

## 综 述

# 甲壳动物雄性腺研究的进展

## ADVANCES OF STUDIES ON ANDROGENIC GLAND IN CRUSTACEAN

吴 萍 楼允东 邱高峰

(上海水产大学渔业学院, 200090)

WU Ping, LOU Yun-Dong, QIU Gao-Feng

(Fisheries College, Shanghai Fisheries University, 200090)

关键词 甲壳动物, 雄性腺, 雄性腺激素

KEYWORDS Crustacean, Androgenic gland, Androgenic hormone

雄性腺(androgenic gland)又名促雄性腺,是甲壳动物的一种内分泌器官,只存在于雄性体内,它所分泌的物质称为雄性腺激素(androgenic hormone)。四十多年来,对于甲壳动物雄性腺的位置和形态、发生和发育、结构和功能以及雄性腺激素的化学性质等都开展了广泛的研究,取得了很大的进展[李大雄和山崎文雄 1993, Charniaux-Cotton 和 Kleinholz 1963, Ferezou 等 1977a, b, Hasegawa 等 1987, King 1964, Nakamura 等 1992]。雄性腺的研究对于虾蟹类性别决定和性别控制具有深远的意义。

### 1 雄性腺研究的历史

自从 Charniaux-Cotton[1954]首次在一类称为跳沟虾(*Orchestia gammarella*)的端足类中发现雄性腺以来,各国学者在其它种类中也纷纷发现雄性腺,相继证明在软甲亚纲各个目中都有此器官的存在。根据作者现有的资料,迄今为止对软甲亚纲进行过雄性腺研究的种类约有 43 种。由于雄性腺首先是在端足类发现的,所以早期文献报道的雄性腺多数以端足类和等足类为研究对象,近年来对十足类雄性腺的研究取得了很大的进展(吴仲庆 1990),在 26 种十足类动物中发现有雄性腺的存在。最早发现具有雄性腺的十足类是远东长额虾(*Pandalus kessleri*) [Aoto 和 Nishida 1956],随后,在罗氏沼虾(*Macrobrachium rosenbergii*)、日本沼虾(*M. nipponense*)、瘦虾(*Leander serratus*)、长臂虾(*Palaemon dayanus*)、哈氏仿对虾(*Parapenaeopsis hardwickii*)、日本对虾(*penaeus japonicus*)、欧洲对虾(*P. kerathurus*)、中国对虾(*P. chinensis*)、北方长额虾(*Pandalus borealis*)、宽角长额虾(*P. platyceros*)、鞭藻虾(*Lysmata seticaudata*)和普通褐虾(*Crangon crangon*)等虾类中都发现该器官的存在[李霞和李嘉泳 1993, 邱高峰等 1995, Carlisle 1959a, b, Charniaux-Cotton 1959, Charniaux-Cotton 和 Payen 1985, Hoffman 1968, 1969, Nagamine 和 Knight 1977, Nagabhushanam 和 Kulkarni 1981, Nakamura 等 1992, Hampy 和 John 1973, Tourir 1977];在锯缘青蟹(*Scylla serrata*)、普通滨蟹(*Carcinus maenas*)、美洲蓝蟹(*Callinectes sapidus*)、粗腿厚纹蟹(*Pachygrapsus crassipes*)、日本绒螯蟹(*Eriocheir japonicus*)、沙蟹(*Ocyropa platytarsis*)等蟹类[李大雄和山崎文雄 1993, Demeusy 和 Veillet 1958, Ferezou 等

收稿日期: 1997-07-04

(1) 吴仲庆, 1990. 虾类性别决定和控制. 水产生物技术发展战略研讨会论文集, 65~72.

1977a, b, King 1964, Meusy 1965, Payen 1968, Rangnekar 等 1971, Sarojini 1962, Tcholakian 和 Reichard 1964, Thampy 和 John 1970]和克氏原螯虾(*Procambarus clarkii*)、黑海 蛄(*Pontastacus leptodactylus leptodactylus*)、螯虾(*Cambarus bartonii bartonii*)、鲸螯虾(*Orconectes nais*)、泥污螯虾(*O. limosus*)等 蛄类也都报道过雄性腺的存在[Carpenter 和 Deroos 1970, Graf 1962, Payen 1973, Puckett 1964, Taketomi 和 Murata 1990]。其中,关于罗氏沼虾雄性腺的研究开展得较深入[Nagamine 和 Knight 1977, Nagamine 等 1980a, b, Nagamine 和 Knight 1987, Sagi 等 1990a, b, Thampy 和 John 1973],不仅通过雄性腺摘除和移植试验获得了性反转个体,而且还获得了大量单性后代。

