup>。十足类的卵黄蛋白主要在卵巢中合成,但也可能存在卵巢外的合成组织。目前认为脂肪体、肝胰腺最有可能是对虾卵细胞以外的合成卵黄蛋白及其前体的组织。但在现有的研究中,大多数学者没有对对虾的三种组织同时做研究,因而对一种对虾的卵黄蛋白的确切合成部位,还不能确定。另外在昆虫中,由于种类的不同,卵黄蛋白合成的途径存在差异<sup>[2]</sup>。甲壳动物可能也存在这种情况。Yano 和 Cheinzei<sup>[8]</sup>认为日本对虾的卵黄蛋白原是由滤泡细胞合成的,分泌到血淋巴中,再由发育中的卵细胞摄入,进而积累。他们在研究中没有发现肝胰腺中有卵黄蛋白原的合成,而 Quackenbush<sup>[10]</sup>认为除卵巢外,肝胰腺也可能是南方滨对虾卵黄蛋白原的一个合成部位,说明卵黄蛋白的合成在对虾中可能存在种间的差异。

导致以上这些差异的存在可能有以下几点原因:①各个学者所取的实验用虾处于不同的卵黄合成期;②各个学者采取的实验方法差异;③不同种对虾的卵黄合成部位可能有不同;④不同种虾的卵黄磷蛋白的存在形式不同,有的可能以单体存在,也有的可能以二聚体存在<sup>[9]</sup>。

对于卵黄蛋白的合成及特性的研究已经取得一定的成绩,但对于卵黄蛋白合成的部位不能确定,不能准确阐述对虾卵黄合成的机理。今后的工作重点应放在卵黄蛋白合成机理研究,以卵黄磷蛋白为指示物,揭示不同种对虾的卵黄蛋白合成部位,弄清卵母细胞发育的生理过程、卵黄发生和积累的内在机理以及内分泌系统在这一发育过程中所起的调控作用,真正达到人工控制亲虾成熟,避免使用切除眼柄等损害亲虾的促熟方法,减少亲虾损失。

## 参考文献:

- [1] Fyfe W E, O'Connor J D. Characterization and quantification of a crustacean lipovitellin [J]. Comp Biochem Physiol, 1974, 47B: 851 - 867.
- [2] Meusy J J. Vitellogenin, the extraovarian precursor of the yolk protein in crustacea, a view [J]. Reprod Nutr Dev, 1980, 20: 1 - 20.
- [3] Zagalsky P F. A study of the astaxanthin lipovitellin ovoverdin isolated from the ovaries of the lobster *Homarus americanus* [J]. Comp Biochem Physiol, 1985, 80B: 589 - 598.
- [4] Chen C C, Chen S N. Isolation and partial characterization of vitellin from the egg of the giant tiger prawn, *Penaeus monodon* [J]. Comp Biochem Physiol, 1993, 106B: 141 - 146.
- [5] Liu C W, O'Connor J D. Biosynthesis of lipovitellin by the crustacean ovary - II. Characterization of an in vitro incorporation of amino acid into the purified subunit [J]. Exp Zool, 1976, 195: 41 - 52.
- [6] Liu C W, O'Connor J D. Biosynthesis of crustacean lipovitellin - III the incorporation of labelled amino acid into the purified lipovitellin of the crab *Pachygrapsus crassipes* [J]. Exp Zool, 1977, 199: 105 - 108.
- [7] Eastman-Reks S, Fingerman M. In vitro synthesis of vitellin by the ovary of the fiddler crab, *Uca pugilator* [J]. Exp Zool, 1985, 233: 111 - 116.
- [8] Yano I, Chinzei Y. Ovary is the site of vitellogenin synthesis in Kuruma prawn, *Penaeus japonicus* [J]. Comp Biochem Physiol, 1987, 86B: 213 - 218.
- [9] Vazquez-Boucard C, Ceccaldi H J, Benyamin Y, et al. Identification, purification et caractérisation de la lipovitellin chez un crustacé décapode nantantia *Penaeus japonicus* (Bate) [J]. Exp Mar Biol Ecol, 1986, 97: 37 - 50.
- [10] Quackenbush L S. Vitellogenesis in the shrimp *Penaeus vannamei*: in vitro studies of the isolated hepatopancreas and ovary [J]. Comp Biochem Physiol, 1989, 94B: 253 - 261.
- [11] Tom M, Fingerman M, Hayes T K, et al. A comparative study of the ovarian proteins from two *Penaeus* shrimps, *Penaeus semisulcatus* de Hann and *Penaeus vannamei* (Boone) [J]. Comp Biochem Physiol, 1992, 102B: 483 - 490.
- [12] Browdy C L, Fainzilber M, Tom M, et al. Vitellin synthesis in relation to oogenesis in vitro-cubated ovaries of *Penaeus semisulcatus* (Crustacea, Decapoda, Penaeidae) [J]. Exp Zool, 1990, 255: 205 - 215.
- [13] Chang C F, Lee F Y, Huang Y S. Purification and characterization of vitellin from the mature ovaries of prawn, *Penaeus monodon* [J]. Comp

