

doi: 10.12131/20180119

• 研究简报 •

猛虾蛄卵巢发育特征及其纳精囊内容物超显微观察

赵 旺^{1,2}, 杨其彬^{1,2}, 陈 旭^{1,2}, 陈明强^{1,2}, 温为庚^{1,2}

(1. 中国水产科学研究院南海水产研究所热带水产研究开发中心, 海南 三亚 572000;
2. 农业农村部南海渔业资源开发利用重点实验室, 广东 广州 510300)

摘要: 该研究收集了 168 尾雌性猛虾蛄 (*Harpiosquilla harpax*) 并逐一解剖, 比较了不同个体猛虾蛄卵巢和纳精结构的发育特征, 对乳白色纳精结构内容物进行了超显微观察。结果显示, 猛虾蛄具成对的卵巢, 位于围心窦和消化道之间, 从头胸甲后部延伸至尾节。卵巢发育颜色变化为无色-灰黄色-土黄色-浅黄色-橘黄色, 成熟的卵巢呈橘黄色或粉红色。性腺指数分别为 1.62 ± 0.53 、 2.73 ± 0.44 、 3.82 ± 0.48 、 6.84 ± 1.04 和 11.63 ± 2.11 ; 雌性虾蛄第 6、第 7、第 8 胸节腹部有 3 条平行带, 为储存精子的器官, 其表观颜色也有变化 (无色透明-浅白色浑浊-乳白色), 性腺成熟度越高, 纳精结构乳白色越明显。其内容物具集群状态的精子, 群外被包膜, 精子间充满丝状间质, 精子近球形, 无鞭毛, 无顶体, 大小为 $1 \sim 3 \mu\text{m}$ 。研究结果可为猛虾蛄的繁殖生物学和人工育苗研究提供参考依据。

关键词: 猛虾蛄; 卵巢; 纳精囊; 精子; 超显微观察

中图分类号: S 968

文献标志码: A

文章编号: 2095 - 0780 - (2019) 02 - 0121 - 06

Developmental features of ovary and ultramicroscopic observation of thelycum contents of *Harpiosquilla harpax*

ZHAO Wang^{1,2}, YANG Qibin^{1,2}, CHEN Xu^{1,2}, CHEN Mingqiang^{1,2}, WEN Weigeng^{1,2}

(1. Tropical Aquaculture Research and Development Center, South China Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Sanya 572000, China; 2. Key Laboratory of South China Sea Fishery Resources Exploitation & Utilization, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Guangzhou 510300, China)

Abstract: We collected 168 female *Harpiosquilla harpax* and dissected them individually for a comparison of their developmental features of thelycum and ovary, and for ultramicroscopic observation of contents in the milky-white thelycum. The results show that the females had paired ovaries that lied between pericardial sinus and digestive tract, which extended from the back of the breast-plate to the tail. The apparent color of ovary changed as follows: colorless-rayish yellow-earthly yellow-light yellow-orange, and the mature ovaries were orange or pink. The gonadosomatic index (GSI) were 1.62 ± 0.53 , 2.73 ± 0.44 , 3.82 ± 0.48 , 6.84 ± 1.04 and 11.63 ± 2.11 , respectively. The females had three parallel strips that were visible through the exoskeleton at the sixth, seventh, and eighth thoracic sternites, which were organs for sperm-storage, and the apparent colours of thelycum were changeable (colorless-transparent-light white-turbidity-milk white-dense). The more mature the ovary was, the heavier milk white of the thelycum became. Group of sperms with membranes had been observed in the thelycum contents which were filled with filamentous

收稿日期: 2018-06-07; 修回日期: 2018-09-03

资助项目: 三亚市农业科技创新项目 (2017NK01); 海南省重点项目 (ZDYF2018096)

作者简介: 赵 旺 (1987—), 男, 硕士, 助理研究员, 从事水产动物繁殖生物学研究。E-mail: zhaowang522@163.com

通信作者: 温为庚 (1963—), 男, 研究员, 从事甲壳类繁殖生物学研究。E-mail: wenweigeng@163.com

stroma. The shape of sperm was spherical but without flagellum and acrosome, size of 1~3 μm . The results provide references for further research on the reproductive biology and artificial breeding of *H. harpax*.

