

文章编号: 1004-7271(2001)02-0166-06
·综述·

十足目甲壳动物生殖激素对卵巢的作用及其调控

Effect and regulation of reproductive hormones on ovary in decapod crustacean

陆剑锋, 赵维信

(上海水产大学渔业学院, 上海 200090)

LU Jian-feng, ZHAO Wei-xin

(Fisheries College, SFU, Shanghai 200090, China)

关键词: 十足目甲壳动物; 生殖激素; 卵巢

Key words: decapod crustacean; reproductive hormones; ovary

中图分类号: Q45 文献标识码: A

随着经济甲壳动物养殖业的发展, 需要供应大量可靠的高质量卵, 因此如何促进虾蟹卵巢发育是经济甲壳动物养殖业中的重要问题^[1,2], 对影响虾蟹类卵巢发育的激素和产生它们的组织及器官已进行了不少的研究工作。传统的方法是切除眼柄诱导其卵巢发育和产卵, 由于手术破坏和去除了该动物的主要神经激素中心, 尤其是性腺抑制激素(GIH)的天然来源, 结果出现去眼柄动物迅速地不停地性腺发育, 从而导致卵的质量下降, 同时对动物损伤较大, 死亡率也较高^[3,4]。目前对如何促进虾蟹卵巢发育这一问题的解决尚在探索之中, 特别是如何使用外源激素以达到这一目的。本文因此就已经得到确认的三类激素: 类萜, 多肽, 类固醇作进一步探讨。此外, 促雄腺激素与生殖也有关, 抑制卵巢发育, 对个体性别决定和性腺发育起着重要的作用。

1 类萜

LeRoux^[5]最早描述了甲壳动物十足目(Decapoda)的大颚器(mandibular organ, MO), 又称之为大颚腺(mandibular gland)。之后, Byard^[6]在进行了美洲龙螯虾(*Homarus americanus*)的 MO 超微结构研究后, 认为甲壳动物十足目的 MO 是类似于昆虫咽侧体(corpus allatum, CA)的内分泌器官。Laufer 等^[7]和 Borst 等^[8]的报道证实了 MO 中含有昆虫保幼激素(juvenile hormone, JH)样的化合物甲基法尼酯(methyl farnesoate, MF)。Laufer 等^[9]又从尖头蟹(*Libinia emarginata*)的血淋巴中鉴定出保幼激素样物质, 并证实了只有 MO 才能产生和分泌 MF 和极少量的 JHIII, 同时推测 JHIII 可能是 MF 的环氧化物。JH 是昆虫特有的从咽侧体分泌的一种激素, 在昆虫发育过程中起着重要的调节作用, 其中之一就是促进卵子发育, 被认为是昆虫的促性腺激素^[9,10]。MF 是一种类萜, 属类脂, 具有类似胆固醇的构造, 因此 MO 的超微结构也是呈现出脊椎动物类固醇合成细胞和咽侧体的特征^[3,11,12]。