最早,Charniaux-Cotton 在跳沟虾中,发现雄性腺位于输精管的后端,随后研究结果表明不同的种类雄性腺所处的具体部位不尽相同。在等足类,潮虫科(Oniscidae)、虱虱科(Platyarthridae)、鼠妇科(Porcellionidae)、球鼠妇科(Armadillidiidae)、海蟑螂科(Ligiidae)以及毛潮虫科(Trichoniscidae)中的宝石潮虫属(*Ortioniscus*)位于精巢末端,而毛潮虫科中的拟毛潮虫属(*Trichoniscoides*)、显雄潮虫属(*Androniscus*)与单眼潮虫属(*Haplophthalmus*)位于精巢末端与输精管,毛潮虫属(*Trichoniscus*)位于输精管表面,瘤潮虫科(Tylidae)中的瘤潮虫属(*Tylos*)位于第五胸节内的储精囊,林潮虫属(*Helleria*)则位于储精囊与输精管[堵南山 1993]。十足类中,雄性腺的位置相对来说比等足类和端足类集中。游泳亚目的雄性腺大多位于精荚囊的外侧[李霞和李嘉泳 1993]或端壶腹(terminatic ampulla)表面[Hoffman 1968, 1969, Nakamura 等 1992];爬行亚目和部分游泳亚目的种类附于射精管的后端表面,有时延伸到射精管中部[邱高峰等 1995, 李大雄和山崎文雄 1993, Carlisle 1959a, Nagamine 等 1980a, b]。实际上,虾蟹类雄性腺的位置是比较一致的,都位于靠近雄性生殖孔的那部分雄性生殖系统上,其位置的具体差别只是因为蟹类不具备虾类所有的精荚囊。

## 2 雄性腺的结构和起源

### 2.1 雄性腺的形态与结构

不同的种类,雄性腺的形状也不尽一致。大部分研究发现,雄性腺呈索状附着于射精管表面[李大雄和山崎文雄 1993, King 1964, Nagabhushanam 和 Kulkarni 1981]; Hoffman[1969]发现宽角长额虾的雄性腺呈叶状位于射精管表面; Carlisle[1959a, b]则认为北方长额虾的雄性腺呈楔形;而李霞和李嘉泳等[1993]观察到中国对虾的雄性腺呈半圆柱形。可见,雄性腺的形状具种属特异性,这可能和不同种类雄性生殖系统形态的差异有关。

大部分的研究表明,雄性腺由许多腺泡组成。腺体和所附着的生殖系统之间以结缔组织和肌纤维相连,在其周围有血窦存在,腺泡细胞核为卵圆形,细胞界限不清晰。对雄性腺超微结构研究发现,细胞内粗面内质网、线粒体和高尔基体都很发达[李霞和李嘉泳 1993, King 1964, Taketomi 和 Murata 1990]。有的种类线粒体为囊形,细胞质中含有很多核糖核蛋白体[李霞和李嘉泳 1993],有的种类线粒体为长形,具扁平横嵴,细胞质中含有大量来自高尔基体和内质网的多泡小体[King 1964]。Taketomi 和 Murata[1990]发现,克氏原螯虾在性成熟以前雄性腺细胞内粗面内质网和高尔基体很少,仅有很多空泡结构,而性成熟后粗面内质网和高尔基体的数量大大增加,可见这两种细胞器对雄性腺激素的分泌至关重要。

对雄性腺细胞结构的研究表明,雄性腺以全泌(holocrine)方式分泌激素[李霞和李嘉泳 1993, Hoffman 1969, Tcholakian 和 Reichard 1964]。Charniaux-Cotton[1957, 1960a, b, 1962]发现雄性腺某些部位的细胞核固缩,少量细胞质着色深,而有的部分细胞核正常,大多细胞质呈泡状,认为雄性腺细胞的分泌方式是全泌。李霞和李嘉泳[1993]也支持 Charniaux-Cotton 的观点,对中国对虾雄性腺的电镜观察发现,分泌细胞高尔基体和内质网解体,细胞内出现不规则形状的颗粒,核周隙变大,核固缩,细胞膜破碎,整个细胞解体。

### 2.2 雄性腺的起源

Charniaux-Cotton 和 Kleinholz[1963]认为雄性腺原基在性别尚未分化的雌雄个体体内都存在,只是在雄性个体内继续发育而雌性个体内不发育而已。关于雄性腺的起源,在不同的种类有不同的报道。Hoffman[1969]认为,宽角长额虾的雄性腺早期起源于端壶腹上皮,直到发育后期才移入结缔组织中;Thampy 等