Key words: *Harpisquilla harpax*; ovary; thelycum; sperm; ultramicroscopic observation

甲壳动物中的口足类被称为虾蛄, 俗称螳螂虾、濼尿虾、富贵虾、虾爬子等^[1], 是大型底栖甲壳类, 其生活海区底质为泥底或沙泥底, 广泛分布于热带、亚热带海区、中国沿海^[2]、日本^[3]、印度^[4]及印尼^[5-6]等东南亚各国附近海域, 墨西哥湾^[7]和地中海沿岸^[8]也有分布。从潮间带到1 500 m水深均可发现其行踪^[1]。虾蛄种类繁多, 目前全世界发现虾蛄超过450种^[1], 中国报道97种^[9-10]。

猛虾蛄(*Harpisquilla harpax*)属甲壳纲、口足目、虾蛄科、猛虾蛄属。猛虾蛄属是口足类中体形最大的种类, 棘突猛虾蛄(*H. raphidea*)体长超过300 mm^[10]。猛虾蛄更因其个体大、可食用部分多、出肉率可达35%^[11]而倍受喜爱。随着生活水平的提高, 开发利用虾蛄资源的经济意义越来越突出。虾蛄养殖业的发展必然依赖于人工育苗, 因此, 研究其生殖系统并明确猛虾蛄的繁殖规律尤为重要。关于猛虾蛄食性^[2,12]和外形性状分析^[6,13-17]的研究很多, 而关于其繁殖生物学的报道较少。卵巢发育是虾蛄繁殖生物学的重要研究方向, 根据卵巢外观颜色、大小和体积等形态特征, 及细胞核形态、成熟卵细胞比例和卵细胞直径等组织学特征, Mulyono等^[5]把猛虾蛄卵巢发育分为4期: 发育早期、发育期、成熟期和成熟后期; 根据卵巢外观颜色特征、卵细胞和细胞核变化及卵黄颗粒的积累, El-Sherif等^[8]把*Oratosquilla massavensis*卵巢发育分为6期: 未发育期、卵黄发育前期、初级卵黄发生期、次级卵黄发生期、成熟期和产卵期; 根据卵巢形态特征和卵子发生, 薛梅等^[18]把口虾蛄(*O. oratoria*)卵巢发育分为8期: 未发育时期、卵母细胞期、生长前期、生长中期、生长后期、成熟前期、成熟期和恢复期; 甚至有分为3期^[6]和10期^[19]。卵巢发育是连续的过程, 没有明显的分界线, 评判标准不同将导致分期结果差异。纳精囊是生殖系统的重要组成部分, 是繁殖生物学的重要内容, 但鲜见关于猛虾蛄纳精结构及其内容物的研究报告。雌性虾蛄第6~第8胸节腹面3对步足左右相连, 近似“王”字形结构, 外表呈深浅不同的乳白色, 其内容物类似胶质, 卵巢成熟度越高, 乳白色越显著, 山崎诚和富士昭^[20]认为是胶质腺, 邓景耀和程济生^[21]认为是贮精沟, 堵南山^[22]则认为是粘合腺。因此, 有必要对雌性虾蛄这一显著特征作深入研究, 统一认识。猛虾蛄是北部湾的优势种类, 夏季平均资源密度高达209.83 kg·km⁻²^[23]。本文以猛虾蛄为研究样品, 对其进行解剖, 并对“王”字结构的内容物进行超显微观察, 以期对猛虾蛄的繁殖生物学和人工育苗研究积累基础资料。

1 材料与方法

1.1 材料

2018年4月和5月, 分别从三亚渔港和新村渔港的渔获物中收集鲜活雌性猛虾蛄3批次, 共168尾, 用厚尼龙袋加入5 L干净海水, 每袋投入20~25尾, 充入氧气, 扎紧袋口, 运回实验基地, 在室内水泥池中暂养, 备用。养殖密度为10尾·m⁻², 连续充气, 不投饵料。

