

文章编号: 1004-7271(2000)03-0240-07

·综述·

甲壳动物的大颚器和甲基法尼酯

Mandibular organ and methyl farnesoate in crustacean

李 胜¹, 赵维信²

(1. 中国科学院上海昆虫研究所, 上海 200025; 2. 上海水产大学渔业学院, 上海 200090)

LI Sheng¹, ZHAO Wei-xin²

(1. Shanghai Institute of Entomology, CAS, Shanghai 200025, China; 2. Fisheries College, SFU, Shanghai 200090, China)

关键词: 甲壳动物; 大颚器; 甲基法尼酯; 大颚器抑制激素

Key words: crustacean; mandibular organ; methyl farnesoate; mandibular organ inhibiting hormone

中图分类号: S917 文献标识码: A

甲壳纲和昆虫纲是节肢动物门中最为重要的两个纲,甲壳动物和昆虫的近缘关系决定它们的形态结构和生理生化特征也极为相似。近年来甲壳动物内分泌学的蓬勃发展,很大程度上借鉴了昆虫内分泌学所取得的成就。昆虫的咽侧体(*corpora allata*, CA)合成和分泌保幼激素(juvenile hormone, JH)来调控变态^[1]和生殖^[2]。同时, JH的合成受一对生理作用相反的神经激素,促咽侧体激素(*allatotropin*)和抑咽侧体激素(*allatostatin*)的调控^[3,4]。从比较内分泌学的观点而言,甲壳动物的大颚器(*mandibular organ*, MO)相当于昆虫的CA, MO合成和分泌甲基法尼酯(*methyl farnesoate*, MF)^[5],一种JHⅢ的前体物质。到目前为止,还只发现了大颚器抑制激素(*mandibular organ inhibiting hormone*, MOIH)^[6,7],是否有大颚器促进激素(*mandibular organ stimulating hormone*, MOSH)存在,尚需进一步研究。本文综述了MO的结构特征, MF的生理功能和分子作用机制,以及抑制MF合成的MOIH,以求为虾蟹养殖提供一定的理论参考。

1 大颚器

1.1 大颚器的组织结构特征

自1968年首次发现MO以来^[8],人们研究了多种十足类甲壳动物MO的组织结构特征。其中包括美洲蓝蟹(*Callinectes sapidus*)^[9]、蛛形蟹(*Libinia emarginata*)^[10]、美洲龙螯虾(*Homarus americanus*)^[11]和克氏原螯虾(*Procambarus clarkii*)^[12]等。所有这4种虾蟹的MO都有相似的形态结构特征:①MO一对,位于大颚的背面,几丁质腱外侧基部;②苍白至淡黄色;③肉眼观为椭圆实体,解剖镜下呈分支叶状或片状;④细胞间有血管和血窦;⑤细胞内有广泛的光面内质网(SER)和大量的线粒体,MO细胞的超微结构类似于脊椎动物的类固醇细胞^[13]和昆虫的咽侧体细胞^[14]。此外,昆虫的CA在胚胎发育中起源于大颚附近,然后逐渐向背部迁移;CA和MO都起源于外胚层^[15]。

从MO的组织结构特征来看,甲壳动物MO是一种类似于昆虫CA的、典型的内分泌器官。

1.2 大颚器的组织结构变化与功能的经典生理学实验

不同卵巢发育时期的蛛形蟹雌蟹MO的超微结构具有显著差异。未成熟雌蟹的MO细胞有大量的

收稿日期: 1999-06-12

作者简介: 李 胜(1971-),男,湖南人,博士生。从事昆虫内分泌学研究。E-mail: liheng5@hotmail.com

线粒体、SER 和高尔基体;成熟雌蟹的 MO 细胞出现泡状化, SER 形成环状片层;抱卵的雌蟹 MO 细胞线粒体很少或形成环状, SER 减少^[16]。性成熟的美洲龙螯虾雌蟹 MO 的体积是未成熟雌蟹 MO 的数倍, 此时的 MO 细胞直径和细胞间隙都很大^[17]。克氏原螯虾的 MO 组织结构随着卵巢发育而发生周期性变化: MO 随着卵巢的发育成熟而逐渐增大, 到次级卵黄发生期增至最大; 卵巢成熟后, MO 开始退化; 产卵后, MO 解体; 第 2 年, 卵巢重新发育时, MO 也重新发育^[18]。切除雄性蛛形蟹眼柄后, MO 细胞直径增大, MO 肥大, 并且出现大量的泡状化细胞^[19]。克氏原螯虾卵黄发生期也有大量泡状化的 MO 细胞, 泡状化可能是 MO 细胞合成和分泌旺盛的功能特征^[12]。