[1972]发现长臂虾的雄性腺起源于输精管壁上皮中的一个高柱状细胞带。Nakamura 等[1992]对日本对虾雄性腺发生的具体时间作了研究,发现在仔虾 45~50 天之间,由端壶腹外面的结缔组织衍生的一小团细胞附着于端壶腹表面,形成雄性腺原基,呈弥散型分布;当到仔虾 65 天时,雄性腺变得细长,贴附于端壶腹表面。雄性腺原基形成的具体时间在各研究中有差别。罗氏沼虾、日本对虾、黑海 蛄的雄性腺原基出现于性别分化以前[Charniaux-Cotton 和 Payen 1985, Nakamura 等 1992, Payen 1973],而蟹类则在雌雄形态特征已分化、输精管已形成后,雄性腺原基才出现[Charniaux-Cotton 和 Payen 1985]。

### 3 雄性腺的功能

雄性腺分泌的激素对精巢的发育有促进作用。雄性腺的提取物注射入雌体内能够使卵巢退化,精巢形成[Carlisle 1959a,b, Juchault 等 1978、1984, Katakura 和 Hasegawa 1983],和卵巢共培养时,能抑制带有放射性标记的亮氨酸掺入卵巢[Chang 和 Brody 1989]。对跳沟虾的组织培养发现,雄性腺能够促使培养的初级精原细胞(primary spermatogonia)形成次级精原细胞(secondary spermatogonia)[Chang 和 Brody 1989]。一些雌雄同体的种类,在雄性阶段,雄性腺和精巢同时存在,而到其雌性阶段时,雄性腺也随之消失了[Hoffman 1969]。

对雄性腺功能的认识,大部分都是通过雄性腺的移植试验得知的。最早,Charniaux-Cotton[1954、1955]在端足类进行了试验,发现切除雄性腺的雄性其附肢退化,精子发生受阻,有的个体甚至有卵子发生。当在雌性个体内移入精巢时,卵巢发育正常,而移入雄性腺时,2~3 月后,原始生殖细胞变成了精母细胞、精子细胞和精子,滤泡细胞转变成精子周围的粘液细胞,雌性个体出现雄性第二特征,并有雄性行为。随后,类似的移植试验在端足类、等足类和十足类的其它种类相继开展[李大雄和山崎文雄 1993, Katakura 1961a,b, Melecha 等 1992, Nagamine 等 1980b, Sagi 等 1990b, Sarojini 1962]。

Katakura[1960]对 182 个雌性球鼠妇(*Armadidium vulgare*)进行了雄性腺的移植,经过 3 次蜕皮后,共有 70 个表现出雄性特征。而在手术后第 1、2 次蜕皮时雄性化的个体数分别为 2 和 23,可见雄性腺移植后的时间也是影响雄性化程度的因素。另外,雄性化还有个过程,Katakura[1960]发现,一部分雄性化的球鼠妇虽有精巢形成,但退化的卵巢和输卵管仍然存在。

Puckett[1964]最直接地证明了雄性腺对精巢发育的作用,他发现如果摘除螯虾的雄性腺,精巢就出现退化现象,但当重新在此螯虾体内植入雄性腺时,精巢又开始发育。此外,如果将卵巢移入到摘除了雄性腺的雄体内,卵巢不会发生变化;而当卵巢移入正常雄体内时,卵巢很快变成精巢,尽管原来的精巢仍然存在[Charniaux-Cotton 和 Kleinholz 1963]。

雄性腺的存在不但对于雄性的发育有促进作用,而且对于精巢的分化和维持都是必要的。如将舞钩虾(*Talitrus saltator*)的精巢植入去除雄性腺的跳沟虾雄体,也变成了卵巢[吴仲庆 1990]。其他类似的研究还表明,罗氏沼虾雄性腺的存在对于雄性第二特征的再生和诱导、精子发生的正常速度、防止精巢萎缩、抑制雌性特征的发育、性成熟时期的一系列变化和雄性形态的季节性变化等都是必要的[Nagamine 等 1980a]。

