文章编号：1004－2490(2021)04－0485－18

长臂虾科几种重要经济虾类的繁殖生物学研究进展

胡润豪[1,2]，史文军[2,3]，王 盼[1,2]，万夕和[2]，沈 辉[2]，
黎 慧[2]，王李宝[2]，杨泽禹[2]，吴旭干[1]

（1. 上海海洋大学，水产科学国家级实验教学示范中心，上海 201306；2. 江苏省海洋水产研究所，江苏南通 226007；3. 中国科学院烟台海岸带研究所，山东烟台 264003）

摘 要：长臂虾科（Palaemonoidea）虾类具有巨大的研究与开发价值，但其中较大部分虾类的繁殖生物学相关研究信息缺乏或不全面，通过整理长臂虾科几种重要经济虾类的繁殖生物学相关研究文献，总结其繁殖生物学特征、生殖系统发育、胚胎和幼体发育及繁殖相关调控基因的研究进展，并分析对比长臂虾科内各虾类以及长臂虾科与对虾科和螯虾科虾类的异同，以期为长臂虾科虾类的研究与资源开发提供参考。

关键词：长臂虾科；繁殖生物学；性腺发育；胚胎与幼体发育
中图分类号：S 968.2 **文献标志码**：A

长臂虾科（Palaemonoidea）隶属甲壳纲（Crustacea）十足目（Decapoda）真虾次目（Caridea），其下属长臂虾亚科现生种属共计21属373种，隐虾亚科现生种属共计117属604种[1]。常见长臂虾科虾类主要隶属于长臂虾亚科的沼虾属（*Macrobrachium*）或白虾属（*Exopalaemon*），其余各属虽在我国也有分布，但群体数量较小或未实现大规模人工培育，如古洁虾属（*Palaemonetes*）的广东古洁虾（*P. tonkinensis*）、瘦虾属（*Leander*）的细脚瘦虾（*L. tenuicornis*）等[2]。

长臂虾科虾类是我国渔业重要的一类经济虾类[2]，主要的养殖或捕捞品种有：日本沼虾（*M. nipponense*）、罗氏沼虾（*M. rosenbergii*）、脊尾白虾（*E. carinicauda*）、秀丽白虾（*E. modestus*）、葛氏长臂虾（*Palaemon gravieri*）、海南沼虾（*M. hainanense*）、细螯沼虾（*M. superbum*）以及安氏白虾（*E. annandalei*）[3-4]等，其中养殖规模较大且研究报道较多的有淡水品种日本沼虾、罗氏沼虾和海水品种脊尾白虾。日本沼虾自然分布于亚洲各地，除中国外，日本、朝鲜半岛、越南、马来西亚以及俄罗斯远东地区都有分布[5]；罗氏沼虾原产于泰国、印度、缅甸等的河口处，自1976年引入我国后，分别于广东和广西的水产研究所进行试养[6]。2018年我国日本沼虾产量23.4万t、罗氏沼虾产量13.3万t，在淡水养殖虾类产量排行中分别位列第三和第四位，江苏省日本沼虾与罗氏沼虾产量为全国最高，分别为11.5万t和6.4万t[7]。脊尾白虾主要分布于中国大陆沿岸和朝鲜半岛西岸的浅海低盐水域[5]，目前全国养殖面积约3.7万hm^2，其中江苏省养殖面积最大、产量最高。

收稿日期：2020－09－14
基金项目：江苏省农业重大新品种创制项目（PZCZ201747）；江苏省农业科技自主创新项目（CX18-2010）；南通市科技计划项目（JC2019057）；南通市科技计划项目（JCZ18066）
作者简介：胡润豪（1996—），男，硕士研究生，主要从事海水虾类繁育与抗逆研究，E-mail：hu970023@163.com；史文军（1987—），并列第一作者，男，博士研究生，助理研究员，主要从事水产养殖及水产品高值化利用研究，E-mail：muzhiye080326@126.com
通信作者：万夕和（1971—），男，博士，研究员，主要从事水产健康养殖及病害防控研究。E-mail：wxh1708@163.com

1 繁殖生物学特征

1.1 繁殖期

长臂虾科几种重要经济虾类的繁殖期[8-20]见表1。长臂虾科虾类(以下简称长臂虾类)繁殖期较长,一般在5个月以上,繁殖盛期一般在5—8月份,但不同地区的长臂虾类繁殖期和繁殖盛期存在一定差异,这可能主要是由于温度和生物饵料量等因素的差异导致。

1.2 繁殖力

产卵量和产卵次数是虾类繁殖力的主要体现,长臂虾类产卵量从几百粒到几万粒不等,产卵次数也存在较大差异。长臂虾类产卵量不仅受到卵巢发育状况[11]、体长[15,21-22]和体质量[23-24]等内在因素影响,也容易受到外界环境因素的影响,如温度[13]、盐度[25]和季节变化[26]等。多数长臂虾类一年内可以多次产卵[15,22,27]。长臂虾类产卵量一般少于对虾类而多于螯虾类(除秀丽白虾外)[18,20,23,26,28-34],这可能是由于雌虾个体大小以及卵粒直径差异造成的(表2)。

1.3 雌雄性比

雌雄性比是动物群体构成的重要评价指标,也是繁殖生物学关注的群体特征之一,长臂虾科几种重要经济虾类雌雄性比见表3。卢敬让等[21]认为,繁殖季节雌虾多于雄虾是因为抱卵雌虾繁殖洄游,以及越冬期间雄虾死亡率高于雌虾,从而导致越冬后群体中雌虾占比较大,这与何绪刚等[8]和孙建贻等[35]对日本沼虾性比变化的研究结果一致。另外,在长臂虾类繁殖期,部分成虾寿命已经达到上限,群体中雄虾在交配完成生物学使命后很快死亡,雌虾则要等待受精卵孵化后死亡[8,36];而雌虾死亡后,大量当年幼虾加入群体,缓冲了雌虾死亡导致的性比变化趋势。与其他野生长臂虾类群体相比,引进物种罗氏沼虾主要为池塘养殖,虽然雌雄性比均大于1,但相对变化较小,这可能是由于自然群体的捕捞

表1 长臂虾科虾类的繁殖期

Tab.1 Breeding season of some kinds of Palaemonoidea

种类 Species	地区 Areas	繁殖期 Breeding season	繁殖盛期 Breeding peak season	温度范围/℃ Temperature
日本沼虾 *M. nipponense*	武湖[8]	4月中旬—9月中旬	5—6月、8月	21~34
	太湖[9]	4月下旬—9月下旬	6月、8月	17~32
	东平湖[10]	4月中旬—9月中旬	6月、8月	21~32
罗氏沼虾 *M. rosenbergii*	广西桂南[11]	4—11月	5—8月	24~30
	布苏尔河[12]	2—7月	—	—
脊尾白虾 *E. carinicauda*	中国南方沿海[13]	3—10月	5—8月	—
	中国北方沿海[14]	4—10月	5—6月、8—9月	繁殖盛期12.5~26.8[15]
	鸭绿江口[16]	5—9月	6月、8月	—
秀丽白虾 *E. modestus*	太湖[17]	4月下旬—9月下旬	6月、8月	18~32
	三峡水库[18]	4月下旬—9月下旬	4月中旬—6月中旬	17~34
葛氏长臂虾 *P. gravieri*	东海和黄海南部[19]	2—12月	2—5月、8月	13~21
	黄海南部[20]	2—4月	4月	—

表2 长臂虾科虾类与其他科虾类产卵量及卵径对比

Tab.2 Comparison of spawning number and egg diameter of Palaemonoidea and other families

	种类 Species	产卵量/粒 Spawning number	卵粒直径/mm Egg diameter
长臂虾科	日本沼虾 *Macrobrachium nipponense*	382~3 055[26]	短约0.60、长约0.75[33]
	罗氏沼虾[28] *Macrobrachium rosenbergii*	4.6万~8.8万	0.50~0.60
	脊尾白虾[23] *Exopalaemon carinicauda*	800~2 000	短0.49~0.56、长0.64~0.73
	秀丽白虾[18] *Exopalaemon modestus*	31~294	1.11~1.32
	葛氏长臂虾[20] *Palaemon gravieri*	220~3 162	约0.30
	海南沼虾[29] *Macrobrachium hainanense*	1 200~2 000	0.45~0.58
对虾科	斑节对虾[30] *Penaeus monodon*	50万~80万	0.23~0.26
	凡纳滨对虾[31] *Litopenaeus vannamei*	13.61万~26.52万	0.25~0.27
螯虾科	克氏原螯虾 *Procambarus clarkii*	300~700[32]	2.00[34]

表 3　长臂虾科几种重要经济虾类雌雄性比

Tab. 3　Sex ratio of some important economic kinds of Palaemonidea

种类 Species	数据来源 Data sources	性比变化范围 Sex ratio	平均性比 Average sex ratio	测量时间 Time
日本沼虾 *M. nipponense*	白洋淀[22]	0.58 ~ 3.33	1.48	5—7 月
	武湖[8]	0.45 ~ 5.65	0.80	全年
	洪湖[26]	1.10 ~ 5.78	2.263	4—10 月
罗氏沼虾 *M. rosenbergii*	池塘养殖[28]	1.15 ~ 1.59	—	4—10 月
脊尾白虾 *E. carinicauda*	长江口[37]	0.89 ~ 1.63	1.12	11 月—次年 10 月
	长江口[21]	0.87 ~ 1.59	1.11	全年
秀丽白虾 *E. modestus*	三峡水库[18]	1.11 ~ 2.36	1.46	11 月—次年 10 月
	太湖[9] 梅梁湾	0.72 ~ 2.76	1.38	11 月—次年 11 月
	太湖[9] 贡湖湾	0.73 ~ 3.47	1.41	
葛氏长臂虾 *P. gravieri*	东海和黄海南部[19]	1.083 ~ 4.700	—	1—12 月

