

文章编号: 1004-7271(2007)03-0281-06

· 综述 ·

蟹类繁殖力和卵巢发育研究进展

江新琴^{1,2}, 俞存根², 陈全振¹

(1. 国家海洋局第二海洋研究所, 浙江 杭州 310012;

2. 浙江海洋学院渔业学院, 浙江 舟山 316004)

摘要:蟹类不仅是重要的经济甲壳动物,而且在海洋生态系中也扮演着重要的角色。其开发和利用已引起世界各国和地区的重视。从研究方法、影响因素和生产应用等方面,较系统地阐述了国内外对蟹类繁殖力和卵巢发育的研究现状。分析认为,繁殖力因种而异,并与栖息地纬度等因素有关。卵巢发育受到神经内分泌(神经激素和神经递质)和外界环境(温度、盐度、光照、底质等)等方面的影响。重量法和组织切片技术分别是当前繁殖力和卵巢发育研究的主要手段。体积法和解剖法在繁殖力研究中的应用有待于开发。卵巢发育研究应结合蟹类基础生物学,特别是生活史和习性等方面的研究。

关键词:蟹; 繁殖生物学; 繁殖力; 卵巢

中图分类号: S 931 文献标识码: A

Review of reproductive biology of Brachyuran

JIANG Xin-qin^{1,2}, YU Chun-gen², CHEN Quan-zhen¹

(1. Second institution of oceanography of State Oceanic Administration, Hangzhou 310012, China;

2. Ocean University of Zhejiang, Zhoushan 316004, China)

Abstract: Crab is one of the important commercial crustaceans and plays an important role in the marine ecological system as well. Its exploitation and utilization have been recognized in the world. In this paper, the current studies about the fecundity and ovary development of crab have been discussed from study methods, affecting factors and applications. Results showed that the fecundities were different in different species, and related to latitude. The development of ovary was controlled by a complex interaction of endogenous and exogenous factors, neural incretion and environment. Hormones and neurotransmitters control the maturation of the ovary. Temperature, salinity, nutrition, and photoperiod also affect the maturation of the ovary. Weighting and slicing were the traditional and main ways to study the fecundity and ovary, respectively. Volume and dissection are potential ways to do fecundity researches. Results also showed that studies of ovary development should be combined with basic biology of crab, especially physiology, life history and behavior.

Key words: crab; reproductive biology; fecundity; ovary

海洋蟹类是海洋无脊椎动物中最重要的类群之一,隶属于甲壳动物亚门(Crustacea),软甲纲(Malacostraca),十足目(Decapoda),爬行亚目(Reptantia),梭子蟹科(Portunidae)。广泛分布于潮间带

收稿日期: 2006-10-08

基金项目: 浙江省自然科学基金资助项目(M303321)

作者简介: 江新琴(1981-),女,浙江湖州人,硕士研究生,专业方向为渔业资源与海洋生态学。

通讯作者: 俞存根, E-mail: cgyu@zjou.net.cn

和大陆架浅海,还有不少种类分布在次深海及深海^[1],有很多种类具有很高的食用与经济价值。二十世纪七十年代以来,随着海洋传统经济鱼类资源的不断衰退以及人们对海产品消费需求的不断增加,蟹类等次生水产生资源被大量开发利用。如在我国东海,自上世纪80年代以后,由于捕捞过度,主要经济鱼类资源衰退,促使作业结构的调整,恢复了梭子蟹流网,发展了桁杆拖虾,特别是进入90年代以后,随着蟹笼作业的兴起,东海蟹类资源开发利用不断得以重视并加大开发力度,蟹类产量逐年上升^[2,3]。因此,无论从保护蟹类资源和海洋生态平衡,还是发展蟹类养殖来说,研究蟹类的繁殖生物学,了解蟹类自身内部和外部环境对繁殖的影响规律都是十分必要的基础性研究工作。有关蟹类的生物学研究,主要是在二十世纪三十年代以后才逐渐开展并不断繁盛起来的^[4],到本世纪初,蟹类的繁殖生物学研究已经取得了很大的进展。本文主要从蟹的繁殖力和卵巢发育两个方面概述蟹类繁殖生物学研究取得的成就和进展。