把成熟蛛形蟹雌蟹的 MO 移植到未成熟雌蟹腹部肌肉中, 能促进卵巢发育, 并使卵黄发生提前^[20]。注射 MO 提取物或者移植 MO 到未成熟范氏对虾 (*Penaeus vannamei*) 雌蟹的腹部肌肉中, 能启动和加速卵黄发生, 促进卵黄蛋白原的生成^[21]。移植实验发现, 克氏原螯虾的 MO 也具有启动和加速卵巢发育、卵黄发生的功能^[22]。给一种沼虾 (*Macrobrachium lanerri*) 注射 MO 提取物能促进雌蟹卵黄发生和雄蟹精子发生^[23]。然而把克氏原螯虾的 MO 提取物注射到锯齿米虾 (*Caridina denticulata*) 幼蟹的腹部肌肉中, 却可以促进后者个体生长^[24]。

从 MO 的组织结构变化和 MO 功能的经典生理学实验看, MO 可能合成和分泌某种促进卵巢发育和卵黄发生的激素。

2 甲基法尼酯

2.1 大颚器合成和分泌的激素: 甲基法尼酯

早在 1958 年, MO 尚未被发现之前 Gilbert 就预言甲壳动物中应该有结构和功能类似于昆虫 JH 的激素存在。尽管后来发现 JH 类似物确实具有影响虾蟹变态、发育和生殖的作用^[25-28]; 但直到 1987 年 Laufer 实验室才首次从血淋巴和 MO 培养液中分离纯化到了 MF 这种 JHⅢ 的前体物质, 并且确证 MO 是甲壳动物唯一合成和分泌 MF 的内分泌器官^[5]。后来发现, 种间和个体间 MO 合成 MF 的能力相差很大, 蛛形蟹是美洲螯龙虾的 100 倍以上^[28]。另外, 锯缘青蟹 (*Scylla serrata*) 和克氏原螯虾的 MO 除了合成 MF 以外, 还能合成法尼酸 (farnesic acid, FA, MF 的前体物质), 并且 FA 的合成量要比 MF 大得多^[29-31]。

2.2 甲基法尼酯的合成和代谢降解

MF 和 JHⅢ 经典的合成途径是: 乙酰辅酶 A → 甲羟戊酸 → 法尼焦磷酸 → 法尼醇 → FA → MF → JHⅢ。甲壳动物的 MO 合成和分泌 MF 和 FA, FA 转甲基后生成 MF; 而昆虫的 CA 合成 MF 后, 再环氧化生成 JHⅢ, 昆虫的 CA 还合成和分泌 JHO、JHⅠ、JHⅡ 等一系列 JH^[32]。甲壳动物的血淋巴中只有 MF; 昆虫的 JHⅢ 在血淋巴和脂肪体中降解生成 JH 酸、JH 二醇和 JH 酸二醇^[32,33]。

合成和降解是调节 MF 和 JH 滴度的最主要方式。MO 虽然能够合成和释放 FA, 但 FA 是没有生物活性的; FA 在 MO 中既可能是 MF 合成的前体, 也可能是 MF 的代谢产物^[34]。MO 在离体条件下并不能合成 JHⅢ, 血淋巴中也没有任何形式的 JH 存在^[35]。并且任何组织都不能把 MF 环氧化生成 JHⅢ, 也检测不到 JHⅢ 的任何代谢产物^[36]。这证明甲壳动物的 MO 和其它组织都没有环氧化 MF 生成 JHⅢ 的能力。

在甲壳动物的一些组织中, 离体条件下 MF 能被酯酶降解生成 FA。MF 酯酶活性最高的是肝胰腺、卵巢和精巢这些靶组织^[32,36,37]。蛛形蟹的这些靶组织 MF 酯酶活性还有显著的季节性差异, 切除眼柄后 MF 酯酶活性提高^[38]。甲壳动物的血淋巴中没有 MF 酯酶, 所以血淋巴中就没有 FA^[29,30]。