在时间和空间上跨度较大,导致数据统计的波动性大,而池塘养殖时间和空间跨度小,数据统计的波动较小。

2　生殖系统发育

2.1　雌性生殖系统

2.1.1　雌性生殖系统结构

长臂虾类雌性生殖系统组成基本相似,都有卵巢与输卵管,但不同种之间存在一定差异,主要表现在卵巢左右两叶的连接方式上[36],目前还未见关于这种结构差异可能导致的影响的报道。脊尾白虾雌性生殖系统由 1 对卵巢和 2 根输卵管组成,整个卵巢呈“O”字型,前后端愈合在一起,中间形成一个空隙[36],与粗糙沼虾(*M. asperulum*)[38]卵巢相似。罗氏沼虾卵巢左右两叶呈桑葚状,前端愈合,后端分离,卵巢两侧分别有短的输卵管与生殖孔相连[39-40],与哈氏仿对虾(*Parapenaeopsis hardwickii*)[41]卵巢相似。日本沼虾的卵巢呈椭圆形,前端略尖,后端圆钝,前部成对,后部合二为一,在卵巢的两侧各有一条短而直的输卵管[42],与克氏原螯虾(*Procambarus clarkii*)[43]的卵巢结构类似。

2.1.2　卵巢发育

研究人员主要根据卵巢颜色、大小或相对位置及内部卵细胞成熟情况将日本沼虾[42]和脊尾白虾[15]的卵巢发育分为 5 个时期,罗氏沼虾[40]的卵巢发育分为 4 个时期,见表 4。总结 3 种长臂虾类卵巢各时期的特点,笔者认为脊尾白虾卵巢 5 个发育时期的划分和命名更为合理。

2.2　雄性生殖系统

2.2.1　雄性生殖系统结构

长臂虾类雄性生殖系统的研究主要集中在精巢结构、精子发生等方面。长臂虾类的雄性生殖系统由精巢和输精管组成[44-45],与对虾类雄性生殖系统存在明显差异,没有分泌管和精囊,而这两种结构往往在对虾生殖系统中发挥重要作用[47](图 1)。精巢内为无数的生精小管,其管壁由位于基膜上的生精上皮和管壁上皮构成,生精上皮细胞主要为精原细胞,经有丝分裂,一部分精原细胞发育成不同阶段的雄性生殖细胞,形成生殖带[45]。同一区段的生精小管内精子发生的同步率较高,可以保证在较短时间内产生出大量成熟精子;不同区段的精子的发生不同步,使得生殖带能在较长时期内源源不断地产生精子,适应于当年生雄虾繁殖期的多次繁殖[46]。长臂虾类输精管末端膨大为壶腹,肌肉层发达,可以暂时贮存包裹着精子的精荚,同时发达的肌肉层能在射精时给予所需的力量,其作用可能类似于对虾的精囊,起到储精和射精的双重功效[44-46]。

2.2.2　精子发生

长臂虾类的精荚呈索状,由中央的精子群、粘液团及包被在其外的精荚壁组成[48-49]。早期的精荚主要由精荚基质构成,由输精管上皮分泌并逐渐积累到精子团外部;随后输精管上皮分泌形成精荚壁,最终产生完整精荚[50]。日本沼虾、脊尾白虾、秀丽白虾的精荚形成过程见表 5。

表 4 3 种长臂虾类卵巢发育时期及特征

Tab. 4 Ovarian development stages and characteristics of three species of Palaemonidae

种类 Species	时期名称 Stage mames	颜色 Colors	大小或相对位置 Size or relative distribution	内部结构 Internal structure	特点 Features
日本沼虾[42] *M. nipponense*	增殖期 Cell proliferation stage	无色,仅背部有少量色素沉淀	紧贴于肝胰脏的表面之上	不见卵粒	大量增殖的卵原细胞充斥在虾的中央卵管内
	小生长期 Slow growth stage	乳白色或淡黄色	前段可伸至头胸甲的 1/4 至 1/3 处,后端延伸到尾部	中央卵管的卵原细胞增殖减弱甚至停止	前叶和侧叶开始增大,后叶无明显变化,呈细带状
	大生长期 Rapid growth stage	草绿色	前叶延伸至眼柄,侧叶延伸至头胸甲,后叶膨大	可见卵粒	卵巢体积迅速增大
	将成熟期和成熟期 Approaching mature and mature stage	暗绿色	充斥在整个头胸甲部位	前叶和侧叶非常饱满	卵巢体积基本达到最大状态
	恢复期 Convalescence	透明	卵巢萎缩	—	轮廓无法从外部透过头胸甲观察辨认
脊尾白虾[15] *E. carinicauda*	未发育期 Undeveloped stage	无色半透明	纤细	—	—
	发育早期 Early developmental stage	乳白色稍带黄色	仅分布在胃区	卵粒不清晰	发育较慢
	发育中后期 Middle and late developmental stage	淡黄绿色	初期分布在胃区,随后扩大到肝区	隐约可见卵粒	发育较快,卵巢外边缘有白色间带棕色的膜状物
	成熟期 Mature stage	棕黄色,间带淡绿色	几乎布满了整个胃区、肝区和心区	卵粒清晰可见	第 1 至第 4 腹节的侧甲呈浅蓝色(腹蓝),
	产后恢复期 Convalescence	卵巢重新恢复至发育早期状态,或停止发育逐渐萎缩成囊管状,腹蓝消失			
罗氏沼虾[40] *M. rosenbergii*	0 期 Stage 0	透明	非常小	内部清晰可见	未发育成熟
	第 1 期 The first stage	淡橙色	小	—	未发育成熟,但颜色改变
	第 2 期 The second stage	亮橙色	向前延伸至额剑最后一根脊柱的基部	—	发育迅速,通过外壳可以观察到卵巢
	第 3 期 The third stage	亮橙色	向前延伸到额剑第二或第三脊柱的底部	—	卵巢完全发育成熟
	作者未观察卵巢成熟后的状态				

表 5 3 种长臂虾类的精荚形成

Tab. 5 Spermatophore formation of three species of Palaemonidae

种类 Species	精荚形成位置[1] Position of spermatophore formation	初期精荚结构 Structure of early spermatophore	完整精荚形成位置 Position of complete spermatophore formation	完整精荚结构 Complete spermatophore structure
日本沼虾[50] *M. rosenbergii*	中输精管	精荚基质	后输精管	不完全包裹精子群
脊尾白虾[46] *E. carinicauda*	前输精管	较薄精荚壁	壶腹[2]	包裹并分割精子群
秀丽白虾[45] *E. modestus*	后输精管	精荚基质	末输精管[2]	包裹并分割精子群

注:[1]:以精荚壁出现为精荚基本形成的标志;[2]:末输精管与壶腹为同一部位,但命名不同,在日本沼虾与脊尾白虾中该部位称为壶腹,而秀丽白虾中该部位称为末输精管

Note:[1]: The appearance of spermatophore wall is the sign of spermatophore formation; [2]: Ampulla and terminal vas deferens are the same part, this part is called ampulla in *M. rosenbergii* and *E. carinicauda*, while in *E. modestus*, it is called terminal vas deferens

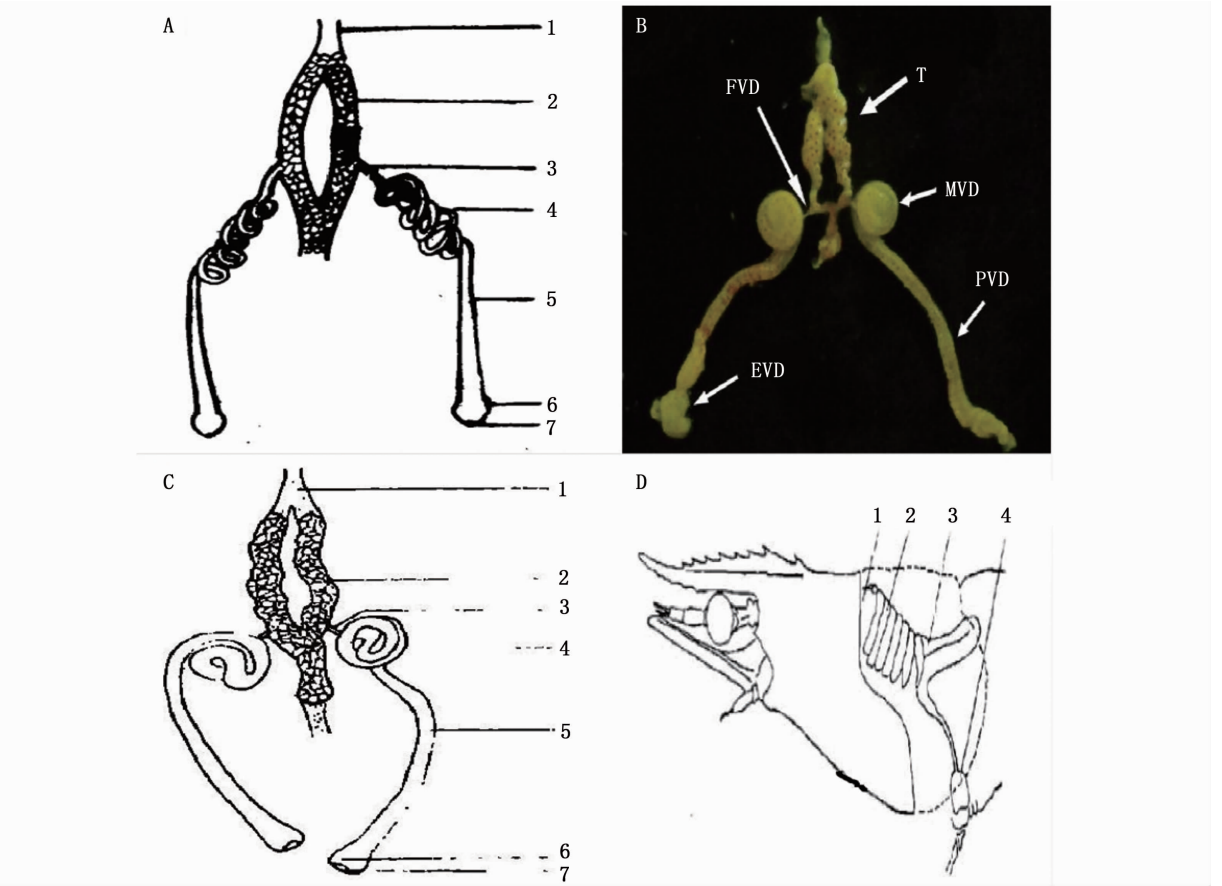

图 1　日本沼虾[45](A)、脊尾白虾[44](B)、秀丽白虾[46](C)、中国明对虾[47](D)雄性生殖系统

Fig 1　Male reproductive system of *M. nipponense*[45](A), *E. carinicauda*[44](B), *E. modestus*[46](C) and *Fenneropenaeus chinensis*[47](D)

