

综 述

# 甲壳动物内分泌学研究 with 展望

## A REVIEW OF CRUSTACEAN ENDOCRINOLOGY

蔡生力

(中国水产科学研究院黄海水产研究所, 青岛 266071)

CAI Sheng-Li

(Yellow Sea Fisheries Research Institute, CAFS, Qingdao 266071)

关键词 甲壳动物, 内分泌学, 激素

KEYWORDS Crustacean, Endocrinology, Hormone

甲壳动物内分泌学研究起始于本世纪初, 至今已累积了大量的研究成果和资料, 涉及的范围很广泛 [Carlisle 和 Knowles 1959, Fingerman 1987, 郑 重 1989], 这些研究包括早期的甲壳动物色素系统与体色变化的关系, X- 器官窦腺复合体的发现和描述及其调控蜕皮、性成熟、血糖浓度等的功能, 后来的激素 (Hormone) 分离、提纯及其化学性质分析; 利用放射免疫、细胞免疫化学、ELISA、气、液相色谱技术检测各种激素在甲壳动物相关组织内的浓度及变化; 到近十几年来广泛开展的与水产养殖相关的虾、蟹生长繁殖与内分泌的关系, 尤其是内分泌系统对甲壳动物卵黄生成、卵巢发育的生理调控功能等等。

本文将概要总结介绍一下迄今为止在甲壳动物体内所发现的各种内分泌腺的位置、结构及内分泌系统对甲壳动物一些重要生理活动的调控功能。

## 1 内分泌腺

### 1.1 X 器官窦腺复合体

窦腺是甲壳动物神经内分泌的主要调控中心。在大多数有眼柄的种类中, 该器官位于眼柄, 而在无眼柄的等足类和其它少数有眼柄的种类中, 窦腺位于头部近脑侧。Hanstrom [1933] 首先发现并描述了甲壳动物眼柄上的两种内分泌组织, 将其中一种命名为 X 器官, 另一种因其位于血窦旁, 命名为窦腺 (sinus gland SG)。因这两种结构间有纤维束相连, 又同位于眼柄, 所以通称为 X- 器官窦腺复合体。窦腺还通过纤维束与脑相连。

进一步的研究 [Bliss 1951, Passano 1951] 表明, 窦腺本身并不产生激素, 只是一个神经血管器, 起贮藏和释放激素的功能, 它由许多神经分泌细胞的轴突构成。眼柄中还具有视神经层、外髓、内髓和端髓。构成窦腺的轴突终端的神经细胞体位于眼柄的端髓, 也就是所谓的 X- 器官 (图 1), 除了 X- 器官以外, 可能还有其它一些部位 (脑、胸神经节) 的神经分泌细胞体的轴突末端进入窦腺。但至少 90% 以上窦腺的轴突, 其胞体在端髓的 X- 器官 [Cooke 和 Sullivan 1982]。

窦腺释放许多重要神经肽激素如: 蜕皮抑制激素(molt-inhibiting hormone MIH), 性腺抑制激素(gonad-inhibiting hormone GIH), 甲壳动物高血糖激素(crustacean hyperglycemic hormone CHH)等等, 调控甲壳动物的蜕皮、生殖、血糖平衡和体色变化等生理功能。Gabe[1953]发现, 当甲壳动物处在蜕皮间期, 窦腺充满嗜酸性颗粒; 在蜕皮前期, 嗜酸性颗粒减少, 而刚蜕完皮后, 嗜酸性颗粒几乎消失。

### 1.2 后联结器官

甲壳动物头部还有两对神经血管器, 一对是后联结器(post-commissural organ PCO), 另一对是围心器(pericardial organ PO)。Knowles[1953]首次描述了PCO, 该器官是神经血管器的神经轴突末端, 其神经细胞体位于食道后的联结处, 此联结在食道后连接环食道神经纤维管。PCO的功能是释放神经激素, 调控甲壳动物体色变化。Brown等[1952]曾指出, 一个后联结器官所具有的红色素集中激素的量相当于一对窦腺所含的该激素量。

### 1.3 围心腺

围心腺(PO)也是神经血管器, 位于环心脏的静脉腔中, 是由神经轴突末端构成的。这些神经从每一胸神经节发出进入围心腔, 在那儿形成围心的网状组织即PO。该结构在上世纪就已发现, 但直至50年代初才由Alaxandowicz和Carlisle[1953]弄清其功能是促使心脏兴奋。

### 1.4 Y-器官

非神经的上皮内分泌腺也是甲壳动物的重要内分泌器官, Y-器官就是其中之一。这对腺体位于头胸部的前鳃腔, 分泌蜕皮激素(ecdyson), 调控甲壳动物蜕皮。从比较内分泌学观点看, 该器官类似昆虫的前胸腺。Gabe[1953]首次描述了58种软甲亚纲种类的Y-器官。通常蟹类的Y-器官为一致密的集合体, 而螯虾和龙虾的Y-器官为弥散带。Y-器官的超微结构显示, 它由一种类型的细胞构成。这种细胞的结构类似于脊椎动物的类固醇分泌细胞, 如光面内质网远比粗面内质网丰富。甲壳动物不能自身合成胆固醇, 但能将食物中的胆固醇转化为固醇类蜕皮激素[Hinsch等1980]。