虽然,雄性腺的摘除或移植能转变手术个体的性别,但是手术个体的年龄是性化过程中一个不容忽视的因素。Katakura[1960]在对球鼠妇的试验中发现性成熟的雌体移植雄性腺后,卵巢不易转变为精巢。Melecha 等[1992]发现罗氏沼虾在背甲长 8.0~10.3mm 时进行雄性腺移植,生殖系统畸形并且交配后不育,但在背甲长仅 6.5~7.5mm 时移植,手术虾不仅生殖系统转化完全,而且形态上雄性第二特征也表现充分。

也有研究表明,虽然雄性腺对精巢的发育起着决定作用,但对于性别分化,雄性腺似乎不起作用。Nakamura 等[1992]发现日本对虾的雄性腺原基在仔虾 45~50 天之间形成,一直到 110 天为止,雄性腺原基没有发生变化,而在此阶段,性腺与其他雄性生殖系统则发育迅速。这与有的种类性别分化早于雄性腺原基的出现相吻合[Charniaux-Cotton 和 Payen 1985, Payen 1973]。

## 4 雄性腺分泌的激素

### 4.1 雄性腺激素的化学性质

雄性腺分泌的激素能抑制卵黄蛋白的合成[ Suzuki 等 1990], 阻碍雌性特征的出现[ Charniaux-Cotton 1962], 促进精子发生。这一点, 研究者们都已达成共识。但是, 关于雄性腺激素的化学性质, 至今仍是百家争鸣。Berreuf-Bonnenfant 等[ 1973] 认为十足类雄性腺激素是脂肪类化合物, Ferezou 等[ 1977a、b] 则认为雄性腺激素主要成分是类萜化合物法呢基丙酮( farnesyl acetone) 和六氢法呢基丙酮(hexahydrofarnesyl acetone)。体外培养普通滨蟹的雄性腺, 发现其组织能渗入乙酸或甲羟戊酸形成法呢基丙酮。但是, 后来的研究发现法呢基丙酮仅对卵巢具有抑制作用, 并不能促使精子形成[ Berreuf-Bonnenfant 和 Lawrence 1984, Ferezou 等 1977b]。与上述观点相反, 大部分研究表明, 雄性腺激素是蛋白质类化合物[ Hasegawa 等 1987, Juchault 等 1978、1984, Katakura 等 1975, Katakura 和 Hasegawa 1983]。相对来说, 雄性腺激素是蛋白质性质的观点更令人信服。一系列研究表明, 分离的蛋白质雄性腺激素能使雌性球鼠妇第一对步足雄性化[ Katakura 等 1975], 雄性生殖器形成[ Katakura 和 Hasegawa 1983] 和出现雄性第二性征[ Juchault 等 1978、1984]。雄性腺超微结构的研究发现, 腺泡细胞内有发达的粗面内质网和高尔基体[ 李霞和李嘉泳 1993, King 1964, Taketomi 和 Murata 1990], 从细胞结构上说明了雄性腺分泌物以蛋白质为主。另外, Hasegawa 等[ 1987] 用生化分析方法进一步证明了雄性腺激素的蛋白质性质。他们从雄性腺中提取的蛋白质类化合物能使雌性球鼠妇雄性化, 而提取的类脂和固醇类物质, 则不能使雌体雄性化, 同时也证明法呢基丙酮只是一种卵巢抑制素, 并不能使卵巢转变成精巢。他们研究发现雄性腺激素包括两种单极显性蛋白: AGH I 和 AGH II, 分子量分别为  $17000 \pm 800$  和  $18300 \pm 1000$ , 约含 157~ 166 个氨基酸残基, 较 Juchault 等[ 1978] 测得的分子量(1200~ 8000) 要大。

### 4.2 雄性腺发育和分泌的调控

雄性腺激素直接分泌到血液中[ Charniaux-Cotton 和 Kleinholz 1963], Charniaux-Cotton 和 Kleinholz[ 1963] 发现将雄性普通滨蟹的血浆注射入雌性跳沟虾体内, 能使卵巢雄性化。雄性腺激素作用的机制目前还不甚清楚, 体外培养发现雄性腺激素能抑制卵巢内 tRNA 的甲基化, 从而抑制卵巢的发育, 但是对精巢内 tRNA 的甲基化作用还不十分明确[ Chang 和 Brody 1989]。通常认为, 性腺是雄性腺作用的靶器官, 雄性腺激素直接影响着精巢的发育[ Hoffman 1969]。也有研究发现雄性腺激素作用的靶器官是脑, 雄性腺激素能刺激脑释放精巢发育所必需的激素[ Chang 和 Brody 1989]。