1 繁殖力

蟹类为了提高后代的存活率,保持一定的种群数量水平,不同的种类可能会采取不同的繁殖策略^[5]。了解蟹类的繁殖习性,弄清楚它们的产卵能力、产卵季节和产卵强度,可以为评估蟹类资源补充能力,制定相应的渔业捕捞政策提供科学依据,同时对于指导我们寻找和选择具有开发前景的养殖品种也具有很好的参考价值。因此,繁殖力的研究是蟹类繁殖生物学研究的主要和基本内容之一。

通常所采用的蟹类繁殖力研究方法是^[5],先计数抱卵蟹所抱卵块中的卵子数量,并测量雌蟹的个体大小(甲宽或甲长),然后,根据所得的数据资料作出两个变量的散点图,求出卵子数量关于雌蟹大小的数学关系式,一些学者用线性方程来表示两者的关系,但更多的学者用幂函数 $y = ax^b$ 或立方方程 $y = a + bx^3$ 来表示, y 便是所研究蟹的繁殖力。有了这一关系式,在相同海域对相同蟹类的繁殖力进行评估时,只需要测量生殖雌蟹的大小就可以了。

通过多年的调查研究,对蟹类繁殖力的研究已经取得了很大的进展。经过长期的努力与合作,得到了美洲蓝蟹(*Callinectes sapidu*)^[6]、锈斑蜆(*Charybdis feriatu*)^[7]、细点圆趾蟹(*Ovalipes punctatus*)^[8,9]等一批蟹类的繁殖力数据(见表1)。对这些数据结果的进一步研究分析发现,蟹类的繁殖力因种而异,同时与生殖个体大小、产卵批次和其他外界因素有关。

表1 几种经济蟹类的繁殖力比较
Tab.1 Comparative analyses of the relationships between number of eggs against carapace width and total wet weight among various portunid species

| 种类 | 地点 | 数量 | 甲宽/长(mm) | 参考文献 |
|--|--------------------|-----|----------------|-------|
| 大蟳蟹(<i>Macropipus puber</i>) | 拉科鲁纳(42°18'N) | 63 | 47.0~89.0* | [10] |
| 有疣大蟳蟹(<i>Macropipu tuberculatus</i>) | 热那亚(44°19'N) | 27 | 31.0~45.0* | [11] |
| 磨面蟹(<i>Liocarcinus depurator</i>) | 热那亚(44°19'N) | 32 | 25.0~47.5* | [11] |
| 斑点梭子蟹(<i>Arenaeus cribrarius</i>) | 圣保罗(23°30'S) | 86 | 54.7~92.3*** | [12] |
| 细点圆趾蟹(<i>Ovalipes punctatus</i>) | 伊丽莎白港(34°00'S) | 30 | 30.8~61.5* | [8,9] |
| | 东海(26°00'~33°00'N) | 358 | np | [13] |
| 短桨圆趾蟹(<i>Ovalipes catharus</i>) | 惠灵顿(41°45'S) | 30 | 46.0~106.2* | [14] |
| | 巴西(27°35'S) | 59 | 75.0~110.0* | [15] |
| 戴氏美洲蓝蟹(<i>Callinectes danae</i>) | 圣保罗(23°29'S) | 29 | 48.0~83.0*** | [16] |
| | 巴西(22°54'S) | np | 72.4~106.8*** | [17] |
| 拟美洲蓝蟹(<i>Callinectes ornatus</i>) | 圣保罗(23°30'S) | 38 | 45.0~62.5*** | [18] |
| 美洲蓝蟹(<i>Callinectes sapidus</i>) | 美国(38°40'N) | np | np | [6] |
| 疏刺梭子蟹(<i>Portunus spinimanus</i>) | 圣保罗(23°30'S) | 21 | 56.2~86.6* | [19] |
| 善泳蜆(<i>Charybdis natator</i>) | 昆士兰(27°00'S) | 18 | 100.0~117.0* | [20] |
| | 澳大利亚(32°32'S) | 18 | 102.0~136.0*** | [21] |
| 远海梭子蟹(<i>Portunus pelagicus</i>) | 菲律宾(10°05'42"N) | np | 41.0~70.0** | [22] |
| | 菲律宾(13°50'N) | 41 | np | [23] |
| 日本蜆(<i>Charybdis aponica</i>) | 象山港 | np | np | [24] |
| 武士蜆(<i>Charybdis miles</i>) | 东海 | 285 | np | [13] |
| 锈斑蜆(<i>Charybdis feriatus</i>) | 东海中南部 | 267 | np | [7] |