1.2 方法

用直尺测量并记录收集的雌性虾蛄的甲壳长、甲壳宽、体长和体宽(图1); 用滤纸吸干虾蛄体表的水分; 用JM-B 10002型电子天平(诸暨产, 0.01 g)称取并记录体质量; 逐个检查、观察并记录纳精囊的表现特征; 用解剖剪剪掉掠足, 剪开头胸甲、剪开腹部和尾扇背部的甲壳, 分离出卵巢, 记录其外观颜色及其他特征, 称质量(精确至0.01 g); 根据公式: 性腺指数(gonadosomatic index, GSI)=性腺质量(g)/体质量(g)×100, 计算并记录每个个体的性腺指数; 剪去纳精囊的多余部分(剪至边缘), 剔除肌肉, 沿中线剪开, 用镊子(或胶头滴管)夹取(或吸取)乳白色显著的囊腔内容物, 移入实验前装有3 mL 0.1 mol·L⁻¹、pH 7.2磷酸缓冲液配制的戊二醛和1% 饿酸的5 mL离心管中, 贴上标签, 常温保存, 备用。按照表1的步骤处理备用样品。然后将样品取出, 裁剪至适当大小, 粘贴于载物台上, 离子溅射真空镀膜, 于20 kV电压下进行扫描电子显微镜的观察、拍照。

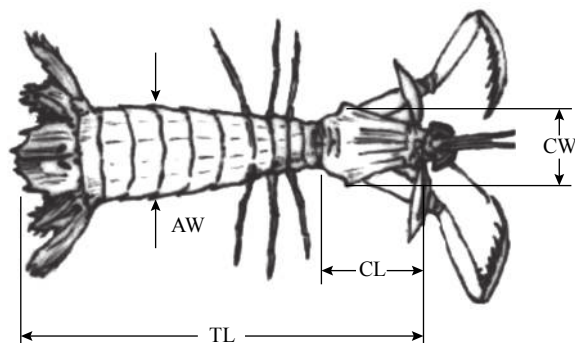


图1 雌性猛虾蛄外形参数测量方法

AW. 体宽; TL. 体长; CL. 甲壳长; CW. 甲壳宽

Fig.1 Measurement of morphometric parameters of female *H. harpax*

AW. abdomen width; TL. total length; CL. carapace length; CW. carapace width

表1 SEM生物样品准备流程表

Tab.1 Flow chart of SEM biological sample preparation

序号 No.	操作 operation	试剂 reagent	次数 times	时间 time
1	浸泡固定 (30倍体积)	2.5%戊二醛	1	3 h以上
2	浸泡清洗	0.1mol·L ⁻¹ 磷酸缓冲液	4-6	20 min
3	浸泡	30%乙醇	1	15 min
4	脱水	50%乙醇	1	15 min
5	脱水	70%乙醇	1	15 min
6		70%乙醇		浸泡过夜
7	脱水	90%乙醇	1	15 min
8	脱水	无水乙醇	1	15 min
9	脱水	无水乙醇	1	15 min
10	脱水	无水乙醇	1	15 min
11	浸泡置换	叔丁醇(4℃固化)	3	15 min
12	加入六甲基硅烷			
13	干燥	冷冻干燥	1	3 h以上

2 结果

2.1 纳精囊和卵巢发育特征

雌性猛虾蛄纳精囊位于第6、第7、第8胸节3对步足附近,由微微隆起的结构相连,形成3条平行的带状结构,中线附近部分向尾部略凸起,表面甲壳质、坚硬、中空,近似“王”字形(图2),图2-a显示纳精结构浅白色且浑浊,图2-b显示纳精结构为显著的乳白色。其外观特征可描述为3个类型:无色透明-浅白色且浑浊-明显的乳白色且内容物致密。不同个体外观特征颜色有差异(表2)。内容物类似胶质、无固定结构,镊子可取出絮团状物。解剖雌性猛虾蛄,卵巢2叶,互相粘连,始于头胸甲后部,终于尾节,位于围心窦下方和消化道上方。不同个体其外观颜色特征差异显著,可描述为5个类型:无色-灰黄色-土黄色-浅黄色-橘黄色(表2,图3)。卵巢无色和部分灰黄色样品对应纳精囊外观无色;部分卵巢土黄色、灰黄色和浅黄色样品对应纳精囊外观呈浅白色且浑浊;卵巢橘黄色和部分浅黄色样品对应纳精囊外观呈致密的乳白色(表2)。卵巢无色透明的雌性虾蛄样品39尾(占样品总数的23.21%),卵巢有黑点且灰黄色的34尾(20.23%),土黄色的26尾(15.47%),浅黄色的32尾(19.06%),橘黄色的37尾(22.02%)。不同个体性腺质量差异显著,对应上述5类不同卵巢外观颜色的雌性虾蛄,其性腺指数分别为1.62±0.53、2.73±0.44、3.82±0.48、6.84±1.04和11.63±2.11(表2)。