### 1.5 雄性腺

另一个上皮内分泌腺体是雄性腺(androgenic gland AG), 为雄性甲壳动物所特有, 至今只发现软甲亚纲的种类具有该器官。Cronin[1947]首先描述了该器官, Charniaux-cotton于1954年首次报道了该器官的功

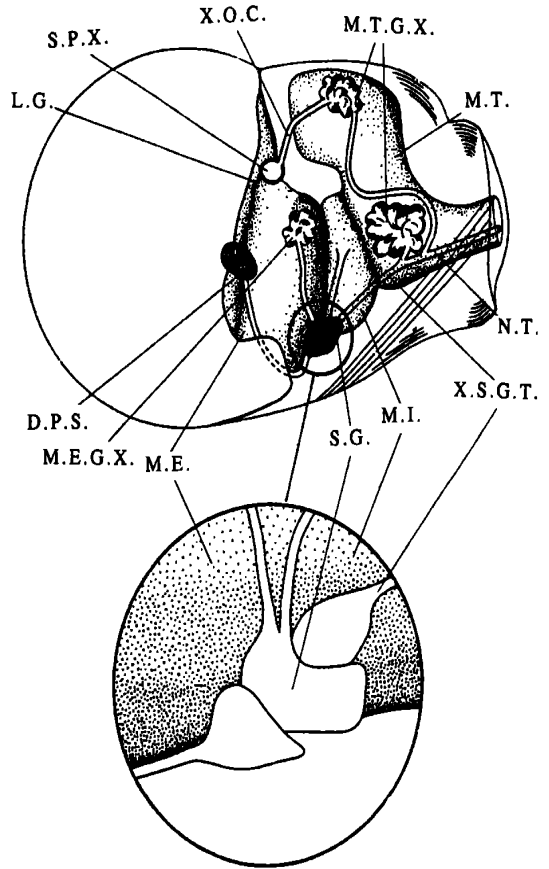


图1 锯齿瘦虾(*Leander serratus*)的眼柄示意图

下图: 窦腺放大图(仿Carlisle和Knowles 1959)

- D. P. S.: 附属色素斑; N. T.: 从头部到窦腺的神经分泌纤维束
- L. G.: 视神经层; M. E.: 外髓; M. E. G. X.: 外髓神经节 X 器官
- M. T. G. X.: 端髓神经节 X 官; M. I.: 内髓
- M. T.: 端髓; S. G.: 窦腺; X. S. G. T.: X-器官窦腺束
- S. P. X.: 感觉孔 X 器官; X. O. C.: X-器官连丝

能[Fingerman 1987]。雄性腺一般位于输精管的次射精端,所分泌的雄激素的功能是促使性分化和参与雄性生殖。超微结构显示,雄性腺的细胞类似于脊椎动物蛋白质激素分泌细胞,具有发达的粗面内质网。李霞和李嘉永[1993]也报道了中国对虾雄性腺分泌细胞具发达的粗面内质网和线粒体,这些结构为合成、分泌蛋白质激素所需。李富花和相建海[1996]的研究结果证明,雄性腺对中国对虾外形特征,尤其是交接器的发育起着重要作用,而对性比构成影响不大。

## 1.6 卵巢

Charniaux-cotton 在 1955 年还报道了端足目和等足目的卵巢分泌一种或多种激素控制雌体的第二性征分化。尽管十足目也可能存在相同的激素,但至今还没有直接证据[Fingerman 1987]。甲壳动物的精巢不具备分泌激素的功能。

## 1.7 大顎腺

甲壳动物另一重要内分泌腺是大顎腺(mandibular organ MO), Le Roux[1968]首次描述了该器官,由于它邻近 Y-器官,所以经常被误认为是 Y-器官。与 Y-器官仅具一种类型细胞不同,大顎腺由两种类型细胞组成。但 Hinsch[1980]发现只有雌性大顎腺具两种类型细胞,而雄体仅一种。

大顎腺的作用可能与蜕皮、生殖有关,因为在蜕皮和生殖阶段,其超微结构发生明显变化。另外去除眼柄后,大顎腺明显肥大。大顎腺的超微结构显示其具有脂质分泌结构。Laufer 等[1985]和 Borst 等[1985]发现大顎腺分泌甲基法尼醇(methyl farnesoate, MF),该激素可在甲壳动物体内转化为保幼激素(juvenile hormone JH),一种昆虫体内的重要激素。因此从比较内分泌学观点看,大顎腺类似于昆虫的咽侧体。此外大顎腺还可能是类固醇激素的合成场所。Couch[1987]研究表明,该器官具有较高的孕酮和雌二醇含量,尤其是孕酮含量周年都很稳定,雌二醇可能是通过孕酮转化的。

