

蟹类生殖生理学研究进展

叶海辉, 艾春香, 黄辉洋, 李少菁*

(厦门大学海洋学系, 亚热带海洋研究所, 福建 厦门 361005)

摘要: 从生殖内分泌和生殖营养两方面综述了蟹类生殖生理学的研究进展, 同时探讨了蟹类生殖调控技术, 并对今后蟹类生殖生理学的深入研究提出了一些建议。

关键词: 蟹类; 生殖内分泌; 生殖营养

中图分类号: Q 45 S 917

文献标识码: A

文章编号: 0438-0479(2006)S2-0170-06

长期以来, 甲壳类生殖生理研究以性腺发育、配子发生和受精的形态学观察为主。近 20 年来, 随着生物技术和海洋产业的兴起, 甲壳类生殖生理学的研究进展极为迅速, 研究领域拓展到了生殖内分泌、生殖营养和生殖生态等方面; 研究层次已经深入到细胞和分子生物学水平。目前, 相关研究主要集中在虾类, 特别对斑节对虾 (*Penaeus monodon*)、凡纳滨对虾 (*Litopenaeus vannamei*)、罗氏沼虾 (*Macrobrachium rosenbergii*) 和美洲螯龙虾 (*Homarus americanus*) 等的研究报道较多, 蟹类生殖生理的研究相对较为缺乏。本文从生殖内分泌和生殖营养两方面综述了蟹类生殖生理学的研究成果, 以期今后相关的研究提供参考, 并为蟹类生殖调控技术的建立提供基础资料。

1 生殖内分泌

1.1 内分泌机能

1.1.1 大颚器

大颚器又称为大颚腺, 位于大颚肌几丁质腱外侧的基部, 苍白至淡黄色, 椭球状或肾形。美味优游蟹 (*Callinectes sapidus*) 和锯缘青蟹 (*Scylla serrata*) 的大颚器被血窦分隔成许多相对独立的小叶, 腺细胞近圆形或多边形。大颚器腺细胞具有发达的滑面内质网和高尔基体, 线粒体具管状嵴, 细胞膜内陷或内卷^[1, 2]。随着卵巢发育, 雌性蜘蛛蟹 (*Libinia emarginata*) 和锯缘青蟹大颚器的超微结构具有显著变化^[2, 3]。大颚器与昆虫的咽侧体 (Corpora allata) 为同功器官, 其分泌的法呢烯酸甲酯 (Methyl farnesoate, MF) 为昆虫保幼激素

II 的非环氧化形式, 在蛋白质代谢、生殖、蜕皮和变态等方面具有重要的调节功能。在生殖调控方面, 通过移植大颚器、注射大颚器提取物和注射 MF, 均能加速多种甲壳类精子发生、卵黄发生和促进卵巢发育^[4, 5]。将锯缘青蟹大颚器与卵巢体外联合培养, 能促进卵巢细胞直径增大^[6]。雄性蜘蛛蟹有几种形态亚型, 第一亚型具有相对较大的螯足和破碎的外表皮, 在竞争条件下有交配行为, 其生殖系统发育最好、性腺指数最大、大颚器合成 MF 的能力、血淋巴中 MF 滴度以及大颚器中总蛋白含量都最高^[7]。Takac 等^[8]在蜘蛛蟹的血淋巴、精巢和卵巢中检测到 MF 结合蛋白的存在, 表明性腺可能是 MF 的靶器官。MF 载体蛋白的发现为了解 MF 的作用方式提供了很好的帮助。

1.1.2 Y 器

Y 器又称为蜕皮腺, 位于蟹头胸部的前鳃腔, 眼柄的后外侧。蟹类 Y 器为一致密的集合体, 扁球状。Y 器腺细胞呈上皮样, 排列紧密, 核质比大, 胞质极少。细胞核几乎占据了整个腺细胞, 核内异染色质丰富, 胞质稀少, 细胞突起多, 线粒体常见, 具有管状嵴, 但高尔基体不发达, 滑面内质网极少^[9]。不少实验证实了 Y 器参与生殖内分泌过程。例如, 蜘蛛蟹 (*Acanthonyx lunulatus*) 随着卵黄发生过程, 卵巢内蜕皮类固醇的浓度逐渐上升^[10]。在卵巢细胞小生长期, 中华绒螯蟹 (*Eriocheir sinensis*) 血淋巴存在高水平的 20 羟蜕皮酮, 在卵巢细胞大生长期含量迅速下降, 表明 20 羟蜕皮酮的生理效应是促进性腺成熟, 一旦达到性腺成熟就不再需要; 外源注射的 20 羟蜕皮酮有刺激卵巢增重的作用^[11, 12]。锯缘青蟹卵巢成熟前后 Y 器官腺细胞超微结构发生变化, 提示蜕皮类固醇参与卵巢发育^[13]。