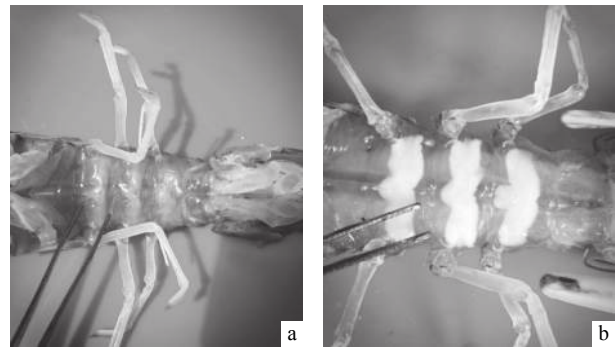


图2 雌性猛虾蛄步足腹面观

Fig.2 Abdomen of paracriopod of female *H. harpax*

2.2 乳白色纳精囊内容物超显微观察

在扫描电镜下观察乳白色纳精囊内容物,放大5000倍可见成群的精子,精子圆球形,大小差异显著,直径为1~3 μm,2.5 μm的精子占多数,约60%,无鞭毛,无顶体。部分精子表面光滑,部分精子表面附着颗粒状物(图4-a);精子群外被包膜,包膜不光滑,波浪形,附着有丝状物(图4-b);放大40000倍时,单个精子近球形,游离,无鞭毛,精子表面不光滑,有微量不均匀的附着物,有大量微孔,微孔分布均匀,孔径约1 nm(图4-c);放大15000倍时,可见精子之间充满丝状间质,有的间质丝包裹在精子表面,有的间质丝呈网状填充在精子之间,可见极少数直径小于0.5 μm类似于精子的球形结构(图4-d)。

3 讨论

3.1 纳精结构外观特征及内容物

本文观察到雌性猛虾蛄第6、第7、第8胸节腹部3对步足附近由微微隆起的结构相连,形成3条平行的带状结构,中线附近部分向尾部略凸起,表面甲壳质、坚硬、中空。吴长功等^[24]发现,鹰爪虾(*Trachypenaeus curvirostris*)纳精囊也由甲壳质特化而来,无生命力。本研究也观察到,不同个体的雌性猛虾蛄,其纳精结构外观颜色特征差异显著,可描述为3个类型:无色透明-浅白色且浑浊-明显的乳白色且内容物致密,这与蒋霞敏等^[25]的研究结果相似,认为黑斑口虾蛄(*O. oratoria*)“王”结构(纳精囊)最初为透明色,随卵巢发育日趋白色。Jennifer和Wortham-Neal^[26]的研究也认为,起始时雌性虾蛄第6、第7、第8胸节腹部看不到带状结构,中期3个平行排列的带状结构清晰,后期带状结构更清晰,充满稠密分泌物,乳白色。本文对雌性猛虾蛄纳精囊内容物超显微观察显示其含有大量精子,充满丝状间质,精子由间质保护、营养。这种间质可能是一种胶质。吴长功等^[24]发现鹰爪虾交配后纳精囊被胶体物质堵塞,三疣梭子蟹(*Portunus trituberculatus*)

表2 雌性猛虾蛄形态参数及纳精囊、卵巢外观特征

Tab.2 Morphologic parameter, apparent features of thelycum and ovary of female *H. harpax*

项目 item	形态参数、纳精囊和卵巢外观特征 morphologic parameter, apparent features of thelycum and ovary				
甲壳长/cm carapace length	3.0~3.5	3.4~3.8	3.2~4.2	3.2~4.0	3.3~4.4
甲壳宽/cm carapace width	2.1~3.0	2.6~3.3	2.8~3.5	2.6~2.8	2.8~3.6
体长/cm total length	14.5~15.6	14.8~16.4	15.9~18.7	15.5~17.3	17.2~20.0
体宽/cm abdomen width	3.1~3.6	3.2~3.8	3.4~4.0	3.4~3.6	3.4~4.1
体质量/g body mass	37.08~50.88	47.26~56.47	54.37~79.04	49.60~69.38	61.84~96.69
卵巢外观特征 apparent features of ovary	无色	灰黄色	土黄色	浅黄色	橘黄色
性腺指数 GSI	1.62±0.53	2.73±0.44	3.82±0.48	6.84±1.04	11.63±2.11
纳精囊外观特征 apparent features of thelycum	无色, 透明		浅白色, 浑浊		乳白色, 浓密