# 2 激素的作用

## 2.1 蜕皮

蜕皮受到激素的调节是早为人们所熟知的事实。蜕皮的整个过程包括蜕去旧甲壳,个体由于吸水迅速增大,然后新甲壳形成并硬化。因此甲壳动物的个体增长在外形上并不连续,呈阶梯形,每蜕一次皮,上一个台阶。Zeleny 早在 1905 年就已发现剪去眼柄可以引起早蜕皮,但其原理一直到四十年代由 Brown 和 Cuningham[1939]才弄清楚。他们发现甲壳动物窦腺分泌一种蜕皮抑制激素(MIH),能防止动物蜕皮。而一旦剪除眼柄,去除了 MIH,甲壳动物血液中的蜕皮激素浓度迅速升高,导致动物提前蜕皮。现已基本弄清 MIH 为一种多肽,其分子量在 1000~5000 道尔顿之间[Rao 1965, Freeman 和 Bartell 1976, Quackenbush 和 Hernkind 1983, Chang 1976, 1985, 1993]。MIH 能抑制甲壳动物蜕皮是由于它能显著抑制 Y-器官分泌蜕皮激素,体外培养试验结果充分证明了这一点。将眼柄抽提物加入体外培养 Y-器官的培养液中, Y-器官的分泌功能大大降低[Passano 和 Jyssum 1963, Mattson 和 Spaziani 1985]。除了直接作用于 Y-器官,抑制蜕皮激素分泌外,MIH 还可逆向作用于蜕皮激素本身,调节相关组织对蜕皮激素的反应。MIH 具有精氨酸加压素类似物的免疫活性,因此有人推测 MIH 在结构上与加压素相似。MIH 受到神经递质 5-羟色胺(5-hydroxytryptamine 5-HT)的调节,同时还受到 MIH 本身对 Y-器官作用结果的影响[Mattson and Spaziani, 1985a, b, c, d]。

蜕皮激素是固醇类物质。Y-器官产生 $\alpha$ -蜕皮酮,进入血液后转化为活性物质,实际的蜕皮激素是 20-羟蜕皮酮( $\beta$ -蜕皮酮)。Y-器官能从血液中吸收由食物中获得的胆固醇合成类固醇激素。蜕皮激素在血液中的浓度变化有一个普遍规律,即在蜕皮前期,蜕皮激素在血液中的浓度逐渐升高,在临近蜕皮时,形成一个峰值,然后浓度迅速下降,在实际蜕皮时,处于低浓度状态[Chang 1992, Stevenson 等 1979, Chang 和 Bruce, 1980, Baldaia 等 1984]。脊椎动物类固醇激素在血液中通常是与携带蛋白结合在一起运输的,而在甲壳动物血液中还未发现与类固醇激素结合的蛋白,至少 95% 的此类激素是自由运行的。

除了 MIH 和蜕皮酮外, Martin 等[1984]认为另有一种激素称作蜕皮促进激素(molt-accelerating hormone MAH)与蜕皮有关,推测可能具有促进 Y-器官合成蜕皮激素的功能,与 MIH 正相反。对于 MAH

的来源及 $q$ 其化学性质等,目前尚不清楚。此外 Wilder 等 [1995] 还发现甲基法尼醇(MF)与罗氏沼虾的蜕皮有关, MF 可以在整个蜕皮阶段检测到(3.5~10mg/mL), 在蜕皮后阶段, MF 水平较低, 在蜕皮前期, MF 水平升高, 临近蜕皮期, MF 升至最高, 然后在蜕皮时, MF 已下降, MF 的周期变化与蜕皮激素很相似。Chang [1992] 推测 MF 可能刺激 20-羟基蜕皮酮的分泌。

## 2.2 繁殖

与甲壳动物繁殖相关的第一种激素是由窦腺分泌的性腺抑制激素(GIH)。Panouse[1943]首先证实切除眼柄能加快甲壳动物性腺成熟, 很明显眼柄中除了 MIH 外, 还有一种能抑制甲壳动物卵巢发育的激素存在, 这一事实几乎在所有的十足目种类中得到证实。GIH 既无种类特异性, 也无性别特异性, 既抑制卵巢发育, 也能抑制雄性精巢发育成熟[Otsu 1963]。GIH 为多肽类的热稳定产物, 分子量约为 2000~5000 道尔顿 [Bomirski 等 1981, Quackenbush 和 Herrmkind 1983] GIH 的作用可能是阻止卵细胞吸收卵黄蛋白。另一种与甲壳动物繁殖相关的神经激素是脑和胸神经节分泌的性腺刺激激素(gonad-stimulating hormone, GSH) [Otsu 1963, Hinsch 1980, Yano 等 1988, 1992]。该激素的含量在生殖期的雌体中最高, 预示着对起卵黄蛋白合成的重要性。将处于生殖期的脑、胸神经节抽提物注射或器官直接移植入另一甲壳动物成体中, 能显著地促进其卵巢发育。而非生殖期的脑、胸神经节则无此功能。另外, 脑所含的 GSH 明显比胸神经节高。Tour 于 1977 年发现前脑分泌的激素对雄性生殖系统的完整是必需的。缺少这种物质, 雄性腺就会退化, 性别将发生性逆转。如灼烧雄性个体的前脑会导致精巢和雄性腺退化, 但这种手术对雌性生殖系统并无影响。进一步试验移植前脑至灼烧过的雄体时, 能阻止雄性腺退化[Fingerman 1987]。