1.1.3 促雄腺

促雄腺又称为造雄腺, 是雄性甲壳类特有的内分泌

收稿日期: 2006-11-15

基金项目: 国家自然科学基金项目 (40406030, 30300269) 资助

作者简介: 叶海辉 (1970-), 男, 博士, 副教授。

* 通讯作者: zooneco@xmu.edu.cn

泌腺。促雄腺通常附着于输精管近末端。在不同的繁殖季节, 促雄腺的形态结构有所变化。中华绒螯蟹促雄腺可分为增殖期、合成期和分泌期 3 个时期^[14]。促雄腺激素以全浆分泌 (Holoctrine) 的方式释放^[15]。最近体外培养实验证实神经内分泌器官通过促雄腺的分泌活动从而调控精巢发育^[16]。Lee 等^[17]将促雄腺移入雌性日本绒螯蟹 (*Eriocheir japonicus*), 结果雌蟹出现雄性特征, 雄性交配肢发育, 第 3~5 腹肢退化。

1.1.4 性类固醇激素

与脊椎动物一样, 蟹类性激素在卵巢发育过程中起着重要作用。中华绒螯蟹血淋巴中 17β -雌二醇出现峰值, 促进了卵母细胞的卵黄积累^[12]。锯缘青蟹孕酮、 17β -雌二醇在卵黄发生前期含量很低, 到了卵黄发生 I 期, 孕酮、 17β -雌二醇急速上升; 卵黄发生 II 期孕酮、 17β -雌二醇含量比 I 期略高。比较血淋巴、肝胰腺和卵巢组织, 17β -雌二醇在肝胰腺含量最高, 孕酮在卵巢中含量最高^[18]。三疣梭子蟹 (*Portunus trituberculatus*) 的离体卵巢可将孕酮转化为 17α -羟孕酮、睾酮以及脱氧皮质酮^[19]。

1.1.5 前列腺素

在鱼类, 前列腺素可刺激滤泡收缩、参与排卵。前列腺素对甲壳类性腺也有一定作用。注射前列腺素 F 和 E 可显著增加色拉淡水蟹 (*Oziotephusa senex senex*) 卵巢指数及卵母细胞直径, 而注射前列腺素 D 不影响卵巢发育^[20]。

1.2 神经内分泌机能

1.2.1 视神经节

位于眼柄内, 由视神经层、视外髓、视内髓和视端髓组成。视神经节内的 X 器-窦腺复合体, 是甲壳类神经分泌调控中心。窦腺由神经分泌细胞的轴突共同组成, 位于血窦旁, 属于甲壳类的神经血液器, 起贮藏和释放激素的作用。X 器由许多神经分泌细胞构成, 一般认为轴突末端构成窦腺的神经细胞即为 X 器。X 器合成的甲壳类高血糖素族 (CHHs) 神经激素, 为甲壳类特有的神经肽, 包括性腺抑制激素 (GH)、蜕皮抑制激素 (MH)、甲壳动物高血糖素 (CHH)、大颚器抑制激素 (MOH)。该族神经激素的一级结构具有许多相似之处, 其氨基酸残基都为 71~78 个; 其前激素原的结构, 都有信号肽, 但只有 CHH 前激素原存在前体相关肽 (CHH-precursor-related peptide CPRP), 位于信号肽和激素之间。GH 与生殖调控密切相关, 在雌性甲壳类中具有抑制卵黄发生的活性, 因此也称为卵黄发生抑制激素 (VH)^[21, 22]。由于切除眼柄能够解除 GH 对性腺发育的抑制作用, 如今眼柄切除术在对虾性腺促熟和催产中已广为应用。据我们观察, 锯缘青蟹的亲体