甲壳动物 MO 很可能分泌一些在结构和功能上与 JH 相类似的激素控制自身性腺发育^[4], 即 MO 与

收稿日期: 2000-10-26

基金项目: 上海水产大学研究生科研基金资助项目

第一作者: 陆剑锋(1976-), 男, 江苏常州人, 上海水产大学 1999 级硕士研究生, 专业方向为甲壳动物内分泌学。

甲壳动物繁殖有关。Couch等^[11]报道美洲龙螯虾的MO分泌MF——一种昆虫JHIII前体。许多十足目的甲壳动物MO也能够分泌MF^[7,9,13,14]。MF是一种具有JH生物活性且在结构上类似JHIII的化合物^[9],这种化合物可能是甲壳动物的JH^[7]。Laufer等^[9]发现雌性尖头蟹的MO分泌MF与生殖有关,MF分泌的最高峰是临近卵巢发育末期,即当卵母细胞生长和卵黄发生最旺盛的时期。Tsukimura和Kamemoto^[3]发现MF和JHIII对范氏对虾(*Penaeus vannamei*)离体卵巢有直接刺激作用,显著地增大其卵径。李胜和赵维信^[15]证实了克氏原螯虾(*Procambarus clarkii*)的MO形态结构随卵巢发育而呈周期性变化;并指出卵黄发生期时,MO形态结构变化到达顶峰,此时MO长至最大。接着赵维信和李胜^[16]又进一步采用埋植和离体方法进行克氏原螯虾MO对卵巢发育作用的研究,研究结果表明,卵黄发生期卵巢对MO提取物较敏感;卵黄发生期的MO提取物生物效应最强;MO的功能性物质具有促进卵母细胞发育的作用。

有关JH类似物(JHA)的报道:魏华和赵维信^[4]用1%浓度JHA-ZR515分别以40 μ L/尾,70 μ L/尾,100 μ L/尾3个剂量点滴罗氏沼虾(*Macrobrachium rosenbergii*),均使罗氏沼虾提前产卵,在一个产卵周期内使产卵率分别提高75%、60%、61.9%。之后,赵维信等^[17]又报道了JHA-ZR515低浓度(1:10⁵)和高浓度(1:10²)对罗氏沼虾的离体卵巢卵黄发生前期和卵黄发生期卵母细胞卵径增大具极显著作用($P < 0.01$),高浓度的JHA-ZR515(1:10²)对成熟前卵母细胞卵径增大有显著的促进作用($P < 0.05$)。这些结果表明JHA对甲壳动物生殖有直接调控作用。

2 多肽

生产上常采用切除眼柄以促进卵巢成熟,现已证实眼柄里所含影响卵巢发育的物质是神经激素,它是由甲壳动物的眼柄视神经节上的X器官所合成,其化学性质属多肽。因为该多肽作用于卵巢,能抑制卵巢发育,故称性腺抑制激素(GIH)。赵维信等^[17]发现罗氏沼虾眼柄粗提液低浓度(1:10⁵)和高浓度(1:10²)组对其初级卵黄发生期和成熟前卵巢发育有抑制作用,使卵母细胞卵径显著减小($P < 0.05$),这与Muskenbush^[18]发现范氏对虾眼柄提取物抑制离体卵巢卵黄合成相一致。Passano^[19,20]认为甲壳动物眼柄X器官可能产生一种蜕皮抑制物质,Carlis^[21]和Durad^[22]将游泳亚目(Natania)端髓(MT)部分的X器官产生的蜕皮抑制物质称之为蜕皮抑制激素(MIH)。Rao^[23]通过对MIH的分离和描述,证实了MIH是一种神经肽,同时发现给*Oxydop macrocera*(一种蟹)注射眼柄提取物(含MIH),其蜕皮过程受到抑制作用。因此切除眼柄可导致蜕皮,加快卵巢发育。Wainwright等^[24]从食用黄道蟹(*Cancer pagurus*)的眼柄窦腺(SG)提取物中发现存在两个神经肽(MOIH1和MOIH2)抑制MF的合成,证实了MF的生物合成受甲壳动物眼柄窦腺因子的负调控,这种因子被称为大颚器抑制激素(MOIH)。总之,甲壳动物的眼柄部分具有神经内分泌系统,它合成和分泌对蜕皮和性腺发育起调节作用的多肽-蜕皮抑制激素(MIH)和性腺抑制激素(GIH)。