注:A. 1:结缔组织系膜;2:精巢;3:前输精管;4:中输精管;5:后输精管;6:壶腹;7:雄性生殖孔。B. T:精巢;FVD:前输精管;MVD:中输精管;PVD:后输精管;EVD:壶腹。C. 1:结缔组织系膜;2:精巢;3:前输精管;4:中输精管;5:后输精管;6:末输精管;7:雄性生殖孔。D. 1:肝胰腺;2:精巢;3:输精管;4:储精囊

Note: A. 1: connective tissue of mesentery; 2: spermary; 3: anterior spermatic duct; 4: middle spermatic duct; 5: posterior spermatic duct; 6: ampulla; 7: male gonopores. B. T: testis; FVD: anterior vas deferens; MVD: middle vas deferens; PVD: posterior spermatic duct; EVD: terminal ampulla. C. 1: connective tissue of mesentery; 2: spermary; 3: anterior spermatic duct; 4: middle spermatic duct; 5: posterior spermatic duct; 6: terminal spermatic duct; 7: male gonopores. D. 1: hepatopancreas; 2: spermary; 3: spermatic duct; 4: seminal vesicle

3　胚胎和幼体发育

3.1　胚胎发育过程

胚胎发育过程是繁殖生物学重要的研究内容,胚胎发育过程中,卵粒的大小、体积和含水量随胚胎发育而增加。长臂虾类胚胎发育过程基本一致,以雌雄虾抱对受精产生的受精卵为起始,卵内仅 1 个细胞;卵裂期受精卵内的细胞开始分裂,形成分裂球;细胞经过第 8 次分裂数量增加到 256 个,进入囊胚期,此时细胞核全部移近受精卵表面,构成囊胚层;受精卵动物极细胞密集,植物极内陷形成原口,标志着原肠期的开始;胚胎卵黄含量减少,进入前无节幼体期,两对触角原基和一对大颚原基的形成是前无节幼体期的主要事件;后无节幼体期,形成两对颚足原基和两对小颚原基;进入前溞状幼体期的胚胎,透明区内出现一对由复眼原基内色素细胞分泌的黑色颗粒状物;复眼原基形成体积更大的椭圆形复眼,此时称为溞状幼体期或后溞状幼体期,胚胎头胸部 13 对附肢发育基本完成,随后幼体破膜而出,胚胎期结束[51-54]。3 种虾类的胚胎发育的划分方法见表 6。

目前根据胚胎发育的进程,长臂虾类胚胎发育分期主要有 7 期法[52]、8 期法[51,53]和 12 期法[54]。12 期法对卵裂期的划分过于详细、工作量大且实用性较低;7 期法以受精卵卵裂开始为

胚胎发育第 1 期,这与事实不相符。与前两者相比,8 期法更加简洁且实用,其第 6 期命名为“后无节幼体期”,与第 5 期“前无节幼体期”可以鲜明对比;第 8 期命名为“膜内溞状幼体期”,相比“后溞状幼体期”的命名更能概括这一时期的特征。

3.2 卵裂方式

几种重要长臂虾类的卵裂方式基本一致,但与对虾科、螯虾科虾类(以下简称对虾类、螯虾类)的卵裂方式存在差异,3 科虾类的卵裂方式及区别见表 7[51-56]。卵裂方式主要受到卵黄含量影响,3 科虾类的卵主要属于中黄卵(日本沼虾为多黄卵),但实际卵黄含量仍存在差异:对虾类单次产卵量大,卵黄含量较少,分裂面可将卵完全分割开;长臂虾类产卵量较少,卵黄含量较多,分裂面不能将卵完全分割开;螯虾类产卵量极少,卵黄含量较多,卵裂以不完全卵裂为主。此外,相关文献虽未明确指出脊尾白虾的卵裂方式,但结合日本沼虾和罗氏沼虾卵裂方式的描述及笔者的观察研究,认为脊尾白虾卵裂方式应属于完全卵裂和不完全卵裂之间的过渡类型。

表 6 胚胎发育分期

Tab. 6 Stages of embryonic development

发育时期 Developmental stages	日本沼虾[51] *M. rosenbergii*	罗氏沼虾[52-53] *M. rosenbergii*		脊尾白虾[54] *E. carinicauda*
1	受精卵	—	受精卵	受精卵
2	卵裂期	卵裂期	卵裂期	2 细胞期
3				4 细胞期
4				8 细胞期
5				16 细胞期
6				32 细胞期
7	囊胚期	囊胚期	囊胚期	囊胚期
8	原肠胚	原肠胚	原肠胚	原肠胚
9	前无节幼体	前无节幼体	前无节幼体	前无节幼体
10	后无节幼体	后无节幼体	后无节幼体	无节幼体期
11	前溞状幼体	前溞状幼体	前溞状幼体	前溞状幼体
12	膜内溞状幼体期	膜内溞状幼体期	膜内溞状幼体期	后溞状幼体期

表 7 长臂虾类、对虾类、螯虾类的卵裂方式

Tab. 7 Cleavage patterns of Palaemonidae, Penaeidae and Cambaridae

种类 Species		卵类型 Egg types	是否出现囊胚腔 Blastocyst cavity appearance	卵裂方式 Cleavage type
长臂虾科 Palaemonoidea	日本沼虾[51] *Macrobrachium rosenbergii*	多黄卵	否	完全卵裂和 不完全卵裂之间的过渡类型
	罗氏沼虾[53] *Macrobrachium rosenbergii*	中黄卵	否	完全卵裂和 不完全卵裂之间的过渡类型
	脊尾白虾[54] *Exopalaemon carinicauda*	中黄卵	否	—
对虾科 Penaeidae	日本囊对虾[55] *Marsupenaeus japonicus*	中黄卵	是	全均等分裂
	中国明对虾[56] *Fenneropenaeus chinensis*	中黄卵	是	全均等分裂
螯虾科 Cambaridae	克氏原螯虾[34] *Procambarus clarkii*	中黄卵	否	表面不完全卵裂

3.3　幼体发育过程

不同种虾类在胚胎内度过的时间长短不同,这导致幼体出膜形态以及后续发育进程呈现出不同的类型。对虾类在无节幼体期前就破膜而出[57],长臂虾类无节幼体期在胚胎中度过,出膜的幼体一般是溞状幼体[58]。长臂虾类刚出膜的溞状幼体运动能力较弱,自然条件下,早期溞状幼体为植食性,主要滤食各种藻类来获取营养,人工养殖条件下会投喂卤虫无节幼体等为其提供营养[58]。虾类的幼体发育为变态发育,不同时期的幼体之间形态特征差异较大,幼体的形态特征及生活习性与成虾有很大不同[36]。日本沼虾幼体发育存在中间蜕皮现象,从 Z5(经过 4 次蜕皮后的溞状幼体)开始,凡需蜕二次皮方可完成一期形态递进的幼体,其第一次蜕皮后,第二触角外鞭形态无递进变化,幼体形态、大小变化不大,即为中间蜕皮状态,则需再蜕皮一次[58];其他长臂虾类中未见相关报道,因此日本沼虾蜕皮次数通常高于其他长臂虾类。罗氏沼虾、日本沼虾与脊尾白虾的幼体发育过程见表 8[58-62]。研究人员对脊尾白虾的蜕皮次数和发育时间存在 2 种观点[60-61],这主要是由于对进入仔虾期的判定不同,一种观点认为幼体需经过 6 次蜕皮才能发育完好进入仔虾期[60];而另一种观点则认为经 5 次蜕皮后,幼体即发育完好进入仔虾期[61]。

3.4　环境因子对胚胎和幼体发育的影响

环境因子对长臂虾类幼体孵化、发育、存活等有很大的影响[63-66]。温度对于水生生物生长和存活有明显影响,在适温范围内,温度越高,水产动物胚胎与幼体发育速率越快,生长速度亦相应加快。当环境温度超过动物自身的调节能力,例如,高于适温范围时,其代谢强度加大,能量无法积累或已经积累的能量被消耗;低于适温范围时,其代谢活动降低,都会导致生长速率减慢[63-66]。徐慈浩等[53]在对罗氏沼虾的研究中指出,温度的升高有利于加快胚胎发育的速度,但是过快的发育速率可能导致胚胎结构分化不够完整,最终影响罗氏沼虾幼体的孵化率和孵化质量。脊尾白虾各期幼体在 16 ~ 36℃范围内,温度越高发育速度越快,发育持续时间越短,幼体体长日增长量越大[67]。日本沼虾[68]、罗氏沼虾[69]的幼体发育也受温度影响,这种影响主要是通过影响虾类幼体有效积温的累计来影响幼体发育的速率。

盐度是影响长臂虾类胚胎和幼体发育的另一重要环境因子。脊尾白虾胚胎发育时间与发育时的盐度成正相关[70]。通常虾类胚胎和幼体对盐度变化更为敏感[71],罗氏沼虾幼体发育的适宜盐度为 10 ~ 14[69],成体则能在盐度 0 ~ 40 的水中生存[72]。日本沼虾幼体在盐度为 12 时生长速度最快,成活率最高[73]。梁俊平等[74]认为,不同盐度下(2 ~ 30)脊尾白虾溞状幼体的变态率和仔虾存活率均无显著差异,但盐度 15 和 20 下仔虾干质量显著大于其他盐度组,盐度对仔虾个体干质量影响显著。

水体环境的 pH 是虾类繁殖的重要环境因素之一,最为直观的是影响幼体的存活率,过高或者过低的 pH 值都会降低幼体的存活率[69,75]。浦蕴惠[76]报道,脊尾白虾胚胎适宜的 pH 在 7.0,碱性环境对胚胎的影响更大,胚胎更适宜偏酸性的环境。pH 值的变化能够引起虾体内酶活性的改变,从而影响虾的各种生理活动,幼体处于身体迅速发育、各种组织逐渐形成与成熟的状态,pH 值变化的影响更加明显。KAWAMURA 等[77]研究了低 pH 水环境对罗氏沼虾幼体触觉的影响,指出较低 pH 值下,幼体触觉刚毛中的甲壳素可能被降解,表面机械感受器被抑制。

