

鱼类免疫因子的母体传递及其对子代的保护作用

王志平^{1,2} 张士璀²

(1. 渭南师范学院环境与生命科学系, 渭南 714000; 2. 中国海洋大学海洋生物系, 青岛 266003)

MATERNAL TRANSFER AND PROTECTIVE ROLES OF IMMUNE-RELEVANT FACTORS IN FISH

WANG Zhi-Ping^{1,2} and ZHANG Shi-Cui²

(1. Department of Environment and Life Sciences, Weinan Teachers University, Weinan 714000;
2. Department of Marine Biology, Ocean University of China, Qingdao 266003)

关键词: 母体传递; 免疫; 鱼类

Key words: Maternal transfer; Immunity; Fish

中图分类号: Q176 文献标识码: A 文章编号: 1000-3207(2010)02-0426-05

母源性免疫即母体传递给子代的免疫力。动物在个体发育早期不具备或仅具备极其有限的免疫应答能力, 它们主要依靠母源性免疫来抵抗各种病原微生物的攻击。研究表明, 哺乳动物在出生前可以把抗体直接传递给胚胎, 出生后则通过初乳和乳汁给新生儿传递抗体^[1], 而鱼类^[2]、鸟类^[3]和爬行类^[4]主要通过抗体等在卵子中的积累将免疫力传递给子代。鱼类除了通过卵子向子代传递传递免疫力, 在口中(孵化)育幼的鱼类还可以通过口腔黏液向子代传递母源性免疫力^[5]。新近有研究表明, 虾^[6]、蜜蜂^[7]和文昌鱼^[8]等无脊椎动物也能够将其免疫力传递给子代。

关于鸟类和哺乳动物抗体的母体传递已有 100 多年的研究历史, 有关抗体母体传递的机制以及子代对母源性抗体的利用研究都相当深入。与哺乳类相比, 鱼类的特异性免疫很不发达, 它们更加依赖于非特异性免疫。因此, 非特异性免疫因子在鱼类母体免疫中可能具有十分重要的作用。在鱼类的卵子、胚胎和幼鱼中, 存在大量非特异性的母源性免疫因子如蛋白酶抑制剂^[9]、凝集素^[10]、溶菌酶^[11]和补体^[12-14]等。

1 免疫因子的母体传递机制

母体产生的抗体向卵子或胚胎转移是脊椎动物普遍存在的现象。母体供给卵子或胚胎抗体, 这种被动免疫为新生

命在其免疫系统发育成熟前提供免疫保护。在哺乳动物中, IgG 是唯一可以进入胚胎的免疫球蛋白(Ig), 而在鸟类, 能够进入卵子(特别是卵黄)的 Ig 主要是 IgY (IgG 的同源物)^[15]。另外, 进入鸟类卵清的 Ig 通常不能够到达子代的血液循环系统, 但能够被子代消化吸收^[16]。由于不同抗体与抗原具有不同的免疫反应机制, 因此, 通过不同途径进入子代的 Ig 可能具有不同的功能。母源性 IgG (或 IgY)是进入子代血液的主要 Ig, 它们可能在全身感染的免疫防御中发挥作用, 而通过卵清^[17]、乳汁^[18]传递给子代的其他 Ig (如 IgA、IgE 和 IgM)则可能在幼体肠道感染的免疫防御中发挥作用。

关于抗体母体传递机制的研究主要集中在鸟类(特别是鸡)和哺乳类。鸟类卵细胞的成熟过程分为两个阶段, 第一阶段的持续时间较长, 但卵细胞生长速度较慢; 第二个阶段持续时间较短, 但卵细胞生长速度较快, 并开始吸收亲体血清中的蛋白质。对鸟类 Ig 母体传递动力学的研究表明, 在卵细胞发育的第二阶段中, 母源性 IgY 在卵子中的积累速度最快^[19]。IgY 或 IgG 的抗体受体 Fc 受体在母源性抗体的传递过程中具有重要作用, 因为抗体在组织间的迁移需要 Fc 受体的参与。例如, 鸡 IgY 通过卵黄囊表达的 IgY 受体被特异性地从母体血清中转移到正在发育的卵母细胞中^[20]。人血清中 IgG 通过合胞体滋养层表达的胎盘 Fc 受体, 被选择性地转移到胎儿循环系统^[21]。