脑或胸神经节也可促进卵巢成熟^[25],其神经分泌细胞在卵巢成熟期明显活跃^[26]。因此可以认为脑或胸神经节分泌促性腺激素(GSH),对卵巢起刺激作用。

由此可见,甲壳动物十足目的生殖可能受到其眼柄神经节上的X器官分泌的GIH的抑制及受脑或者胸神经节分泌的GSH的刺激。

3 类固醇

3.1 性类固醇

Schwerdferger^[27]最早发现节肢动物体内具有雌激素活性物质,但直到Donahue^[28]报道了美洲龙螯虾的卵具有雌激素活性物质后才被认可。之后Lisk^[29]证实了此物质为17 β -雌二醇(17 β -estradiol)。Jeng等^[30]又从长缝拟对虾(*Parapenaeus fissurus*)的卵巢中检测出雌二醇,并且进一步确认为同时具有17 β -雌二醇和雌酮(estrone)。Nikitina等^[31]从甲壳动物体组织抽提液检测出孕酮(progesterone)和睾酮

(testosterone)。

Couch 等^[32]从美洲龙螯虾的卵巢和血清中检测出 17 β -雌二醇和孕酮。发现 17 β -雌二醇浓度与卵巢成熟度相平行,成熟卵巢中具高浓度的 17 β -雌二醇,而未成熟卵巢中则检测不出;在卵巢中还检测到较高的孕酮水平。Couch 等^[32]还指出这些类固醇浓度变化与卵巢发育相关,认为 17 β -雌二醇在美洲龙螯虾中同脊椎动物一样能够促进卵黄蛋白的发生和卵的发育。赵维信等^[17]报道了 17 α -羟孕酮(17 α -hydroxyprogesterone)和孕酮不论低浓度(10pM)或高浓度(1nM)对罗氏沼虾的离体卵巢卵黄发生期前和卵黄发生期卵母细胞卵径增大均有极显著的刺激作用($P < 0.01$);雌二醇仅在高浓度(1nM)条件下对卵黄发生前期卵母细胞卵径增大有极显著影响($P < 0.01$),低浓度(10pM)则无显著影响($P > 0.05$),并发现孕酮作用优于雌二醇。该研究结果表明,罗氏沼虾卵巢发育受孕激素直接作用。而 Tsukimura 和 Kamemoto^[3]认为孕酮对范氏对虾离体卵巢卵径增大无作用,这可能是由于所用剂量最低的缘故。Yano^[1]报道孕酮能够诱导刀额新对虾(*Metapeneus ensis*)卵巢成熟和排卵,通过注射孕酮(0.01 μ g/g 体重)。观察到卵巢发展的较高阶段(III, IV, V 期),对照组仅停留在早期阶段(II 期)。根据 Junera 等^[33]认为存在刺激卵黄蛋白原卵巢激素(vitellogenin-stimulating ovarian hormone, VSOH),该激素控制跳钩虾(*Orchestia gammaerlla*)的卵黄蛋白原(Vg)的合成,Yano^[1]进一步推断孕酮可能是甲壳动物的 VSOH 或者 VSOH 前体。Yano^[2]又报道了 17 α -羟孕酮能有效地刺激日本对虾(*Penaeus japonicus*)Vg 的合成和释放进入血淋巴,并再次提出可能存在着类固醇激素如蜕皮类固醇(ecdysteroid),孕酮或者 17 α -羟孕酮,刺激 Vg 的合成,然后 Vg 释放进入血淋巴,最后再从血液中吸收进入卵母细胞。Tsukimura 和 kamemoto^[3]报道了 17 α -羟孕酮在浓度 1pM-100nM 能显著地增大范氏对虾卵径。结合赵维信等^[17]和 Yano 等^[2]的研究数据,可以认为 17 α -羟孕酮对刺激卵巢生长具有直接作用。以上研究中各种类固醇含量和甲壳动物卵巢的相关性及促进卵巢发育的作用,表明性类固醇是卵巢发育的一定阶段所必须的,但这种相关性及作用是有所差异的。