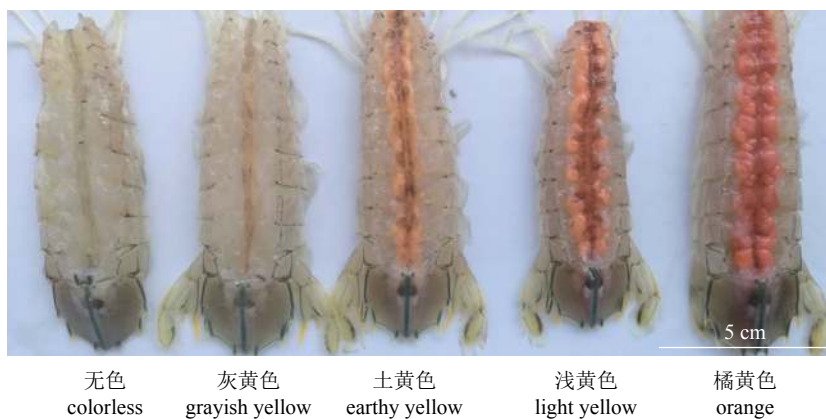


图3 猛虾蛄卵巢发育外观颜色

Fig.3 Apparent colours of developing ovary of *H. harpax*

临近交配季节纳囊内也含琥珀色胶状物质^[27]。这种胶质可能是粘多糖, 可不断地向纳精囊腔中分泌, 用于保护和营养精子^[28]。因此, 可以认为猛虾蛄纳精囊内容物是精子和某种胶质的混合物。虾蛄的纳精囊曾被学者认为是胶质腺^[20], 或是贮精沟^[21], 或是粘合腺^[22]。在甲壳类动物的体内由外骨骼(甲壳)特化而来的囊状结构, 储存精子和精子附属物, 统称为纳精囊或受精囊^[26]。为此, 本文把雌性猛虾蛄第6、第7、第8胸节腹面的带状结构称为纳精囊。而纳精囊外观特征颜色随着卵巢发育而加深, 这一机理有待研究。

3.2 猛虾蛄纳精囊内的精子及受精

超显微观察结果显示, 猛虾蛄纳精囊内的精子近球形, 大小差异显著, 直径为1~3 μm, 无鞭毛。与黑斑口虾蛄精子形态^[29]相似, 但比黑斑口虾蛄精子(8.5 μm×7.0 μm)^[29]小得多。而中国明对虾(*Fenneropenaeus chinensis*)精子大小为3 μm, 日本囊对虾(*Marsupenaeus japonicus*)和凡纳滨对虾(*Penaeus vannamei*)精子大小为4 μm, 均无鞭

毛, 不运动, 且大小差异不显著^[30]。与之相比较, 猛虾蛄纳精囊内精子大小差异显著。可能是猛虾蛄精子处于不同发育阶段, 在纳精囊内精子继续发育, 又或精子大小表示其优劣。同属甲壳类的对虾有开放式和闭合式纳精囊^[31], 虾蛄与大多数虾类一样, 有闭合式纳精囊。已交配的雌性虾蛄纳精囊内已储存有精子, 精子可能不需要额外运动即可接触卵子, 因而精子无鞭毛^[29]。而具有开放式纳精囊的凡纳滨对虾, 精子也无鞭毛^[31], 但精子可通过磷酸化作用和改变形态获得能量^[32], 靠近卵子, 完成受精。中国明对虾和日本囊对虾精子有顶体结构^[30], 精子顶体部特有的胰蛋白酶, 在顶体反应、穿透卵膜中起重要作用^[33], 卵黄膜和卵子皮质杆诱发精子顶体反应, 帮助受精^[34]。但猛虾蛄精子如何穿透卵膜完成受精仍有待探究。

3.3 猛虾蛄卵巢发育特征、性腺指数及产卵孵化

猛虾蛄卵巢2叶, 从头胸甲后部延伸至尾节^[19]。外观特征颜色可描述为5种: 无色-灰黄-土黄-浅黄-橘黄。与黑斑口虾蛄^[35]和 *O. massavensis*^[8] 随着卵巢的发育外观特征