雄性腺的发育受眼柄区内 X-窦腺复合体的调控[ Hoffman 1968]。宽角长额虾是一种雄性先成熟的雌雄同体虾, 雄性状态时摘除两侧眼柄, 能维持雄性腺的发育高峰, 从而延长雄性状态时期[ Hoffman 1969]。Rangneker 等[ 1971] 证实了眼柄内含有降低雄性腺活性的抑制因子, 切除雄性锯缘青蟹两侧眼柄会导致雄性激素的不断释放, 诱导精巢不断成熟。某些雄性激素也能影响雄性腺的分泌。哈氏仿对虾注射入睾丸甾酮( testosterone) 后, 雄性腺细胞生长过度, 甚至畸形, 细胞质呈密集的不规则颗粒状, 细胞及核的直径都有明显增长[ Nagabhushanam 和 Kulkarni 1981]。

## 5 雄性腺研究对虾蟹类性别控制的意义

很多经济虾蟹类, 不同性别生长速度不同, 性成熟后个体大小相差悬殊。如罗氏沼虾, 同龄的雌、雄虾大小差异显著, 雄虾明显大于雌虾, 放养 5 个多月的雄虾体重最大者为雌虾的 4 倍, 雄虾平均体重为雌虾的 1.63 倍( 吴仲庆 1990)。相同环境下养殖的全雄性群体, 其产量可比全雌群体和混和群体增产 80% 以上[ Sagi 等 1986]。在有些种类, 如中国对虾、墨吉对虾( *Penaeus merguensis*) 和长毛对虾( *P. penicillatus*) , 则雌虾生长远较雄虾快, 相同养殖条件下雌虾平均比雄虾重 1 倍以上[ 吴仲庆 1990]。因此, 实现某些经济虾蟹的单性化养殖具有很大的经济效益, 而性别控制则是单性化养殖的关键。

研究表明, 脊椎动物的性激素, 如  $17\beta$ -雌二醇(  $17\beta$ - estradiol)、甲基睾丸酮( methyltestosterone)、己烯雌酚( stilbestrol) 和己烷雌酚( hexoestrol) 等对虾蟹的性别决定不起作用( 吴仲庆 1990)。对长毛对虾的试验发现,

即使从 状幼体 I 期开始就用一定浓度的性激素浸浴, 同时投喂含性激素的饵料, 也无法改变其性别 [吴仲庆 1990]。而摘除雄性腺能使雄性个体雌性化, 通过植入雄性腺或注射雄性腺提取物雄性化雌体的报道屡见不鲜, 如前文所述。而且, 现有的研究已不仅仅停留在性别的转化, Katakura [1961b] 将移入雄性腺而雄性化的球鼠妇与正常雌体交配, 所得后代再与雄性化雌体交配, 在 1961 年得到了全雌后代。十足类中, 罗氏沼虾的性别转化研究得比较充分。Sagi 等 [1990a] 将摘除雄性腺后雌性化的雄虾与正常的雄虾成功地交配, 得到几乎全雄的后代。同样以罗氏沼虾为材料, Malecha 等 [1992] 将移入雄性腺而雄性化的雌虾与正常雌虾交配, 所得后代雌雄比例为 3:1, 再用后代中的雌性个体与无亲缘关系的雄性化雌虾进行交配, 有一个试验组得到全雌后代。可见, 通过雄性腺移植技术进行单性化群体的批量生产不无可能, 应用这种技术进行经济虾蟹类的单性化养殖前景看好。

雄性腺研究不仅给虾蟹类的性别控制开拓了广阔的前景, 而且也为虾蟹类性染色体的研究提供了依据。由于虾蟹类染色体既多又小, 而现有的实验水平很难准确鉴定每一对同源染色体, 迄今为止, 关于虾蟹类的染色体研究很少有性染色体存在的报道。通过雄性腺的移植等一系列研究, 从后代的性别比例推断, 发现球鼠妇和罗氏沼虾都有性染色体存在, 且都为 ZW-ZZ 型 [Hasegawa 和 Katakura 1983, Malecha 等 1992, Sagi 和 Cohen 1990a]。因此, 雄性腺研究对于了解甲壳动物的性别决定也有一定的意义。

## 6 结语

甲壳动物雄性腺的研究已有近半个世纪的历史, 总的来说, 取得了很大进展。但是从内分泌学角度考虑, 相对来说尚不够充分, 如雄性腺激素的作用机理, 如何激活靶器官实行其功能; X-睾腺所分泌的雄性腺活性抑制因子是何成分, 其如何调节雄性腺的发育及雄性腺激素的分泌; 尤其是关于雄性腺激素的化学性质和化学结构等问题, 至今尚无定论。如能更进一步的分离、纯化和分析雄性腺激素, 搞清其化学结构, 进而可以人工合成, 必将为甲壳动物的性别控制和遗传育种提出新的思路, 对甲壳动物内分泌学的研究起一推动作用, 为水产养殖开拓更为广阔的前景。这是工作中的难点所在, 也是今后研究的方向之一。