性类固醇的来源:甲壳动物具有合成脊椎动物型的类固醇的能力在许多种类已见报道。如日本龙螯虾(*Panulirus japonicus*)能将放射性标记的胆固醇在活体内转化为 17 α -羟孕酮^[34];三疣梭子蟹(*Portunus trituberculatus*)的离体卵巢能将孕酮转化成为 17 α -羟孕酮^[35];罗氏沼虾卵巢内 17 β -羟类固醇脱氢酶(17 β -hydroxysteroid-dehydrogenase)的活性随卵巢发育而变化,17 β -雌二醇水平呈现出与该酶的活性相关^[36]。

3.2 蜕皮类固醇

甲壳动物和昆虫一样也能合成蜕皮类固醇,其蜕皮激素研究的深度仅次于昆虫。Gabe^[37]在等足目甲壳动物头部发现一对无管腺(并称之为 Y-器官),它们的解剖位置和特征与昆虫的蜕皮腺相似,并且呈现出与蜕皮相关的分泌活性。Y-器官(昆虫前胸腺的同源器官)是甲壳动物的蜕皮腺,腺体位于头胸甲前部,它们的解剖学具有较大的种间差异,主要合成产物为:蜕皮酮(E),20-羟基蜕皮酮(20-HE),25-脱氧蜕皮酮(25-dE),3-脱氢蜕皮酮(3-DE),百日青甾酮(PoA)^[38-41]。

罗荣生等^[42]报道了中华绒螯蟹(*Eriocheir sinensis*)血淋巴 20-HE 同卵母细胞发育各个阶段有密切关系:在卵母细胞小生长期,血淋巴 20-HE 持续上升,进入卵母细胞大生长期后迅速下降。卵母细胞早期生长必需高浓度的血淋巴 20-HE,同时也证明外源注射 20-HE 有刺激卵巢增重作用。Chaix 和 De Reggi 等^[43]报道了蜘蛛蟹(*Acanthony lunulatus*)在卵黄发生时,卵巢中 E 和 20-HE 含量增多。Siu-ming chan 等^[44]研究发现范氏对虾与蜘蛛蟹有类似结果。以上研究结果表明,蜕皮类固醇可能是甲壳动物的卵巢发育所必须的。

但也有学者并未得出类似结论,如赵维信等^[17]得出蜕皮激素对罗氏沼虾离体卵母细胞卵径增大无作用;Quackenbush^[18]得出 E 对范氏对虾离体卵巢卵黄合成也无作用。这些研究发现,又显示出蜕皮类固醇与卵巢发育无直接关系,对此需作进一步探讨。

蜕皮类固醇激素神经内分泌调控:Zeleny^[45]最早发现眼柄神经分泌系统对蜕皮有调控作用,而去除眼柄则经常导致蜕皮速度加快。Rao^[23]报道了眼柄神经肽 MIII 具有蜕皮抑制作用。近年来 Soumoff 和

Oconnor^[46]揭示 E 的分泌受眼柄视神经节上的窦腺(SG)提取物的抑制。现已证实,眼柄的去除将导致蜕皮节律的加速,并且诱导血淋巴蜕皮类固醇水平上升,从而刺激卵母细胞的生长。因此眼柄作为 MIH 的来源和 Y-器官作为蜕皮类固醇激素的来源,两者结合在一起组成激素调控轴,共同调控蜕皮的发生。

4 促雄腺激素

促雄腺(androgonic gland, AG),又译雄性腺,造雄腺等,为雄性甲壳动物所特有,其功能是促使性别分化和参与雄性生殖。Cronin 早就描述了该器官^[47],至今只在软甲亚纲种类中发现具有该腺体^[48]。促雄腺细胞分泌的物质称为促雄腺激素(androgonic gland hormone, AGH),但对其化学结构仍不清楚,对其化学性质也尚无统一论,可能含有蛋白质或脂类成分^[49]。

近年来利用促雄腺切除和移植技术已获得了高比率的罗氏沼虾单性后代^[50,51];中华绒螯蟹促雄腺与性腺的体外共培养实验表明促雄腺能促进精巢中精子发生和排放,而对卵母细胞的生长和发育却具有抑制作用^[49]。以上研究对与进一步开展经济虾蟹类性别控制研究和单性化养殖在理论和实践上均具有重要的意义。