雄性腺不仅调控雄性生殖系统的性分化, 同时还决定了生殖系统的功能发挥和第二性征发育。将雄性腺移植入雌性幼体钩虾, 其卵巢和第二性征便出现雄性化, 而去除幼体雄性钩虾的雄性腺, 将导致卵细胞的出现。目前为止还未发现精巢分泌任何激素。去除雄性腺后的精巢的移植也不会干扰卵巢发育。显然在雌性甲壳动物中, GIH 和 GSH 是直接作用于卵巢的, 而在雄性, GIH 和 GSH 是直接作用于雄性腺, 间接作用于精巢的。目前还不清楚雄性腺分泌的激素的化学性质, 有的认为是类脂物, 有的认为是多肽[Charniaux-Cotton 和 Payen 1985]。

与精巢不同, 卵巢能分泌一种以上的激素来调控雌性抱卵板雌性重要第二性征的发育。这类激素可能是初级滤泡细胞分泌的, 并且贯穿雌体一生, 因此称为持久性卵巢激素(permanent ovarian hormone)。另一种卵巢分泌的激素与抱卵板上的护卵刚毛暂时性生成有关, 称为暂时性卵巢激素(temporary ovarian hormone), 它可能是由次级滤泡细胞分泌的。这种刚毛在进入初级卵黄生成阶段, 雌性蜕皮时发生 [Charniaux-Cotton 和 Payen 1985]。Junera 等[1977]推测次级滤泡细胞可能还分泌一种刺激卵黄生成的卵巢激素(vitellogenin-stimulating ovarian hormone, VSOH)。

作为脊椎动物生殖激素的类固醇激素, 如孕酮、雌二醇、睾酮等近些年来在甲壳动物中也受到普遍关注, 尤其是对一些具有较高养殖价值的种类, 如: 对虾、沼虾、龙虾、蟹类等。类固醇激素与生殖的关系研究颇多。利用生物检测、色谱技术、放射免疫等方法已在众多甲壳动物中检测到了孕酮、睾酮、雌二醇的存在 [Donahue 1948, Couch 等 1987, Quintio 等 1991, 1994, 姜仁良等 1992]。Couch [1987] 发现大颚腺的孕酮浓度始终保持一个相对较高的水平, 与卵巢发育与否或个体成熟与否无关。而雌二醇在未成熟个体中较难检测, 最高浓度的雌二醇发现于大颚腺。因此推测孕酮是由大颚腺分泌的, 而在生殖季节可转化为雌二醇。Quintio 也发现长额虾(*Pandalus hesleri*)血淋巴中孕酮浓度在卵黄生成启动时增加, 卵黄生成阶段下降, 而雌二醇浓度在卵黄生成阶段处在高峰期, 而在成熟卵从卵巢排出后下降, 因此他推测与脊椎动物相似, 雌二醇是调控长额虾性腺发育的重要激素。此外用孕酮、 $17\alpha$ -羟孕酮、雌二醇来注射甲壳动物雌体或进行卵巢细胞体外培养均发现具有明显的刺激卵黄生成, 加快卵巢发育的作用 [Yano 1987, Tsukimura 和 Kamemoto 1991, Goush 和 Ray 1992, 赵维信 1995, 1996]。有报道认为蜕皮激素的一定浓度对甲壳动物卵巢的生成是必需的, 其血液中浓度的周期性变化与卵巢发育相关联, 外源注射一定量的蜕皮激素也有助于卵巢的发育 [Suzuki 1986, 姜仁良等 1992, 罗荣生等 1990, 赵维信等 1992, 1996]。但也有报道认为该激素对藤壶的卵黄生成具抑制作用。保幼激素(JH)是调控昆虫卵黄积累的重要激素, 从比较内分泌学角度看, JH 及其类似物与甲壳动物的生殖也可能相关。事实上也有大量的研究报道证实 JH 及其类似物在甲壳动物血清中的存在以及通过外源注射及体外培养发现它们对卵巢发育的促进作用 [Payen 和 Costolow 1977, Tsukimura 和 Kamemoto 1991, 赵维信等 1996]。Laufer [1985] 进一步发现大多数甲壳动物大颚腺合成结构类似 JH 的甲基法尼醇(MF), 而且 MF 的

浓度变化与蜘蛛蟹(*Libinia emarginata*)的卵巢发育密切相关。MF 可能是 JH 的前体,进入血液后可以转化为 JH。目前尚不清楚是 MF 直接刺激卵黄生成还是在转化为 JH 后起作用,在血清中 MF 的浓度远高于 JH。MF 的结构与 JH-III 更接近,事实上 JH-III 对卵巢发育的诱导作用较 JH-I、JH-II 都强[Tsukimura 和 Kamemoto 1991]。也有一些相反的报道认为 JH 类似物并不能诱导卵巢发育[Hinsch 1980]。

## 2.3 色素活动

甲壳动物具两种色素效应器:色素细胞和视网膜色素。色素细胞存在于甲壳,负责体色的改变。视网膜色素控制照射在视轴或复眼上光敏感部位的光强,在强光下遮盖,在弱光下除去遮盖,反射光线。色素在色素细胞或视网膜上的活动主要是由眼柄分泌的神经激素调控。