表 8　长臂虾类幼体发育过程

Tab. 8　Larval development of Palaemonidae

种类 Species	幼体营养来源 Nutrition source for larvae	幼体发育蜕皮/次 Times of molting in larval development	幼体发育时长/d Time required for larval development
日本沼虾 *M. nipponense*	溞状幼体Ⅰ期消耗自身储藏卵黄;溞状幼体Ⅱ期消耗自身储藏卵黄,并逐渐向主动摄食过渡;溞状幼体Ⅲ期后完全从外界摄食	9 ~ 14[58]	24 ~ 32
罗氏沼虾 *M. rosenbergii*		11[59]	25
脊尾白虾 *E. carinicauda*		6[60]	12
		5[61]	10 ~ 11
葛氏长臂虾 *P. gravieri*		11[62]	22

此外,硫代硫酸钠脱氯的自来水饲养罗氏沼虾幼体会导致其存活时间缩短,发育迟缓[78];随着饲料中蛋白含量的升高,斑节对虾增重率先升高后下降,但不影响存活率[79],而饲料中添加 β-胡萝卜素能够促进脊尾白虾的生长,β-胡萝卜素浓度为 0.5 g · kg^{-1} 时脊尾白虾的生长效果最佳[80]。

4 繁殖相关调控基因

长臂虾类的繁殖过程受到多种基因调控,包括调控性腺发育、性别分化、胚胎发育、幼体发育等生理过程的基因,已见报道的长臂虾类中发现的参与繁殖过程调控的基因见表 9[82-87,90-107]。

性腺发育相关基因的研究报道较多,传统繁殖生物学观点认为,甲壳纲动物的性别决定是由性染色体主导的,成熟的性腺能够分泌各种性激素作用于身体中的其他组织,从而引起非生殖组织产生性别差异。最近的研究否定了这种观点,研究人员发现中枢神经系统性别分化的出现早于性激素的分泌[81],这说明在发育初期,性别分化由基因单独决定的,随后激素开始分泌,性别分化才会逐渐受到激素的影响。目前已发现如卵巢特异基因[79]、叉头盒蛋白 L2 基因[83]、*vasa*[84]等能够影响性腺发育,参与虾类发育的性别分化。

胚胎与幼体的生长速率以及存活率也是虾类繁殖能力的重要反映。这一过程受多种基因调节,目前在长臂虾科已见报道的 *EcR*[85]、*WNT4*[86]、*TRY*[87]等都对胚胎发生、幼体生长或者这两者的发育有着调控作用。幼体生长过程中,需要经历多次蜕皮,蜕皮速率一定程度上会影响生长速率。无脊椎动物缺乏真正的抗体和特异性的免疫细胞,机体防御反应依靠非特异的固有免疫结构[88],因此,虾类仅能通过被动的先天免疫抵御外界影响,幼体期发育经过多次生长蜕皮,蜕皮时幼体先天性免疫能力减弱,且幼虾身体结构发育不成熟,对外界影响耐受能力较弱,免疫能力是幼体生长尤其蜕皮时期存活率的关键影响因素之一。一些与长臂虾类免疫功能相关的基因可能也在幼体发育过程中发挥作用,如 α2-巨球蛋白(alpha2-macrogloblin, *α2M*)、C-型凝集素(C-type lectins, *CTL*)[89]等,这些基因对幼体生长期间免疫功能的影响有待进一步研究。

5 总结与展望

长臂虾科几种重要经济虾类的繁殖期一般为 5 个月以上,繁殖盛期一般在 5—8 月份,一般有多次繁殖盛期。繁殖力方面,罗氏沼虾的单次产卵量最高,而秀丽白虾单次产卵量较少。大部分长臂虾类自然群体年平均雌雄性比高于 1,但波动较大。

长臂虾类胚胎发育过程包括多种生理活动,将长臂虾类的胚胎发育过程分为 8 个时期的分期方法较为合理。长臂虾类孵出的溞状幼体需发育至Ⅲ期溞状幼体方具备运动捕食的能力,因此该阶段需注意保证幼体的营养供应以及提供合适的开口饵料。胚胎和幼体发育过程受到温度、盐度、pH 等多种环境因子的影响,提供适宜的环境条件能够显著提高胚胎孵化率、幼体存活率以及生长速率等。

多种基因参与调控长臂虾类繁殖过程,其中一些基因或参与早期的性别分化,或参与性腺的发育。长臂虾类雌雄个体的大小、生长速率存在明显差异,通过研究性别分化基因,使得人工控制种群性别成为可能,单性化养殖可能是性别分化基因研究未来的发展方向。

目前养殖规模较大且经济价值高的日本沼虾、罗氏沼虾和脊尾白虾等已有较为全面的繁殖生物学研究。秀丽白虾、葛氏长臂虾、海南沼虾、细螯沼虾等有一定的产量,但主要依靠野外捕捞,且相关研究较少。繁殖相关基因与繁殖过程的速率与成功率密切相关,同时其研究也是性成熟、胚胎与幼体发育、生长蜕皮等过程的重要理论基础。

表 9　长臂虾类繁殖相关调控基因

Tab. 9　Regulation genes related to reproduction of Palaemonidae

调控过程 Biological process	名称 Names	物种 Species	表达差异 Expression difference	功能简述 Functions
性腺发育 Gonadal development	精(卵)母细胞特有因子 Gametocyte-specific factor1, Gtsf1	日本沼虾[90]	性腺	促进性腺发育
	小泛素样修饰剂蛋白结合酶 SUMO-conjugating enzyme, Ubc9	日本沼虾[91]	性腺	调节精母细胞、 卵母细胞减数分裂
	性腺抑制激素 Gonad-inhibiting hormone, GIH	日本沼虾[92]	眼柄与卵巢	抑制性腺发育
	促性腺激素释放激素 Gonadotropin-releasing hormone, GnRH	罗氏沼虾[93,95] 日本沼虾[94]	脑部合成, 储存在胸神经节[92]	刺激睾丸成熟和精子发生[91], 促进卵巢发育但不影响产卵[93]
	卵巢特异基因 Feminization-1, Fem-1	日本沼虾[82]	卵巢	促进雌性卵巢发育
	促雄性性腺特异性基因 Insulin-like androgenic gland, IAG	罗氏沼虾[96]	仅由促雄性腺分泌	与精子发生、雄虾第二性征重塑 和雄性附肢再生相关
	转录因子 Sox 家族中的 E 亚组 Subgroup E within the sox family of transcription factors, Sox E	日本沼虾[97]	睾丸支持细胞	成熟睾丸的维持
性别分化 Sex differentiation	叉头盒蛋白 L2 Forkhead box protein L2, Foxl 2	日本沼虾[83]	发育早期性腺	促进性腺发育为精巢
	性腺抑制激素 Gonad-inhibiting hormone, GIH	罗氏沼虾[98]	眼柄与卵巢	抑制卵母细胞发育
	ATP 依赖性 RNA 解旋酶 vasa 类似物 ATP-dependent RNA helicase vasa-like, vasa	日本沼虾[84] 脊尾白虾[99]	在早期的卵母细胞中 表达,随着卵母细胞的 成熟,表达越来越弱	与卵母细胞发育有关
	雄性生殖相关型肽 Kazal 酶抑制剂 Male reproduction-related pepti dase inhibitor Kazal-type, MRPINK	罗氏沼虾[100]	雄性输精管与生殖道	抑制精子发育
胚胎与幼体发育 Embryonic and larval development	蜕皮激素受体 Ecdysteroid receptor, EcR	日本沼虾[85]	胚胎发育过程中 各组织均有表达	作为与胚胎发生相关的某些 蜕皮甾类信号分子的媒介物
	WNT 家族成员 4 WNT family member 4, WNT4	脊尾白虾[86]	除胚胎发育的受精卵、 2 细胞期和溞状幼体 晚期外均有表达,在 幼体的眼柄和肝胰腺 中有明显表达	胚胎和幼体发育的调控
	胰蛋白酶 Trypsase, TRY	罗氏沼虾[87]	各组织中均广泛表达, 肝胰腺中表达量最高	通过肝胰腺组织介导 并调控生长发育
	脊尾白虾维甲酸 X 受体 Retinoid X receptor, EcRXR	脊尾白虾[101]	眼柄中表达量最高, 蜕皮间期高度表达	调控生殖蜕皮与幼体发育 的生长蜕皮等过程
	肌肉生长抑制素 Myostatin, MSTN	脊尾白虾[102]	心脏和胃中表达 量最高,蜕皮后表达量 促进升高	负调控蜕皮相关的肌肉生长过程
蜕皮过程 Molting process	腺苷酸转移酶 Adenine nucleotide translocase, ANT	脊尾白虾[103]	蜕皮后鳃中表达量高	与能量产生与传递相关
	日本沼虾表皮蛋白 M. nipponense cuticle proteins, MnCPs	日本沼虾[104]	蜕皮过程中,在表皮不同 部位的表达存在时序性差异	参与蜕皮时新外表皮生成,可能 与表皮不同部位结构差异相关
	几丁质酶 Chitin synthas, Chs	日本沼虾[105]	在头胸甲上皮组织、 尾扇、胃肠和肌肉中 时序性差异表达	与新外表皮和内表皮的形成相关
免疫防御 Immune defence	酚氧化酶原 Prophenoloxidase, proPO	日本沼虾[106]	血细胞中高度表达, 肝胰腺中有较弱表达, 在蜕皮前期表达量最高	参与免疫防御,尤其是蜕皮前期
	血蓝蛋白 Hemocyanin	日本沼虾[107]	主要在肝胰腺表达,蜕皮间 期肝胰腺中表达量高	参与免疫防御,尤其是蜕皮间期

参考文献：

[1] DE GRAVE S, PENTCHEFF N D, AHYONG S T. A classification of living and fossil genera of Decapod crustaceans[J]. Raffles Bulletin of Zoology, 2009, 21:1 – 109.

[2] 梁象秋，李新正，刘瑞玉. 中国动物志 无脊椎动物 第 44 卷 甲壳动物亚门 十足目 长臂虾总科[M]. 北京：科学出版社，2007.
LIANG X Q, LI X Z, LIU R Y. Fauna Sinica Invertebrata Vol. 44 Crustacea Decapoda Palaemonoidea[M]. Beijing: China Science Press, 2007.