2.3 甲基法尼酯的生理功能

2.3.1 蛋白质代谢

摘除美洲龙螯虾雌蟹双侧 MO 后 18 ~ 24h, 血淋巴中总蛋白含量显著下降。这说明 MO 对雌蟹肝胰

腺的蛋白质合成可能有一个缓慢的促进过程^[39]。MF能促进侧向地蟹(*Gecarcinus lateralis*)皮肤组织的蛋白质合成,但JHⅢ却不能^[40]。离体培养罗氏沼虾(*Macrobrachium rosenbergii*)卵黄发生前的卵巢,MF不仅能促进卵巢总蛋白的合成,还能促进卵巢总DNA和总RNA的合成^[41]。JHA-ZR515和MO提取物都能促进克氏原螯虾卵黄发生期的卵巢小块总RNA含量升高^[22]。所以,MF可能与DNA、RNA和蛋白质的合成有关。

2.3.2 雌性的生殖

对大多数昆虫而言,JH与卵巢发育和卵黄蛋白原的合成有关^[2]。移植成熟虾蟹的MO到未成熟蛛形蟹和克氏原螯虾的腹部肌肉中,能够明显促进后者卵巢发育和卵母细胞增大^[20,22]。蛛形蟹卵黄发生时MO合成MF的能力和血淋巴中MF滴度都最高。给色拉淡水蟹(*Oziotelphusa senex*)注射MF,能促进卵巢发育和卵母细胞直径增大^[42]。MF和JHⅢ都能促进范氏对虾离体培养的卵巢小块的卵母细胞直径增大^[43]。离体培养克氏原螯虾的卵巢小块,与MO共培养,或者加MO提取物,以及JHA-ZR515都能促进卵母细胞直径增大和总RNA含量增多^[22]。给美洲龙螯虾摘除MO或者注射MF,对次级卵黄发生和排卵都没有明显影响^[39,44]。但注射MF能显著提高卵巢发育早期血淋巴中卵黄蛋白原的含量^[45]。

2.3.3 雄性的生殖

雄性蛛形蟹有几种形态亚型,不同形态亚型的生殖系统发育各异、MO合成MF的能力和血淋巴中MF滴度不同、并且交配行为差别很大^[46]。第1种亚型具有相对较大的螯和破碎的外表皮;第2种具有较大的螯和完整的外表皮;第3种具有较小的螯和完整的外表皮;第4种亚型具有较小的螯和破碎的外表皮。第1种亚型的生殖系统发育最好、成熟系数最大、MO合成MF的能力和血淋巴中MF滴度、以及MO中总蛋白含量都最高;第2种次之;第3种各指标均不及第1种的一半。第1种亚型在竞争条件下有交配行为;第2、3种均没有^[47]。第4种亚型的生殖系统发育仅次于第1种亚型,但个体较小,MO合成MF的能力和血淋巴中MF滴度却很高。单个的第4种亚型和单个的雌蟹在一起时可以交配^[48]。总之,所有具有破碎外表皮的雄成蟹,无论螯大螯小,生殖系统都发育完好,MO合成MF的能力和血淋巴中MF滴度都很高,在一定条件下有交配行为;而所有具有完整外表皮的雄成蟹,各项指标都相反。此外,还有2种外表皮不太完整的中间亚型,各项指标居中,当没有破碎外表皮的雄成蟹时,也可能会交配^[49,50]。

2.3.4 蜕皮

比较内分泌学上,甲壳动物的Y-器相当于昆虫的前胸腺,分泌蜕皮酮。虽然在蜕皮周期中,MO的超微结构也呈周期性变化,但Y-器与蜕皮关系更为密切^[39]。移植MO和注射MO提取物能够缩短蜕皮周期^[9]和诱导蜕皮^[24]。离体培养真蟹(*Carcinus maenas*)的Y-器,与MF和MO共培养都能促进Y-器蜕皮酮的分泌;而FA和JHⅢ则都不能^[51]。罗氏沼虾蜕皮周期中,血淋巴中MF和蜕皮激素滴度也呈周期性变化,并且MF高峰出现稍早,这意味着MF可能调控蜕皮激素的合成,或者Y-器和MO激素合成的调控类似^[35]。但摘除美洲龙螯虾的MO后,雌成虾的蜕皮周期并不改变^[11]。与罗氏沼虾不同的是,虽然美洲龙螯虾的成虾蜕皮前也有一MF高峰,但是早蜕皮前期和晚蜕皮前期的MF滴度并没有很大区别,这意味着至少美洲龙螯虾成虾的MF并不调控蜕皮激素的合成,但Y-器和MO激素合成的调控却可能相似^[53]。有趣的是,MF却能显著提高美洲龙螯虾幼虾血淋巴中蜕皮酮的滴度^[53]。

