

付龙龙,周 刚,李跃华,等. 中华绒螯蟹种性早熟研究进展[J]. 江苏农业科学,2017,45(12):19-23.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2017.12.004

中华绒螯蟹种性早熟研究进展

付龙龙,周 刚,李跃华,陆全平,潘建林

(江苏省淡水水产研究所,江苏南京 210017)

摘要:中华绒螯蟹 1 龄蟹种性早熟问题始终是困扰河蟹产业的顽疾,概述了 1 龄蟹种性早熟的判别、形成原因、内分泌调控及生理生化等方面的研究成果,提出今后的研究方向是对单一诱因和多诱因复合作用的深层发生机制研究及性早熟蟹种与正常发育蟹种分子生物学研究。

关键词:中华绒螯蟹;1 龄蟹种;性早熟;诱因;发生机制;内分泌调控;生理生化;研究进展

中图分类号: S966.16 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2017)12-0019-05

中华绒螯蟹(*Eriocheir sinensis*)属节肢动物门甲壳纲十足目方蟹科绒螯蟹属,别称河蟹、大闸蟹,在我国主要分布于长江水系、辽河水系、瓯江水系三大淡水水系中,是我国淡水渔业的重要经济养殖品种。经过近 40 年的发展,我国中华绒螯蟹从蟹苗繁育、蟹种培育、成蟹养殖、成蟹加工再到出口创汇形成了稳固的产业链,已成为各地农业增收、农(渔)民致富的主要途径之一。然而在蟹种培育环节,1 龄蟹种性早熟问题始终是困扰中华绒螯蟹产业的顽疾,最大程度地降低蟹种性早熟比例是确保产量效益的关键之一。蟹种性早熟是指当年个体较大(通常 20 g 以上)、性腺已发育成熟的蟹种,别称老头蟹。长江流域自然水体当年蟹种性早熟率为 5%~10%,人工培育条件下,受温度、营养、盐度等条件的影响,当年蟹种性早熟率可达 18.2%~98.0%^[1]。用性早熟蟹种养殖成蟹,死亡率可达 60%~90%^[2],因此性早熟蟹种不具备养殖成蟹的价值,但作为成蟹销售则规格偏小,价值较低。对 1 龄蟹种性早熟的相关研究一直是广大学者关注和重视的热点问题,本试验就对蟹种性早熟的判别、形成原因、内分泌调控及生理生化等方面的研究作一综述。

收稿日期:2016-03-08

基金项目:江苏省农业科技自主创新资金[编号: CX(15)1011];江苏省水产三新工程重大项目(编号: D2015-5);江苏省水产三新工程项目(编号: Y2014-24);江苏省科技支撑计划(编号: BE2014412)。

作者简介:付龙龙(1987—),男,山东潍坊人,硕士,助理工程师,主要从事河蟹遗传育种研究。Tel:(025)86581575;E-mail:550493554@qq.com。

1 性早熟蟹种的判别

根据徐兴川等的“五看识别法”判别性早熟蟹种:一看腹部。正常蟹种,不论雌雄,腹部狭长且略呈三角形,性早熟雌蟹腹部变圆且周围密生城毛。二看交接器。正常蟹种,交接器为软管状,性早熟雄蟹的交接器为坚硬的骨质化管状体。三看绒毛。正常蟹种螯及步足的绒毛短且稀疏,性早熟蟹种绒毛长、稠密且颜色较深。四看性腺。正常蟹种只见橘黄色的肝胰腺,性早熟雌蟹肝胰腺有 2 个紫色长条状物,即为卵巢,肉眼可看到卵粒,性早熟雄蟹肝胰腺有两白色块状,即为精巢。五看颜色和蟹纹。正常蟹种头胸甲背部颜色较浅,为黄色或夹杂少量淡绿色,其颜色在蟹种个体越小时越淡,背部较平坦,起伏不明显,性早熟蟹种背部颜色较深,为绿色或墨绿色,背部凸凹不平,起伏明显^[2]。

2 导致蟹种性早熟的几大主因

目前国内外学者对蟹种性早熟的真正发生机制尚不十分明确,普遍认为水体积温过高和营养过剩是导致中华绒螯蟹发生性早熟的主要原因^[3]。

2.1 水温

水温是影响水生动物生存、生长、生殖、发育等的重要环境因素。通常在一定范围内,水温越高,水生动物新陈代谢越旺盛,性腺发育也越快,反之亦然。黄显清等通过不同温度对大型溞(水生甲壳动物)生长、生殖的影响发现,随温度升高,大型溞性成熟、产卵提前,生殖率加快。对蟹种而言,一定范围内的水温升高能够促进其摄食及对营养物质的转化,而推迟其性腺发育所需要的水体有效积温尚未见报道^[4]。对比

Canada-wide coarse-resolution leaf area index maps using high-resolution satellite imagery and ground measurements[J]. Remote Sensing of Environment,2002,80(1):165-184.

[79]李 新. 陆地表层系统模拟和观测的不确定性及其控制[J]. 中国科学:地球科学,2013,43(11):1735-1742.

[80]吴小丹,肖 青,闻建光,等. 遥感数据产品真实性检验不确定性分析研究进展[J]. 遥感学报,2014,18(5):1011-1023.