[3] 李 隼，郝 忱，严维辉，等. 江苏省主要淡水经济虾类形态学特征及区别[J]. 水利渔业，2008,28(1):27 – 30.
LI S, HAO S, YAN W H, *et al*. Morphological characteristics of the main freshwater shrimps in Jiangsu Province[J]. Reservoir Fisheries, 2008, 28(1): 27 – 30.

[4] 许振国，杨月伟. 山东省虾类资源与养殖现状研究[J]. 资源开发与市场，2007,23(10):930 – 932.
XU Z G, YANG Y W. Studies on resources and aquaculture status of shrimp in Shandong Province [J]. Resource Development & Market, 2007, 23(10): 930 – 932.

[5] 李新正，刘瑞玉，梁象秋. 中国长臂虾总科的动物地理学特点[J]. 生物多样性，2003,11(5): 393 – 406.
LI X Z, LIU R Y, LIANG X Q. The zoogeography of Chinese Palaemonoidea fauna[J]. Biodiversity Science, 2003, 11(5):393 – 406.

[6] 吴 丹. 不同生长阶段凡纳滨对虾与罗氏沼虾营养成分的研究[D]. 上海：上海海洋大学，2019.
WU D. Research on nutrient composition of *Litopenaeus vannamei* and *Macrobrachium rosenbergii* in different growth stages[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2019.

[7] 农业农村部渔业局. 2019 中国渔业统计年鉴[M]. 北京：中国农业出版社，2019.
Fisheries Bureau, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, 2019 China fishery statistical yearbook [M]. Beijing:China Agriculture Press. 2019.

[8] 何绪刚，龚世园，张训蒲，等. 武湖日本沼虾繁殖生物学研究[J]. 应用生态学报，2003, 14(9):1538 – 1542.
HE X G, GONG S Y, ZHANG X P, *et al*. Reproductive biology of *Macrobrachium nipponensis* in Lake Wuhu[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2003, 14(9): 1538 – 1542.

[9] 温周瑞，谢 平，徐 军. 太湖日本沼虾繁殖生物学研究[J]. 苏州大学学报(自然科学版)，2012, 28(4): 79 – 87.
WEN Z R, XIE P, XU J. Reproductive biology of *Macrobrachium nipponense* in Lake Taihu [J]. Journal of Soochow University (Natural Science Edition), 2012, 28(4): 79 – 87.

[10] 董 俊，李秀启. 东平湖日本沼虾的生物学研究[J]. 现代渔业信息，2010, 25(4):7 – 9.
DONG J, LI X Q. A study on biology of *Macrobrachium Nipponese* at Lake Dongping[J]. Modern Fisheries Information, 2010, 25(4): 7 – 9.

[11] 陈文静，熊国根，邓勇辉，等. 罗氏沼虾生物学研究[J]. 江西水产科技，2000(4):15 – 25.
CHEN W J, XIONG G G, DENG Y H, *et al*. Study on the biology of *Macrobrachium rosenbergii*[J]. Jiangxi Fishery Sciences and Technology, 2000(4): 15 – 25.

[12] AHMED N, DEMAINE H, MUIR J F. Freshwater prawn farming in Bangladesh: History, present status and future prospects [J]. Aquaculture Research, 2008, 39(8): 806 – 819.

[13] 马鸿梅，王兴强，曹 梅，等. 脊尾白虾养殖研究进展[J]. 现代农业科技，2019(16):171 – 172, 175.
MA H M, WANG X Q, CAO M, *et al*. Research progress on culture of *Exopalaemon carinicauda*[J]. Modern Agricultural Science and Technology, 2019 (16): 171 – 172, 175.

[14] 刘瑞玉. 中国北部的经济虾类[M]. 北京：中国科学出版社，1955.
LIU R Y. Economic shrimps in northern China[M]. Beijing: China Science Press, 1955.

[15] 王绪峨. 脊尾白虾繁殖生物学的初步观察[J]. 动物学杂志，1987,22(1):7 – 10.
WANG X E. A preliminary observation on the reproductive biology of *Palaemon carinicauda*[J]. Chinese Journal of Zoology, 1987, 22(1): 7 – 10.

[16] 吉 光，刘修泽，董 婧，等. 鸭绿江口脊尾白虾的生物学特征初步研究[J]. 水产科学，2021,40(3):434 – 439.
JI G, LIU X Z, DONG J, *et al*. Biological characteristics of ridgetail white prawn *Exopalaemon carinicauda* in Yalu River Estuary[J]. Fisheries Science, 2021,40(3):434 – 439.

[17] 温周瑞，谢 平，徐 军. 太湖秀丽白虾繁殖生

物学研究[J]. 长江大学学报(自然科学版), 2012, 9(4):23 – 27.
WEN Z R, XIE P, XU J. Study on reproductive biology of *Palaemon modestus* in Taihu Lake[J]. Journal of Yangtze University (Natural Science Edition), 2012, 9(4): 23 – 27.

[18] 陈思宝, 廖传松, 赵修江, 等. 三峡水库秀丽白虾生长与繁殖生物学特征研究[J]. 水生生物学报, 2015, 39(5):989 – 996.
CHEN S B, LIAO C S, ZHAO X J, *et al*. The growth and the reproductive biology of *Palaemon modestus* (Heller, 1862) in the Three Gorges Reservoir of China[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2015, 39(5): 989 – 996.

[19] 汤晓建, 宋大德, 吴　磊, 等. 东海和黄海南部葛氏长臂虾资源状况及养殖潜力概述[J]. 海洋渔业, 2019,41(6):744 – 752.
TANG X J, SONG D D, WU L, *et al*. Analysis on resource status and aquaculture potential of *Palaemon gravieri* in the East China Sea and the southern Yellow Sea[J]. Marine Fisheries, 2019, 41(6): 744 – 752.

[20] 尹婷婷. 长臂虾亚科三属代表种的生殖生物学研究[D]. 上海:上海海洋大学, 2012.
YIN T T. Reproductive biology of representative pecies of three genera, the subfamily Palaemoninae [D]. Shanghai:Shanghai Ocean University, 2012.

[21] 卢敬让, 戴玉蓉, 李辉权. 长江口脊尾白虾渔业资源特征和生殖习性[J]. 黄渤海海洋, 1994, 12(4):21 – 27.
LU J R, DAI Y R, LI H Q. Characteristics of fishery resources and reproductive habits of *Palaemon carinicauda* in the Yangtze River Estuary [J]. Advances in Marine Science, 1994, 12(4): 21 – 27.

[22] 肖国华, 高晓田, 薛建民, 等. 白洋淀日本沼虾种群繁殖生物学的研究[J]. 河北渔业, 2015, 255(3):4 – 5.
XIAO G H, GAO X T, XUE J M, *et al*. Reproductive biology of *Macrobrachium nipponense* in Baiyangdian Lake[J]. Hebei Fisheries, 2015, 255(3): 4 – 5.

[23] 梁俊平, 李　健, 刘　萍, 等. 脊尾白虾生物学特性与人工繁育的研究进展[J]. 中国农学通报, 2012,28(17):109 – 116.
LIANG J P, LI J, LIU P, *et al*. Research progress of biological characteristics and artificial breeding of ridgetail white prawn, *Exopalaemon carinicauda*[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2012, 28(17): 109 – 116.

[24] 高海钰. 脊尾白虾封闭群实验动物的建立及生长繁殖特性的研究[D]. 上海:上海海洋大学, 2018.
GAO H Y. Establishment of the closed colony laboratory animal of *Exopalaemon carinicauda* and its growth and reproductive performance analysis[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2018.

[25] 董存有. 珠江口脊尾白虾的一些生物学观察[J]. 四川动物, 1989, 8(4):36 – 38.
DONG C Y. Biological observations on *Exopalaemon carinicauda* in the Pearl River Estuary[J]. Sichuan Journal of Zoology, 1989, 8(4): 36 – 38.

[26] 孙建贻, 张道源, 谭德清, 等. 洪湖日本沼虾种群生长的研究[J]. 湖泊科学, 1999, 11(2):149 – 155.
SUN J Y, ZHANG D Y, TAN D Q, *et al*. Population growth of freshwater shrimp (*Macrobrachiun nipponensis*) in Honghu Lake[J]. Journal of Lake Science, 1999, 11(2): 149 – 155.

[27] 施永海, 张根玉, 刘建忠, 等. 不同月份出生的脊尾白虾之生长及生殖特性[J]. 水产科技情报, 2009,36(3):131 – 136.
SHIY H, ZHANG G Y, LIU J Z, *et al*. Growth and reproductive characteristics of *Exopalaemon carinicauda* bred in different months[J]. Fisheries Science & Technology Information, 2009, 36(3): 131 – 136.

[28] 李增崇. 罗氏沼虾生物学及人工养殖[J]. 动物学杂志, 1987, 22(2):5 – 8.
LI Z C. Biology and artificial culture of *Macrobrachium rosenbergii*[J]. Chinese Journal of Zoology, 1987, 22(2): 5 – 8.

[29] 王凯伟, 黄富友. 瓯江海南沼虾的生物学及人工养殖初探[J]. 淡水渔业, 1990(5):9 – 11.
WANG K W, HUANG F Y. Preliminary study on biology and artificial culture of *Macrobrachium hainanense* in Oujiang River [J]. Freshwater Fisheries, 1990(5): 9 – 11.

[30] 赖秋明,钟际伟,张　本. 三亚产斑节对虾亲虾产卵量的测定[J]. 现代渔业信息, 1999, 14(4):5 – 10.
LAI Q M, ZHONG J W, ZHANG B. Measure of spawning amount of black tiger prawn *Penaeus monodon* Fabricius in Sanya area[J]. Journal of Modern Fisheries Information, 1999, 14(4): 5 – 10.

[31] 袁瑞鹏. 凡纳滨对虾生长、繁殖及高氨氮耐受性的选择育种研究[D]. 湛江:广东海洋大学, 2016.
YUAN R P. Study on growth, reproduction and selective breeding of high ammonia tolerance of *Litopenaeus vannamei* [D]. Zhanjiang: Guangdong Ocean University, 2016.

[32] 夏爱军, 庞 璐, 严维辉, 等. 雌性克氏原螯虾性腺发育及相关系数的周年动态研究[J]. 淡水渔业, 2008,38(4):12 – 15.
XIA A J, PANG L, YAN W H, *et al*. Study on the mathematic model of gonad development and annual changes of relative coefficients of female *Procambarus clarkii*[J]. Freshwater Fisheries, 2008, 38(4): 12 – 25.