5 展望

纵观十足目甲壳动物生殖激素对卵巢作用及其调控研究,甲壳动物激素的研究已取得了显著的发展。尤其是在眼柄切除、激素诱导、内分泌腺体移植等方面,积累了大量且丰富的资料,但仍有相当多的课题有待人们进一步深入研究和探讨:(1)改进眼柄切除技术:采用传统的眼柄切除法,虽可提前性成熟和提早产卵,但对动物损伤较大,死亡率也较高。建议采用眼柄镊烫法和眼柄激光照射法,其优点是对动物损伤少,不易感染,成活率高。(2)激素的调控机制:如目前还只发现 MF 的生物合成仅受人顎器抑制激素(MOH)的抑制,是否存在大顎器促进激素(MOSH),尚需进一步研究。(3)内分泌腺体的解剖定位:如国外学者对甲壳动物 Y-器官的研究已比较深入,但国内在这方面的工作还有待开展。(4)激素的生物合成和代谢降解:如蜕皮激素的合成和降解,至今也未完全阐明。昆虫中也同样存在这样的问题。(5)性别的控制技术:如何获得高比率的单性后代,这是当今甲壳动物研究的热点之一。特别是对经济虾蟹类的养殖显得尤为重要。(6)生殖激素的调控在水产养殖业上的应用:它直接面向生产,这是一个最值得探讨的课题。如目前经济蟹类养殖业上一个较突出的问题——中华绒螯蟹的“性早熟”,是否可以从内分泌的角度来探讨,这也是一个急需解决的课题。

参考文献:

- [1] Yano I. Induced ovarian maturation and spawning in grassyback shrimp, *Metapenaeus ovnis*, by progesterone[J]. Aquac, 1985, 47: 223 - 229.
- [2] Yano I. Effect of 17 α -hydroxy-progesterone on vitellogenin secretion in kuruma prawn, *Penaeus japonicus*[J]. Aquac, 1987, 61: 49 - 54.
- [3] Tsukimura B, Kamemoto F I. *In vitro* stimulation of oocytes by presumptive mandibular organ secretion in the shrimp, *Penaeus vannamei*[J]. Aquac, 1991, 92: 59 - 66.
- [4] 魏 华, 赵维信. 保幼激素类似物及 17 α -羟孕酮对罗氏沼虾的产卵作用[J]. 上海水产大学学报, 1992, 1(1-2): 66 - 70.
- [5] LeBoux A. Description d'organes mandibulaires nouveaux chez les Crustacés Décapodes[J]. C R Acad Sci Paris, 1968, 266: 1414 - 1476.
- [6] Hyard E H, Shiver R H, Aiken D E. The mandibular organ of the lobster, *Homarus americanus*[J]. Cell Tiss Res, 1975, 162: 13 - 22.
- [7] Laufer H, Borst D W, Bake F C, et al. Juvenile hormone in crustacean[J]. Bio Bull, 1985, 169: 543.
- [8] Borst D W, Sinkov M, Laufer H, et al. Methyl farnesoate production by the crustacean mandibular organ[J]. Am Zool, 1985, 25: 103A.
- [9] Laufer H, Borst D W, Bake F C, et al. Identification of a juvenile hormone-like compound in a crustacean[J]. Science, 1987, 235: 202 - 205.
- [10] 丁汉波, 全允桐, 黄 浙. 发育生物学[M]. 北京: 高等教育出版社, 1987. 87.
- [11] Couch E F, Adejwon C A, Segal S J, et al. Ultrastructural study and radioimmunological evidence for progesterone production in the mandibular gland of the lobster, *Homarus americanus*[J]. Biol Bull, 1976, 155: 433.
- [12] 赵维信, 李 胜. 克氏原螯虾大顎器的超微结构研究[J]. 水产学报, 1998, 22(4): 303 - 338.
- [13] Laufer H, Honola E, Borst D W. Methyl farnesoate: its site of synthesis and regulation of secretion in a juvenile crustacean[J]. Insect Biochem, 1987b, 17: 1129 - 1131.