2.3.5 变态

JH的一个主要生理功能是调控昆虫变态^[1]。MF和一些JH类似物对甲壳动物的变态也有调控作用。把美洲龙螯虾浮游幼体持续暴露在含MF的海水中,变态明显推迟^[28]。但JHⅢ的效果更甚于MF^[55]。MF和JHⅢ对布纹藤壶(*Balanus amphitrite*)幼体的变态有诱导作用,诱导效果与滴度成正比。它们与蛋白激酶C(PKC)有极为相似的诱导效果。staurosporine,一种PKC抑制剂能抑制PKC和MF、JHⅢ的诱导作用。在变态过程中,血淋巴中MF滴度明显升高。MF可能通过PKC信号传导系统来作用,从而诱导变态^[55]。

2.4 甲基法尼酯的分子作用和分子调控机制

昆虫的 JH 有膜受体和核受体两种形式^[1,2], 和 JH 一样, MF 也有膜和核两种作用形式^[34]。MF 的膜作用证据有: cGMP 及其类似物能强烈抑制美洲螯龙虾的 MO 合成 MF; forsklin 和 IBMX 也有相同的作用效果^[56]。MF 能直接促进幼年卤虫 (*Artemia*) 血淋巴中 $\text{Na}^+/\text{K}^+ - \text{ATP}$ 酶的活性^[57]; 也能通过促进 PKC 的活性来间接促进滤泡细胞膜上 $\text{Na}^+/\text{K}^+ - \text{ATP}$ 酶的活性^[58]。MF 的核作用证据只积累了一些结合蛋白的资料, 并没有找到真正意义上的核受体。血淋巴中 MF 结合蛋白的功能包括提高 MF 的溶解度, 以及调节 MF 与靶蛋白、受体以及代谢酶的相互作用。用同位素标志的 MF 作为亲和配体, 分离纯化到了几种虾蟹的 MF 结合蛋白^[37,59-61]。这些 MF 结合蛋白的分子量变化很大, 34 ~ 650kDa; 亲和能力一般, 4.5 μM ~ 320nM; 蛛形蟹和克氏原螯虾的 MF 结合蛋白与 MF 的亲性和比 FA 和 JH III 都要高得多。此外, MF 促进 Y- 甾蜕皮酮的合成和分泌可能涉及到转录和翻译两个过程^[62], 这是核作用的基本特征。

3 抑制大颚器合成甲基法尼酯的大颚器抑制激素

3.1 大颚器抑制激素的存在依据

调控昆虫 CA 合成 JH 的是一对生理功能相反的神经激素, 抑咽侧体激素和促咽侧体激素^[3,4]。甲壳动物中研究较多的是 MOIH^[6,7]。甲壳动物的眼柄 X- 器腺复合体合成和分泌多种神经激素, 调节蜕皮生殖、变态、代谢、渗透压、色素调节等^[68]。切除眼柄后, 会导致 MO 肥大、MO 细胞的超微结构, 包括核、线粒体和内质网都会发生较大的改变^[19,64]。切除眼柄后, 这些虾蟹的 MO 合成 MF 能力和血淋巴中 MF 滴度都显著提高^[5,65-67]。相反, 给美洲龙螯虾注射眼柄 X- 器腺提取物后, MO 合成 MF 的能力和血淋巴中 MF 滴度都显著下降^[66]。

3.2 大颚器抑制激素的化学性质

从蛛形蟹的眼柄 X- 器腺提取物中分离纯化到了三个 MOIH, 分子量分别为 8439, 8474 和 8398 Da。这三个 MOIH 具有相似的氨基酸组成, 含 72 ~ 74 个氨基酸。同时, 这三个多肽具有甲壳动物高血糖素 (crustacean hyperglycemic hormone, CHH) 的生理功能^[6]。此外, 克氏原螯虾的 CHH 也有 MOIH 的生理功能^[68]。从食用黄道蟹 (*Cancer pagurus*) 的眼柄 X- 器腺提取物中也分离纯化并测序了二个 MOIH。这两个 MOIH 分子量分别为 9235.6 和 9235.7Da, 都含有 78 个氨基酸, 称之为 MOIH-1 和 MOIH-2。它们之间的唯一差别是第 33 位氨基酸分别为 Gln 和 Lys, 其它的氨基酸都相同, 有三个分子内二硫键。此外, 它们也具有蜕皮抑制激素 (molting inhibiting hormone, MIH) 的生理功能。但是食用黄道蟹的 MOIH 没有 CHH 的生理功能, 同时 CHH 和 MIH 也没有 MOIH 的生理功能^[7]。可以肯定, MOIH 也属于 CHH 家族, MOIH 和其它 CHH 家族的神经激素之间可能有一定的交互作用功能。