[33] 康现江, 孙天才, 王所安. 日本沼虾受精卵的离体培养及其胚胎发育的初步观察[J]. 河北大学学报(自然科学版), 1996(4):44 – 48.
KANG X J, SUN T C, WANG S A. Preliminary study on the isolated culture of the fertilized egg and embryonic development of the *Macrobrachium nipponense* (Crustacea Decapoda) [J]. Journal of Hebei University (Natural Science Edition), 1996 (4):44 – 48.

[34] 慕 峰, 吴旭干, 成永旭, 等. 克氏原螯虾胚胎发育的形态学变化[J]. 水产学报, 2007,31(S1):6 – 11.
MU F, WU X G, CHENG Y X, *et al*. External morphological character during the embryonic development of *Procambarus clarkii*[J]. Journal of Fisheries of China, 2007,31(S1):6 – 11.

[35] 孙建贻, 张道源, 段中华, 等. 洪湖日本沼虾的种群繁殖生物学[J]. 湖泊科学, 1998, 10(2):72 – 77.
SUN J Y, ZHANG D Y, DUAN Z H, *et al*. Population reproductive biology of *Macrobrachium nipponense* in Honghu Lake [J]. Journal of Lake Sciences, 1998, 10(2): 72 – 77.

[36] 栗治国. 脊尾白虾繁殖生物学及人工苗种繁育技术的研究[D]. 青岛:中国科学院研究生院(海洋研究所), 2013.
LI Z G. Research on reproductive biology and artificial breeding technology of *Exopalaemon carinicauda*[D]. Tsingtao: Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, 2013.

[37] 裴倩倩, 张 涛, 杨 刚, 等. 长江口脊尾白虾繁殖生物学[J]. 生态学杂志, 2017,36(3):702 – 706.
PEI Q Q, ZHANG T, YANG G, *et al*. Reproductive biology of *Exopalaemon carinicauda* in Yangtze River Estuary[J]. Chinese Journal of Ecology, 2017, 36 (3): 702 – 706.

[38] 邓道贵, 高建国. 粗糙沼虾卵巢发育的组织学[J]. 动物学杂志, 2002, 37(5):59 – 61.
DENG D G, GAO J G. Histology of ovary development in *Macrobrachium asperulum* [J]. Chinese Journal of Zoology, 2002, 37(5):59 – 61.

[39] 赵云龙, 彭欣夏, 李 祥. 罗氏沼虾雌性生殖系统的组织学研究[J]. 华东师范大学学报(自然科学版), 1998(3):81 – 86.
ZHAO Y L, PENG X X, LI X. Histology of the female reproductive system in *Macrobrachium rosenbergii* (Crustacea Decapoda) [J]. Journal of East China Normal University (Natural Science Edition), 1998(3): 81 – 86.

[40] DAMRONGPHOL P, EANGCHUAN N, POOLSANGUAN B. Spawning cycle and oocyte maturation in laboratory-maintained giant freshwater prawns (*Macrobrachium rosenbergii*) [J]. Aquaculture, 1991,95(3):347 – 357.

[41] 郑忠明, 李明云. 哈氏仿对虾卵巢发育的形态学与组织学观察[J]. 水产学报, 2002,26(2):105 – 122.
ZHENG Z M, LI M Y. Morphological and histological studies on the ovary development in *Parapenaeopsis hardwickii*[J]. Journal of Fisheries of China, 2002, 26(2): 105 – 122.

[42] 杜玉昕, 邱高峰. 日本沼虾卵巢发育的组织学与组织化学观察[J]. 广东农业科学, 2014, 41 (13):119 – 123.
DU Y X, QIU G F. Histological and histochemical observation on ovary development in oriental river prawn *Macrobrachium nipponense* [J]. Guangdong Agricultural Sciences, 2014, 41(13): 119 – 123.

[43] 徐增洪, 邴旭文, 赵朝阳, 等. 克氏原螯虾卵巢发育与产卵周期变化的观察[J]. 江苏农业学报, 2010,26(6):1304 – 1307.
XU Z H, BING X W, ZHAO C Y, *et al*. Observation on ovary growth and spawning cycle of crayfish[J] Jiangsu Journal of Agricultural Sciences, 2010, 26(6): 1304 – 1307.

[44] 黄海霞, 谈奇坤, 郭延平. 秀丽白虾繁殖生物学研究Ⅰ. 雄性生殖系统的结构与发育[J]. 安徽师范大学学报(自然科学版), 1999,22(3):231 – 236.
HUANG H X, TAN Q K, GUO Y P. Studies on

reproductive biology of *Palaemon modestus*: Ⅰ. The strcture and development of the male reproductive system[J]. Journal of Anhui Normal University (Natural Science Edition), 1999, 22(3): 231 – 236.

[45] 栗治国, 张成松, 李富花, 等. 脊尾白虾的性腺发育及组织结构观察[J]. 水产学报, 2014,36(3): 362 – 370.
LI Z G, ZHANG C S, LI F H, *et al*. Histological study on the gonadal development of *Exopalaemon carinicauda* (Holthuis, 1950)[J]. Journal of Fisheries of China, 2014,36(3): 362 – 370.

[46] 邱高峰, 堵南山, 赖　伟. 日本沼虾雄性生殖系统的研究——雄性生殖系统的结构及发育[J]. 上海水产大学学报, 1995, 4(2):107 – 112.
QIU G F, DU N S, LAI W. Studies on the male reproductive system of the freshwater prawn, *Macrobrachium rosenbergii*: Ⅰ. The structure and development of the male reproductive system[J]. Journal of Shanghai Fisheries University, 1995, 4(2): 107 – 122.

[47] 陈　俅, 崔维喜. 中国对虾雄性生殖系统的结构及发育[J]. 动物学报, 1986, 32(3):255 – 260.
CHEN Q, CUI W X. Structure and development of male reproductive system of *Fenneropenaeus chinensis*[J]. Current Zoology, 1986, 32(3): 255 – 260.

[48] DOUGHERTY W J, DOUGHERTY M M, HARRIS S G. Ultrastructural and histochemical observations on electroejaculated spermatophores of the palaemonid shrimp, *Macrobrachium rosenbergii*[J]. Tissue & Cell, 1986, 18(5):709 – 724.

[49] 邱高峰, 堵南山, 赖　伟. 日本沼虾雄性生殖系统的研究:Ⅱ.精子的形态及超微结构[J]. 动物学报, 1996, 42(4):349 – 355.
QIU G F, DU N S, LAI W. Studies on the male reproductive system of the freshwater prawn, *Macrobrachium rosenbergii*: Ⅱ. The morphology and ultrastructure of the sperm[J]. Current Zoology, 1996, 42(4): 349 – 355.

[50] 邱高峰, 堵南山, 赖　伟. 日本沼虾雄性生殖系统的研究:Ⅲ.输精管内精荚的结构与形成[J]. 动物学报, 1997, 43(1):68 – 74.
QIU G F, DU N S, LAI W. Studies on the male reproductive system of the freshwater prawn, *Macrobrachium rosenbergii*: Ⅲ. The structure and formation of the spermatophores in vas deferens[J]. Current Zoology, 1997, 43(1): 68 – 74.

[51] 陈　瑛, 朱　琴, 陈　辉, 等. 日本沼虾胚胎发育的形态及组织学观察[J]. 上海海洋大学学报, 2012,21(1):33 – 40.
CHEN Y, ZHU Q, CHEN H, *et al*. The morphological and histological observation of embryonic development in the oriental river prawn *Macrobrachium nipponense*[J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2012, 21(1):33 – 40.

[52] 赵云龙, 王　群. 罗氏沼虾胚胎发育的研究:I.胚胎外部结构形态发生[J]. 动物学报, 1998,44(3):249 – 256.
ZHAO Y L, WANG Q. Embryonic development of the giant freshwater prawn, *Macrobrachium rosenbergii* (Crustace: Decapoda): Ⅰ. Morphogenesis of external structures of embryo[J]. Current Zoology, 1998, 44(3): 249 – 256.

[53] 徐慈浩, 肖锐媛, 木亮亮, 等. 罗氏沼虾胚胎发育观察及温度对胚胎发育的影响[J]. 广东农业科学, 2015,42(20):112 – 117.
XU C H, XIAO R Y, MU L L, *et al*. Observation on development of *Macrobrachium rosenbergii* embryos and influence of temperature on embryonic development[J]. Guangdong Agricultural Sciences, 2015, 42(20): 112 – 117.

[54] 王绪峨. 脊尾白虾早期胚胎发育以及温、盐度与其孵化的关系[J]. 水产学报, 1989, 13(1):59 – 64.
WANG X E. Early embryonic development on *Exopalaemon carinicauda* (Holthuis, 1950) and relation of its incubation with temperature and salinity[J]. Journal of Fisheries of China, 1989, 13(1): 59 – 64.

[55] 蒋　湘, 文赵明, 冉春丽, 等. 日本囊对虾早期胚胎发育的研究[J]. 海洋与渔业, 2017(7):68 – 70.
JIANG X, WEN Z M, RAN C L, *et al*. Studies on early embryonic development of *Penaeus japonicus*[J]. Ocean and Fishery, 2017(7): 68 – 70.

[56] 曹玉萍, 王所安, 崔东宁. 中国对虾胚胎发育期卵的形态变化[J]. 河北大学学报(自然科学版), 1994,14(3):51 – 55.
CAO Y P, WANG S A, CUI D N. Morphological changes of *Penaeus orientals* ovum during embryo developmenting period[J]. Journal of Hebei University (Natural Science Edition), 1994, 14(3): 51 – 55.

[57] 堵南山. 甲壳动物学(上)[M]. 北京: 科学普及出版社, 1987.
DU N S. Crustacean I[M]. Beijing: Science and

Technology of China Press, 1987.

[58] 何林岗, 顾志敏, 尤秀芬, 等. 日本沼虾幼体摄食量及生长的研究[J]. 海洋与湖沼, 1993, 24(2): 151 – 156.
HE L G, GU Z M, YOU X F, *et al*. Food uptake and growth of *Macrobrachium nipponense* larvae fed with *Chirocephalus nankinensisi*[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 1993, 24(2): 151 – 156.