- [14] Borst D W, Laufer H, Landau M, et al. Methyl farnesoate and its role in crustacean reproduction and development[J]. *Insect Biochem*, 1987, 17: 1123 - 1127.
- [15] 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.
- [16] 赵维信, 李 胜. 克氏原螯虾大颚器对卵巢发育的影响. 水产学报[J], 1999, 23(3): 229 - 233.
- [17] 赵维信, 贾 江, 安 苗. 外源激素和眼柄提取物对罗氏沼虾卵母细胞的离体诱导作用[J]. 上海水产大学学报, 1996, 5(4): 221 - 225.
- [18] Quackenbush L S. Yolk synthesis in the marine shrimp, *Penaeus vannamei*[J]. *Comp Biochem Physiol*, 1992, 103A: 711 - 714.
- [19] Passano L M. The x-organ-sinus gland neurosecretory system in crabs[J]. *Anat Rec*, 1951a, 111: 502.
- [20] Passano L M. The x-organ, a neurosecretory gland and controlling molt in crabs[J]. *Anat Rec*, 1951b, 111: 143.
- [21] Carlisle D B. The x-organ-sinus gland complex, somatropin, the ovarian inhibition hormone, and sex reversal in *Lyssmata* (Nataoria, Hippolytidae)[J]. *Pubbl Staz Napoli Suppl*, 1954, 24: 79 - 80.
- [22] Durand J D. Neurosecretory cell types and secretory activity in the crayfish[J]. *Biol Bull*, 1956, 1103: 62 - 76.
- [23] Rao K. Isolation and partial characterization of the molting-inhibiting hormone of the crustacean eyestalk[J]. *Experientia*, 1956, 21: 593 - 594.
- [24] Wainwright C, 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.
- [25] Yano I, Tsukimura B, Sweeney J N, et al. Induced ovarian maturation of *Penaeus vannamei* by implantation of lobster ganglion[J]. *J world Aqua Soc*, 1988, 19: 204 - 209.
- [26] Mohamed K S, Diwan A D. Neuroendocrine regulation of ovarian maturation in the Indian white prawn *Penaeus indicus* H. Milne Edwards[J]. *Aquac*, 1991, 98: 381 - 393.
- [27] Schwerdtfeger H. Beiträge zum Vorkommen und zur Wirkung der Weiblichen Sexual hormone[J]. *Arch Exp Path Pharmac*, 1932, 163: 487 - 492.
- [28] Donahue J K. Fluorimetric and biological determination of estrogens in the eggs of the American lobster, *Homarus americanus*[J]. *Proc Soc Exp Biol Med*, 1948, 69: 179 - 181.
- [29] Lisk R D. Estradiol-17 β in the eggs of the American lobster, *Homarus americanus*[J]. *Can J Biochem Physiol*, 1961, 139: 659 - 663.
- [30] Jeng S S, Wang W C, Chang D F. Existence of an estrogen-like compound in the ovary of the shrimp, *Parapenaeus fissurus*[J]. *Gen Comp Endocr*, 1978, 36: 211 - 214.
- [31] Nikitina S M, Savchenko O N, Kogan M E, et al. Preparative isolation of progesterone, testosterone and estrogens from tissues of marine invertebrates [J]. *Zh Evol Biokhim Fiziol*, 1977, 13: 443 - 447.
- [32] Couch E F, Hagino N, Lee W, et al. Changes in estradiol and progesterone immunoreactivity in tissues of the lobster, *Homarus americanus*, with developing and immature ovaries[J]. *Comp Biochem Physiol*, 1987, 87A(3): 765 - 770.