### 2.3.1 色素细胞

色素细胞具许多向外延伸的突起,各种颜色如红、白等颗粒可以进出这些突起。色素颗粒分布在各突起称扩散,向内聚集于细胞体称集中。早在 1925 年 Koller 就曾将体色较黑的褐虾血液注射进入体色透明的虾类,结果发现后者体色也变暗了。Perkin 于 1928 年发现眼柄中具有一种物质能导致色素集中,这物质就是激素。进一步研究表明,色素活动受两种互为拮抗的色素扩散激素(pigment-dispersing hormone)和色素集中激素(pigment-concentrating hormone)的双重调控。上述两种激素又可能受 5-羟色胺,去甲肾上腺素,多巴胺等神经递质的调控。这三种神经递质均在甲壳动物体内发现,它们通过色素扩散和色素集中激素间接影响色素细胞。调控色素细胞的激素为多肽,如色素扩散激素为 18 肽,但各种类间的分子结构差异较大,如蟹和虾的色素扩散激素第 3、4、11、13、16 和 17 位的氨基酸不同[Rao 1985, Kleinholz 等 1986]。

### 2.3.2 视网膜色素

视网膜色素有三种:远端视网膜色素,近端视网膜色素和反射视网膜色素,这三种色素的联合作用调节着照射到复眼虹膜上的光强[Chang 1992]。十足目的视网膜色素是由光适应激素(Light-adapting hormone)和暗适应激素(Dark-adapting hormone)调控的,两种激素均位于眼柄,由窦腺分泌[Fingerman 等 1959, 1971]。Aoto 和 Hisano[1985]将长臂虾连续 7 天暴露于光照之下,再用电镜观察窦腺发现,一种轴突末端的分泌颗粒有明显的释放现象,证明窦腺释放了视网膜色素光适应激素。

Kulkarni 和 Fingerman[1986a, b]研究发现去甲肾上腺素刺激光适应激素的释放,而多巴胺刺激暗适应激素的释放。这两种激素同时还负责黑色素集中激素和红黑色素扩散激素的释放。

## 2.4 心跳

在围心腺中存在着刺激心脏活动的物质,围心腺的提取物可明显地增加甲壳动物心跳的频率和力度。至少有两种有活性的多肽可从 PO 中分离,其中 1 种的分子量约为 600 道尔顿[Cooke 和 Sullivan 1982]。

## 2.5 神经活动

从窦腺中还分离到一种多肽可以抑制运动和感觉神经的活动,现称为神经抑制激素(neuro-depressing hormone, NDH),它能降低运动和感觉神经的能力。有人认为 NDH 是调节中枢神经系统周期性活动的物质,对于一些周期性夜间活动的甲壳动物可在白天降低其活动能力。NDH 为分子量约 1,200 道尔顿的多肽[Huberman 等 1979]。

## 2.6 渗透压和离子调节

甲壳动物的渗透压和离子吸收也受内分泌系统调节。Van den boach de Aguilar 于 1976 年发现当卤虫处于低盐度海水中,其前脑的神经分泌细胞活性增加,使自身处于高渗状态,以保留钠离子。十足目动物处于低渗溶液时,眼柄中能分泌一种物质防止体重增加及降低血淋巴渗透压,而当动物处于高渗溶液环境,注射眼柄抽提物,并无什么反应。脑抽提物能导致  $\text{Na}^+$  离子流入增加,与眼柄因子互为拮抗,以保持身体渗透压和离子平衡。胸、脑神经节具一对渗透压调节激素,具有双重互为抵抗作用。该器管的乙醇提取物能降低动物在低渗环境下水的渗入,而丙酮溶解物则增加水的渗入。这些物质都是分子量为 800~1 000 道尔顿的多肽[Kamemoto 等 1966, 1972, Fingerman, 1987]。

## 2.7 血糖

Abramowitz 于 1944 年首次描述了甲壳动物高血糖激素(CHH), 由窦腺分泌, 具有提高血糖浓度的功能, 它又受 5-羟色胺的调节。CHH 还具种间特异性, 其化学性质为多肽, 分子量约 6 000~7 000 道尔顿 [Kleinholz 和 Keller 1973, Kallen 等 1986]。不同种类的 CHH 具不同氨基酸组成。现已能通过免疫细胞化学或放射免疫方法来检测 CHH。Rangneker 等[1961]报道甲壳动物眼柄还具有一种低血糖激素, 此说有待进一步验证。

## 3 展望

综观甲壳动物内分泌学研究历史, 可发现以下特点: (1) 与脊椎动物内分泌学研究建立在解剖学基础上的情形不同, 甲壳动物内分泌学建立在生理学基础上。多数激素是先研究它们的功能、化学性质后, 再探寻其来源即内分泌腺。(2) 所研究的对象绝大多数为软甲亚纲, 尤其是十足目的种类, 而对于鳃足亚纲、挠足亚纲等的种类涉及甚少。(3) 比较内分泌学尤其是与昆虫的比较内分泌学研究为甲壳动物内分泌学提供了重要的借鉴作用。(4) 近几年来, 越来越多的研究集中于甲壳动物的生长与繁殖, 直接与养殖生产结合, 从理论走向实践, 指导生产, 从而归纳产生新的理论。