· 续表 ·

| 种类 | 产卵量(均值) | 卵子数与甲宽关系 | 卵子数与体重关系 |
|---|-----------------------------|--|--|
| 大蟾蟹(<i>Macropipus puber</i>) | 34,491 - 448,786(np) | EN = 0.105CW ^{3.446} (R ² = 0.82) | Np |
| 有疣大蟾蟹(<i>Macropipus tuberculatus</i>) | 7,500 - 65,600(np) | EN = 0.00307CW ^{4.353} (R ² = 0.92) | Np |
| 磨面蟹(<i>Liocarcinus depurator</i>) | 25,000 - 140,000(80,180) | EN = 3912.9CW - 65820.97 (R ² = 0.49) | Np |
| 斑点梭子蟹(<i>Arenaeus cribrarius</i>) | 135,210 - 682,156 (373,291) | EN = 0.651CW ^{3.051} (R ² = 0.70) | EN = 4468.3WW ^{1.085} (R ² = 0.74) |
| 细点圆趾蟹(<i>Ovalipes punctatus</i>) | 74 131 - 549.541(np) | EN = 1.19CW ^{3.102} (R ² = 0.79) | EN = 0.005WW ^{1.13} (R ² = 0.81) |
| 短桨圆趾蟹(<i>Ovalipes catharus</i>) | 69 000 - 758 000(339 000) | np | np |
| 短桨圆趾蟹(<i>Ovalipes catharus</i>) | 89,350 - 608,122(293,360) | EN = 1371CW ^{2.44173} (R ² = 0.92) | EN = 375.46WW ^{0.86} (R ² = 0.91) |
| | 111,549 - 1292190(598,885) | EN = 5.61CW ^{3.38} (R ² = 0.34) | EN = 4.43WW ^{1.23} (R ² = 0.43) |
| 戴氏美洲蓝蟹(<i>Callinectes danae</i>) | 363,660 - 826638(np) | EN = 103185.2 + 1.4CW ³ (R ² = 0.51) | EN = 142664.7 + 11276.8WW (R ² = 0.47) |
| | 447,000 - 2190000(783,000) | np | np |
| 拟美洲蓝蟹(<i>Callinectes ornatus</i>) | 56,817 - 379,815(171,570) | EN = 0.0006CW ^{4.85} (R ² = 0.25) | EN = 1085.72WW ^{1.62} (R ² = 0.37) |
| 美洲蓝蟹(<i>Callinectes sapidus</i>) | 700,000 - 2,000,000(np) | np | np |
| 疏刺梭子蟹(<i>Portunus spinimanus</i>) | 188,065 - 682,992(429,676) | EN = 46021.5 + 0.9557CW ³ (R ² = 0.92) | EN = 18137.9 + 4713.8WW (R ² = 0.90) |
| 善泳蜉(<i>Charybdis natator</i>) | 181,230 - 976,248(np) | EN = 1.78104CW - 1.1610 ⁶ (R ² = 0.62) | np |
| | 270,183 - 847,980 (509,433) | np | EN = 1741.81WW ^{1.13} (R ² = 0.81) |
| 远海梭子蟹(<i>Portunus pelagicus</i>) | 420,976 - 1312238(894,284) | np | np |
| | 142572 - 1131900(np) | np | EN = 972.75WW ^{1.23} (R ² = 0.88) |
| 日本蜉(<i>Charybdis aponica</i>) | 23 000 - 146 000(85 000) | np | np |
| 武士蜉(<i>Charybdis miles</i>) | 92 850 - 381 167(225 817) | np | np |
| 锈斑蜉(<i>Charybdis feriatas</i>) | 113867 - 1594167(1 045 161) | np | np |

* :包括侧棘的甲宽; ** :甲长; *** :不包括侧棘的甲宽;np:没有报道

研究发现^[5],梭子蟹的产卵量相对都比较大,这或许可以说是它的一个特征,但不同的种,其繁殖力差距还是很大的。有些种表现出很高的繁殖力,产卵量都在100万以上,如表1中美洲蓝蟹^[6]、锈斑蜉^[7]等;而有些种的繁殖力明显较低,产卵量在50万到90万之间,如细点圆趾蟹^[8,9]、有疣大蟾蟹^[25]等。