3.3 大颚器抑制激素与甲壳动物高血糖激素家族神经激素的关系

CHH 家族是甲壳动物所特有的多肽家族, 分子量约 8400 Da, 72 ~ 78 个氨基酸, 其中 6 个 Cys 形成 3 个分子内二硫键, 它们的氨基酸序列非常相似, 在分子进化中高度保守^[63]。除了 MOIH 和 CHH、MOIH 和 MIH 有交互作用外, MIH 和 CHH 也有交互作用; 美洲龙螯虾的 MIH 也有 CHH 的生理功能^[69]; 三叶真蟹的 CHH 具有 MIH 的生理功能^[70]。从美洲龙螯虾的眼柄 X- 器腺复合体中分离到了唯一鉴定到氨基酸序列的卵黄发生抑制激素 (vitellogenesis inhibiting hormone, VIH)^[71], 也是一种 CHH 家族神经激素。

4 展望

4.1 研究热点

纵观人们对 MO 和 MF 的研究, 以下几点将可能成为今后数年的研究热点。①MF 的分子作用和分子调控机制。②MF 的合成和代谢降解, 特别是关键酶和这些酶的促进剂和抑制剂。③MOIH 的编码基因克隆和转基因虾蟹。④包括 MOIH 在内的 CHH 家族神经激素的原始基因、CHH 家族神经激素基因表

达的调控模式以及它们在同一物种内和物种之间的进化关系。⑤MOSH的鉴定与分离纯化。

4.2 甲基法尼酯和保幼激素类似物在虾蟹养殖上的应用

MF在虾蟹中行使广泛的生理功能,包括调节蛋白质代谢、雌雄生殖、蜕皮和变态等。如果改变虾蟹血淋巴中MF的滴度,肯定会影响到虾蟹的个体生长和性腺发育。MF能促进某些虾蟹幼体的个体生长和成体的性腺发育,在饲料中添加MF或者JH类似物可能具有同样的效果;另外,如果添加的是MF的拮抗物,则具有相反的效果。同样,添加调控MF合成和代谢降解中起关键作用的酶的抑制剂或者促进剂,也可以降低或者提高血淋巴中MF的滴度。促进个体生长或者蜕皮,抑制性腺发育,可以提高产量;促进性腺发育,提前产卵,和提高产卵量,这些都可能会带来很大的经济效益。当然,蜕皮甾酮及其类似物的应用也和MF一样大有前景。值得注意的是,所有这些方法在推广之前,必须进行毒理试验,并且在不影响种质资源的前提下进行。

参考文献:

- [1] Riddiford L M. Cellular and molecular actions of juvenile hormone. I: general consideration and premetamorphic actions[J]. *Adv Insect Physiol*, 1994, 24:213-273.
- [2] Wyatt G R, Davey K G. Cellular and molecular actions of juvenile hormone. II: Roles of juvenile hormone in adult insects[J]. *Adv Insect Physiol*, 1996, 26:1-156.
- [3] Stay B, Tobe S S, Bendena W G. Allatostatins: identification, primary structure, function and distribution[J]. *Adv Insect Physiol*, 1994, 24:267-337.
- [4] 关雪辰. 昆虫神经肽 Allatostatin 与 Allatotropin 的研究新进展[J]. *昆虫学报*, 1996, 39(2): 123-129.
- [5] Laufer H, Berst D, Baker F C, et al. Identification of a juvenile hormone-like compound in a crustacean[J]. *Science*, 1987, 235:202-205.
- [6] Liu L, Laufer H. Isolation and Characterization of sinus gland neuropeptides with both mandibular organ inhibiting and hyperglycemic effects from the spider crab *Libinia emarginata*[J]. *Arch Insect Biochem Physiol*, 1996, 32:375-385.
- [7] 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.
- [8] Le Roux A. Description d'organes mandibulaires nouveaux chez les Crustacés Décapodes[J]. *C R Hebd Acad Sci Ser D Sci Nat*, 1968, 266:1414-1417.
- [9] 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.
- [10] Hirsch G W, Al Hajj H. The oesophageal gland of the spider crab, *Libinia emarginata*[J]. *J Morph*, 1975, 145:179-188.
- [11] Byard E H, Shivers R R. The mandibular organ of the lobster, *Homarus americanus* [J]. *Cell Tiss Res*, 1975, 162:13-22.
- [12] 赵维信,李 胜. 克氏原螯虾大颚器的超微结构研究[J]. *水产学报*, 1998, 22(4):303-308.
- [13] Fawcett D W, Long J A, Jones A L. The ultrastructure of endocrine glands[J]. *Recent Progress in Hormone Research*, 1969, 25:315-380.
- [14] Joly L, Joly P, Poite A, et al. Etude physiologique et ultrastructurale des corpora allata de *Locusta migratoria* L. (Orthoptère) en phase gregaire [J]. *Arch Zool Exp Gen*, 1968, 109:703-728.
- [15] Cassier P. Morphology, histology and ultrastructure of JH-producing glands in insects[A]. *Morphogenetic Hormones of Arthropods*[C], New Brunswick: Rutgers University Press. 1990, 1:84-194.
- [16] Hirsch G W. The mandibular organ of the female spider crab, *Libinia emarginata*, in immaturity, maturity and ovigerous crabs[J]. *J Morph*, 1981, 168:181-187.
- [17] Couch E F. Production and catabolism of steroids in *Homarus americanus*[J]. *Biol Bull*, 1979, 157:364.
- [18] 李 胜, 赵维信. 克氏原螯虾大颚器在卵巢发育周期中的组织结构变化[J]. *上海水产大学学报*, 1999, 8(1):12-18.
- [19] Hirsch G W. Fine structural changes in the mandibular gland of the male spider crab, *Libinia emarginata* (L.) following eyestalk ablation[J]. *J Morph*, 1977, 154:307-316.
- [20] Hirsch G W. Effects of mandibular organ implants upon the spider crab ovary[J]. *Trans Amer Microsc Soc*, 1980, 99:317-322.
- [21] Mendon Alfaró R E. Study of penaeid shrimp vitellogenesis and its stimulation by means of heterologous and homologous factors[M]. Brest France University Bretagne Occidentale, 1992, 202.
- [22] 赵维信,李 胜. 克氏原螯虾大颚器对卵巢发育作用的影响[J]. *水产学报*, 1999, 23(3):229-223.
- [23] Saragino B, Sugama P, Fingerroan M. Effects of the mandibular organ on reproduction and the acetylcholinergic systems in *Macrobrachium laneris* [M]. *Recent Developments in Biofouling Control*, 1994, 161-172.
- [24] Taketani Y, Motono M, Miyawaki M. On the biological function of the mandibular gland of decapod Crustacea[J]. *Cell Biol Internat Rep*, 1989,