收稿日期: 2009-08-26; 修订日期: 2009-12-10

基金项目: 国家“863”计划项目; (2006CB101805)国家自然科学基金项目(30972274); 渭南师范学院研究生计划项目(10YK2008)资助

通讯作者: 张士璀(1957—), 男, 博士, 教授; 研究方向为进化与发育生物学。E-mail: sczhang@ouc.edu.cn

所有卵生脊椎动物中母源性抗体的传递机制可能都具有相似性^[19]。Swain, *et al.*^[22]认为鱼类卵子内 Ig 也是通过受体介导的跨膜作用进入卵子中。不过, 也有人认为鱼类繁殖期的血清 Ig 含量显著升高; 由于血液中 Ig 浓度高于卵泡, 因此亲鱼循环系统中的 Ig 便通过血液循环而进入卵泡^[22]。鱼类只有成熟卵巢中才能检测到 Ig, 因此 Ig 很可能是伴随卵黄一起进入卵母细胞^[23]。进入卵子的母源性 Ig 会随着胚胎或仔鱼的体液(或血液)循环从卵黄囊进入其他各个器官, 逐渐被代谢消耗并在此过程中发挥识别并结合抗原的活性, 从而使仔鱼保持较高的存活能力^[5,24]。迄今, 发现存在 IgM 转移的卵生鱼类有鲤鱼^[1]、鲑鱼^[25]、罗非鱼^[26]、鲶鱼^[27]、鳊^[2]、虹鳉^[28]和鲮^[29], 只有鳊鱼除外^[30]; 存在 IgM 转移的胎生鱼类有鲨鱼^[31]和海鲫鱼^[32]。多数情况下, 转移到卵子内的 IgM 为四聚体, 结构和抗原性都与母体血清中 IgM 相同, 且具有相同大小的重链和轻链^[27,29]。有时, IgM 也以单体(鲑鱼、罗非鱼和鲮)或二聚体(鲤鱼)形式存在于卵内^[30]。

鱼类先天性免疫因子也能像 IgM 一样转移到卵内。补体是先天性免疫系统重要组成成分, 同时又在适应性免疫中发挥作用。新近发现虹鳉未受精卵内存在补体组分 C3、C4、C5、C7、Bf 和 Df^[13]。在鲤鱼^[12]、狼鱼^[14]和斑马鱼^[33]卵子内, 也发现有补体中心组分 C3 存在。另外, 在鲢、斜体鳊和鳊^[2]以及鲈^[34]、大马哈^[35]和鳊^[10]卵子中, 都存在先天性免疫分子凝集素; 在鲑鱼、鲮、虹鳉和罗非鱼^[11]卵子中, 存在溶菌酶。关于鱼类非特异性母源性免疫因子亲子传递过程和机制尚缺乏研究。

2 影响免疫因子母体传递的因素

亲鱼的健康状况直接影响到其繁殖行为、精子和卵子的质量以及育幼行为, 而母源免疫力的传递与亲鱼的健康状况密切相关, 两者都受到遗传因素和环境因素如病原感染、营养、胁迫等方面的影响。

2.1 遗传因素

哺乳动物和鸟类的研究表明, 母源性 Ig 的传递在一定程度上受遗传影响。例如, 不同年龄母牛的初乳中 IgG 含量相对稳定, 表明牛初乳 IgG 含量可能受遗传控制^[36]。相比之下, 关于鱼类母源性 Ig 传递的遗传学研究十分有限。鱼类比哺乳动物和鸟类更加依赖于非特异性免疫。因此, 关于鱼类母源性免疫的研究不能仅仅局限于特异性免疫因子 Ig, 同时还需要开展非特异性免疫因子(如凝集素、溶菌酶、蛋白酶抑制剂和补体等)母体传递的遗传学研究。

2.2 环境因素

母源性 Ig 的传递不仅与母体的遗传差异有关, 也与母体所处的环境有关。母体传递给子代的 Ig 数量和质量能够反映出母源性 Ig 传递前母体接触病原的状况, 未曾接触过某种病原的母体不会向子代传递抗该病原的特异性 Ig。因此, 子代对这种病原的感染也就比较敏感。当鸚、