蟹类的繁殖力与生殖个体大小密切相关。一般雌性生殖个体越大,产卵的数量和质量就越高,繁殖力就越强^[5];与此同时,雄性生殖个体的大小也会影响雌蟹的繁殖力。研究得知,雄性个体大,提供的精子量多质优^[26],并能更好的保护雌性个体^[27],因而有利于雌蟹繁殖产卵。

蟹类的繁殖力也与产卵批次密切相关^[5]。繁殖力高的蟹,很大一部分都有多次产卵的习性。如美洲蓝蟹^[6],在一个生殖季节里能够连续产卵两次,锈斑蜉^[28]在一个生殖季节里可以产卵五次,斑点梭子蟹^[12]在室内条件下甚至可以产卵六次。

此外,栖息地纬度可能也会影响蟹类的繁殖力^[5]。生活地区的纬度不同,生长环境中的生物条件(群落结构和生态系统)和非生物条件(如温度、盐度、底质、摄食、性比、降雨量、光周期和日光照射等)不同,蟹的繁殖模式也就会不同。研究发现^[5],生活在温带的蟹类的繁殖有明显的季节性,一般春夏是繁殖旺季;而生活在热带和亚热带的蟹类则因为水温波动较小,全年都可进行繁殖,这种差异直接影响蟹类的繁殖力。从表中我们可以看出,即使是同一种蟹,如戴氏美洲蓝蟹^[15-17]和远海梭子蟹^[21-23],其繁殖力也会有很大的差异。

2 卵巢发育

关于蟹类卵巢的研究,在二十世纪三十年代以前,基本上是空白。1942年Hard^[29]对美洲蓝蟹卵子发生的研究开始了蟹类卵巢发育的研究。其后,卵巢发育的研究蓬勃发展。以下主要从蟹类卵巢发育的组织学研究、影响卵巢发育的因素及其在我国实践生产中的应用三个方面来概述近年来所取得的成果。

2.1 卵巢发育组织学

通过多年的努力,现在已经基本知道了蟹类的雌性生殖系统结构,并对中华绒螯蟹、锯缘青蟹等蟹

类发育过程中卵巢内、外部特征的变化有了一些了解。

蟹类的雌性生殖系统包括卵巢及输卵管(基部膨大处为纳精囊)两部分。卵巢为左右相连的两叶,呈H状,位于消化道两侧背方,成熟时几乎充满整个体腔^[30]。

蟹类卵巢的成熟和卵黄的发生都是在蜕皮间期进行和完成的^[31]。在整个过程中,卵巢的外部形态特征,如大小、重量、颜色等,会发生明显的变化^[31],这给人们提供了直观迅速地了解性腺发育进程的可能性。随着生物化学、免疫学、分子生物学等学科不断发展,显微和电镜技术水平的不断提高,研究发现^[31-33],卵巢发育过程中,其内部结构特征和物质组成也发生了很大的变化。卵巢壁上的滤泡组织发生迁移,分隔和包围卵母细胞,滤泡细胞逐渐变形;卵原细胞不断分裂增殖,有些进一步分化成初级卵母细胞,卵巢中的卵子数量大大的增加;卵母细胞内进行着各种复杂的生理生化反应,线粒体、囊泡等细胞器结构不断增加,卵黄物质不断合成,直至后来整个细胞都被卵黄体占据,初级卵母细胞成熟产出。此外,在卵巢发育过程中,其脂类、碳水化合物等的含量、比例也都会发生明显变化,尤其是脂类^[34-35]。从卵巢开始发育起就不断积累脂类物质(主要是SFA, MUFA, PUFA和 $\omega 3/\omega 6$ 等,尤其是PUFA),卵巢中脂类含量不断增加,但产完卵后,又迅速下降;碳的含量在卵巢成熟过程中也不断增加,而氮的含量却有所下降^[36]。这些都是卵巢成熟过程中,人们肉眼无法直接观察到的内部变化,也是判断卵巢发育进程更科学的依据。

2.2 卵巢发育影响因素

卵巢发育的影响因素一直是人们十分关注的焦点,和其它甲壳动物一样,蟹类的繁殖活动是自身神经内分泌和外部环境因子共同作用的结果。研究发现^[37],蟹类神经内分泌主要是通过神经肽和非肽能两大类激素对卵巢的发育进行调控的,神经递质也是通过影响这些激素的分泌,间接地影响蟹类卵巢的发育;外界环境因素则包括温度、盐度、营养、光照和污染物等。