促熟不宜采用眼柄切除术。

1.2.2 脑和胸神经节

另一种与甲壳类生殖密切相关的神经激素是由脑和胸神经节分泌的促性腺激素 (GSH)。目前, GSH 的化学结构尚不清楚, 仅知日本囊对虾 (*Marsipenaeus japonicus*) GSH 的分子量约为 1~2 ku^[23]。罗氏沼虾 GSH 的分子量在 7 ku 以下, 属于蛋白质类^[24]。最近从锯缘青蟹脑中检测到卵泡刺激素 (FSH) 和黄体生成素 (LH) 免疫阳性细胞, FSH 和 LH 样物质在脑中表达具有发育阶段特异性, 叶海辉等认为甲壳类 GSH 可能包含 FSH 和 LH 样物质^[25]。

1.2.3 神经递质

据 Fingeman 课题组报道, 5-羟色胺和红色素聚集激素 (RPCH) 通过刺激 GSH 释放和/或抑制 GH 释放, 从而促进大西洋招潮蟹 (*Uca pugilator*) 性腺发育; 相反地, 甲硫氨酸-脑啡肽 (Met-ENK) 和多巴胺通过抑制大西洋招潮蟹 GSH 释放和/或刺激 GH 释放, 从而抑制性腺发育^[26]。有关锯缘青蟹研究证实性腺发育的促进作用与 5-HT 刺激了脑和胸神经节的分泌活动有关^[27-29]。锯缘青蟹视神经节、脑和胸神经节 5-HT 免疫阳性细胞的存在为 5-HT 参与生殖调控提供了形态学依据^[30, 31]。

2 生殖营养

2.1 蛋白质和氨基酸

蛋白质是蟹类重要的营养素, 其数量和质量不仅影响亲体的性腺发育, 还影响亲体的产卵、卵子质量、受精卵质量以及早期幼体质量。研究表明, 蛋白质主要参与合成卵黄物质 [如卵黄脂磷蛋白 (Lipovitellin LV) 和卵黄蛋白原 (Vitellogenin VG)]、肽类激素、酶类、性腺组织和配子, 从而在蟹类性腺发育过程中发挥重要作用。供应亲体生殖期饲料中的蛋白质和氨基酸含量应比供其生长时的要高, 因为成熟期是蛋白质生物合成的旺盛期, 而氨基酸是机体生物合成卵黄蛋白、肽类激素、酶、性腺组织和配子的原料^[32]。

康现江等^[33]研究发现, 摘除眼柄可促进中华绒螯蟹精巢发育, 加快精子的形成, 并使精巢发育同步化; 摘除眼柄对精巢氨基酸含量有一定的影响。中华绒螯蟹精巢中, 均是 Glu 含量最高, Asp, Phe, Gly, Ala, Leu, Lys, Arg 含量次之, Thr, Ser, Val, Ile, Tyr, His 含量处于第三位, Met 含量最低; 摘除眼柄后, 精巢中 Gly, Ala, Phe, Tyr 4 种氨基酸含量降低; 除此之外, 其它种类氨基酸的含量却略有升高, 这可能是由于摘除眼柄后, 精巢和肝脏中氨基酸代谢或转移方式发生了改

变.

Penafbrida^[34]采用高压液相色谱法(HPLC)分析了锯缘青蟹肝胰腺、卵巢、发育卵、摄食前幼体、幼体培育生物饵料和亲体培育饲料的氨基酸组成与含量.结果表明,亲体饲料中的精氨酸、组氨酸、蛋氨酸、苏氨酸和色氨酸低于卵巢和发育卵,肝胰腺中苯丙氨酸和缬氨酸含量高于卵巢,而亮氨酸、蛋氨酸、色氨酸含量却低于卵巢.卵巢中蛋氨酸含量最高,而幼体中亮氨酸含量最高.卵巢中异亮氨酸和缬氨酸,卵中精氨酸,幼体中苯丙氨酸和蛋氨酸含量低.受精卵中的游离氨基酸含量是未受精卵的2.5倍,精氨酸、组氨酸、赖氨酸、蛋氨酸、酪氨酸、苏氨酸等FAA在胚胎发育过程中因被消耗利用,其含量逐渐降低.卵和溞状幼体中的氨基酸组成能预见蟹卵的发育及其幼体的可养活性,而卵巢中、卵中和溞状幼体中的氨基酸组成与含量可为研发亲体饲料提供基础数据,确定生物饵料中的限制性氨基酸可用于研发幼体配合饲料.