- 13:463 - 469.
- [25] Gaura E D, Faulkner D J, Newman W A, et al. Juvenile hormone mimics: effect on cirriped crustacean metamorphosis[J]. *Science*, 1973, 179: 813 - 814.
- [26] Bankout C G, Costlow J D J. Crab development and effect of pollutants[J]. *Thalassia Jugosl*, 1974, 10:77 - 87.
- [27] Templeton N S, Lauffer H. The effect of a juvenile hormone analog (Altosid ZR - 515) on the reproduction and development of *Daphnia magna* (Crustacea: Cladocera)[J]. *Inter J Invert Reprod*, 1983, 6:99 - 110.
- [28] Bost D W, Lauffer H, Landau M, et al. Methyl farnesate and its role in crustacean reproduction and development[J]. *Insect Biochem*, 1987, 17:1123 - 1127.
- [29] Tobe S S, Young D A, Khoo H W. Production of methyl farnesate by the mandibular organs of the mud crab, *Scylla serrata*: Validation of a radiochemical assay[J]. *Gen Comp Endocrinol*, 1989, 73:342 - 353.
- [30] Tobe S S, Young D A, Khoo H W, et al. Farnesic acid as a major product of release from crustacean mandibular organs in vitro[J]. *J Exp Zool*, 1989, 249(2):165 - 171.
- [31] Ding Q, Tobe S S. Production of farnesic acid and methyl farnesate by mandibular organ of the crayfish, *Procambarus clarkii*[J]. *Insect Biochem*, 1991, 21:285 - 291.
- [32] Horola E, Chang E S. Assay methods for methyl farnesate esterases in crustaceans[J]. *Arch Insect Biochem Physiol*, 1997, 36(2):115 - 128.
- [33] Malanokar P P, Jackson G P, Straub K M, et al. Juvenile hormone catabolism in *Maratya sexta*: Homologue selectivity of catabolism and identification of a diol-phosphate conjugate as a major end product[J]. *Experientia*, 1993, 49:988 - 994.
- [34] Horola E, Chang E S. Methyl farnesate: Crustacean juvenile hormone in search of functions[J]. *Comp Biochem Physiol*, 1997, 117b(3):347 - 356.
- [35] Wilder M N, Okada S, Fusetani N, et al. Hemolymph profiles of juvenoid substances in the giant freshwater prawn, *Macrobrachium rosenbergii* in relation to reproduction and molting[J]. *Fish Sci*, 1995, 61:175 - 176.
- [36] Horola E. Regulation of methyl farnesate metabolism in the spider crab, *Libinia emarginata*[D]. Doctor's thesis, University of California, Davis, CA. 1996.
- [37] King L E, Ding Q, Prestwich G D, et al. The characterization of a hemolymph methyl farnesate binding protein and the assessment of methyl farnesate metabolism by the hemolymph and other tissues from *Procambarus clarkii*[J]. *Insect Biochem Molec Biol*, 1995, 25:495 - 501.
- [38] Takac P, Lauffer H, Prestwich G. Characterization of methyl farnesate (MF) binding proteins and the metabolism of MF by some tissues of the spider crab, *Libinia emarginata*[J]. *Am Zool*, 1993, 33:10A.
- [39] Byard E H. The female specific protein and reproduction in the lobster, *Homarus americanus*[D]. Doctoral thesis, University of Western Ontario, London, Ontario, 1975.
- [40] Paulson C R, Skinner D M. Molecular action of 20-hydroxyecdysone, methyl farnesate and juvenile hormone on crab tissues[J]. *Am Zool*, 1988, 28:83A.
- [41] Soroka Y, Milner Y, Lauffer H, et al. A protein synthesis in the ovary of *Macrobrachium rosenbergii* during the reproductive cycle: Effects of methyl farnesate (MF)[J]. *Am Zool*, 1993, 33:123A.
- [42] Reddy P S, Ramamurthi R. Methyl farnesate stimulates ovarian maturation in the freshwater crab, *Oziotelphusa senex* Fabricius[J]. *Curr Sci*, 1998, 74(1):68 - 70.
- [43] Tsukimura B, Kamezoto F I. In vitro stimulation of oocytes by presumptive mandibular organ secretions in shrimp, *Penaeus vannamei*[J]. *Aquac*, 1991, 92(1):59 - 66.
- [44] Tsukimura B, Waddy S, Barow C W, et al. Characterization and regulation of lobster vitellogenin[J]. *Am Zool*, 1993, 33:122A.
- [45] Waddy S L, Siken D E, De-Kleijn D P V. Control of reproduction[A]. In: Factor J R, ed. *Biology of the lobster Homarus americanus*[C]. San Diego, Academic Press. 1995, 217 - 266.
- [46] Lauffer H, Sagi A, Ahl J S B, et al. Methyl farnesate appears to be a crustacean reproductive hormone[J]. *Invert Reprod Dev*, 1992, 22(1 - 3): 17 - 20.
- [47] Sagi A, Horola E, Lauffer H. Distinct reproductive types of male spider crabs *Libinia emarginata* differ in circulating and synthesizing methyl farnesate[J]. *Biol Bull*, 1993, 185:168 - 173.
- [48] Sagi A, Ahl J S B, Osnace H, et al. Methyl farnesate levels in male crabs exhibiting active reproductive behaviors[J]. *Harm Behav*, 1994, 28: 261 - 272.
- [49] Lauffer H, Sagi A, Ahl J S B. Alternate mating strategies of polymorphic males of *Libinia emarginata* appear to depend on methyl farnesate[J]. *Invert Reprod Develop*, 1994, 26:41 - 44.
- [50] Lauffer H, Ahl J S B. Mating behavior and methyl farnesate levels in male morphotypes of the spider crab, *Libinia emarginata* (Leach)[J]. *J Exp Mar Biol Ecol*, 1995, 193(1 - 2): 15 - 20.
- [51] Tamome S L, Chang E S. Methyl farnesate stimulates arylsteroid secretion from Y-organ in vitro[J]. *Gen Comp Endocrinol*, 1993, 89:425 -