神经肽激素主要是由蟹类的繁殖调控中心,X—器官窦腺复合体合成和分泌的,包括性腺抑制激素(GIH)(也称卵黄蛋白原抑制激素(VIH))、额器抑制激素(MOIH)和蜕皮抑制激素(MIH)。此外还有一种重要的神经肽激素是性腺促进激素(GSH)。非肽能激素包括甲基法尼酯(MF)、法尼酯酸(FA)、蜕皮激素、雌二醇、孕酮、幼体激素(JH III)等^[37]。雌蟹的GIH和GSH都直接作用于卵巢^[38],前者抑制卵黄发生,抑制卵巢生长发育,使其处于一种相对静止的状态,后者则启动卵黄发生,促进卵巢生长。MOIH和MIH分别抑制MF和蜕皮激素的合成与分泌^[39],而MF和蜕皮激素又在蟹类卵母细胞的减数分裂、卵黄发生和胚胎形成等繁殖过程中发挥重要作用^[37]。FA、雌二醇、孕酮、幼体激素(JH III)等都对卵巢的发育有不同程度的促进作用^[32]。罗荣兰等报道^[40]切除蟹类的双侧眼柄能够加快卵巢发育成熟。但蟹类的繁殖是各种激素共同作用的结果,Bray、Fingerman等研究发现^[41-42],切除眼柄会导致亲蟹不产卵或产很少的卵,且卵子质量低、甚至死亡,而亲蟹被切除眼柄后也易死亡。

生物胺DA、Methionine enkephalin通过抑制GSH的释放,抑制卵巢的发育^[42-43];5-HT和DA抑制剂Spiperone则是刺激GSH的分泌,从而也就相应的促进卵巢的发育^[44]。

外界环境条件,如温度、盐度、营养、光照和污染物等,对蟹类卵巢发育影响的研究表明,不同的种类,其最适温、盐度都不同,但适宜范围内的高温高盐都会促进卵巢成熟产卵^[45];繁殖期间给予充足、适宜的营养,如增加多不饱和脂肪酸的供应,添加VE、VC等,都对卵巢的生长发育有利^[46-47];光质和光照时间对卵巢发育都有影响,混合光和自然光下都可得到满意的结果,蓝光和绿光的作用并不明显,弱光和延长光照时间可能加速蟹卵黄发生^[29];萘、汞、镉、铜、磷酸三丁酯和硫丹等污染物质,通过影响蟹类的神经内分泌,都会抑制卵巢的生长发育。如萘能抑制5-HT和GSH的释放,使卵母细胞凋亡^[43];汞能抑制5-HT的作用,抑制亮氨酸与卵巢蛋白质的结合;镉、铜、磷酸三丁酯等能促进GIH的释放等^[44,48]。

综上所述,蟹类繁殖生物学的研究已经取得了很大的成绩。获得了大量蟹类繁殖力的资料,搞清楚蟹类卵巢发育的基本过程,并了解了影响这一过程的很多因素。

2.3 生产应用

我国目前研究和养殖最多的是中华绒螯蟹和锯缘青蟹等,而且已经积累了一些养殖技术经验。如

当锯缘青蟹的甲壳由青绿色转变为红棕色时,表明其卵巢已经发育成熟,即将产卵了;亲蟹在温度 15 ℃ 下就能抱卵,但在 25 ℃ 时抱卵率和优质抱卵率最高,分别达 66.7% 和 85.0%;盐度 20.2 时抱卵率已经很高,25 ~ 30 ℃ 是锯缘青蟹抱卵的理想盐度;圆钝橘黄的卵块,绝大多数能顺利产幼;而圆钝粉红的卵块,则有少量不能正常产卵,或产出的幼体活力差^[49];抱卵的亲蟹在水温 23 - 29 ℃, 盐度 25 - 30 下,经过 10 - 19 d 即可孵出幼体^[50];抱卵蟹培育和胚胎发育期间孵育温度的日温差要控制在 2℃ 以内;个体干重和能量的乘积(DW × E) < 0.746 的溞状幼体可养活几率极小^[51]。在中华绒螯蟹幼蟹的饲料中添加一些微量元素,如 200 - 400 mg/100 gVC、20 - 40 mg/100 gVE,有利其正常生长发育、存活和蜕皮^[46,47]。