[81]姜志伟. 区域冬小麦估产的遥感数据同化技术研究[D]. 北京:中国农业科学院,2012.

[82]Chen J M,Menges C H,Leblance S G. Global mapping of foliage clumping index using multi-angular satellite data[J]. Remote Sensing of Environment,2005,97(4):447-457.

[83]朱高龙. 植被叶面积指数与叶片聚集度系数遥感反演方法研究[D]. 南京:南京大学,2011.

[84]Fang H L,Wei S S,Jiang C Y,et al. Theoretical uncertainty analysis of global MODIS, CYCLOPES, and GLOBCARBON LAI products using a triple collocation method[J]. Remote Sensing of Environment,2012,124(124):610-621.

长江流域自然水体,瓯江流域自然水体当年蟹种性早熟率则大幅提高^[1]。周炳元等通过对瓯江水系中华绒螯蟹洄游种群调查发现,1984 年 10 月 23 日至 11 月 30 日经渔获物分析主要为 2 龄秋种群,共 1 481 只,平均规格为 93.1 g/只,此后主要为当龄蟹种群,共 2 182 只,平均规格为 55.1 g/只,其中当龄蟹的生物量比例占 46.6%,个体数占比 59.6%,证明温度能显著促进蟹种性早熟率上升^[5]。王勇军研究发现,幼蟹在 6℃温幅范围内每增加 3℃,与对照组相比性早熟比率提高 4.2%,但当温度每增加 3℃,性早熟率就提高 0.8%,基本保持稳定^[6]。徐如卫等研究发现,在缺少水草的池塘中培育蟹种,会使水体温度提高,以致积温过高导致中华绒螯蟹性早熟^[7]。杜晓燕等应用正交试验法研究了积温、营养、品系 3 个因素对中华绒螯蟹性早熟的影响,证明积温是导致蟹种性早熟的次要原因^[8]。

2.2 营养

充足的营养是中华绒螯蟹维持自身生存、生长的首要因素,蛋白质、脂类、碳水化合物、维生素及矿物质等营养物质是供给性腺发育的必要条件。生产实践发现,人工培育下的蟹种性早熟比例通常比自然水体中高,这可能与人工投喂饲料营养过精过剩有关。陈永旭等认为,饲料中过多的脂类可导致肝胰腺脂肪储存含量升高,而肝胰腺脂肪储存含量升高正是中华绒螯蟹蜕壳的前提保证,继而导致蜕壳提前而性早熟;同时饲料中缺乏磷脂会显著影响中华绒螯蟹体内的脂肪转运及利用,导致中性脂在肝胰腺中大量堆积,导致蜕壳提前;另外缺乏磷脂还会导致蛋白质利用率降低,导致过多蛋白质转化为脂肪在肝胰腺中堆积,由此可见饲料中缺乏磷脂可能也是导致中华绒螯蟹性早熟的原因之一^[3]。张列士等研究发现,在精养或半精养条件下,极易促使蟹种性早熟,半精养也能使蟹种长成 70~90 g/只的商品蟹,还能使蟹种从 18.2%~22%的常规性早熟率上升到 67%~98%^[1]。朱雅珠等研究发现,蟹种培育阶段不宜投喂动物蛋白含量过高的饲料,否则不仅会抑制其生长,还会导致性早熟比例显著升高^[9]。何正侃等研究表明,对蟹种单纯投喂植物性饵料性早熟比率为 0,以此培育的蟹种规格小(110 d 平均体质量 0.7 g/只)、体质弱、活力差、成活率(83%)低,单纯投喂动物性饵料性早熟比率为 16%,以此培育的蟹种规格大(110 d 平均体质量 3.9 g/只)、体质强、活力旺盛、成活率(93%)高;在一定范围内蟹种性早熟的比率会随着大眼幼体放养密度的递增而略有下降,但组间差异不显著,这可能是因为相同条件下大眼幼体放养密度越低相对越能获得更多的营养物质,以使一部分蟹种营养过剩导致性腺提前发育^[10]。顾景龄等认为,蟹种性早熟主要是由幼蟹增质量过快、营养配比不当、蜕皮过频造成的^[11]。刘家驹通过人工培育幼蟹试验证明,饵料中缺少维生素 C 的添加会导致 14% 左右的雌性个体性早熟出现,研究发现正常幼蟹的肝胰脏、肌肉的维生素 C 含量高于早熟幼蟹 1~2 倍,蟹种性早熟现象与其体内维生素 C 的含量不足存在正相关^[12]。

2.3 水体盐度

中华绒螯蟹是在海水中繁殖、淡水中生长的广盐性高渗透调节的甲壳动物的典型代表^[13]。生产实践发现,沿海地区培育的蟹种性早熟率要比在内陆水域高。张列士等研究发

现,在半精养条件下,盐度为 0.01%~0.03% 的池塘蟹种性早熟率为 18.2%,盐度为 0.3%~0.7% 的池塘蟹种性早熟率高升为 78.0%^[1]。顾晓英等研究表明,盐度是沿海地区中华绒螯蟹养殖中导致性早熟的最主要因素,随着盐度升高,早熟率明显上升,当盐度达到 1% 以上时,早熟率超过 60%,盐度和早熟率呈指数相关关系,决定系数 $r^2 = 0.9918$ ^[14]。魏薇等研究发现,水体盐度升高引起的 1 龄雌蟹血淋巴中雌二醇水平和 Ca^{2+} 含量上升,是导致 1 龄雌性中华绒螯蟹性早熟的内在生理原因,水环境中的盐度有利于蟹体对水中 Ca^{2+} 的吸收,提供性腺发育时所需要的卵黄蛋白源的结合物质钙,导致 1 龄雌蟹性早熟的发生^[15]。