尽管近 70 年来已对甲壳动物的内分泌学作了大量的研究, 积累了丰富的成果资料, 但仍有相当多的课题有待人们去进一步深入研究。如: (1) 激素的化学性质分析: 目前仍有相当多激素的化学性质有待分析, 尤其是肽类神经激素, 分子量较大, 种与种间的氨基酸组成差异颇大。(2) 激素的生物、化学检测: 激素在体内的水平很微小, 通常  $10^{-9} \sim 10^{-12}$  g/mL, 这就给检测带来困难, 目前仅放射免疫、色谱技术等少数几种方法可用于少数几种激素的测定。更灵敏便捷的测定方法有待进一步研究和建立。(3) 激素调节机制: 激素调控蜕皮、生殖等生理活动, 同时又受其它激素或神经递质的调控, 有许多机理机制尚待进一步研究。(4) 激素在水产养殖上的应用: 这是人们最期望解决、最有实用价值的研究课题, 如何在真正弄清甲壳动物内分泌调控机理的基础上, 象鱼类等脊椎动物一样, 达到人工控制甲壳动物繁殖的目的。

本文写作得到赵维信教授、王清印研究员、李 胜博士等的指导或提供资料, 杨丛海研究员对此文作了详细的修改, 一并致谢。

## 参 考 文 献

- 李 霞, 李嘉泳. 1993. 中国对虾(*Penaeus chinensis*) 内分泌器官的新发现—促雄性腺. 大连水产学院学报, 8(4): 17~21.
- 李富花, 相建海. 1996. 中国对虾促雄性腺形态结构和功能的初步研究. 科学通报, 41(15): 1418~1422.
- 罗荣生, 王幽兰, 曹梅讯等. 1990. 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. 动物学报, 36(2): 157~164.
- 姜仁良, 谭玉钧, 吴嘉敏等. 1992. 中华绒螯蟹血淋巴中 20-羟在蜕皮酮, 17 $\beta$ 雌二醇和睾酮含量的变动. 水产学报, 16(2): 101~106.
- 赵维信, 王义强, 欧阳春春. 1992. 中国对虾体内 20-羟基蜕皮酮含量与生长和性腺发育关系. 台湾海峡, 11(4): 305~309.
- 赵维信, 魏 华, 汪自强等. 1995. 人工诱导罗氏沼虾同步产卵与卵巢组织学研究. 水产学报, 19(4): 289~296.
- 赵维信, 魏 江, 安 苗. 1996. 外源激素和眼柄抽提物对罗氏沼虾卵母细胞的离体诱导作用. 上海水产大学学报, 5(4): 221~224.
- 郑 重. 1989. 甲壳动物激素的研究. 台湾海峡, 18(4): 287~298
- Alax-andowicz J S, Carlisle. 1953. Nervous organs in the pericardial cavity of the decapod Crustacea. Journal Marine Biological Association of the United Kingdom, 31: 563~580.
- Aoto T, H isano S. 1985. Ultrastructural evidence for the existence of the distal retinal pigment light-adapting hormone in the sinus gland of the prawn *Palaemon paudidens*. General and Comparative Endocrinology. 60: 468~474.
- Baldaia L, Porcheron P, Coimbra J, et al. 1984. Ecdysteroid in the shrimp *Palaemon serratus*: Relations with molt cycle. General and Comparative Endocrinology. 55: 437~443.
- Bliss D E. 1951. Metabolic effects of sinus gland or eyestalk removal in the land crab *Gecarcinus lateralis* Anatomical Record. 111: 502~503.
- Bomiski A, Arendarczyk M, Kawinska M, et al. 1981. Partial characterization of crustacean gonad-inhibiting hormone. International Journal of Invertebrate reproduction. 3: 213~219.