吴萍同志为上海水产大学 1997 届毕业生, 现在苏州大学生物技术学院工作。

## 参 考 文 献

- 吴仲庆. 1990. 17- $\beta$  雌二醇对长毛对虾生长的影响. 海洋科学, 2(2): 53~ 55
- 李 霞, 李嘉泳. 1993. 中国对虾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
- 邱高峰, 堵南山, 赖 伟. 1995. 日本沼虾雄性生殖系统的研究: 雄性生殖系统的结构及发育. 上海水产大学学报, 4(2): 107~ 111
- 堵南山. 1993. 甲壳动物学(下册). 北京: 科学出版社. 504~ 718
- 李大雄, 山崎文雄. 1993. 雄性腺移植による雌  $\text{Eriocheir japonicus}$  の部分的雄性化, 水产增殖, 41(3): 311~ 319
- Aoto T., Nishida H. 1956. Effect of removal of the eyestalks on the growth and maturation of the eyestalks on the growth and maturation of the oocytes in the hermaphrodite prawn, *Pandalus kessleri*. J Fac Sci Hokkaido Univ Ser, 6(Zool), 12:412~ 424
- Berreau-Bonnenfant J, Meusy J J, Ferezeu J P, et al. 1973. Recherches sur la secretion de la glande androgene des Crustaces Malacostraces: Purification d'une substance a cativite androgene. C R Acad Sci Ser, 277:971~ 974
- Berreau-Bonnenfant J, Lawrence F. 1984 Comparative effect of famesylacetone on macromolecular synthesis in gonads of crustaceans. Gen Comp Endocrinol, 54: 462~ 468
- Carlisle D B. 1959a. On the sexual biology of *Pandalus borealis* II. the termination of the male phase. J Mar Biol Assoc, 38: 481~ 491
- Carlisle D B. 1959b. On the sexual biology of *Pandalus borealis* (Crustacea Decapoda) III The initiation of the female phase. J Mar Biol Assoc, 38: 493~ 506
- Carpenter M., Deros R. 1970. Seasonal morphology and histology of the androgenic gland of the crayfish, *Orconectes nais*. Gen Comp Endocrinol, 15:143~ 157
- Chang E S, Brody M D. 1989. Crustacean organ and cell culture. Advances in cell culture, 7: 20~ 86