3 展望

传统的重量法、形态学方法为蟹类繁殖力研究提供基本的手段,取抱卵蟹的卵块,计数抱卵量,结合形态学测定进行推算当前研究的主要手段,而体积法(测定抱卵量)和解剖法(解剖即将产卵的蟹,用针刺破卵巢以使卵粒流出,测定怀卵量)的应用,在甲壳类繁殖力研究中尚未见报道,有待于进一步的开发利用。由于种种原因,在产卵过程中、抱卵过程中,都会发生不同程度的卵丢失现象,因而,所测得的抱卵量和怀卵量是有差异的,对于多次产卵的种类,这种差异更是不言而喻的,若将一次产卵的产卵量作为繁殖力的推算依据,将会误导我们对于蟹类繁殖力的了解。此外,生活环境也会对蟹类的繁殖力产生影响,因而,在蟹类繁殖力的研究中应该结合蟹类的生理(产卵批次)和生态条件(栖息地纬度等)。

随着显微和电镜技术的发展和运用,卵巢的显微和超微结构研究已经取得了很大的进展。但是,以往的研究或者仅以显微结构作为判定依据,或者仅以超微结构作为判定依据,而没有将两种方法结合起来研究卵巢的发育。而且,不同种类,卵巢的发育过程和内部结构不尽相同。此外,卵巢发育与环境因子有关,因而,在卵巢发育的研究中,应该结合环境因子数据,如水温、盐度、光照、底质等。对蟹类卵巢发育的研究,不仅要依赖于传统的组织学切片技术,而且要重视与生物化学、染色技术和分子标记技术等相结合,才能较好地反映出卵巢的特征和变化。此外,还应加强对蟹类基础生物学,特别是生理、生活史、生活习性等方面的研究。

参考文献:

- [1] 魏崇德,陈永寿,董聿茂,等. 浙江动物志 - 甲壳类[M]. 杭州:浙江科学技术出版社, 1991, 280.
- [2] 俞存根,宋海棠,姚光展. 东海大陆架海域蟹类资源的评估[J]. 水产学报, 2004, 28(1): 41 - 46.
- [3] 俞存根,宋海棠,姚光展. 东海细点圆趾蟹数量分布的研究[J]. 水产学报, 2005, 29(2): 198 - 204.
- [4] Oshima S. Biological and fishery research in Japanese blue crab (*Portunus trituberculatus*) (Miers) [J]. Suisan Shikenyō Hokoku 1938, 9: 141 - 212.
- [5] Katsuyuki H, Kyohei F, Shuichi K. Batch fecundity of the swimming crab *Portunus trituberculatus* (Brachyura: Portunidae) [J]. Aquaculture 2006. 253, 359 - 365.
- [6] Engel W A. The blue crab and its shery in Chesapeake Bay. Part 1-Reproduction, early development, growth and migration [J]. Commer Fish Rev. 1958, 20 (6): 6 - 17.
- [7] 俞存根,宋海棠,姚光展. 东海中南部海域锈斑蟳渔业生物学和数量分布[J]. 湛江海洋大学学报. 2005, 25(3): 24 - 28.
- [8] Du P, McLachlan A. Biology of the three spot swimming crab, *Ovalipes punctatus* (De Haan) III. Reproduction, fecundity and egg development [J]. Crustaceana. 1984, 47 (3): 285 - 297.
- [9] 俞存根,宋海棠,姚光展. 东海细点圆趾蟹的生物学特性[J]. 水产学报, 2004, 28(6): 657 - 662.
- [10] Gonzalez-Gurriaran E. Crecimiento de la necora *Macropipus puber* (Decapoda, Brachyura) en la Ria de Arousa (Galicia, NW Espana), y primeros datos sobre la dinamica de la poblacion. Bol. Inst. Espanol Oceanogr [J]. 1985, 2 (1): 33 - 51.
- [11] Mori M, Zunino P. Aspects of the biology of *Liocarcinus depurator* in the Ligurian Sea [J]. Inv Pesq Barcelona. 1987, 51(1): 135 - 145.
- [12] Marcelo A A. Fecundity and reproductive output of the speckled swimming crab *Areneus cribrarius* (Lamarck, 1818) (Brachyura, Portunidae) [J]. Crustaceana. 2000, 73 (9): 1121 - 1137.
- [13] 俞存根,宋海棠,姚光展. 东海武士蟳生物学特性及资源状况的研究[J]. 浙江海洋学院学报(自然科学版). 2004, 23(3): 189 - 194.
- [14] Haddon M. Size-fecundity relationships, mating behaviour and larval release in the New Zealand paddle crab *Ovalipes catharus* (White, 1843) (Brachyura: Portunidae) [J]. Mar freshw Res. 1994, 28: 329 - 334.
- [15] Branco J O, AVILA M G. Fecundidade em *Callinectes danae* Smith (Decapoda, Portunidae) da Lagoa da Conceicao, Florianopolis, Santa Catarina, Brasil. Rev [J]. Brasileira Zool. 1992, 9 (3/4): 167 - 173.