2.4 水体 Ca^{2+} 浓度

Ca^{2+} 是甲壳类动物甲壳的重要无机成分,在蜕皮周期中有着复杂的吸收和分泌机制^[16]。Onken 等的研究证明,中华绒螯蟹的鳃部具有 Na^+/K^+ ATP 活力,主要用于转运各种无机离子,水体中的 Ca^{2+} 很可能通过渗透作用进入蟹体内,经由血淋巴液的循环,输送到靶器官,从而影响扣蟹的生长发育^[17]。王顺昌等对中华绒螯蟹的研究表明,蜕皮后 48~96 h 机体开始从环境中直接吸收 Ca^{2+} ,中华绒螯蟹通过直接吸收 Ca^{2+} 不断蜕壳求得机体的生长和体质量的增加^[18]。吴嘉敏等研究发现,中华绒螯蟹性腺发育与血淋巴 Ca^{2+} 浓度相关,1 龄性早熟雌蟹血淋巴 Ca^{2+} 浓度为 $(21.25 \pm 11.89) \text{ mmol/L}$,显著高于正常发育蟹种的 $(13.70 \pm 1.17) \text{ mmol/L}$,而性早熟雄蟹血淋巴 Ca^{2+} 浓度为 $(16.33 \pm 1.38) \text{ mmol/L}$,低于正常发育蟹种的 $(20.13 \pm 2.37) \text{ mmol/L}$ ^[19]。魏薇等研究发现,当水环境中的 Ca^{2+} 浓度低于 161.6 mg/L 时,蟹种平均性早熟率与 Ca^{2+} 浓度呈线性正相关关系,决定系数 $r^2 = 0.94$,当水环境中 Ca^{2+} 浓度超过 161.6 mg/L 时反而下降^[20]。陈立侨等研究表明,在同一饵料组内,加大水中的 Ca^{2+} 浓度可明显提高蟹的体宽和体质量的特定增长率^[21]。

2.5 品系

长江水系、辽河水系、瓯江水系三大水系中华绒螯蟹虽属同一物种,但彼此在遗传特性上略有差异。周开亚等研究发现,用 200 个随机引物对辽河水系、长江水系和瓯江水系中华绒螯蟹进行 RAPD 遗传标记鉴别研究,其中引物 HX01 扩增的 400 bp 片段和 HX02 扩增的 700 bp 片段检测到为辽河水系和瓯江水系共有,而长江水系缺少上述 2 个片段,因而可作为长江水系中华绒螯蟹的鉴别标记,但未发现可以区分辽河水系与瓯江水系的标记^[22]。李海燕等利用 RAPD 技术分析发现,辽河种群中华绒螯蟹野生、养殖及性早熟的个体存在基因座位组成上的差异,根据遗传相似系数和遗传距离发现性早熟个体较养殖个体有较大的变异,说明性早熟个体存在一定程度的种质退化^[23]。王成辉等研究发现,池塘养殖辽河种群中华绒螯蟹性早熟略早于长江种群,而辽河种群中华绒螯蟹体质量显著低于长江种群 ($P < 0.01$)^[24]。杜晓燕等应用正交试验法研究积温、营养、品系 3 个因素对中华绒螯蟹性早熟的影响,证明品系是导致蟹种性早熟的首要原因^[8]。

3 性早熟蟹种的内分泌调控、生理生化研究

3.1 内分泌调控

通常情况下,大多生物的生长发育离不开内分泌系统的

调控,内分泌系统分泌各种激素作用于靶细胞、靶组织或靶器官,继而发挥兴奋或抑制作用。

3.1.1 X 器官-窦腺复合体(XO-SG) 甲壳动物眼柄上有 X 器官和窦腺 2 种内分泌组织,窦腺神经分泌细胞的轴突终端的神经细胞体位于 X 器官,窦腺通过纤维又与脑相连,遂通称为 X 器官-窦腺复合体,而窦腺本身不产生激素,只起储藏和释放激素的功能^[25]。影响中华绒螯蟹性腺发育的组织被普遍认为是眼柄的 X 器官-窦腺复合体(XO-SG),这是甲壳动物神经内分泌的主要调控中心^[26]。XO-SG 主要分泌性腺抑制激素(GIH)、蜕皮抑制激素(MIH)、大颚器抑制激素(MOIH)、高血糖激素(CHH)、红色素集聚激素(RPCH)、色素分散激素(PDH)^[27]。罗荣生等研究发现,摘除中华绒螯蟹双侧眼柄可导致血淋巴中 20-羟基蜕皮酮升高,进而促进蜕壳及卵巢发育成熟^[28]。顾志敏等在研究发现,摘除中华绒螯蟹单侧眼柄也会促进蜕壳,对卵子成熟无显著诱导作用^[29]。康现江等在研究摘除眼柄对中华绒螯蟹精巢发育及其氨基酸含量的影响时发现,摘除眼柄试验组精巢内生殖细胞种类少,只有精子期细胞,而对照组精巢内生殖细胞种类多,各期的生殖细胞都有,说明摘除眼柄可促进精巢发育,加快精子的形成,并使精巢发育同步化^[30]。这些研究表明摘除眼柄即解除了 GIH、MIH 的抑制作用,促进精巢或卵巢发育。孙金生等研究发现,1 龄蟹种、早熟蟹种和 2 龄成蟹窦腺的形态、结构无明显差异,均具有 6 种不同类型神经分泌末梢,但神经分泌物质的释放发生了明显改变,其中 V 型神经末梢在早熟中华绒螯蟹窦腺中未观察到分泌现象^[31]。