- Charniaux-Cotton H. 1954. Découverte chez un Crustacé Amphipode (*Orchestia gammarella*) d'une glande endocrine responsable de la différenciation des caractères sexuels primaires et secondaires mâles. C R Acad Sci, 239: 780- 782
- Charniaux-Cotton H. 1955. Le déterminisme hormonal des caractères sexuels d'*Orchestia gammarella* (Crustacé Amphipode). C R Acad Sci Paris, 240: 1487- 1489
- Charniaux-Cotton H. 1957. Morphologie de la glande androgène chez *Orchestia gammarella* et *Carcinides maenas*. Bull Soc Zool France, 82: 193- 194
- Charniaux-Cotton H. 1959. Masculinisation des femelles de la crevette hermaphroditisme protandrique *Lysemata seticaudata*, par greffe de glandes androgènes. Interprétation de l'hermaphroditisme chez les Décapodes. Note préliminaire. C R Acad Sci, 249: 1580- 1582
- Charniaux-Cotton H. 1960a. La glande androgène du Crustacé Stomatopode : *Squilla mantis*. Bull Soc Zool France, 85: 110- 114
- Charniaux-Cotton H. 1960b. Sex determination. In: "Physiology of the Crustacea", Waterman T H ed, Academic Press New York, 1: 411- 448
- Charniaux-Cotton H. 1962. Androgenic gland of crustaceans. Gen Comp Endocrinol, 1: 241- 247
- Charniaux-Cotton H, Kleinholz L H. 1963. Hormones in invertebrates other than insects. In: Pincus G, Thimann K V, Eds, The Hormones. New York: Academic Press. 4: 135- 198
- Charniaux-Cotton H, Payen G. 1985. Sexual differentiation, In "The Biology of Crustacea", Bliss D E ed, New York: Academic Press. 9: 217- 299.
- Demeusy N, Veillet A. 1958. Influence de l'ablation des papilles oculaires sur la glande androgène de *Carcinus maenas*. L. Compt Rend Acad Sci, 246: 1104- 1107
- Ferezou J P, Berreux-Bonnenfant J, Meusy J J, et al. 1977a. 6,10,14-Trimethylpentadecan-2-one and 6,10,14-trimethyl-1-5-trans,9-trans,13-pentadecatrien-2-one from the androgenic glands of the male crab *Carinus maenas*. Experientia, 33: 290
- Ferezou J P, Berreux-Bonnenfant J, Tekitek A, et al. 1977b. Biologically active lipids from the androgenic gland of the crab *Carinus maenas*. In: Faulkner D J, Fenical W H, eds. Marine natural products chemistry. New York: Plenum Press. 361- 366
- Graf F. 1962. Intersexualité et glande androgène chez *Orconectes limosus* (Rafinerque). Crustaceana, 4: 151- 157
- Hasegawa Y, Katakura Y. 1983. Masculinization of WW females in the isopod crustacean, *Armadillidium vulgare*. Anno Zool Japon, 56: 163- 165
- Hasegawa Y, Fukushima K H, Katakura Y. 1987. Isolation and properties of androgenic gland hormone from the terrestrial isopod, *Armadillidium vulgare*. Gen and Comp Endocrinol, 67: 101- 110
- Hoffman D L. 1968. Seasonal eyestalk inhibition on the androgenic glands of a protandric shrimp. Nature, 218: 107- 172
- Hoffman D L. 1969. The development of the androgenic glands of a protandric shrimp. Biol Bull, 137: 286- 296
- Juchault P, Maissiat J, Legrand J J. 1978. Caractérisation chimique d'une substance ayant les effets biologiques de l'hormone androgène chez le Crustacé Isopode terrestre *Armadillidium vulgare* Latreille. C R Acad Sci, Paris, 28: 73- 76
- Juchault P, Legrand J J, Maissiat J. 1984. Present state of knowledge of the chemical nature of the androgenic hormone in higher crustaceans. In: Hoffman J, Porchet M, eds, Biosynthesis Metabolism and Mode of Action of Invertebrate Hormones, Springer-Verlag. Berlin, 155- 160
- Katakura Y. 1960. Transformation of ovary into testis following implantation of androgenous glands in *Armadillidium vulgare*, an Isopod Crustacean. Anno Zool Japon, 33: 241- 244
- Katakura Y. 1961a. Hormonal control of development of sexual characters in the isopod crustacean, *Armadillidium vulgare*, Anno Zool Japon, 34(2): 60- 71
- Katakura Y. 1961b. Progeny from the mating of the normal female and the masculinized female of *Armadillidium vulgare*, an isopod crustacean. Anno Zool Japon, 34(4): 197- 199
- Katakura Y, Fujimaki Y, Unno K. 1975. Partial purification and characterization of androgenic gland hormone from the isopod crustacean, *Armadillidium vulgare*. Anno Zool Japon, 48(4): 203- 209
- Katakura Y, Hasegawa Y. 1983. Masculinization of females of the isopod crustacean, *Armadillidium vulgare*, following injections of an active extract of the androgenic gland. Gen Comp Endocrinol, 48: 57- 62
- King D D. 1964. Fine structure of the androgenic gland of the crab *Pachygrapsus crassipes*. Gen Comp Endocrinol, 4: 533- 544
- Melecha S R, Nevin P A, Phyllis H, et al. 1992. Sex-ratio and sex-determination in progeny from crosses of surgically sex-reversed