- [16] Medeiros M F, Oshiro L M. Aspectos reprodutivos de *Callinectes danae* Smith, 1969 (Crustacea, Decapoda, Portunidae), na Baía de Sepetiba - RJ [J]. águas de Lindóia, 1990, 9: 150 - 159.
- [17] Costa T M, Negreiros M L. Fecundidade de *Callinectes danae* (Crustacea, Decapoda, Portunidae) na região de Ubatuba (SP), Brasil. Arq [J]. Biol Tecnol. 1996, 39(2): 393 - 400.
- [18] Mantelatto F L, Fransozo A. Fecundity of the crab *Callinectes ornatus* Ordway, 1863 (Decapoda, Brachyura, Portunidae) from the Ubatuba region, Sao Paulo, Brazil [J]. Crustaceana, 1997, 70(2): 214 - 226.
- [19] Santos S, Negreiros-Fransozo M L. Fecundity in *Portunus spinimanus* Latreille, 1819 (Crustacea, Brachyura, Portunidae) from Ubatuba, Sao Paulo, Brazil [J]. Interciencia. 1998, 22 (5): 259 - 263.
- [20] Sumpton W. Biology of the rock crab *Charybdis natator* (Herbst) (Brachyura:Portunidae) [J]. Bull mar Sci. 1990. 46(2): 425 - 431.
- [21] Potter I C, Loneragan R. The biology of the blue manna crab *Portunus pelagicus* in an Australian estuary [J]. Mar Biol. 1983, 78: 75 - 85.
- [22] Batoy C B, Sarmago J F, Pilapil B C. Breeding season, sexual maturity and fecundity of the blue crab, *Portunus pelagicus* (L.) in selected coastal waters in Leyte and vicinity, Philippines [J]. Ann trop Res. 1987: 157 - 177.
- [23] Ingles J A, Braume E. Reproduction and larval ecology of the blue swimming crab *Portunus pelagicus* in Ragay Gulf, Philippines [J]. Int Revue ges Hydrobiol. 1989, 74 (5): 471 - 490.
- [24] 王春琳, 薛良义, 刘凤燕, 等. 日本蟳 *Charybdis (Charybdis) Japonica* (A. Milne-Edwards) 繁殖生物学的初步研究 I 雌性繁殖习性 [J]. 浙江水产学院学报. 1996, 15(4): 261 - 266.
- [25] Mori M, Zunino P. Aspects of the biology of *Liocarcinus depuratus* in the Ligurian Sea [J]. Inv Pesq Barcelona. 1987, 51 (1): 135 - 145.
- [26] Kendall M S, Wolcott D L, Wolcott T G, Hines A H. Influence of male size and mating history on ejaculates in the blue crab, *Callinectes sapidus* [J]. Mar Ecol Prog Ser. 2002, 230, 235 - 240.
- [27] Jivoff P. The relative roles of predation and sperm competition on the duration of the post-copulatory association between the sexes in the blue crab, *Callinectes sapidus* [J]. Behav Ecol Sociobiol. 1997, 40: 175 - 185.
- [28] Campbell G R, D R Fielder. Egg extrusion and egg development in three species of commercially important portunid crabs from S. E. Queensland [J]. Proc. R. Soc. Queensland. 1988, 99: 93 - 100.
- [29] Hard W L. Ovarian growth and ovulation in the mature blue crab, *Callinectes sapidus* Rathbun [J]. Chesapeake Biol Lab Pbl 1942. 46: 3 - 17.
- [30] 王克行, 吴琴瑟, 纪成林, 等. 虾蟹类增殖学 [M]. 北京: 中国农业出版社. 1997: 18.
- [31] Subramoniam T. Crustacean ecdysteroids in reproduction and embryogenesis [J]. Comp Biochem Physiol. 2000. 125 (C): 135 - 156.
- [32] Hitoshi A, Toshiki M. Structure of the Ovary and Mode of Oogenesis in a Freshwater Crab *Potamon dehaani* [J]. Journal of morphology. 1999, 239: 107 - 114.