- Borst D W, Sinkus M, Laufer H, et al. 1985. Methyl farnesoate production by the crustacean mandibular organ. *American Zoologist*, 25: 103 A.
- Brown F A, Hines Jr, Fingerma n M. 1952. Hormonal regulation of the distal pigment of Palaemonetes. *Biological Bulletin*, 102: 212~ 225.
- Brown F A, Cunningham O. 1939. Influence of the sinus gland of crustaceans on normal viability and ecdysis. *Biol Bull*. 77: 104~ 114.
- Carlisle, Knowles. 1959. Endocrine Control in crustaceans Cambridge Monographs in Experimental Biology. Cambridge University Press, 10: 1~ 104
- Chang. E S. 1985. Hormonal control of molting in decapod crustacea. *America Zoologist* 25: 179~ 185.
- Chang E S, Bruce mJ. 1980. Ecdysteroid titers of juvenile lobsters following molt induction. *J Exper Zool*. 214: 157~ 160.
- Chang E S, Sage B A, O'onnor J D. 1976. The qualitative determinations of ecdysones in tissues of the crab, *Pachygrapsus crassipes*, following molt induction. *General and Comparative Endocrinology*. 30: 21~ 23.
- Chang E S. 1992. Endocrinology. In: Arlo W Fast, James Lester, eds. *Marine shrimp culture: Principles and Practice*. Chapter, 4: 53~ 81.
- Chang, Bruce M J, Tamone S L. 1993. Regulation of crustacean molting: A multihormonal system. *Am. Zool*. 33: 324~ 329.
- Charniaux-cotton H, Payen G. 1985. Sexual differentiation. In: Bliss D E, Atwood H L, Sandman D C, eds. *The biology of crustacea, Integument, pigment and hormonal processe*. Acad Pres, New York. 9: 217~ 229.
- Cronin L E. 1947. Anatomy and histology of the male reproductive system of *Callinectes sapidus* Rathbun. *Journal of Morphology*, 81: 209~ 239.
- Cooke I M, Sullivan R E. 1982. Hormones and neurosecretion. In: Bliss D E, Atwood H L, Sandeman D C eds. *The biology of crustacean. Neurobiology: Structure and function*. New York: Academic Press, 3: 205~ 290.
- Couch. E F. 1987. Changes in estradiol and progesterone immunoreactivity in tissues of the Lobster, *Homarus americanus*. With developing and immature ovaries. *Comp. Biochem. Physiol.* 67A: 765~ 770.
- Donabue J K. 1940. Occurrence of estrogens in the ovaries of certain marine invertebrates. *Endocrinology*, 27: 149~ 152.
- Fingerma n M. 1987. Endocrine mechanism of crustacean. *Journal of Crustacean Biology*. 7(1): 1~ 24
- Fingerma n M, Krasnow R A, Fingerma n S W. 1971. Separation assay and properties of the distal retinal pigment light-adapting and dark-adapting hormones in the eyestalks of the prawn *Palaemonetes vulgaris*. *Physiological zoology*, 44: 119~ 128.
- Fingerma n M, Lowe M E, Sundararaj B I. 1959. Dark-adapting and light-adapting hormones controlling the distal retinal pigment of the prawn *Palaemonetes vulgaris*. *Biol Bull*. 116: 30~ 36.
- Freeman J A, Bartell C K. 1976. Some effects of the molt-inhibiting hormone and 20-hydroxyecdysone upon molting in grass shrimp *Palaemonetes pugio*. *Gen Comp Endo*. 28: 131~ 142.
- Gabe M. 1953. Sur l'existence, chez quelques Crustacés Malacostracés d'un organe comparable ala glande de la mue des Insectes- *Comptes Rendus Hebdomadaires de l'Academie des Sciences*, 327: 1111~ 1113.
- Gosh D, Ray A K. 1992. Evidence for physiologic responses to estrogen in freshwater prawn. *Macrobrachium rosenbergii*. *J Inland Fish Soc India*, 24: 15~ 21
- Hanstrom B. 1933. Neue untersuchungen uber sinnesorgane und nervensystem des crustaceen. II - Zoologische Jahrbucher Abteilung fur Anatomie und Ontogenie der Tiere. 56: 387~ 520.
- Hinsch G W. 1980. Effect of mandibular organ implants upon the spider crab ovary. *Trans Am ser Micros Soc*. 99(3): 317~ 322.
- Hinsch G W, Spaziani E, Vensel W H. 1980. Ultrastructure of the Y- organs of Cancer antennarius in normal and eyestalked crabs. *Jornal of Morphology*. 163: 167~ 174.
- Huberman A, Arechiga H, Cimeta A. 1979. Isolation and purification of neurodepressing hormone from eyestalked of *Procambarus bowyeri*. *Ortmanno european journal of biochemistry*. 99: 203~ 208.
- Junera H, Zerbib C, Martin M et al. 1977. Evidence for control of vitellogenin synthesis by an ovary hormone in *Orchestia gammarella* (peddla) Crustacea: Amphipoda. *Gen Comp Endo*. 31: 248~ 462.
- Kallen J L, Reijntjens F M J, Peters D J M, et al. 1986. Biochemical analyses of the crustacean hyperglycemic hormone of the crayfish *Astacus leptodactylus*. *General and comparative endocrinology*, 61: 248~ 259.
- Kamemoto F I. 1966. Neurosecretion and salt and water balance in Annelida and crustacea. *Ameri zool*, 6: 213~ 219.
- Kamemoto F I, Tullis R E. 1972. Hydromineral regulation in decapod crustacea. *General and comparative endocrinology*. Supplement, 3: 299~ 307.
- Kleinholz L H, Keller R E. 1973. Comparative studies in crustacean neurosecretory hyperglycemic hormones. I. The initial survey. *General and comparative endocrinology*, 21: 554~ 564.
- Kleinholz L H, Rao K R, Riehm J P, et al. 1986. Isolation and sequence analysis of a pigment-dispersing hormone from eyestalks of the crab, *Cancer magister*. *Biol Bull*. 170: 135~ 143.
- Knowles F G W. 1953. Endocrine activity in the crustacean nervous system. *Proceedings of the Royal Society of London*. 141B: 248~ 267.