3.1.2 大颚器(MO) 大颚器(MO)位于大颚正后方大颚腱基部,主要分泌甲基法尼酯(MF),对中华绒螯蟹繁殖、生长和发育有重要的调节作用。XO-SG 分泌的 MOIH 对 MO 具有抑制作用^[32],而摘除眼柄可导致大颚器肥大,其合成甲基法尼酯能力及血淋巴中甲基法尼酯浓度显著升高^[33],同样其内部超微结构也发生较大变化,细胞团细胞质内无颗粒内质网数量减少,线粒体膨大,空泡数量增多^[34]。赵维信等运用放射化学方法跟踪测定中华绒螯蟹早熟个体和正常发育个体的大颚器合成和分泌的激素——甲基法尼酯(MF),发现早熟雌、雄蟹当年 9 月的 MF 合成速率约为正常蟹的 2 倍,早熟蟹的 MF 在当年秋季(10 月或 11 月)均达到峰值,之后 MF 合成速率显著降低,而成熟系数继续升高^[35]。正常发育的雌、雄幼蟹,当年至翌年 4 月的 MF 合成速率始终维持较低水平,翌年 6 月开始,MF 合成速率迅速增大,至翌年 10 月的 MF 合成速率已超过早熟蟹的峰值,11 月的 MF 合成速率明显降低,性腺发育至 IV 期末研究结果表明,早熟蟹大颚器的提早发育、大量合成和分泌促性腺激素 MF、刺激卵巢或精巢发育成熟是导致性早熟的内分泌因素。

3.1.3 促雄腺(AG) 促雄腺(AG)只存在于雄蟹中,为甲壳动物所特有,位于阴茎基部射精管的表面,分泌促雄腺激素(AGH),参与雄蟹生殖及性分化^[36]。XO-SG 分泌的 GIH 对 AG 同样具有抑制作用^[37],吴萍等对中华绒螯蟹精子发生过程及促雄腺结构变化的光镜与电镜观察表明,中华绒螯蟹的精巢发育、精子发生与促雄腺的结构变化密切相关,促雄腺处于发育起始阶段时,精巢内尚未有精细胞形成,生精小管内以初级精母细胞与次级精母细胞占优势;当促雄腺处于分泌期

时,精巢内精子形成并成熟释放;中华绒螯蟹繁殖后,促雄腺处于退化状态^[38]。邱高峰等研究发现,中华绒螯蟹促雄腺腺体结构与个体精巢发育周期密切相关,可明显分为增殖期、合成熟期和分泌期 3 个发育时期;腺细胞以全浆方式分泌激素,具有促进精子发生与排放及抑制卵母细胞成熟的功能^[39]。

3.1.4 Y 器官(YO) YO 是甲壳动物重要的内分泌器官,分泌蜕皮激素(ecdysone)和 XO-SG 分泌的 MIH 共同调控甲壳动物的蜕皮。罗荣生等研究发现,摘除中华绒螯蟹双侧眼柄可导致血淋巴中 20-羟基蜕皮酮含量升高,表明 MIH 的消失解除了对 YO 的抑制,促进蜕皮激素的分泌,进而促进蜕壳及生殖腺发育成熟^[28]。姜仁良等研究发现,中华绒螯蟹在蜕壳前血淋巴中 20-羟基蜕皮酮(20-HE)含量达到最高峰 $[(116.16 \pm 32.96) \text{ ng/mL}]$,蜕壳时降入低谷 $[(7.09 \pm 1.39) \text{ ng/mL}]$,蜕壳后仍然很低;雌蟹血淋巴中 20-BE 含量在 5、8 月各出现 1 个峰值,分别为 (18.15 ± 6.99) 、 $(15.80 \pm 7.40) \text{ ng/mL}$,雄蟹则在 6、9 月各出现 1 个峰值,分别为 (20.26 ± 13.58) 、 $(14.00 \pm 9.48) \text{ ng/mL}$;雌、雄蟹同在 2 月为全年最低值,分别为 (3.75 ± 3.38) 、 $(3.68 \pm 1.78) \text{ ng/mL}$;试验结果阐明了雌、雄蟹 5、6 月血淋巴中 20-HE 出现的峰值与生长有关,8、9 月出现的峰值与青春蜕壳、早期性腺发育相联系^[40]。有关中华绒螯蟹 YO 是否参与生殖腺发育的调控,目前尚无文献报道,而刘智俊等通过对三疣梭子蟹 YO 在卵巢发育期间组织学变化研究发现,YO 呈退化的非分泌状态,初步判定 YO 可能没有参与卵巢发育的内分泌调控^[41]。