- [33] Jnerna B Z, Zerbib C, Martin M, et al. Evidence for control of vitellogenin synthesis by an ovarian hormone in *Orchestia gunnarellii* (Pallas), Crustacea, Amphipoda[J]. *Gen Comp Endocr*, 1997, 31: 457 - 462.
- [34] Kanazawa A, Teshima S. *In vivo* conversion of cholesterol to steroid hormone in the spiny lobster, *Paraliris japonicus*[J]. *Bull Jpn Soc Sci Fish*, 1971, 37: 891 - 898.
- [35] Teshima S, Kanazawa A. Bioconversion of progesterone by the ovaries of crab, *Portunus trituberculatus*[J]. *Gen Comp Endocr*, 1971, 17: 152 - 157.
- [36] Ghosh D, Ray A K. 17 β -hydroxysteroid dehydrogenase activity of ovary and hepatopancreas of freshwater prawn, *Macrobrachium rosenbergii*, relation to ovarian condition and estrogen treatment[J]. *Gen Comp Endocr*, 1993, 89: 248 - 254.
- [37] Gube M. Quelques acquisitions récentes sur les glands endocrines des arthropodes [J]. *Experientia*, 1953, 9: 90 - 92.
- [38] 李永材, 黄溢明. 比较生理学[M]. 北京: 高等教育出版社, 1985. 249.
- [39] 王宗舜. 蜕皮激素在动物界的发生.[J]. 动物学杂志, 1993, 28(2): 45 - 47.
- [40] 郭世英. 无脊椎动物内分泌与激素综览[J]. 动物学杂志, 1996, 31(3): 51 - 54.
- [41] Lachaise F, LeRoux A, Hubert M, et al. The molting gland of crustaceans: location, activity, and endocrine control[J]. *J Crust Bio*, 1993, 13(2): 198 - 234.
- [42] 罗荣生, 王幽兰, 曹梅汛, 等. 中华绒螯蟹血淋巴 20-羟蜕皮酮诱发蜕皮和卵巢发育作用[J]. 动物学报, 1990, 36(2): 157 - 164.
- [43] Chaix J C, De Roggi M. Ecdysteroid levels during ovarian development and embryogenesis in the spider crab, *Acanthonyx lualaba*[J]. *Gen Comp Endocr*, 1982, 47: 7 - 14.
- [44] Sin - ming chuan, Rankin S M, Keeley L L. Characterization of the molt stages in *Penaeus vannamei*: setogenesis and hemolymph levels of total protein, ecdysteroids and glucose [J]. *Biol Bull*, 1988, 175(2): 185 - 192.
- [45] Zeleny C. Compensatory regulation [J]. *J Exper Zool*, 1905, 2: 1 - 102.
- [46] Sounkoff C, Connor J D. Repression of Y-organ secretory activity by molt inhibiting hormone in the crab *Pachygrapsus crassipes*[J]. *Gen Comp Endocr*, 1982, 48: 432 - 439.
- [47] Cronin L E. Anatomy and histology of the male reproductive system of *Callinectes sapidus* Rathbun[J]. *J Morph*, 1947, 81: 209 - 239.

- [48] 蔡牛力. 甲壳动物内分泌学研究展望[J]. 水产学报, 1998, 22(2): 154 - 161.
- [49] 邱高峰, 吴 萍, 楼允东. 中华绒螯蟹促雄腺的结构和功能[J]. 水产学报, 2000, 24(2): 108 - 112.
- [50] Sage A, Cohen D, Milne Y. Effect of androgenic gland ablation on morphotypic differentiation and sexual characteristic of male freshwater prawns, *Macrobrachium rosenbergii* [J]. Gen Comp Endocrin, 1990, 77: 15 - 22.
- [51] Malecha S R, Nevin P A, Phyllis H, et al. Sex-ratios and sex-determination in progeny from crosses of surgically sex-reversed freshwater prawns, *Macrobrachium rosenbergii* [J]. Aquac, 1992, 105: 201 - 218.