鸽、家燕、家雀等的母体自然暴露于某病毒环境中时, 它们会产生特异性 Ig 并传递给子代, 使其对该病毒具有较高的抗性^[37]。同样, 以人工灭活的病原体(如细菌和病毒)感染亲鱼不仅能够提高其子代的特异性 Ig 含量, 同时还能够提高胚胎或幼鱼的凝集活性^[38]、补体活性^[39]、蛋白酶抑制剂活性和溶菌酶活性^[40]。

营养是影响母源抗体传递的又一个主要因素。哺乳动物在妊娠期的 Ig 合成显著升高。因此, 母源性 Ig 传递的数量和质量与母体内特定营养或矿物质的可获得性密切相关^[16]。蛋白质供应不足不仅会降低母体的 Ig 合成水平^[41], 同时也会影响子代对母源性 Ig 的吸收^[19]。对于鸟类, 如鸡和金丝雀, 食物中维生素 E 不足会降低母源性 Ig 向卵子的传递, 而且其生活环境中的食物可获得性与子代的抗体反应显著正相关^[42]。另外, 一些非营养因素如母亲年龄^[43,44]、产卵季节^[45]和配偶质量^[46]等也会影响母源性 Ig 的传递。例如, 年龄较小的母鸡产卵期卵巢中含 IgY 的细胞数量远远高于未成熟母鸡和年龄较大的母鸡^[43]。同样, 壮年母牛所产子代的血清 IgG 含量也显著高于其他年龄段母牛所产的子代^[44]。

对鱼类母源性免疫传递的研究主要集中在环境因素如营养条件、胁迫状况、水质污染、年龄和产卵季节等对亲鱼健康状况和免疫力的影响。与鸟类等高等脊椎动物相似, 亲鱼的营养状况会影响到精子和卵子的质量, 进而影响子代的健康状况^[47]。年龄和产卵季节也会影响亲鱼的免疫力。例如, 产卵期性激素含量升高对亲鱼血浆 IgM 含量和 IgM 分泌细胞具有抑制作用^[48]。在产卵季节, 伴随着性腺成熟, 亲鱼对疾病的抗感染能力随之下降^[49]。至于这些环境因素在影响亲鱼免疫力的同时, 对母源免疫力向子代传递有何影响, 还有待于进一步研究, 特别是营养成分、亲鱼年龄以及免疫刺激物的种类、剂量和免疫时间等因素对母源性免疫传递的影响。

3 母体免疫对子代的保护作用

哺乳类和鸟类从母体传递给子代的 Ig 种类和数量不仅与母体本身的 Ig 种类和数量呈正相关^[50], 而且子代中母源性 Ig 的种类和数量可能在一定程度上决定其存活力。母源性 Ig 在子代循环系统中的持续时间主要取决于母体传递给子代的 Ig 总量^[51]。目前, 母源性免疫已被用于家禽养殖中。例如, 对产卵的鸡进行免疫可以为其子代提供被动免疫力^[52], 从而提高子代的抗感染能力。在水产养殖中, 相关尝试还有待开展。

3.1 直接作用

母体免疫力可以直接影响子代的免疫功能, 从而对子代起到保护作用。首先, 母源性免疫能够扩展子代的免疫库(Immune repertoire), 即母源性免疫能够提高子代免疫库的多样性。哺乳动物在胎儿期所拥有的 Ig 水平会影响其生命后期感染病原后所表达的细胞库^[53]。用单克隆抗体处理哺乳动物晚期胎儿会引起 B 细胞库和 T 细胞库