2.2 脂类

脂类不仅为蟹类的性腺和胚胎发育提供了能量,并且为其性腺和胚胎发育提供了必需营养成分,如必需脂肪酸(EFA)、磷脂(PL)和某些激素的前体等.脂类,尤其高度不饱和脂肪酸(HUFA)s对蟹类亲体的性腺发育、卵的受精与孵化等起着极其重要的生理作用.

成永旭等^[35]和吴旭干^[36]研究表明,在中华绒螯蟹卵巢快速发育过程中,必需从外界摄取HUFA和磷脂,但磷脂含量超过2%添加对卵巢发育作用不明显,对增重作用比较明显;饲料中添加HUFA能显著提高肝胰腺以及卵巢的高不饱和脂肪酸的含量;饲料中适当添加磷脂能有效促进地HUFA的利用(尤其EPA).

在研究中华绒螯蟹卵巢成熟过程中脂类变化的基础上^[37],研究了饲料脂肪酸对中华绒螯蟹生殖性能的影响,结果表明,饲料中HUFA、EPA、DHA的含量及其比例显著影响其生殖性能^[38].

锯缘青蟹卵巢发育过程中,雌体的肌肉、卵巢和肝胰腺中的糖元、蛋白质、总脂、脂类、脂肪酸和含水量分析结果表明,随着性腺发育,脂类从肝胰腺向卵巢转移.肌肉的蛋白质和总脂含量变化均不大.20.5n3.22.6n3.18.2n6.18.3n3是青蟹必需脂肪酸,在饲料中适量添加,将有助于受精、孵化、幼体存活、生长发育和变态,而n3-HUFA/n6-HUFA配比适当,将对促进性腺成熟,提高卵子受精、孵化率起着重要作用^[39].

锯缘青蟹卵黄发生期卵巢与肝胰腺中脂类的分析发现,卵黄发生时期,肝胰腺吸收的脂肪均及时转运到发育中的卵巢.在卵黄发生期,卵巢或肝胰腺磷

脂/总脂的百分含量无显著变化,肝胰腺中游离脂肪酸逐步增加,甚至在卵黄发生后期超过TAG的含量.在卵黄发生阶段,无论肝胰腺或卵巢,其磷脂长链多不饱和脂肪酸显著高于中性脂,而饱和脂肪酸含量相对较低;肝胰腺脂类脂肪酸组成的主要变化是中性脂的n3-HUFA,尤其是EPA显著降低.卵黄发生初期,肝胰腺磷脂与卵巢中性脂的脂肪酸组成无显著差异,但在卵黄发生旺期,肝胰腺磷脂的HUFA显著高于卵巢中性脂含量^[40].

不同脂肪源和脂肪含量对中华绒螯蟹生殖性能影响显著.刘立鹤^[41]在蛋白水平40%左右的基础饲料中分别添加6%的鱼油、花生油、磷脂和猪油,投喂中华绒螯蟹28周,以冰鲜作为对照组,研究了不同脂肪源饲料对中华绒螯蟹繁殖性能的影响,研究表明脂质营养对中华绒螯蟹繁殖性能影响极其显著:卵巢发育过程中,冰鲜组河蟹HSI逐渐下降,GSI持续上升,III₁~III₂期增幅最大,III₂期雌蟹GSI值高达9.15,显著高于同期人工饲料组,而同期血淋巴中卵黄蛋白原(V_g)的含量显著增加,这说明了III₁~III₂期是冰鲜组雌蟹营养转移,卵巢营养快速积累时期.饲料组蟹的性腺发育期物质积累明显滞后于冰鲜组,GSI峰值多出现在性腺成熟IV期,且各饲料组IV期蟹的GSI值表现为磷脂组(11.50)、鱼油组(11.25)>花生油组(8.85)>猪油组(7.30).中华绒螯蟹饲料脂含量由6%增加到15%,可提高卵黄发生期雌蟹的HSI,III₂期15%添加组中磷脂组雌蟹HSI最高10.56,鱼油组次之(9.78),猪油最低(8.83),均高于6%同脂肪源饲料组;而卵巢快速发育期GSI普遍降低.III期15%磷脂、鱼油、猪油组雌蟹GSI达到峰值分别为11.49、9.47和9.23.不添加脂肪、15%鱼油和猪油三组蟹的繁殖性能均明显下降.不添加脂类和15%猪油组雌蟹繁殖性能明显偏低,其产卵力、受精率和孵化率分别为 1.394×10^3 cell/g mass, 77.46%和21.53%; 1.088×10^3 cell/g mass, 62.11%和15.03%,但15%磷脂组除孵化率(72.48%)较6%磷脂组略微降低外,产卵力(2.216×10^3 cell/g mass)和受精率(96.03%)反而略有增加.饲料脂质能显著影响中华绒螯蟹性腺发育及营养物质积累.