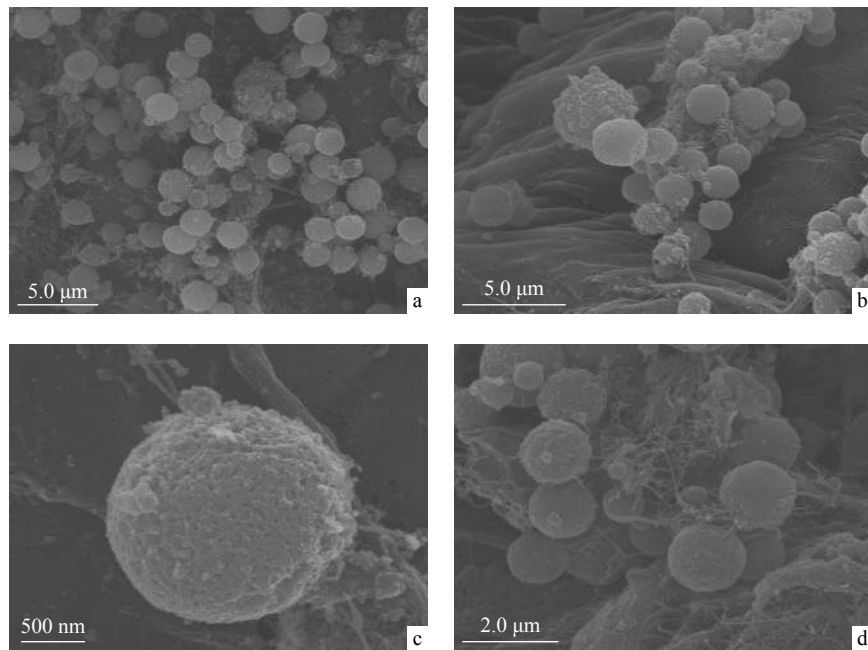


图4 乳白色纳精囊内容物超显微观察

Fig.4 Ultramicroscopic observation of contents of milky white thelycum

颜色变化一致。随着卵巢发育,卵黄逐渐积累,导致卵巢外观颜色加深。可以透过背部和尾节腹部的甲壳,根据卵巢特征颜色进行分期,虽然不够准确^[35],但可作为日常工作中判断虾蛄卵巢成熟度的简单方法。本文研究了收集到的猛虾蛄的性腺指数,将其分为5个等级(1.62±0.53、2.73±0.44、3.82±0.48、6.84±1.04、11.63±2.11)。El-Sherif等^[8]研究了卵巢发育不同阶段的*O. massavensis*,把性腺指数描述为5个等级:1.30±0.04、2.07±0.63、3.91±0.30、8.14±0.12和1.26±0.05,性腺指数先升后降。El-Sherif等^[8]把产卵后(卵巢呈乌云色)的性腺指数列在末端,但对卵巢发育初期和产卵后期的个体未加以区分,故而性腺指数排列有差异。另外,蒋霞敏等^[36]收集海区纳精囊呈乳白色的黑斑口虾蛄成功孵化出假蚤状幼体,并进行人工育苗。说明纳精囊呈乳白色的虾蛄已交配、受精。而已交配的野生或养殖的斑节对虾均可多次产卵并孵化出无节幼体,但孵化率会逐次下降^[37]。锯缘青蟹(*Scylla serrata*)交配以后,第2次产卵时卵子仍依靠纳精囊中留存的精子受精,这些精子至少在纳精囊中留存6个月之久^[29]。至于已交配的雌性虾蛄是否可以多次产卵并成功孵化、精子留存多久,仍需要进一步研究。

参考文献:

- [1] LUI K K Y, NG S J S, LEUNG K M Y, et al. Spatiotemporal variations in the diversity and abundance of commercially important decapoda and stomatopoda in subtropical Hong Kong waters[J]. *Estuar Coast Shelf Sci*, 2007, 72: 635-647.
- [2] YAN Y R, ZHANG Y Y, WU G R, et al. Seasonal feeding habits, reproduction, and distribution of *Harpisquilla harpax* (Stomatopoda: Harpiosquillidae) in the Beibu Gulf, South China Sea[J]. *J Crust Biol*, 2015, 35(6): 776-784.
- [3] KODAMA K, SHIMIZU T, YAMAKAWA T, et al. Changes in reproductive patterns in relation to decline in stock abundance of the Japanese mantis shrimp *Oratosquilla oratoria* in Tokyo Bay[J]. *Fish Sci*, 2006, 72: 568-577.
- [4] PRASAD D R, RAO P Y. Seasonal changes in the muscle biochemical composition of *Harpisquilla harpax* (de Haan, 1844) (Stomatopoda: Crustacea) represented in trawl net by-catches off Visakhapatnam, East Coast of India[J]. *J Chem Biol Phys Sci*, 2017, 7(1): 292-303.
- [5] MULYONO M, MUFTI P, ABINAWANTO M P, et al. The development of gonad mantis shrimp *Harpisquilla raphidea* Fabricius, 1798 in Banten Bay, Indonesia[J]. *Int J Aquat Sci*, 2017, 8(1): 26-33.
- [6] WARDIATNO Y, MASHAR A. Biological information on the mantis shrimp, *Harpisquilla raphidea* (Fabricius 1798) (Stomatopoda, Crustacea) in Indonesia with a highlight of its reproductive aspects[J]. *J Trop Biol Conserv*, 2010, 7: 65-73.
- [7] CALDWELL R L. Variation in reproductive behavior in stomatopod[C]. New York: Columbia University Press, 1991: 67-90.
- [8] EL-SHERIF S S, EL-KHODARY G M, GHONIM A Z. Ovarian cycle and scanning electron micrographs of the spawned egg of female mantis shrimp *Oratosquilla massavensis* (Alexandria, Egypt)[J]. *J Bas Appl Zool*, 2012, 65: 116-124.