3.1.5 生殖腺 17β -雌二醇(17β -E₂)和睾酮(T)是由中华绒螯蟹卵巢与精巢分泌的类固醇激素。姜仁良等研究发现,雌蟹在 9 月卵母细胞进入大生长期后血淋巴中 17β -E₂ 出现峰值 $[(3.62 \pm 1.11) \text{ ng/mL}]$,促进卵母细胞的卵黄积累,后开始下降,至翌年 4 月一直处于低水平,同时卵巢成熟系数(GSI)从 9 月开始逐步上升,至翌年 2 月达到峰值(7.86%), 17β -E₂ 与卵巢 GSI 呈显著负相关^[40]; 17β -E₂ 在卵巢初始发育阶段为峰值,逐步降低能够解除对蜕皮激素的抑制,促进蜕皮逐渐成熟;雄蟹 10 月血淋巴中 T 含量开始上升,至 12 月达到 $(2.15 \pm 0.28) \text{ ng/mL}$,精巢从 9 月开始发育,至翌年 1 月精巢 GSI 达到峰值(5.58%)。吴嘉敏等研究发现,随着蟹种的生长发育,雌蟹血淋巴中 17β -E₂ 浓度逐步提高,正常发育蟹种为 $(0.15 \pm 0.05) \text{ pg/mL}$,性早熟蟹种为 $(0.59 \pm 0.15) \text{ pg/mL}$,2 秋龄成蟹为 $(2.31 \pm 1.08) \text{ pg/mL}$ ^[19]。魏薇等研究发现,1 龄未成熟雌蟹血淋巴中 17β -E₂ 含量极显著低于 1 龄性早熟雌蟹和 2 龄成熟雌蟹,由此推断中华绒螯蟹性腺的发育和成熟与 17β -E₂ 含量密切相关,1 龄蟹种 17β -E₂ 含量分泌水平达到 2 龄蟹是导致性早熟的原因之一;1 龄未成熟雄蟹血淋巴中的 17β -E₂ 极显著低于 1 龄早熟和 2 龄成熟蟹,这与雌蟹中 17β -E₂ 含量变化的情况类似,因此 17β -E₂ 对雄性中华绒螯蟹的性腺发育可能也有一定的调控作用^[42]。沈蓓杰等通过对即将启动的性早熟蟹种注射外源雌激素 17α -羟基孕酮、 17β -E₂,证明外源给予类固醇雌激素能显著促进性早熟蟹种卵巢的早期发育,卵巢指数和卵母细胞长径均比对照组显著增高($P < 0.05$)^[43-44]。康现江等用 17α -甲基睾酮注射雄蟹,证实睾酮可显著促进蟹种精巢发育,精巢 GSI 升高,而注射 17β -E₂ 对精巢发育具