2.3 维生素

有关蟹类亲体维生素营养研究,主要集中在维生素A(Vitamin A, V_A)、E(V_E)、C(V_C)和β胡萝卜素.研究表明,V_A、V_E、V_C和β胡萝卜素等均能有效地改善蟹类亲体的生殖性能.艾春香等^[42,43]研究表明,生殖期的中华绒螯蟹雌蟹饲料中适量添加V_E、V_C和HUFA,能有效地促进性腺发育、提高生殖力和孵化

率。王群等^[43]研究表明, 适量添加 V_C 可提高中华绒螯蟹雄蟹肝胰腺、精巢和副性腺中 V_C 的积累量, 同时可促进精巢的发育及睾酮的分泌, 而过量添加可能会对精巢的发育产生不良影响; 中华绒螯蟹体内的抗氧化系统之间存在着相互的协调和平衡, 生殖期性腺对其自身的抗氧化保护需求要高于其它组织, V_C 在雄性亲蟹的生殖过程中也发挥着极其重要的抗氧化保护作用。周永奎^[45]研究了 V_E 和 β -胡萝卜素对平均体质量为 65 ± 5 g 的雌性中华绒螯蟹亲体生殖性能的影响。结果表明, 低剂量 β -胡萝卜素和高剂量 V_E 添加组的性腺指数显著比其它组高 ($p < 0.05$), 饲料中添加了 V_E 和 β -胡萝卜素的实验组的相对繁殖力高于未添加组, 而其孵化率显著高于未添加组 ($p < 0.05$), 高剂量添加组又显著高于低剂量组 ($p < 0.05$)。

2.4 矿物质

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, 并伴随着脱水、食欲减退、代谢改变以及机体的呼吸和排泄功能的损伤等生理应激, 从而触发卵母细胞的重吸收或降低亲体的生殖性能; 矿物质营养不良的直接影 响是改变卵的生化组成和质量, 同时, 间接地影响蟹类的胚胎发育、卵子孵化和幼体的活力^[46]。

周永奎^[44]以平均体质量为 75 ± 5 g 的雌性中华绒螯蟹亲体为实验对象, 研究了饲料中添加铬对其生殖性能的影响。结果表明: 有机铬组 (烟酸铬和蛋氨酸铬) 较无机铬组 (三氯化铬) 显著提高了中华绒螯蟹的产卵力和孵化率 ($p < 0.05$), 5 mg/kg 组较未添加组 (0 mg/kg) 显著提高了中华绒螯蟹的产卵力 ($p < 0.05$), 而 0.5 mg/kg 组与未添加组间差异不显著 ($p > 0.05$)。

2.5 其它

研究表明, 饲料及饲料组合对蟹类生殖性能影响显著。Millanena & Quinito^[47]研究发现, 配合饲料和天然饵料科学组合促进锯缘青蟹的性腺成熟, 提高受精卵的孵化率及早期幼体质量; Djunaiah 等^[48]研究表明, 配合饲料和天然饵料科学组合可以提高拟穴青蟹 (*Scylla paramamosin*) 生殖性能和幼体质量。

3 展望

综上所述, 蟹类生殖内分泌机能是多方面的: 内分泌系统的 MF、蜕皮激素、促雄腺激素、性类固醇激素、前列腺素均参与性腺发育。神经内分泌系统的 GH 和 GSH 是一对拮抗激素, 对性腺发育起到双重调节作用, 二者接受不同神经递质的调控。另外, X-器官窦腺复合体合成与分泌的 MH、MOH 通过对 Y 器、大颚器