的选择与扩展^[54]。其次,母源性免疫能够提高子代的免疫反应。例如,B细胞缺陷型小鼠不能向子代传递抗体,其子代的骨髓B细胞前体和B细胞以及脾脏B细胞含量均低于正常鼠的子代^[55]。缺乏母源性Ig的鸡不但脾脏中MHC2细胞的发生频率降低^[56],并且会抑制子代的免疫反应能力;而获得抗原特异性母源Ig的子代在成熟后感染相同病原所产生的Ig水平高于对照组^[57],而且抗体反应相应增强。免疫亲鱼不仅可以提高子代的抗体水平,还可以提高子代中补体、溶菌酶和蛋白酶抑制剂等非特异性免疫因子的活性^[38—40],从而提高子代的抗感染能力。由此可以推测,亲鱼接触病原后产生免疫应答(包括特异性和非特异性免疫),合成免疫相关蛋白,这些免疫因子中至少一部分可以传递给子代,使子代有效抵抗类似病原的感染。例如,Yousif, *et al.*^[58]发现大马哈鱼卵子中的母源性溶菌酶有助于防止细菌从母体向子代的垂直传递。

3.2 间接作用

有关哺乳动物研究表明,母源性免疫可以提高子代的生长速度,从而对子代起到间接的保护作用。奶牛母体的血清IgG含量与其子代的生长速度正相关^[59]。Gustafsson, *et al.*^[58]还发现Ig缺陷型大鼠哺育的后代生长速度会降低。由此可以得出,母源性Ig的传递有助于提高子代的生长速度。其原因可能是传递的母源性Ig降低子代的免疫反应消耗(Ig合成需消耗大量的营养物质和能量),从而使营养成分和能量等可以更多地用于生长发育^[60]。通常情况下,生长速度快、个体较大的幼体竞争力较强,能够获得足够的食物资源,从而其存活力也强。因此,母源性Ig传递在提高子代生长速度的同时,也可以间接提高子代的存活能力,对其产生保护作用。然而,关于鱼类母源性免疫对子代的这种间接保护作用尚缺乏研究。

4 小 结

有关鱼类母体免疫传递机制及其对子代的保护作用研究,起步较晚,进展也慢。特别是关于鱼类母源免疫传递的影响因素及其对子代保护作用的认识还远远不够。鱼类胚胎发育过程中,仔/稚鱼(Larvae)和幼鱼(Juveniles)死亡率通常较高,一般为90%左右。因此,今后还需深入开展鱼类母体免疫研究,逐步阐明鱼类母源性免疫因子的传递机制;在此基础上,通过多种途径联合作用最大限度地提高母源性免疫因子的传递,进而获得具有高免疫力的鱼苗,提高鱼苗成活率。此外,一些免疫因子如补体还参与细胞调控以及生物发育^[61],由此推测,母源性免疫因子的传递还有助于促进子代的早期发育,对此应将提高鱼苗免疫力和促进个体发育相结合,进一步开展相关研究。

参考文献:

[1] Boesen H T, Larsen J L, Ellis A E. Bactericidal activity by sub-agglutinating levels of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) an-

tiserum to *Vibrio anguillarum* serogroup O1 [J]. *Fish Shellfish Immunology*, 1999, **9**: 633—636

[2] Bly J E, Grimm A S, Morris I G. Transfer of passive immunity from mother to young in a eleost fish: haemagglutinating activity in the serum and eggs of plaice, *Pleuronectes platessa* L. [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology A*, 1986, **84**: 309—313

[3] Brambell FWR. Transmission of immunity in birds. In: Neuberger A. & Tatum E L (Eds.), *The transmission of passive immunity from mother to young* [M]. New York: Elsevier. 1970, 20—41

[4] Schumacher I M, Rostal D C, Yates R A, *et al.* Persistence of maternal antibodies against *Mycoplasma agassizii* in desert tortoise hatchlings [J]. *American Journal of Veterinary Research*, 1999, **60**: 826—831

[5] Sin Y M, Ling K H, Lam T J. Passive transfer of protective immunity against ichthyophthiriasis from vaccinated mother to fry in tilapias, *Oreochromis aureus* [J]. *Aquaculture*, 1994, **120**: 229—237

[6] Huang C, Song Y. Maternal transmission of immunity to white-spot syndrome associated virus (WSSV) in shrimp (*Penaeus monodon*) [J]. *Developmental & Comparative Immunology*, 1999, **23**: 545—552

[7] Moret Y, Schmid-Hempel P. Immune defence in bumble-bee offspring [J]. *Nature*, 2001, **414**: 506