- freshwater prawns, *Macrobrachium rosenbergii*, Aquaculture, 105:201~ 218
- Meusy J.J. 1965. Contribution de la microscopie électronique à l'étude de la physiologie des glandes androgéniques de *Orchestia gammarellae* P. (Crustac Amphipode) et de *Carrinus maenas* L. (Crustac Décapode). Zool Jb Physiol Bd, 71: 608~ 623
- Nagabhushanam R, Kulkarni G.K. 1981. Effect of exogenous testosterone on the androgenic gland and testis of a marine penaeid prawn, *Parapenaeopsis hardwickii* (Miers) (Crustacea, Decapoda, Penaeidae), Aquaculture, 231:19~ 27
- Nagamine C, Knight A.W. 1977. Effects of androgenic gland ablation on the male sexual characteristics in the freshwater prawn, *Macrobrachium rosenbergii*. Amer Zool, 17: 968
- Nagamine C, Knight A.W, Maggent A, et al. 1980a. Effects of androgenic gland ablation on male primary and secondary sexual characteristics in the Malaysian prawn, *Macrobrachium rosenbergii* (de Man) (Decapoda Palaemonidae), with first evidence of induced feminization in a nonhemaphroditic decapod. Gen Comp Endocrinol, 41: 423~ 441
- Nagamine C, Knight A.W, Maggent A, et al. 1980b. Masculinization of female *Macrobrachium rosenbergii* (de Man) (Decapoda, Palaemonidae) by androgenic gland implantation. Gen and Comp Endocrinol, 41: 442~ 457
- Nagamine C, Knight A.W. 1987. Induction of female breeding characteristics by ovarian tissue implants in androgenic gland ablated male freshwater prawns *Macrobrachium rosenbergii* (de Man) (Decapoda, Palaemonidae). Int J Invert Reprod, 11: 225~ 234
- Nakamura K, Matsuaki N, Yonekura K.I. 1992. Organogenesis of genital organs and androgenic gland in the kuruma prawn. Nippon suisan Gakkaishi, 58(12): 2261~ 2267
- Payen G. 1968. Expériences de greffes de glandes androgéniques sur le Crabe *Carcinus maenas* L. a. Premiers résultats. C.R. Hebd Séances Acad Sci Ser D Sci. Natur, 266: 1056~ 1058
- Payen G. 1973. Etude descriptive des principales étapes de la morphogénèse sexuelle chez un Crustacé décapode à développement condensé, l'Écrevisse *Pontastacus leptodactylus leptodactylus* (Eschscholtz, 1823). Ann Embryol Morphogen, 6: 179~ 206.
- Puckett D.H. 1964. Experimental studies on the crayfish androgenic gland in relation to testicular function. Doctoral Dissertation, Department of Zoology, University of Virginia. 23~ 28
- Rangnekar P.V, Madhyastha M.N, Latey A.N. 1971. Hormonal control of reproduction in the male crab, *Scylla serrata* (Forshal). J Anim Morphol Physiol, 18: 17~ 29
- Sagi A, Ráanan Z, Cohen D, et al. 1986. Production of *Macrobrachium rosenbergii* in monosex populations: yield characteristics under intensive monoculture conditions in cages. Aquaculture, 51: 265~ 275
- Sagi A, Cohen D. 1990a. Growth, maturation and progeny of sex-reversed *Macrobrachium rosenbergii* males. World Aquacult, 21(4): 87~ 90
- Sagi A, Cohen D, Milne Y. 1990b. Effect of androgenic gland ablation on morphotypic differentiation and sexual characteristics of male freshwater prawns, *Macrobrachium rosenbergii*. Gen Comp Endocrinol, 77: 15~ 22
- Sarojini S. 1962. The androgenic organ in some Indian Crustacea II. Effect of its implantation into the female in *Ocypoda platyarsis* Milne Edwards. J Zool Soc India, 14: 141~ 144
- Suzuki S, Yamasaki K, Katakura Y. 1990. Vitellogenin synthesis in androctomized males of the terrestrial isopod, *Armadillidium vulgare* (Malacostracan Crusta). Gen and Comp Endocrinol, 77: 283~ 291
- Taketomi Y, Murata M. 1990. Androgenic gland and second sexual characters in the crayfish *Porcambarus clarkii*. Jour of Crust Biol, 10(3): 492~ 497
- Tcholakian R.K, Reichard S.M. 1964. A possible androgenic gland in *Callinectes Sapidus* Rathbun. Amer Zoologist (Abstract), 4: 383
- Thampy D.M, John A. 1970. On the androgenic gland of the ghost crab *Ocypoda platyarsis* M. Edwards. Acta Zool (Stockholm), 51: 203~ 210
- Thampy D.M, John P.A. 1972. The androgenic gland of the shrimp *Palaeomonetes danaus*. Mar Biol, 12: 285~ 288
- Thampy D.M, John P.A. 1973. Observations on variations in the male sex characters and their relation to the androgenic gland in the shrimp *Macrobrachium idae* (Beller). Acta Zool, 54: 193~ 200
- Toutir A. 1977. Données nouvelles concernant l'endocrinologie sexuelle des Crustacés Décapodes *Natantia* hermaphrodites et gonochoriques I. Maintien des glandes androgéniques et rôle de ces glandes dans le contrôle des gamétogonèses et des caractères sexuels externes mâles. Bull Soc Zool Fr, 102: 375~ 400