功能的调节, 从而影响蟹类生殖生理过程。在上述研究中, 尚有一些科学问题急待解决。例如: GSH 分泌细胞定位、GSH 化学结构和激素表达状况; 生殖激素调控性腺发育的细胞和分子生物学机制; 不同生殖激素之间的相互作用关系; 生殖激素在亲体促熟和催产中的应用和生殖调控技术的建立; 生殖激素反馈调节途径和方式等等。这些问题的解决对于阐明蟹类生殖内分泌机制和生产应用具有重要意义。此外, 目前研究侧重于蟹类卵巢发育的调控过程, 而对精巢发育的调控过程考察尚少。建立蟹类精巢发育的量化指标, 也是蟹类生殖内分泌研究的当务之急。现在已经肯定外界环境因子通过影响神经内分泌系统而间接影响动物生殖过程, 然而蟹类这方面的资料较为零散, 尚缺乏系统科学的研究。

在生殖营养方面: 由于蟹类亲体个体大、实验容器大、实验时间较长, 实验成本较高, 实验评价的指标体系尚未完全建立起来, 实验方法尚未规范等, 所以至今对蟹类亲体生殖营养的研究尚不够充分。今后应从如下几个方面加强蟹类亲体营养的研究, 以推进蟹类亲体培育的科学化、规范化以及人工育苗产业化发展。系统地研究蟹类生殖过程中营养素的代谢规律、特殊生理作用、各营养素的相互作用、适宜营养需求量以及能量利用模式; 深入地探讨营养对亲蟹性成熟、性腺发育和胚胎发育的影响; 探明亲体性腺发育中物质合成代谢的生化特点; 探讨亲蟹机体如何吸收、转运、贮存营养以及亲体营养对胚胎和早期幼体发育的影响; 研究营养调控蟹类亲体生殖性能的分子机制以及与亲体内分泌的关系, 建立亲体生殖营养调控模式; 研究营养对亲体代谢酶活性及基因表达调控; 研究环境条件如何影响亲体营养代谢和生殖内分泌, 并强化雄性亲体营养研究, 最终研制出能满足蟹类亲体生殖营养需求的配合饲料, 推进蟹类苗种产业健康、稳定和持续发展。

参考文献:

- [1] Yudin A L, Diener R A, Clark W H, et al. Mandibular gland of the crab *Callinectes sapidus* [J]. Biol Bull 1980; 159: 760-772.
- [2] 叶海辉, 李少菁, 黄辉洋, 等. 锯缘青蟹大颚器的显微和超微结构 [J]. 海洋学报, 2005, 27(1): 120-124.
- [3] Hirsch G W. The mandibular organ of the female spider crab *Libinia emarginata*, in immature, mature and ovigerous crabs [J]. J Morphol 1981, 168: 181-172.
- [4] Laufer H, Borst D, Baker F C, et al. Identification of a juvenile hormone like compound in a crustacean [J]. Science, 1987, 235: 202-205.