有抑制作用^[45]。汪桂玲等通过对雄蟹幼蟹注射不同浓度的外源 $17\beta-E_2$, 发现随浓度增加对促雄腺的发育及分泌抑制作用逾明显^[46]。

3.2 生理生化研究

对比性早熟蟹种与正常发育蟹种各方面的生理生化指标可以发现, 导致蟹种性早熟的有关线索。吴嘉敏等研究发现, 蟹种性腺发育与肝胰腺、血淋巴的蛋白质浓度相关, 性早熟前后雌雄蟹种肝胰腺总蛋白浓度分别由 (121.17 ± 44.50) 、 (89.43 ± 21.86) mg/g 下降至 (81.08 ± 5.84) 、 (70.58 ± 9.90) mg/g, 雌性蟹种的肝胰腺占体质量的比值也由 8.18% 降至 3.90%; 血淋巴总蛋白浓度正常发育的雌性蟹种为 (99.55 ± 12.06) mg/mL, 显著高于性早熟雌性蟹种的 (72.26 ± 17.87) mg/mL, 而雄性蟹种性早熟前后的血淋巴总蛋白浓度无显著差异; 2 秋龄雌蟹肝胰腺总蛋白浓度高于性早熟雌性蟹种, 但它们之间的血淋巴总蛋白浓度没有显著差异, 2 秋龄雄蟹的血淋巴和肝胰腺总蛋白浓度与性早熟雄性蟹种相当, 差异不显著^[47]。陈再忠等研究发现, 血淋巴中高密度脂蛋白浓度呈现早熟雄蟹 > 未成熟雄蟹 > 未成熟雌蟹 > 早熟雌蟹的规律, 但差异不显著 ($P > 0.05$), 高密度脂蛋白在总蛋白中的比例虽然在 4 组蟹中有 1 个从未成熟雄蟹到未成熟雌蟹、早熟雌蟹和早熟雄蟹的下降趋势, 差异均不显著 ($P > 0.05$)^[48]。他们又测定了未成熟、早熟和正常成熟中华绒螯蟹肝胰腺与性腺中的酸性磷酸酶 (ACP) 和碱性磷酸酶 (ALP) 的活力, 结果表明, 各组蟹肝胰腺 ACP 和 ALP 活力均显著高于性腺; 早熟蟹肝胰腺中 ACP 活力显著高于未成熟蟹而低于正常成熟蟹, 在各发育阶段没有性别差异, 但早熟雌蟹和正常成熟雌蟹卵巢中 ACP 活力都较早熟雄蟹和正常雄蟹精巢低, 早熟与正常成熟个体没有差异; 早熟雌蟹肝胰腺 ALP 活力显著高于未成熟和正常成熟雌蟹, 而与 3 组雄蟹处于同一水平, 但早熟和正常成熟雌雄蟹的性腺中 ALP 活力没有显著差异; 性腺发育所需营养物质的动员或合成主要与肝胰腺 ACP 有关, 性早熟的发生与肝胰腺中 ACP 和 ALP 活力的显著升高有关^[49]。他们通过测定性早熟前后中华绒螯蟹的肝胰腺指数 (HI)、肝脂含量 (LC) 和肝胰腺脂肪酸组成发现雌雄蟹的 HI 和 LC 在早熟前后的变化趋势一致, 早熟个体低于未成熟个体; 性早熟前, 雌雄蟹的肝胰腺脂肪酸组成基本一致, 只是雌蟹中 $C_{20:5n-3}$ 较高 ($P < 0.05$); 早熟雌蟹中 $C_{16:0}$ 、 $C_{18:0}$ 高于未成熟雌蟹 ($P < 0.01$), 而 $C_{20:5n-3}$ 、 $C_{20:4n-6}$ 、 $C_{22:6n-3}$ 则低于后者 ($P < 0.01$); 早熟雄蟹中 $C_{18:1}$ 高于未成熟雄蟹, $C_{14:0}$ 、 $C_{16:1n-7}$ 、 $C_{20:5n-3}$ 皆低于后者; 结果表明, 雌雄蟹在性早熟前后存在肝胰腺脂肪酸组成变化的差异, 且 $C_{20:5n-3}$ 可能主要参与成熟蜕壳和膜的构建, 而 $C_{22:6n-3}$ 可能主要参与卵巢发育和卵黄的发生^[50]。常国亮等研究了早熟与正常中华绒螯蟹雄蟹性腺指数、性腺生化成分及脂肪酸组成发现, 正常雄蟹性腺指数 (3.09 ± 0.67) 显著低于早熟雄蟹性腺指数 (4.42 ± 0.96) , $P < 0.05$; 早熟蟹性腺的水分含量为 70.26%, 显著低于正常蟹, 而总脂含量为 3.96%, 显著高于正常蟹 ($P < 0.05$), 蛋白、碳水化合物、甘油三酯、胆固醇和磷脂含量在两者中均未见显著差异 ($P > 0.05$); 饱和脂肪酸 (SFA) 含量最多的均为 16:0, 二者含量无显著差异 ($P > 0.05$); 单不饱和脂肪酸 (MUFA) 含量最高的均为 18:n-9, 二者含量无显著差异

($P > 0.05$); 早熟性腺的 18:n-7、20:n-9 和 MUFA 含量均显著高于正常蟹 ($P < 0.05$); 多不饱和脂肪酸组成中, 2 种蟹性腺的 18:2n-6 含量接近, 虽然正常雄蟹性腺的 20:4n-6 (ARA)、20:5n-3 (EPA)、22:6n-3 (DHA)、PUFA、n-3 (PUFA)、n-6 (PUFA) 和 HUFA 含量均高于早熟蟹, 但仅有后二者存在显著差异 ($P < 0.05$)^[51]。刘强等研究发现, 早熟雄蟹精巢生精小管主要管型为精母细胞型, 而正常雄蟹以精原细胞加精母细胞型为主; 早熟雄蟹性腺发育速度明显快于正常雄蟹; 正常雄蟹的生精小管和精荚横截面积分别为 (0.041 ± 0.007) 、 (0.080 ± 0.010) mm², 而早熟雄蟹则分别下降为 (0.026 ± 0.005) 、 (0.044 ± 0.005) mm², 2 组间存在极显著差异 ($P < 0.01$); 早熟雄蟹与正常雄蟹各期精细胞大小差异较大, 表现为正常蟹精原细胞、精母细胞和精子均大于早熟蟹, 即早熟蟹的精子成活率仅为 $(73.6 \pm 3.5)\%$, 而正常蟹则为 $(84.7 \pm 2.1)\%$; 早熟蟹精子顶体酶活力为 (62.8 ± 5.50) pIU, 正常蟹为 (79.6 ± 9.80) pIU, 两者差异显著 ($P < 0.05$); 早熟蟹精巢内超氧化物歧化酶活力、总抗氧化能力均显著低于正常蟹 ($P < 0.05$), 而 2 组蟹精巢内丙二醛 (MDA) 含量无显著差异 ($P > 0.05$), 虽早熟蟹性腺发育速度快于正常蟹, 但其各期精子形态、精子密度与成活率、顶体酶活力和抗氧化能力等指标均远不及正常蟹^[52]。刘欢等测定了正常和早熟中华绒螯蟹精巢以及副性腺中透明质酸酶的活力, 同时考察不同孵育温度对酶活力的影响, 结果显示, 正常性成熟个体的精巢和副性腺中的透明质酸酶活力远远高于早熟个体的酶活力, 差异显著 ($P < 0.01$); 孵育温度对透明质酸酶活力基本上没有影响; 正常性成熟个体副性腺中透明质酸酶活力高于精巢酶活力, 性早熟个体副性腺中的透明质酸酶活力极低, 甚至无法检出^[53]。