- [33] Mak A S *et al.* Vitellogenesis in the red crab *Charybdis feriatius*: hepatopancreas-specific expression and farnesoic acid stimulation of vitellogenin gene expression [J]. Mol. Reprod. Dev. 2005. 70, 288 - 300.
- [34] Li K, Chen L, Zhou Z, *et al.* The site of vitellogenin synthesis in Chinese mitten-handed crab *Eriocheir sinensis* [J]. Comparative Biochemistry and Physiology, Part B 2006. 143: 453 - 458.
- [35] Xue P, Wan X, Yong P Z. Comparative studies on fatty acid composition of the ovaries and hepatopancreas at different physiological stages of the Chinese mitten crab [J]. Aquaculture. 2006.
- [36] Mourente G, Medina A, Gonzalez S, Rodriguez A. Changes in lipid class and fatty acid contents in the ovary and midgut gland of the female fiddler crab *Uca tangeri* (Decapoda, Ocypodiidae) during maturation [J]. Mar. Biol. 1994, 121: 187 - 197.
- [37] Wainwright G, Rees H H. Hormonal regulation of reproductive development in crustaceans [J]. Environment and Animal Development. 2001: 71 - 84.
- [38] Fingerman M. Roles of neurotransmitters in regulating reproductive hormone release and gonadal maturation in decapod crustaceans [J]. Invert. Reprod. Dev. 1997, 31: 47 - 54.
- [39] Zapata V, Lopez L S *et al.* Ovarian growth in the crab *Chasmagnathus granulata* induced by hormones and neuroregulators throughout the year In vivo and in vitro studies [J]. Aquaculture. 2003, 224: 339 - 352.
- [40] 罗荣兰, 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.
- [41] Bray W A, Lawrence A L, Lester L J. Reproduction of eye stalk-ablated *Penaeus stylirostris* fed various levels of total dietary lipids [J]. World Aquac Soc. 1990, 21: 41 - 52.
- [42] Fingerman M. Roles of neurotransmitters in regulating reproductive hormone release and gonadal maturation in decapod crustaceans [J]. Invertebr Reprod Dev. 1997, 31: 47 - 54.
- [43] Sarojini R, Nagabhushanam R, Fingerman M. Naphthalene-induced atresia in the ovary of the crayfish, *Procambarus clarkii* [J]. Ecotoxicol Environ Safety. 1995, 31: 76 - 83.
- [44] Enrique M, Rodrm H, Laura S, *et al.* Inhibition of Ovarian Growth by Cadmium in the Fiddler Crab, *Uca pugilator* (Decapoda, Ocypodiidae) [J]. Environmental Research, Section B: Ecotoxicology and Environmental Safety. 2000, 46: 202 - 206
- [45] 张列士. 自然及养殖水体河蟹性成熟和性早熟的研究 [J]. 水产科技情报. 2001, 28(3): 106 - 112.
- [46] 陈立侨, 艾春香, 温小波, 等. 中华绒螯蟹幼蟹维生素 C 营养需求研究 [J]. 海洋学报, 2005, 27(1): 130 - 136.
- [47] 艾春香, 陈立侨, 温小波. 中华绒螯蟹仔蟹维生素 E 营养需求研究 [J]. 海洋科学, 2002, 26(11).
- [48] Richard F, Yugi Oshimab. Effects of Toxicants on Developing Oocytes and Embryos of the Blue Crab, *Callinectes sapidus* [J]. Marine Environmental Research. 1996, 42 (14): 125 - 128.
- [49] 姚海富, 史海东, 毛国民. 不同温度和盐度对锯缘青蟹抱卵的影响 [J]. 浙江海洋学院学报(自然科学版), 2005, 24(1): 41 - 43.
- [50] 郑金宝, 谢仰杰. 锯缘青蟹抱卵蟹孵化的初步研究 [J]. 集美大学学报(自然科学版), 2004, 7(2): 358 - 363.
- [51] 朱小明, 李少菁, 金建锋. 孵育温度对锯缘青蟹幼体质量的影响 [J]. 生态学报, 2002, 22(10): 1629 - 1634.