[8] Liang Y J, Zhang S C, Wang Z P. Alternative Complement Activity in the Egg Cytosol of Amphioxus *Branchiostoma belcheri*: Evidence for Defense Role of Maternal Complement Components [J]. *Plos One*, 2009, **4**: e4234

[9] Choi J H, Park P J, Kim S K. Purification and characterization of a trypsin inhibitor from the egg of skipjack tuna *Katsuwonus pelamis* [J]. *Fish Science*, 2002, **68**: 1367—1373

[10] Tateno H, Yamaguchi T, Ogawa T, *et al.* Immunohistochemical localization of rhamnose-binding lectins in the steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Developmental & Comparative Immunology*, 2002, **26**: 543—550

[11] Yousif A N, Albright L J, Evelyn T P T. *In vitro* evidence for the antibacterial role of lysozyme in salmonid eggs [J]. *Diseases of Aquatic Organisms*, 1994, **19**: 15—19

[12] Huttenhuis H B T, Grou C P O, Taverne-Thiele A J, *et al.* Carp (*Cyprinus carpio* L.) innate immune factors are present before hatching [J]. *Fish Shellfish Immunology*, 2006, **20**: 586—596

[13] Løvoll M, Kilvik T, Boshra H, *et al.* Maternal transfer of complement components C3-1, C3-3, C3-4, C4, C5, C7, Bf and Df to offspring in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) [J]. *Immunogenetics*, 2006, **58**: 168—179

[14] Ellingsen T, Strand C, Monsen E, *et al.* The ontogeny of complement component C3 in the spotted wolfish (*Anarhichas minor Olafsen*) [J]. *Fish Shellfish Immunology*, 2005, **18**: 351—358

[15] Hamal K R, Burgess S C, Pevzner I Y, *et al.* Maternal antibodies transfer from dams to their egg yolks, egg whites, and chicks in meat lines of chickens [J]. *Poultry Science*, 2006, **85**: 1364—1372

[16] Boulonier T, Staszewski V. Maternal transfer of antibodies: raising immuno-ecology issues [J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2008, **23**: 282—288