4 展望

综上所述, 1 龄蟹种性早熟是由蟹种自身因子与环境因子共同决定的, 是多因素复合作用的结果。近些年来, 国内外学者对蟹种性早熟的研究大多局限于诱因分析、早熟与正常蟹种各类表层指标的对比等, 对单因子或多因子复合作用的深层发生机制及分子生物学方向的研究还不够透彻, 这可能成为以后对蟹种性早熟研究的方向。

参考文献:

- [1] 张列士, 徐琴英. 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): 106-111.
- [2] 徐兴川, 朱正东. 中华绒螯蟹性成熟蟹种形成、危害、识别及预防的探讨[J]. 淡水渔业, 1994, 24(6): 3-6.
- [3] 成永旭, 王 武. 虾蟹类脂类营养与中华绒螯蟹性早熟[J]. 科学养鱼, 2000(6): 39-40.
- [4] 黄显清, 王 武. 温度、盐度对大型溞生长和生殖的影响[J]. 上海水产大学学报, 2000, 9(1): 15-20.
- [5] 周炳元, 程崇亮. 瓯江河蟹资源增殖的可行性探讨[J]. 浙江水产学院学报, 1988, 7(2): 134-144.
- [6] 王勇军. 周期性温度变化对幼蟹生长发育的影响[J]. 水产养殖, 1999(4): 11-20.
- [7] 徐如卫, 江锦坡, 陆开宏, 等. 河蟹性早熟原因的初步研究[J]. 浙江海洋学院学报(自然科学版), 2001, 20(3): 195-198.