- [5] Homola E, Chang E S. Methyl farnesoate: crustacean juvenile hormone in search of functions[J]. *Comp Biochem Physiol* 1997, 117b(3): 347– 356.
- [6] 黄辉洋, 叶海辉, 李少菁, 等. 锯缘青蟹大颚器对卵巢发育的调控作用: 离体实验[J]. *台湾海峡*, 2003, 22(3): 295– 298.
- [7] Sagi A, Homola E, Laufer H. Distinct reproductive types of male spider crabs *Libinia emarginata* differ in circulating and synthesizing methyl farnesoate[J]. *Biol Bull* 1993, 185: 168– 173.
- [8] Takacs P, Laufer H, Prestwich G. Characterization of methyl farnesoate(MF) binding proteins and the metabolism of MF by some tissues of the spider crab *Libinia emarginata*[J]. *American Zoologist* 1998, 33(10A): 101– 107.
- [9] Buchholz C, Adelung D. The ultrastructural basis of steroid production in the Y-organ and the mandibular organ of the crabs *Henigripsus nudus* (Dana) and *Carcinus maenas* L [J]. *Cell Tiss Res* 1980, 206: 83– 94.
- [10] Chaik J C, De Reggi M. Ecdysteroid levels during ovarian development and embryogenesis in the spider crab *Acanthonyx lunulatus*[J]. *Gen Comp Endocrinol* 1982, 47: 7– 14.
- [11] 罗荣生, 王幽兰, 曹梅讯, 等. 中华绒螯蟹血淋巴 20-羟蜕皮酮诱发蜕皮和卵巢发育的作用[J]. *动物学报*, 1990, 36(2): 157– 164.
- [12] 姜仁良, 谭玉钧, 吴嘉敏, 等. 中华绒螯蟹血淋巴中 20-羟蜕皮酮, 17- β 雌二醇和睾酮含量的变化[J]. *水产学报*, 1992, 16(2): 101– 106.
- [13] 叶海辉, 李少菁, 黄辉洋, 等. 锯缘青蟹 Y 器结构与卵巢发育的研究[J]. *厦门大学学报: 自然科学版*, 2002, 41(6): 791– 795.
- [14] 邱高峰, 吴萍, 楼允东. 中华绒螯蟹促雄腺的结构与功能[J]. *水产学报*, 2000, 24(2): 108– 112.
- [15] 叶海辉, 李少菁, 黄辉洋, 等. 锯缘青蟹促雄腺进行全浆分泌的证据[J]. *中国水产科学*, 2003, 10(5): 431– 433.
- [16] Ye H H, Huang H Y, Li S J et al. In vitro study of neuroendocrine regulation over the testicular development in mud crabs, *Scylla serrata*: in vitro studies[J]. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 2006, 24(2): 142– 146.
- [17] Lee T H, Yamauchi M, Yamazaki F. Sex differentiation in the crab *Eriocheir japonicus* [J]. *Invert Reprod Develop* 1994, 25(2): 123– 138.
- [18] Warrier S R, Timmaki R, Subramaniam T. Occurrence of vertebrate steroids estradiol 17 β and progesterone in the reproducing females of the mud crab *Scylla serrata* [J]. *Comp Biochem Physiol(A)*, 2001, 130: 283– 294.
- [19] Teshima S, Kanazawa A. Bioconversion of progesterone by the ovaries of crab *Portunus trituberculatus*[J]. *Gen Comp Endocr* 1971, 17: 152– 157.
- [20] Reddy P S, Reddy P R, Nagaraju G P. The synthesis and effect of prostaglandins on the ovary of the crab *Oziotelphusa senex senex* [J]. *Gen Comp Endocrinol* 2004, 135(1): 35– 41.
- [21] Keller R. Crustacean neuropeptides: structure, functions and comparative aspects[J]. *Experientia* 1991, 48: 439– 448.
- [22] Wainwright G, Webster S G, Wilkinson M C, et al. Structure and significance of mandibular organ-inhibiting hormone in the crab *Cancer pagurus* [J]. *J Biol Chem*, 1996, 271(22): 12749– 12754.
- [23] Yano I. Ultra intensive culture and maturation in captivity of penaeid shrimp [M]//M cvey J P, eds. *CRC Handbook of Mariculture, Crustacean Aquaculture*, 2nd ed. Boca Raton: Florida CRC Press, 1993: 289– 313.
- [24] 廖家遗, 张艳, 孙继贤, 等. 罗氏沼虾脑促性腺激素的初步分离及活性检测[J]. *水产学报*, 2001, 25(1): 5– 10.
- [25] 叶海辉, 黄辉洋, 李少菁, 等. 锯缘青蟹脑中 FSH 和 LH 的免疫识别[J]. *自然科学进展*, 2006, 16(6): 768– 770.
- [26] Fingeman M. Roles of neurotransmitters in regulating reproductive hormone release and gonadal maturation in decapod crustaceans[J]. *Invertebrate Reproduction & Development* 1997, 31(1/3): 47– 54.
- [27] 叶海辉, 李少菁, 李祺福, 等. 生物胺对雌性锯缘青蟹生殖神经内分泌活动的调控作用[J]. *海洋与湖沼*, 2003, 34(3): 329– 333.
- [28] Ye H H, Huang H Y, Li S J et al. Effects of biogenic amines on the testicular development in male mud crabs *Scylla serrata* [J]. *Acta Oceanologica Sinica* 2006, 25(2): 119– 124.
- [29] 叶海辉, 黄辉洋, 李少菁, 等. 生物胺对锯缘青蟹精巢发育的调控作用[J]. *海洋学报*, 2006, 28(2): 109– 113.
- [30] Huang H Y, Ye H H, Li S J et al. Immunocytochemical localization of serotonin and neuropeptide Y in the brain of *Scylla serrata* [J]. *水产学报*, 2005, 29(4): 441– 446.
- [31] 黄辉洋, 李少菁, 叶海辉, 等. 锯缘青蟹视神经节的免疫细胞化学研究[J]. *海洋学报*, 2005, 27(1): 125– 129.
- [32] Rani K, Subramaniam T. Vitellogenesis in the mud crab *Scylla serrata*: an in vivo isotope study[J]. *Journal of Crustacean Biology* 1997, 17(4): 659– 665.
- [33] 康现江, 米娅, 刘彬彬, 等. 摘除眼柄对中华绒螯蟹精巢发育及其氨基酸含量的影响[J]. *台湾海峡*, 2000, 19(3): 360– 364.
- [34] Penafra V D. Amino acid profiles in the mud crab ovary: developing eggs and zoea of the mud crab *Scylla serrata* [J]. *Israeli Journal of Aquaculture-Bamidgeh*, 2004, 56(2): 113– 125.
- [35] 成永旭, 堵南山, 赖伟. 中华绒螯蟹卵巢快速发育期内脂类积累以及对抱卵的影响[J]. *水产学报*, 2000, 22(2):