[17] Bencina D, Narat M, Bidovec A, *et al.* Transfer of maternal immu-

- noglobulins and antibodies to *Mycoplasma gallisepticum* and *Mycoplasma synoviae* to the allantoic and amniotic fluid of chicken embryos [J]. *Avian Pathology*, 2005, **34**: 463—472
- [18] Sadeharju K, Knip M, Virtanen S M, *et al.* Maternal antibodies in breast milk protect the child from enterovirus infections [J]. *Pediatrics*, 2007, **119**: 941—946
- [19] Grindstaff J L, Brodie E D, Ketterson E D. Immune function across generations: integrating mechanism and evolutionary process in maternal antibody transmission [J]. *Proceedings of the Royal Society B*, 2003, **270**: 2309—2319
- [20] Tressler R L, Roth T F. IgG receptors on the embryonic chick yolk sac [J]. *Journal of Biological Chemistry*, 1987, **262**: 15406—15412
- [21] Leach L, Eaton B M, Firth J A, *et al.* Uptake and intracellular routing of peroxidase-conjugated immunoglobulin-G by the perfused human placenta [J]. *Cell and Tissue Research*, 1990, **261**: 383—388
- [22] Swain P, Nayak S K. Role of maternally derived immunity in fish [J]. *Fish Shellfish Immunology*, 2009, **27**: 89—99
- [23] Suzuki Y, Orito M, Furukawa K, *et al.* Existence of low molecular-weight immunoglobulin-M in carp eggs [J]. *Fisheries Science*, 1994, **60**: 159—162
- [24] Hanif A, Bakopoulos V, Leonardos I, *et al.* The effect of sea bream (*Sparus aurata*) broodstock and larval vaccination on the susceptibility by *Photobacterium damsela* subsp. *piscicida* and on the humoral immune parameters [J]. *Fish Shellfish Immunology*, 2005, **19**: 345—361
- [25] Fuda H, Hara A, Yamazaki F, *et al.* A peculiar immunoglobulin M (IgM) identified in eggs of chum salmon [J]. *Developmental & Comparative Immunology*, 1992, **16**: 415—423
- [26] Mor A, Avtalion R R. Transfer of antibody activity from immunized mother to embryos in tilapias [J]. *Journal of Fish Biology*, 1990, **37**: 249—255
- [27] Hayman J R, Lobb C J. Immunoglobulin in the eggs of the channel catfish (*Ictalurus punctatus*) [J]. *Developmental & Comparative Immunology*, 1993, **17**: 241—248
- [28] Castillo A, Sanchez C, Dominguez J, *et al.* Ontogeny of IgM and IgM-bearing cells in rainbow trout [J]. *Developmental & Comparative Immunology*, 1993, **17**: 419—424
- [29] Kanlis G, Suzuki Y, Tauchi M, *et al.* Immunoglobulin concentration and specific antibody activity in oocytes and eggs of immunized red sea bream [J]. *Fisheries Science*, 1995, **61**: 791—795
- [30] Magnadottir B. Innate immunity of fish (overview) [J]. *Fish Shellfish Immunology* 2006, **20**: 137—151
- [31] Haines A N, Flajnik M F, Rummelt L L, *et al.* Immunoglobulins in the eggs of the nurse shark, *Ginglymostoma cirratum* [J]. *Developmental & Comparative Immunology*, 2005, **29**: 417—430
- [32] Nakamura O, Kudo R, Aoki H, *et al.* IgM secretion and absorption in the materno-fetal interface of a viviparous teleost, *Neoditrema ran-sonneti* (Perciformes; Embiotocidae) [J]. *Developmental & Comparative Immunology*, 2006, **30**: 493—502
- [33] Wang Z, Zhang S, Wang G, *et al.* Complement Activity in the Egg Cytosol of Zebrafish *Danio rerio*: Evidence for the Defense Role of Maternal Complement Components [J]. *Plos One*, 2008, **32**(1): e1463
- [34] Topliss J A, Rogers D J. An anti-fucose agglutinin in the ova of *Dicentrarchus labrax* [J]. *Medical Laboratory Science*, 1985, **42**: 199—200
- [35] Yousif A N, Albright L J, Evelyn T P T. Purification and characterization of a galactose- specific lectin from the eggs of coho salmon *Oncorhynchus kisutch*, and its interaction with bacterial fish pathogens [J]. *Disease of Aquatic Organisms*, 1994, **20**: 127—136
- [36] Dardillat J, Trillat G, Larvor P. Colostrum immunoglobulin concentration in cows: relationship with their calf mortality and with the colostrum quality of their female offspring [J]. *Annales De Recherches Veterinaire*, 1978, **9**: 375—384
- [37] Kissling R E, Eidson M E, Stamm D D. Transfer of maternal neutralizing antibodies against eastern equine encephalomyelitis virus in birds [J]. *Journal of Infectious Disease*, 1954, **95**: 179—181
- [38] Swain P, Dash S, Bal J, *et al.* Passive transfer of maternal antibodies and their existence in eggs, larvae and fry of Indian major carp, *Labeo rohita* [J]. *Fish Shellfish Immunology*, 2006, **20**: 519—527
- [39] Wang Z, Zhang S, Li L, *et al.* Maternal Transfer of Complement and Protective Role of the Alternative Complement Components in Zebrafish *Danio rerio* [J]. *Plos One*, 2009, **4**(2): e4498
- [40] Hanif A, Bakopoulos V, Dimitriadis G J. Maternal transfer of humoral specific and non-specific immune parameters to sea bream (*Sparus aurata*) larvae [J]. *Fish Shellfish Immunology*, 2004, **17**: 411—435
- [41] Roulin A, Heeb P. The immunological function of allosuckling [J]. *Ecology Letters*, 1999, **2**: 319—324
- [42] Hoi-Leitner M, Romero-Pujante M, Hoi H, *et al.* Food availability and immune capacity in serin (*Serinus serinus*) nestlings [J]. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2001, **49**: 333—339
- [43] Barua A, Yoshimura Y, Tamura T. Effects of ageing and oestrogen on the localization of immunoglobulin-containing cells in the chicken ovary [J]. *Journal of Reproduction and Fertility*, 1998, **114**: 11—16
- [44] Dardillat J, Trillat G, Larvor P. Colostrum immunoglobulin concentration in cows: relationship with their calf mortality and with the colostrum quality of their female offspring [J]. *Annales De Recherches Veterinaires*, 1978, **9**: 375—384
- [45] Saino N, Dallara P, Martinelli R, *et al.* Early maternal effects and antibacterial immune factors in the eggs, nestlings and adults of the barn swallow [J]. *Journal of Evolutionary Biology*, 2002, **15**: 735—743
- [46] Saino N, Ferrari R P, Martinelli R, *et al.* Early maternal effects mediated by immunity depend on sexual ornamentation of the male partner [J]. *Proceedings of the Royal Society B*, 2002, **269**: 1005—1009
- [47] Bromage N R, Jones J, Randall C, Thrush M, *et al.* Brood stock management, fecundity, egg quality and the timing of egg production in the rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) [J]. *Aquaculture*, 1992, **100**: 141—166
- [48] Hou Y Y, Suzuki Y, Aida K. Effects of steroid hormones on immunoglobulin M (IgM) in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* [J]. *Fish Physiology and Biochemistry*, 1999, **20**: 155—162