- [8]杜晓燕,张德隆,赵金利,等. 池养河蟹性早熟现象的初步分析[J]. 大连水产学院学报,2000,15(4):254-258.
- [9]朱雅珠,张根玉. 饲料中适宜的动植物蛋白比与河蟹蟹种生长及性早熟的相关[J]. 水产科技情报,1999,26(1):21-24.
- [10]何正侃,印俊,朱雅珠. 密度、营养与河蟹蟹种生长及性早熟的相关关系[J]. 水产科技情报,1999,26(2):73-76.
- [11]顾景龄,杜育哲,刘学军. 冬季河蟹人工育苗的生产试验[J]. 天津农学院学报,1998,5(2):15-19.
- [12]刘家驹. 中华绒螯蟹幼蟹的维生素 C 摄取与克服性早熟[J]. 南京农专学报,1998,14(3):11-15.
- [13]Gills R,Pequeux A,Bianchini A. Physiological aspects of NaCl movement in the gills of the euryhaline crab, *Eriocheir sinensis*, acclimated to freshwater[J]. Comp Biochem Physiol,1988,90(1):201-207.
- [14]顾晓英,江锦坡. 盐度对河蟹性早熟影响的初步研究[J]. 海洋渔业,2002,24(1):22-24.
- [15]魏薇,吴嘉敏,魏华. 盐度对中华绒螯蟹性早熟生理机制的影响[J]. 中国水产科学,2007,14(2):275-280.
- [16]Wheatly M G. Calcium recognition mechanisms and control in crustaceans and lower vertebrates[J]. Physiol Zool,1994,69:351-382.
- [17]Onken H,Putzen L M. A V-ATPase drives active,electrogenic and Na⁺-independent Cl⁻ absorption across the gills of *Eriocheir sinensis* [J]. The Journal of Experimental Biology,1995,198(3):767-774.
- [18]王顺昌,魏亦军,申德林. 中华绒螯蟹蜕皮过程中肌肉、肝胰脏和甲壳中钙和磷含量的变动[J]. 水产学报,2003,27(3):219-224.
- [19]吴嘉敏,姜新耀. 中华绒螯蟹血淋巴钙离子和 17 β -雌二醇浓度与性早熟的关系[J]. 水产学报,2001,25(2):112-115.
- [20]魏薇,魏华. 水环境中的 Ca²⁺ 浓度对中华绒螯蟹早熟和存活的影响[J]. 淡水渔业,2005,35(3):10-12.
- [21]陈立侨,堵南山,赖伟. 水体和配合饲料中钙、磷含量对河蟹生长的影响[J]. 淡水渔业,1994,24(1):13-15.
- [22]周开亚,高志千. RAPD 标记鉴别中华绒螯蟹种群的初步研究[J]. 应用与环境生物学报,1999,5(2):176.
- [23]李海燕,侯林,魏凤艳. 中华绒螯蟹辽河种群野生、养殖及“性早熟”个体 RAPD 分析[J]. 水产科学,2003,22(3):1-3.
- [24]王成辉,李思发,李晨虹,等. 池塘放养中华绒螯蟹长江种群与辽河种群性早熟出现差异的观察与分析[J]. 湖泊科学,2001,13(1):57-62.
- [25]Hanstrom B. Nene untersuchungen uber sinnesorganeund nervensystem descrustacean. II [J]. Zoologische Jahrbucher Abteilung for Anatomic and Ontogenic der Tiere,1933,56:387-520.
- [26]Keller R. Crustacean neuropeptides: structures, functions and comparative aspects[J]. Experientia,1992,48(5):439-448.
- [27]Cooke M I, Sullivan, et al. Hormones and neurosecretion [M]//Bliss D E. Biology of Crustacea. New York: Academic Press,1982:205-290.
- [28]罗荣生,王幽兰,曹梅讯,等. 中华绒螯蟹血淋巴 20-羟基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.
- [29]顾志敏,何术岗. 切除单侧眼柄对中华绒螯蟹蜕壳、生殖、成熟的影响[J]. 淡水渔业,1991(5):113-117.
- [30]康现江,米娅,刘彬彬. 摘除眼柄对中华绒螯蟹精巢发育及氨基酸含量的影响[J]. 台湾海峡,2000,19(3):360-364.
- [31]孙金生,刘安西,陈家童,等. 河蟹 MTXO 细胞的离体培养和细胞学研究[J]. 水生生物学报,2000,24(4):374-379.
- [32]蔡生力. 甲壳动物内分泌学研究展望[J]. 水产学报,1998,22(2):154-161.
- [33]李胜,赵维信. 甲壳动物的大颚器和甲基法尼酯[J]. 上海水产大学学报,2000,9(3):240-246.
- [34]杜育哲,郭世宜,王良臣. 中华绒螯蟹大额器官及眼柄因子对齐影响的研究[J]. 天津农学院学报,1998,5(3):10-13.
- [35]赵维信,陆剑锋. 中华绒螯蟹大额器官激素生物合成与性早熟的关系[J]. 水产学报,2003,27(4):289-294.
- [36]Fingerman M. Endocrine mechanism of crustacean[J]. Journal of Crustacean Biology,1987,7(1):1-24.
- [37]吴萍,邱高峰,楼允东. 甲壳动物雄性腺研究进展[J]. 水产学报,1999,23(1):77-83.
- [38]吴萍,邱高峰,楼允东. 中华绒螯蟹促雄腺结构变化对精子发生的影响[J]. 水产学杂志,2002,15(1):88-92.
- [39]邱高峰,吴萍,楼允东. 中华绒螯蟹促雄腺的结构与功能[J]. 水产学报,2000,24(2):108-112.
- [40]姜仁良,谭玉钧,吴嘉敏,等. 中华绒螯蟹血淋巴中 20-羟基蜕皮酮,17 β -雌二醇和睾酮含量的变动[J]. 水产学报,1992,16(2):101-106.
- [41]刘智俊,吴旭干,成永旭,等. 三疣梭子蟹卵巢发育期间 Y 器官组织学变化[J]. 上海海洋大学学报,2010,19(3):314-320.
- [42]魏薇,魏华,刘青. 中华绒螯蟹体内的雌二醇对性早熟的影响[J]. 水产学报,2005,29(6):862-865.
- [43]沈蓓杰,杨筱珍,吴旭干,等. 17 α -羟基孕酮对性早熟中华绒螯蟹主要体征和卵巢发育影响的初步观察[J]. 上海水产大学学报,2008,17(3):268-273.
- [44]沈蓓杰,杨筱珍,吴旭干,等. 外源 17 β -雌二醇对中华绒螯蟹 III~IV 期卵巢发育以及内源雌激素水平的影响[J]. 上海海洋大学学报,2010,19(3):289-295.
- [45]康现江,刘志民,周可新. 外源类固醇激素对中华绒螯蟹幼蟹精巢发育影响的初步研究[J]. 东海海洋,1998,16(1):39-43.
- [46]汪桂玲,韦荣编,邱高峰. 17 β -雌二醇对中华绒螯蟹促雄腺组织结构和超微结构的影响[J]. 上海水产大学学报,2004,13(1):10-15.
- [47]吴嘉敏,姜新耀. 中华绒螯蟹血淋巴和肝胰腺的总蛋白含量与性早熟的关系[J]. 水产学报,2000,24(4):306-312.
- [48]陈再忠,成永旭,王武. 性早熟前后中华绒螯蟹血淋巴中总蛋白和高密度脂蛋白水平的比较[J]. 上海水产大学学报,2005,14(4):460-463.
- [49]陈再忠,王武,成永旭. 性早熟中华绒螯蟹肝胰腺与性腺的酸性及碱性磷酸酶活性[J]. 水产学报,2005,29(5):630-634.
- [50]陈再忠,成永旭,王武. 早熟期间中华绒螯蟹肝胰腺指数、肝脂含量及脂肪酸组成的变化[J]. 水产学报,2003,27(1):57-61.
- [51]常国亮,成永旭,丁怀宇,等. 早熟中华绒螯蟹雄性腺指数,性腺生化成分及脂肪酸组成变化[J]. 河南师范大学学报(自然科学版),2014,42(1):120-123.
- [52]刘强,杨筱珍,成永旭,等. 早熟和正常中华绒螯蟹精子形态、顶体酶活力和抗氧化能力的比较研究[J]. 中国水产科学,2009,16(2):183-191.
- [53]刘欢,顾俊兴,冯超,等. 正常与早熟雄性中华绒螯蟹透明质酸酶活性比较[J]. 天津师范大学学报(自然科学版),2015,35(3):102-104,108.