[59] 赵朝阳, 周 鑫, 袁新华, 等. 罗氏沼虾溞状幼体的形态特征[J]. 广东海洋大学学报, 2010, 30(4): 1 – 6.
ZHAO C Y, ZHOU X, YUAN X H, *et al*. Morphological characteristics of zoaea larva of *Macrobrachium rosenbergii*[J] Journal of Guangdong Ocean University, 2010, 30(4): 1 – 6.

[60] 梁象秋, 李亚娟, 周昭曼. 脊尾白虾的幼体发育[J]. 水产学报, 1988, 12(2): 157 – 168.
LIANG X Q, LI Y J, ZHOU Z M. The larval development of *Exopalaemon carinicauda* (Holthuis, 1950)[J]. Journal of Fisheries of China, 1988, 12(2): 157 – 168.

[61] 王绪峨. 脊尾白虾的幼体发育[J]. 海洋科学, 1991, 15(1): 12 – 14.
WANG X E. The larval development of *Exopalaemon carinicauda*[J]. Marine Sciences, 1991, 15(1): 12 – 14.

[62] 梁象秋, 周昭曼. 葛氏长臂虾的幼体发育[J]. 海洋与湖沼, 1994, 25(1): 100 – 112.
LIANG X Q, ZHOU Z M. The larval development of *Palaemon Gravieri* (Yu) [J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 1994, 25(1): 100 – 112.

[63] WONG J T Y. Responses to salinity in larvae of a freshwater shrimp, *Macrobrachium nipponense* (de Haan), from Hong Kong [J]. Aquaculture Research, 1987(3): 203 – 207.

[64] KAWAN I M, ARYA I W, SADGUNA D N. The effect of salinity on fecundity and production of giant shrimp larvae (*Macrobrachium rosenbergii* de Man) [J]. Journal of Physics: Conference Series, 2019(3): 33059.

[65] CHEN S M, CHEN J C. Effects of pH on survival, growth, molting and feeding of giant freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii*[J]. Aquaculture, 2003(1): 613 – 623.

[66] 薛素燕, 赵法箴, 方建光, 等. 温度和盐度对中华原钩虾幼体孵化、存活及生长的影响[J]. 水产学报, 2012, 36(7): 1094 – 1101.
XUE S Y, ZHAO F Z, FANG J G, *et al*. Effects of temperature and salinity on hatching, survival and growth of amphipod crustacean (*Eogammarus sinensis*)[J]. Journal of Fisheries of China, 2012, 36(7): 1094 – 1101.

[67] 栗治国, 张成松, 张 岩, 等. 温度对脊尾白虾胚胎及幼体发育的影响研究[J]. 海洋科学, 2013(10): 9 – 16.
LI Z G, ZHANG C S, ZHANG Y, *et al*. Effects of temperature on embryonic and larval development of the *Exopalaemon carinicauda* (Holthuis) [J]. Marine Sciences, 2013(10): 9 – 16.

[68] 马盛群, 李爱顺, 茆建强, 等. 温度对日本沼虾末期幼体变态发育的影响[J]. 江苏农业科学, 2014, 42(08): 239 – 240.
MA S Q, LI A S, MAO J Q, *et al*. Effects of temperature on metamorphosis and development of *Macrobrachium nipponense larvae* [J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2014, 42(08): 239 – 240.

[69] 陈文静, 裴建明, 邓勇辉, 等. 罗氏沼虾蚤状幼体对温度、盐度、PH 值、溶解氧、亚硝酸盐和氨的适应范围试验[J]. 江西水产科技, 2001(3): 20 – 25.
CHEN W J, PEI J M, DENG Y H, *et al*. Experiments on adaptability of flea larvae of *Macrobrachium rosenbergii* to temperature, salinity, pH, dissolved oxygen, nitrite and ammonia[J]. Jiangxi Fishery Sciences and Technology, 2001(3): 20 – 25.

[70] 陈卫平. 不同温度、盐度下脊尾白虾 *Exopalaemon carinicauda*(Holthuist)早期胚胎和幼体发育的观察研究[J]. 现代渔业信息, 2005, 20(5): 23 – 26.
CHEN W P. The observation of early embryonic and larval development of *Exopapaemon cariniauda* at different temperature and salinity [J]. Modern Fisheries Information, 2005, 20(5): 23 – 26.

[71] GREENWOOD J G, JONES M B. Salinity effects on brood maturationo of the mysid crustacean *Mesopodopsis slabberi* [J]. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 1989(3): 683 – 694.

[72] COYLE S D, TIDWELL J H, DANAHER J. The effect of biomass density, salinity and substrate on transport survival of juvenile freshwater prawns *Macrobrachium rosenbergii* in continuously oxygenated, vented containers[J]. North American Journal of Aquaculture, 2006(3): 271 – 275.

[73] 何 杰, 张剑平, 王 刚, 等. 日本沼虾幼虾的耐盐性研究[J]. 大连海洋大学学报, 2008, 23(4):

315 – 317.
HE J, ZHANG J P, WANG G, *et al*. Salinity tolerance of juvenile prawn *Macrobrachium nipponense* [J]. Journal of Dalian Fisheries University, 2008, 23(4): 315 – 317.

[74] 梁俊平, 李健, 李吉涛, 等. 盐度对脊尾白虾亲虾抱卵及其子代生长发育的影响[J]. 应用生态学报, 2014,25(7):2105 – 2113.
LIANG J P, LI J, LI J T, *et al*. Effects of salinity on spawning and larval development of *Exopalaemon carinicauda* [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2014, 25(7): 2105 – 2113.

[75] 杨富亿, 李秀军, 杨欣乔. 日本沼虾幼虾对碱度和 pH 的适应性[J]. 动物学杂志, 2005,40(6): 74 – 79.
YANG F Y, LI X J, YANG X Q. Adaptability of *Macrobrachium nipponense* juvenile to water alkalinity and pH[J]. Chinese Journal of Zoology, 2005, 40(6): 74 – 79.

[76] 浦蕴惠. 脊尾白虾(*Exopalaemon carinicauda*)精子和胚胎体外保存的研究[D]. 南京:南京农业大学, 2013.
PU Y H. Studies on preservation in vitro of spermatzoa and embryos of *Exopalaemon carinicauda* [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2013.

[77] KAWAMURA G, BAGARINAO T, YONG A S K, *et al*. Low pH water impairs the tactile sense of the postlarvae of the giant freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* [J]. Tropical Life Sciences Research, 2018(1):103 – 112.

[78] IMAI T, SAITO H, AKIYAMA N. Effects of sodium thiosulfate on survival and molting of larvae of the freshwater prawn *Macrobrachium nipponense* [J]. Aquaculture Science, 2015, 63(3): 349 – 351.

[79] 张加润,黄　忠,林黑着,等. 饲料中不同蛋白含量对斑节对虾幼虾生长及消化酶的影响[J]. 海洋渔业, 2012, 34(4): 429 – 437.
ZHANG J R, HUANG Z, LIN H Z, *et al*. Effects of dietary protein content on growth performance and digestive enzyme activities of black tiger shrimp, *Penaeus monodon*[J]. Marine Fisheries, 2012, 34(4): 429 – 437.

[80] 王　玉,柳　森,段健诚,等. 饲料中 β-胡萝卜素添加量对脊尾白虾生长及抗氧化酶活性的影响[J]. 海洋渔业, 2020, 42(4): 427 – 434.
WANG Y, LIU S, DUAN J C, *et al*. Effect of β-carotene addition in feed on growth and antioxidant enzyme activities of *Exopalaemon carinicauda*[J]. Marine Fisheries, 2020, 42(4): 427 – 434.

[81] ARNOLD A P. Sex chromosomes and brain gender [J]. Nature Reviews Neuroscience, 2004,5(9): 701 – 708.

[82] MA K, LIU Z, LIN J, *et al*. Molecular characterization of a novel ovary-specific gene fem-1 homolog from the oriental river prawn, *Macrobrachium nipponense*[J]. Gene, 2016, 575(2):244 – 252.

[83] JIN S, FU H, JIANG S, *et al*. Molecular cloning, expression, and in situ hybridization analysis of forkhead box protein L2 during development in *Macrobrachium nipponense*[J]. Journal of the World Aquaculture Society, 2018,49(2):429 – 440.

[84] 崔　峥, 朱小玲, 邱高峰. 日本沼虾 VASA 蛋白的原核表达、抗体制备及其免疫鉴定[J]. 水产学报, 2010,34(10):1495 – 1501.
CUI Z, ZHU X L,QIU G F. Prokaryotic expression, antibody preparation and immunological characterization of VASA protein in the prawn *Macrobrachium nipponense*[J]. Journal of Fisheries of China, 2010, 34(10): 1495 – 1501.

[85] 陈　辉, 王文清, 朱小玲. 日本沼虾蜕皮激素受体(EcR)的 cDNA 克隆及其在胚胎发育过程中的表达分析[J]. 海洋渔业, 2009,31(4):347 – 356.
CHEN H, WANG W Q, ZHU X L. Cloning of cDNA encoding EcR and its ´expression analysis during embryogenesis in the freshwater prawn, *Macrobrachium nipponens*[J]. Marine Fisheries, 2009,31(4):347 – 356.

[86] CHEN J H, WANG M J, LI X, *et al*. Characterization and expression patterns of wnt4 in *Exopalaemon carinicauda* (Holthuis, 1950) (Caridea, Palaemonidae) during embryonic and larval development[J]. Crustaceana, 2019, 92(1):83 – 94.

[87] 姜建萍, 袁　翔, 邱庆庆, 等. 罗氏沼虾 TRY 基因生物信息学及其 mRNA 表达分析[J]. 西南农业学报, 2020,33(6):1327 – 1331.
JIANG J P, YUAN X, QIU Q Q, *et al*. Bioinformatics analysis and mRNA expression of TRY gene in *Macrobrachium rosenbergii*[J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2020, 33(6): 1327 – 1331.

[88] 曾祥兴, 张　驰, 李康生. 无脊椎动物细胞免疫研究进展[J]. 国际免疫学杂志, 2009(5):354 – 358.

ZENG X X, ZHANG C, LI K S. The study advance on cellular immunity of invertebrates [J]. International Journal of Immunology, 2009(5): 354 –358.