- [49] Pickering A D, Pottinger T G. Cortisol can increase the susceptibility of brown trout, *Salmo trutta* L., to disease without reducing the white blood cell count [J]. *Journal of Fish Biology*, 1985, **27**: 611—619
- [50] Gasparini J, McCoy K D, Tveraa T, *et al.* Related concentrations of specific immunoglobulins against the Lyme disease agent *Borelia burgdorferi sensu lato* in eggs, young and adults of the kittiwake (*Rissa tridactyla*) [J]. *Ecology Letters*, 2002, **5**: 519—524
- [51] Leitner G, Melamed D, Drabkin N, *et al.* An enzyme-linked immunoabsorbent assay for detection of antibodies against *Escherichia coli*: association between hemagglutination test and survival [J]. *Avian Disease*, 1990, **34**: 58—62
- [52] Goddard R D, Wyeth P J, Varney W C. Vaccination of commercial layer chicks against infectious bursal disease with maternally derived antibodies [J]. *The Veterinary Record*, 1994, **135**: 273—274
- [53] Wikler M, Demeur C, Dewasme G, *et al.* Immunoregulatory role of maternal idiotypes: ontogeny of immune networks [J]. *Journal of Experimental Medicine*, 1980, **152**: 1024—1035
- [54] Cerny J, Cronkhite R, Heusser C. Antibody response of mice following neonatal treatment with a monoclonal anti-receptor antibody. Evidence for B cell tolerance and T suppressor cells specific for different idiotopic determinants [J]. *European Journal of Immunology*, 1983, **13**: 244—248
- [55] Malanchere E, Huetz F, Coutinho A. Maternal IgG stimulates B lineage cell development in the progeny [J]. *European Journal of Immunology*, 1997, **27**: 788—793
- [56] Yasuda M, Furusawa S, Matsuda H, *et al.* Development of maternal IgG-free chick obtained from surgically bursectomized hen [J]. *Comparative Immunology, Microbiology & Infectious Diseases*, 1998, **21**: 191—200
- [57] Lemke H, Hansen H, Lange H. Non-genetic inheritable potential of maternal antibodies [J]. *Vaccine*, 2003, **21**: 3428—3431
- [58] Cecchini S, Terova G, Caricato G, *et al.* Lysosome activity in embryos and larvae of sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.), spawned by broodstocks fed with vitamin C enriched diets [J]. *The European Association of Fish Pathologists*, 2000, **20**: 120—124
- [59] Gustafsson E, Mattsson A, Holmdahl R, *et al.* Pregnancy in B-cell-deficient mice: postpartum transfer of immunoglobulins prevents neonatal runting and death [J]. *Biology of Reproduction*, 1994, **51**: 1173—1180
- [60] Lochmiller R L, Deerenberg C. Trade-offs in evolutionary immunology: just what is the cost of immunity [J]. *Oikos*, 2000, **88**: 87—98
- [61] Mastellos D, Lambris J D. Complement: more than a 'guard' against invading pathogens [J]? *Trends in Immunology*, 2002, **23**: 485—491