- Biochem Physiol , 1993 ,105B :409 – 414.
- [ 14 ] Chang C F ,Lee F Y ,Huang Y S et al. Purification and characterization of the female-specific protein( vitellogenin ) in mature female hemolymph of the prawn ,*Penaeus monodon*[ J ].Invert Reprod Dev ,1994 ,25( 3 ) :185 – 192.
- [ 15 ] Quintio E T ,Hara A ,Yamauchi K et al. Isolation and characterization of vitellin from the ovary of *Penaeus monodon*[ J ].Invert Reprod Dev ,1990 ,17( 3 ) :221 – 227.
- [ 16 ] Chang C F ,Jeng S R ,Lin M N , et al. Purification and characterization of vitellin from the mature ovaries of prawn ,*Penaeus chinensis*[ J ].Invert Reprod Dev ,1996 ,29( 2 ) :87 – 93.
- [ 17 ] Chang C F ,Jeng S R. Isolation and characterization of the female-specific protein( vitellogenin ) in mature female hemolymph of the prawn *Penaeus chinensis*[ J ].Comp Biochem Physiol ,1995 ,112B( 2 ) :257 – 263.
- [ 18 ] 柳峰松 武金霞 谢 松 等. 成熟中国对虾( *Penaeus chinensis* )卵巢中卵黄蛋白的纯化[ J ].河北大学学报 ,2001 ,21( 4 ) :406 – 410.
- [ 19 ] Qiu Y W ,NG T B ,Chu K H. Purification and characterization of vitellin from the ovaries of the shrimp *Metapenaeus ensis* ( Crustacea :Decapoda : Penaeidae ) [ J ].Invert Reprod Dev ,1997 ,31( 1 – 3 ) :217 – 223.
- [ 20 ] Tom M ,Goren M ,Ovadia M. Purification and partial characterization of vitellin from the ovaries of *Parapenaeus longirostris*( Crustacea ,Decapoda , Penaeidae ) [ J ].Comp Biochem Physiol ,1987 ,87B :17 – 23.
- [ 21 ] Derelle E ,Grosclaude J ,Meusy J J ,et al. ELISA titration of vitellogenin and vitellin in the freshwater prawn ,*Macrobrachium rosenbergii* ,with monoclonal antibody[ J ].Comp Biochem Physiol ,1986 ,85B :1 – 4.
- [ 22 ] Chen Y N ,Kuo C M. Purification and characterization of vitellin from the freshwater giant prawn , *Macrobrachium rosenbergii*[ J ].Zool Stud ,1998 ,37( 2 ) :126 – 136.
- [ 23 ] Chang C F ,Shih T W , Hong H H. Purification and characterization of vitellin from the mature ovaries of prawn , *Macrobrachium rosenbergii*[ J ].Comp Biochem Physiol ,1993 ,105B( 3 – 4 ) :609 – 615.
- [ 24 ] Wilder M N ,Okumura T ,Suzuki Y , et al. Vitellogenin production induced by eyestalk ablation in juvenile giant freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* and trial methyl farnesoate administration[ J ].Zool Sci ,1994 ,11 :45 – 53.
- [ 25 ] Kawazoe I ,Jasmani S ,Shih T W , et al. Purification and characterization of vitellin from the ovary of kuruma prawn ,*Penaeus japonicus*[ J ].Fish Sci ,2000 ,66 :390 – 396.
- [ 26 ] Wallace R A. Oocyte growth in non – mammalian vertebrates[ M ]. In The Vertebrate Ovary :Comparative Biology and Evolution , Plenum Press , New York , 1978. 469 – 502.
- [ 27 ] Wallace R A. Vitellogenesis and oocyte growth in non mammalian vertebrates[ M ]. In Developmental Biology , Plenum Press ,New York , 1985 ,1 :127 – 177.
- [ 28 ] Fainzilber M ,Tom M ,Shafir S , et al. Is there extraovarian synthesis of vitellin in penaeid shrimp ?[ J ].Biol Bull ,1992 ,183 :233 – 241.
- [ 29 ] Picaud J L. Vitellogenin synthesis by the fat body of *Porcellio dilatatus* Brand( Crustacea :Isopoda ) [ J ].Invert Reprod Dev ,1980 ,2 :341 – 349.