- Kulkarni G K, Fingerman M. 1986a. Chromatophoretropic activity of extracts of the brain and nerve cord of the leech, *Macrobodella decora*, in the fiddler crab, *Uca pugilator*. An in vivo and in vitro study. Comparative biochemistry and physiology, 84c: 369~ 372.
- Kulkarni G K, Fingerman M. 1986b. Distal retinal pigment of the fiddler crab, *Uca pugilator*. Evidence for stimulation of release of light adapting and dark hormones by neurotransmitters. Comparative biochemistry and physiology, 84c: 369 ~ 372.
- Laufer H, Borst D W, Baker F C, et al. 1985. Juvenile hormone-like compounds in *Libinia emarginata*. American Zoologist. 25: 103A.
- Le Rox A. 1968. Description d'organes mandibulaires nouveaux chez les Crustacés Décapodes – Comptes Rendus Hebdomadaires de l'Académie des Sciences. 266D: 1414~ 1417.
- Martin G, Keller R, Kegel K, et al. 1984. The hyperglycemic neuropeptide of the terrestrial isopod, *Porcellio dilatatus*. I: isolation and characterization. General and comparative endocrinology. 55: 208~ 216.
- Mattson M P, Spaziani E. 1985a. Characterization of molt-inhibiting hormone (MIH) action on crustacean Y-organ segments and dispersed cells in the land crab *Gecarcinus lateralis*. Comp. Biochem. Physiol., 83C: 77~ 82.
- Mattson M P, Spaziani E. 1985b. Functional relations of crab molt-inhibiting hormones and neurohypophysial peptides. Peptides, 6: 635~ 640.
- Mattson M P, Spaziani E. 1985c. 5-Hydroxytryptamine mediates release of molt-inhibiting hormone activity from isolated crab eyestalk ganglia. Biol Bull. 169: 246~ 255.
- Mattson M P, Spaziani E. 1985d. Cyclic AMP mediates release of Y-organ ecdysteroid production. Molecular and cellular endocrinology, 42: 185~ 189.
- Otsu T. 1963. Biohormonal control of sexual cycle in fresh water crab *Potamon dehaani*. Embryologia. 8: 1~ 20.
- Passano L M. 1951. The X-organ-sinus gland neurosecretory system in crab-Anatomical Record. 111: 502.
- Panouse J. 1943. Influence de l'ablation du pedoncle oculaire sur la croissance de l'ovaire chez la crevette *Leander serrius*. Comptes rendus hebdomadaires de l'Académie des Sciences, 217: 553~ 555.
- Passano L M, Jyssum S. 1963. The role of the Y-organ in crab proecdysis and limb regeneration. Comparative biochemistry and physiology, 9: 195~ 213.
- Payen G G, Costolow J D. 1977. Effects of a juvenile hormone mimic on male and female gametogenesis of the crab *Rhithropanopeus harrisi*. Biological Bulletin, 152: 199~ 208.
- Quinitio E T, Yamavchi K, Hara A, et al. 1991. Profiles of progesterone and estadiol like substance in the haemolymph of female *Pandalus kessleri* during an annual reproductive cycle. Gen Comp Endo, 81: 343~ 348.
- Quinitio E T, Hara A, Yamauchi K, et al. 1994. Changes in the steroid hormone and vitellogenin levels during the gametogenic cycle of the giant tiger shrimp, *Penaeus monodon*. Comp Biochem Physiol, 109: 21~ 26.
- Quinitio L S, Herrnkind W F. 1983. Partial characterization of eyestalk hormones controlling molt and gonadal development in the spiny lobster *Panulirus argus*. Journal crustacean biology, 3: 34~ 44.
- Rangneker P V, Sabnis P B, Nirmal H B. 1961. The occurrence of a Hypoglycemic factor in the eyestalks of freshwater crab, *Paratellusa jacquemontii*. J Animal Morpho Physio, 8: 137~ 144.
- Rao K R. 1965. Isolation and partial characterization of the molt-inhibiting hormones of the crustacean eyestalk. Experientia, 21: 593~ 594.
- Rao K R. 1985. Characterization of pigment-dispersing hormone in eyestalks of the fiddler crab *Uca pugilator*. Proceedings of the national academy of science. 82: 5319~ 5322.
- Stevenson J R, Armstrong P W, Chang E S, et al. 1979. Ecdysone titers during the molt cycle of the crayfish *Orconectes sanboni*. General and comparative endocrinology. 39: 20~ 25.
- Suzuki S. 1986. Effect of Y-organ ablation on oocyte growth in the terrestrial isopoda, *Armadillidium vulgare*. Biol Bull, 170: 350~ 355.
- Tsukimura B, Kamemoto F I. 1991. In vitro stimulation of oocytes by presumptive mandibular organ secretion in the shrimp *Penaeus vannamei*. Aquaculture, 92: 59~ 66.
- Wilder M N, Okada S, Fusetani N, et al. 1995. Hemolymph profiles of juvenoid substance in the giant freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* in relation to reproduction and molting. Fish Sci, 61(1): 175~ 176.
- Yano I. 1987. Effect of 17- $\alpha$  hydroxyprogesterone on vitellogenin secretion in kuruma prawn, *Penaeus japonicus*. Aquaculture, 61: 49~ 57.
- Yano I, Tsukimura B, James N, et al. 1988. Induced ovarian maturation of *Penaeus vannamei* by implantation of lobster ganglion. Journal World Aquacult Soc, 19: 204~ 209.
- Yano I, Wyban J A. 1992. Induced ovarian maturation of *Penaeus vannamei* by injection of lobster extract. Bull Nall Res Inst Aquacult. Japan Yoshokukenho. 21: 1~ 7.