- [9] 冯玉爱, 张珍兰. 广东湛江沿海口足类的初步报告 [J]. 湛江水产学院学报, 1995, 15(1): 21-32.
- [10] 刘瑞玉, 王永良. 南海虾蛄科及猛虾蛄科 (甲壳动物口足目) 二新种 [J]. 海洋与湖沼, 1998, 29(6): 588-596.
- [11] YEDUKONDALA R P, RAJENDRA P D, RUKMINI S I, et al. Meat yield studies in *Harpiosquilla harpax* (de Haan, 1844) and *Oratosquilla anomala* (Tweedie, 1935) (Crustacea: Stomatopoda) represented in the shrimp trawl net by-catches off Visakhapatnam, East Coast of India[J]. Eur J Exp Biol, 2015, 5(5): 6-11.
- [12] RAJENDRA P D, YEDUKONDALA R P. Studies on food and feeding habits of *Harpiosquilla harpax* (de Haan, 1844) (Crustacea: Stomatopoda) represented in the shrimp trawl net by-catches off Visakhapatnam, East Coast of India[J]. Int J Adv Res, 2015, 3(7): 1578-1584.
- [13] WARDIATNO Y, MASHAR A. Population dynamics of the Indonesian mantis shrimp, *Harpiosquilla raphidea* (Fabricius 1798) (Crustacea: Stomatopoda) collected from a mud flat in Kuala Tungkal, Jambi Province, Sumatera Island[J]. Indonesian J Mar Sci, 2011, 16(2): 111-118.
- [14] MULYONO M, PATRIAI M P, ABINAWANTO A, et al. Length-weight relationship and condition factor in giant harpiosquillid mantis shrimp, *Harpiosquilla raphidea* (Crustacea: Stomatopoda) in Banten Bay waters, Indonesia[J]. Int J Aquat Biol, 2013, 1(4): 185-187.
- [15] ANTONY P J, RAHMAN M M, RAJKUMAR M, et al. Relative growth of *Harpiosquilla raphidea* (Fabricius, 1798) (Crustacea: Stomatopoda) male and female populations[J]. Sains Malaysiana, 2014, 43(9): 1305-1310.
- [16] ARSHAD A, SOFEA T, ZAMRI Z, et al. Population dynamics of mantis shrimp, *Harpiosquilla harpax* in the coastal waters of Pantai Remis, Perak, Peninsular Malaysia[J]. Iran J Fish Sci, 2015, 14(1): 15-26.
- [17] MULYONO M, PATRIA M P, ABINAWANTO A, et al. Growth aspects of giant mantis shrimp *Harpiosquilla raphidea* Fabricius, 1798 Banten Bay Waters, Banten Province[J]. Int J Mar Sci, 2016, 6(32): 1-14.
- [18] 薛梅, 闫红伟, 刘海映, 等. 大连市皮口海域口虾蛄群体繁殖生物学特征初步研究 [J]. 大连海洋大学学报, 2016, 31(3): 237-245.
- [19] KODAMA K, SHIRAIISHI H, MORITA M A. Reproductive biology of the Japanese mantis shrimp *Oratosquilla oratoria* (Crustacea Stomatopoda): annual cycle of gonadal development and copulation[J]. Mar Biol Res, 2009, 5(5): 415-426.
- [20] 山崎诚, 富士昭. シヤコ *Oratosquilla oratoria* (de Huan) の生殖周期の研究 [J]. 西海区水产研究报告, 1988(57): 86-98.
- [21] 邓景耀, 程济生. 渤海虾蛄渔业生物学研究 [C]//甲壳动物学论文集. 青岛: 青岛海洋大学出版社, 1992: 36-44.
- [22] 堵南山. 甲壳动物学 (下册) [M]. 北京: 科学出版社, 1993: 384-386.
- [23] 吴桂荣, 颜云榕, 卢伙胜, 等. 北部湾猛虾蛄生物学特性与渔业资源时空分布 [C]//2012年中国水产学会学术年会论文集. 北京: 海洋出版社, 2012: 215-215.
- [24] 吴长功, 周令华, 相建海, 等. 鹰爪虾与中国对虾雌虾纳精囊的形态结构 [J]. 水产学报, 1999, 23(3): 223-228.
- [25] 蒋霞敏, 王春琳, 赵青松, 等. 黑斑口虾蛄繁殖生物学的研究 [J]. 华东师范大学学报 (自然科学版), 2000, 12: 19-24.
- [26] JENNIFER L, WORTHAM-NEAL W. Reproductive morphology and biology of male and female mantis shrimp (Stomatopoda: Squillidae)[J]. J Crust Biol, 2002, 4(22): 728-741.
- [27] 宣富君, 管卫兵, 戴小杰, 等. 东海三疣梭子蟹纳精囊形态结构与内含物的变化 [J]. 动物学杂志, 2009, 44(2): 1-11.
- [28] 成永旭, 李少菁, 王桂忠. 锯缘青蟹排卵后纳精囊及其内部精子的超微结构 [J]. 上海水产大学学报, 2000, 9(1): 69-71.
- [29] 王春琳, 朱冬发, 蒋霞敏, 等. 黑斑口虾蛄雄性生殖系统的组织学与超微结构 [J]. 水产学报, 2002, 26(5): 403-410.
- [30] 王文琪, 杨敬昆, 徐世宏, 等. 3种对虾精子超低温冷冻保存技术研究 [J]. 海洋科学, 2017, 41(9): 81-86.
- [31] ALFARO J, MUNOZ N, VARGAS M, et al. Induction of sperm activation in open and closed thelycum penaeoid shrimps[J]. Aquaculture, 2003, 216(1/2/3/4): 371-381.
- [32] AUNGSUCHAWAN S, BROWDY C L, WITHYACHUMNARNKUL B. Sperm capacitation of the shrimp *Litopenaeus vannamei*[J]. Aquacult Res, 2011, 42(2): 188-195.
- [33] 管卫兵, 王桂忠, 李少菁, 等. 锯缘青蟹纳精囊精子顶体酶活力研究 [J]. 海洋通报, 2005, 24(6): 87-91.
- [34] PONGTIPPATEE P, VANICHVIRIYAKIT R, CHAVADEJ J, et al. Acrosome reaction in the sperm of the black tiger shrimp *Penaeus monodon* (Decapoda, Penaeidae)[J]. Aquacult Res, 2007, 38: 1635-1644.
- [35] 王春琳, 蒋霞敏, 赵青松, 等. 黑斑口虾蛄的卵巢组织学研究 [J]. 动物学杂志, 2001, 36(4): 6-9.
- [36] 蒋霞敏, 王春琳, 赵青松, 等. 黑斑口虾蛄育苗技术研究 [J]. 海洋科学, 2000, 24(5): 17-20.
- [37] WEN W G, YANG Q B, MA Z H, et al. Comparison of ovarian maturation and spawning after unilateral eyestalk ablation of wild-caught and pond-reared *Penaeus monodon*[J]. Span J Agric Res, 2015, 13(3): 1-6.