- 432.
- [52] Borst D W, Neill P B, Teukimura B, et al. Methyl farnesoate (MF) levels during the molt cycle of the lobster, *Homarus americanus*[J]. *Am Zool*, 1994, 34:81A.
- [53] Chang E S, Bruce M J, Fitzsimmons S L. Regulation of crustacean molting: A multi-hormone system[J]. *Am Zool*, 1993, 33:324 - 329.
- [54] Hertz W A, Chang E S. Juvenile hormone effects on metamorphosis of lobster larvae[J]. *Internat J Invert Reprul Develop*, 1996, 10:71 - 77.
- [55] Yamamoto H, Kawaii S, Yoshimura E, et al. 20-Hydroxyecdysone regulates larval metamorphosis of the barnacle, *Balanus amphibia*[J]. *Zool Sci*, 1997, 14(6):887 - 892.
- [56] Teukimura B, Kamemoto F I, Borst D W. Cyclic nucleotide regulation of methyl farnesoate synthesis by the mandibular organ of the lobster, *Homarus americanus*[J]. *J Exp Zool*, 1992, 265:427 - 431.
- [57] Ahl J S B, Brown J J. The effect of juvenile hormone and related compounds in larvae of the brine shrimp, *Artemia*[J]. *Comp Biochem Physiol*, 1990, 95A:491 - 496.
- [58] Sevala V L, Davery K G. Action of juvenile hormone on the follicle cells of *Rhithius prolixus*: Evidence for a novel regulation mechanism involving protein kinase C[J]. *Experientia*, 1989, 45:355 - 365.
- [59] Prestwich G D, Bruce M J, Ujvary I, et al. Binding proteins for methyl farnesoate in lobster tissues: Detection by radioactivity labeling[J]. *Gen Comp Endocrinol*, 1990, 80:232 - 237.
- [60] Li H, Borst D W. Characterization of a methyl farnesoate binding protein in hemolymph from *Libinia emarginata*[J]. *Gen Comp Endocrinol*, 1991, 81:335 - 342.
- [61] Tamone S L, Prestwich G D, Chang E S. Identification and characterization of methyl farnesoate binding proteins from the dungensis crab, *Cancer magister*[J]. *Gen Comp Endocrinol*, 1997, 105:168 - 175.
- [62] Chang E S, Tamone S L, Lin W W, et al. Modifications to the paradigm of the hormonal control of crustacean molting: Effects of metabolic inhibitors on the ecdysiotropic action of methyl farnesoate and evidence for insulin-like growth factor[J]. *Asian Fish Soc Spec Publ*, 1995, 10:183 - 195.
- [63] Keller R. Crustacean neuropeptides: Structures, functions and comparative aspects[J]. *Experientia*, 1992, 48:439 - 448.
- [64] Taketomi Y, Kawano Y. Ultrastructure of the mandibular organ of the shrimp, *Penaeus japonicus*, in untreated and experimentally manipulated individuals[J]. *Cell Biol Internat Rep*, 1985, 13:463 - 469.
- [65] Laufer H, Landau M, Homola E, et al. Methyl farnesoate: Its site of synthesis and regulation of secretion in a juvenile crustacean[J]. *Insect Biochem*, 1987, 17:1129 - 1131.
- [66] Homola E. Regulation of methyl farnesoate synthesis in the spider crab, *Libinia emarginata*[D]. Master's thesis, University of Connecticut, Storrs, CT. 1989.
- [67] Teukimura B, Borst D W. Regulation of methyl farnesoate in the hemolymph and mandibular organ of the lobster, *Homarus americanus*[J]. *J Exp Zool*, 1992, 265:427 - 431.
- [68] Laufer H, Liu L, Van Herp F. A neuropeptide family that inhibits the mandibular organ of Crustacea and may regulate reproduction[A]. *Insect Neurochemistry and Neurophysiology*[C]. CRC Press, Boca Raton, FL. 1993, 203 - 206.
- [69] Chang E S, Prestwich G D, Bruce J. Amino acid sequence of a peptide with both molt-inhibiting and hyperglycemic activities in the lobster *Homarus americanus*[J]. *Biochem Biophys Commun*, 1990, 171:818 - 826.
- [70] Webster G, Keller R. Purification, characterization and amino acid composition of the putative molt-inhibiting hormone (MIH) of *Carcinus maenas* (Crustacea, Decapoda)[J]. *J Comp Physiol B*, 1986, 156:617 - 624.
- [71] Soyez D, Le Caer J P, Noel P Y, et al. Primary structure of two isoforms of the vitellogenesis inhibiting hormone from the lobster *Homarus americanus*[J]. *Neuropeptides*, 1991, 20:25 - 32