- 113– 119.
- [36] 吴旭干. 磷脂和高度不饱和脂肪酸对中华绒螯蟹亲本培育、生殖性能和苗种质量的影响 [D]. 上海: 上海水产大学, 2004.
- [37] Wen X B, Chen L Q, Ai C X, et al Variation in lipid composition of Chinese mitter-handed crab *Eriocheir sinensis* during ovarian maturation [J]. *Comp Biochem Physiol* 2004, 130B (1): 95– 104.
- [38] Wen X B, Chen L Q, Zhou Z L, et al Reproduction response of Chinese mitter-handed crab (*Eriocheir sinensis*) fed different sources of dietary lipid [J]. *Comp Biochem Physiol* 2002, 131A (3): 675– 681.
- [39] 艾春香, 林琼武, 李少菁, 等. 锯缘青蟹的营养需求及其健康养殖 [J]. 福建农业学报, 2005, 20 (4): 222– 227.
- [40] 刘立鹤. 中华绒螯蟹雌体脂质营养及生殖调控研究 [D]. 上海: 华东师范大学, 2005.
- [41] 成永旭, 李少菁, 王桂忠, 等. 锯缘青蟹卵黄发生期卵巢和肝胰腺脂类的变化 [J]. 海洋学报, 2001, 23 (3): 66– 77.
- [42] 艾春香, 陈立侨, 温小波, 等. 维生素 C、E 对中华绒螯蟹生殖性能的影响 [J]. 水产学报, 2003, 27 (1): 46– 54.
- [43] 艾春香, 陈立侨, 温小波, 等. 维生素 C、E 和 HUFA 对中华绒螯蟹生殖性能的影响 [J]. 水产学报, 2002, 26 (6): 533– 541.
- [44] 王群, 丁银娣, 赵云龙, 等. 维生素 C 对中华绒螯蟹雄性生殖的影响 [J]. 动物学杂志, 2004, 39 (2): 1– 5.
- [45] 周永奎. 维生素 E、 β -胡萝卜素和微量元素铬对中华绒螯蟹亲体营养生理的影响 [D]. 上海: 华东师范大学, 2005.
- [46] 艾春香, 李少菁, 王桂忠, 等. 虾蟹类亲体生殖营养需求研究的进展 [J]. 台湾海峡, 2003, 22 (2): 255– 262.
- [47] Millanena O M, Quintio E. The effects of diets on reproductive performance of eyestalk ablated and intact mud crab *Scylla serrata* [J]. *Aquaculture*, 2000, 181 (1/2): 81– 90.
- [48] Djunaidah I S, Wille M, Kontara E K, et al Reproductive performance and offspring quality in mud crab (*Scylla paramamosini*) broodstock fed different diets [J]. *Aquaculture International* 2003, 11 (1/2): 3– 15.

Advances on Reproductive Physiology of Crabs

YE Haihui A I Chun-xiang HUANG Huiyang LI Shaojing*

(Department of Oceanography, Institute of Subtropical Oceanography, Xiamen University, Xiamen 361005, China)

Abstract This paper reviews the current knowledge on the reproductive endocrine and reproductive nutrition of crabs. Additionally, the further studies on reproductive physiology of crabs are suggested.

Key words crab; reproductive endocrine; reproductive nutrition