[89] 王有昆. 脊尾白虾免疫相关基因的克隆和表达分析[D]. 上海:上海海洋大学, 2014.
WANG Y K. Cloning and expression analysis of immune-related genes in *Exopalaemon carinicauda* [D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2014.

[90] 梁国霞, 傅洪拓, 乔 慧, 等. 青虾精(卵)母细胞特有因子 Gtsf1 基因的克隆及其时空表达分析[J]. 水生生物学报, 2016,40(2):261 –267.
LIANG G X, FU H T, QIAO H, *et al*. Molecular characerization and expression analysis of Gtsf1 in the oriental river prawn *Macrobrachium nipponense*[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2016, 40(2): 261 –267.

[91] ZHANG F, CHEN L, WU P, *et al*. cDNA cloning and expression of Ubc9 in the developing embryo and ovary of oriental river prawn, *Macrobrachium nipponense* [J]. Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology, 2010, 155(3):288 –293.

[92] QIAO H, XIONG Y, ZHANG W, *et al*. Characterization, expression, and function analysis of gonad-inhibiting hormone in oriental river prawn, *Macrobrachium nipponense* and its induced expression by temperature [J]. Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology, 2015(185): 1 –8.

[93] POLJAROEN J, TINIKUL Y, PHOUNGPRTCHARA I, *et al*. The effects of biogenic amines, gonadotropin-releasing hormones and corazonin on spermatogenesis in sexually mature small giant freshwater prawns, *Macrobrachium rosenbergii* (De Man, 1879)[J]. Aquaculture, 2011,321(1 –2): 121 –129.

[94] DU Y, MA K, QIU G. Discovery of the genes in putative GnRH signaling pathway with focus on characterization of GnRH-like receptor transcripts in the brain and ovary of the oriental river prawn *Macrobrachium nipponense*[J]. Aquaculture, 2015 (442):1 –11.

[95] NGERNSOUNGNERN P, NGERNSOUNGNERN A, SOBHON P, *et al*. Gonadotropin-releasing hormone (GnRH) and a GnRH analog induce ovarian maturation in the giant freshwater prawn, *Macrobrachium rosenbergii* [J]. Invertebrate Reproduction & Development, 2009,53(3):125 –135.

[96] VENTURA T, MANOR R, AFLALO E D, *et al*. Temporal silencing of an androgenic gland-specific insulin-like gene affecting phenotypical gender differences and spermatogenesis[J]. Endocrinology (Philadelphia), 2009,150(3):1278 –1286.

[97] HU Y, JIN S, FU H, *et al*. Functional analysis of a SoxE gene in the oriental freshwater prawn, *Macrobrachium nipponense* by molecular cloning, expression pattern analysis, and in situ hybridization (de Haan, 1849)[J/OL]. Biotech, 2020 (10), https://doi.org/10.1007/s13205-019-1996-x.

[98] 林远声, 邓 锋, 廖家遗. 罗氏沼虾眼柄性腺抑制激素(GIH)的分离纯化及性质的研究[J]. 中山大学学报(自然科学版), 2000, 39(S2):93 –95.
LIN Y S, DENG F, LIAO J Y. Studies on purification and characterization of GIH from the eyestalk of Macrobrachium rosenbergii [J]. Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni, 2000, 39(S2): 93 –95.

[99] 徐文斐, 刘 萍, 李吉涛, 等. 脊尾白虾(*Exopalaemon carinicauda*) vasa 基因 cDNA 克隆及其在卵巢发育中的表达分析[J]. 海洋与湖沼, 2014, 45(3):574 –582.
XU W F, LIU P, LI J T, *et al*. Cloning and expression of gene vasa during ovarian development cycle in *Exopalaemon carinicauda*[J]. Oceanologia Et Limnologia Sinica, 2014, 45(3): 574 –582.

[100] LI Y, MA W, DAI J, *et al*. Inhibition of a novel sperm gelatinase in prawn sperm by the male reproduction-related kazal-type peptidase inhibitor [J]. Molecular Reproduction and Development, 2008,75(8):1327 –1337.

[101] 柳 飞, 李 健, 李吉涛, 等. 脊尾白虾(*Exopalaemon carinicauda*)维甲酸 X 受体基因克隆及其在温盐胁迫和蜕皮周期中的表达分析[J]. 海洋与湖沼, 2016,47(4):828 –837.
LIU F, LI J, LI J T, *et al*. Cloning and expression of retionid X receptor under temperature and salinityn stresses and molting cycles in *Exopalaemon carinicauda*[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2016, 47(4):828 –837.

[102] 薛 蓓, 张 培, 李志辉, 等. 脊尾白虾 MSTN 基因组织及不同蜕皮后时间点的表达特征[J]. 淮海工学院学报(自然科学版), 2016,25(4):66 –70.

XUE B, ZHANG P, LI Z H, *et al*. Expression profiles of myostatin (MSTN) gene in different tissues and at different post-molt times in *Exopalaemon carinicauda*[J]. Journal of Huaihai Institute of Technology(Natural Sciences Edition), 2016, 25(4): 66 – 70.

[103] 李　硕, 白　玉, 薛　蓓, 等. 脊尾白虾腺苷酸转移酶基因应答蜕皮的表达特征研究[J]. 水产科学, 2017,36(2):224 – 227.
LI S, BAI Y, XUE B, *et al*. Expression profiles of ANT in response to different time after post-molting in ridgetail white prawn *Exopalaemon carinicauda*[J]. Fisheries Science, 2017, 36(2): 224 – 227.

[104] 苗泽龙, 吕艳杰, 张俊芳, 等. 日本沼虾表皮蛋白基因的克隆及表皮组织差异性表达分析[J]. 河南师范大学学报(自然科学版), 2018,46(2): 79 – 83.
MIAO Z L, LV Y J, ZHANG J F, *et al*. Cloning and differential expression analysis of *Macrobrachium nipponense* cuticle proteins gene[J]. Journal of Henan Normal University (Natural Science), 2018, 46(2):79 – 83.

[105] 王　佩, 郭爱莲, 张　宇, 等. 日本沼虾表皮几丁质合成酶基因克隆及表达分析[J]. 水产学报, 2015,39(10):1450 – 1458.
WANG P, GUO A L, ZHANG Y, *et al*. Gene cloning and expression analysis of cuticular chitin synthase from *Macrobrachium nipponense*[J]. Journal of Fisheries of China, 2015, 39(10): 1450 – 1458.

[106] 王文锋, 马建敏, 杨　洪, 等. 日本沼虾酚氧化酶原基因 cDNA 的全长克隆及表达分析[J]. 解剖学报, 2012,43(6):744 – 750.
WANG W F, MA J M, YANG H, *et al*. cDNA cloning and characterisation of prophenoloxidase from *Macrobrachium nipponense*[J]. Acta Anatomica Sinica, 2012, 43(6): 744 – 750.

[107] 王文锋, 夏西超, 王雪参, 等. 日本沼虾血蓝蛋白基因 cDNA 全长克隆及表达分析[J]. 解剖学报, 2012,43(2):214 – 219.
WANG W F, XIA X C, WANG X S, *et al*. Molecular cloning and expression analysis of hemocyanin gene from *Macrobrachium nipponense*[J]. Acta Anatomica Sinica, 2012, 43(2): 214 – 219.

Research progress on reproductive biology of important economic shrimps of Palaemonoidea

HU Runhao[1,2], SHI Wenjun[2,3], WANG Pan[1,2], WAN Xihe[2],
SHEN Hui[2], LI Hui[2], WANG Libao[2], YANG Zeyu[2], WU Xugan[1]
(1. *National Demonstration Center for Experimental Fisheries Science Education*, *Shanghai Ocean University*, *Shanghai* 201306, *China*; 2. *Jiangsu Institute of Oceanology and Marine Fisheries*, *Nantong Jiangsu* 226007, *China*; 3. *Yantai Institute of Coastal Zone Research*, *Chinese Academy of Shandong Sciences*, *Yantai Shandong* 264003, *China*)

Abstract: Palaemonoidea is one of the most important economic shrimps in China, belonging to Caridea, Decapoda, Crustacea. Reproductive biology mainly focuses on the information related to species reproduction, especially to shrimp artificial breeding. At present, *Macrobrachium rosenbergii*, *Macrobrachium nipponense* and *Exopalaemon carinicauda* have been comprehensively studied and cultured on a large scale. There are still a large number of species to be explored in Palaemonoidea, such as *Palaemon gravieri*, *Macrobrachium hainanense*, *Exopalaemon modestus* and *Exopalaemon annandalei*, etc. The purpose of this review is to understand the common and unique reproductive habits of species of Palaemonidae, and to compare the differences and similarities of reproductive habits between Penaeidae, Cambarus and Palaemonidae, as the results might provide a scientific basis for the follow-up study of species of Palaemonoidea. We found that shrimps of Palaemonoidea had a long reproductive period, usually from April to October, and there were usually more than one active reproductive period during the reproductive season. They were able to be sexually mature multiple times during the breeding period and participate in reproduction. And they had generally higher sex ratio (usually higher than 1), which ensured the ability of the groups to breed the next generation. In conclusion, the species of Palaemonoidea had strong fecundity. The female reproductive system of species of Palaemonoidea showed no obvious similarity, according to the existing research data. On the contrary, we found that the gonad structure of some species of Palaemonoidea was similar to that of other families. By summarizing and analyzing various viewpoints, we designed a method for the division of embryonic development period, which might be more reasonable and scientific. There were eight stages in the embryonic development of Palaemonoidea shrimp, which were fertilized egg stage, cleavage stage, blastocyst stage, gastrula stage, pre nauplius stage, post nauplius stage, pro zoea stage and intramembranous zoea stage. After eight periods of development, the larvae hatched from the mother. Due to the weak motility and predation ability of early larvae, the residual yolk was the main source of nutrition. Then the movement ability and predation ability of the larvae gradually formed and improved, and they could start to filter and feed on all kinds of algae. The whole development process was affected by many environmental factors, such as temperature, salinity and pH value. In addition, a variety of genes have been found to participate in the reproductive process of species of Palaemonoidea. Among these, genes related to gonadogenesis, sexual differentiation, development of embryo and larvae, molt, immunity process have been reported, and these genes play important roles in reproduction by affecting group sex ratio, survival rate and growth rate of embryo larvae.

Keywords: Palaemonoidea; reproductive biology; gonadal development; embryonic and larval development