

文章编号: 1004-7271(2004)02-0157-07

·综述·

虾蟹类性别决定研究进展

Advances in sex determination of shrimps (prawns) and crabs

楼允东, 刘艳红, 邱高峰

(上海水产大学生命科学与技术学院, 上海 200090)

LOU Yun-dong, LIU Yan-hong, QIU Gao-feng

(College of Aqua-life Science and Technology, Shanghai Fisheries University, Shanghai 200090, China)

关键词 虾蟹类; 性别决定; 性染色体; 性别决定基因; 促雄性腺

Key words shrimps (prawns) and crabs; sex determination; sex chromosome; sex determination gene (SDG); androgenic gland

中图分类号 S917 文献标识码: A

性别决定 (sex determination) 涉及遗传、发育和进化等领域, 开展性别决定机制的研究对认识人类性别分化异常等多种与性别有关的疾病、实现动物性别的人为控制等都有着重大的现实意义, 同时还可为生物进化的分析提供新的线索。在系统进化中, 虾蟹类处于承前启后的重要地位, 与脊椎动物相比, 其性别决定机制具有原始性、多样性和可塑性的特点。深入研究其性别决定机制, 对于水产养殖来说, 更具有重要的实用价值。因为许多虾蟹类雌雄之间的生物学或经济性状诸如生长速度、个体大小等存在显著差异。因而, 人们可以根据实际需要专门生产全雌或全雄的虾蟹进行单性养殖以提高其经济效益。

1 虾蟹类性别决定的机制

动物性别的形成取决于两个过程, 即性别决定与性别分化, 两者之间相互联系而又有所区别。性别是在受精的一瞬间就确定了的, 是性别分化的遗传基础, 性别分化则是一个由早期胚胎发育至性成熟所经历的复杂的调控过程。在哺乳动物中, 性别决定基因 (sex determining genes, SDG) 高度集中, 在 Y 染色体上形成性别决定区 SRY (sex-determining region of the Y chromosome), 它是决定精巢发育的核心, 直接诱导精巢的发生与形成。如果没有该片段, 具有双向潜力的未分化性腺则发育成卵巢, 性别一旦形成就不易逆转。而在虾蟹类中, 由于进化上的原始性, 情形并不如此简单。对于虾蟹类的很多种类来说, 甚至其性染色体的存在与否都尚属未知。

一般地说, 动物胚胎的性别发育包括 3 个步骤: ①受精时形成的遗传性别, 又叫染色体性别 (chromosome sex); ②遗传性别决定生理性别, 又叫性腺性别 (gonadal sex); ③生理性别转化为表型性别 (phenotypic sex)。研究表明, 虾蟹类的性别也是由内因和外因两方面的因素决定的。内因是生物体的性别遗传物质——性染色体 (sex chromosome), 外因就是性腺性别尚未分化前那些影响分化的环境因素。

另外,甲壳动物所特有的内分泌腺——促雄性腺(androgonic gland)对其也有举足轻重的作用。

在已报道的虾蟹类性别决定机制中,有遗传(性染色体)决定型、环境(理化环境或社会环境)决定型以及遗传与环境(多因子)共同决定型。这些都说明甲壳动物的性染色体或性别决定机制仍处于进化的早期阶段。

2 虾蟹类性别决定的研究

2.1 性染色体

19世纪末,Carnoy^[1]首次报道了褐虾(*Crangon cataphractus*)和普通滨蟹(*Carcinns manus*)的染色体。随后,世界科学家们对虾蟹类染色体开展了广泛的研究。国内研究虽起步较晚,但从堵南山等^[2]研究中华绒螯蟹(*Eriocheir sinensis*)开始,分别作了大量工作,至今共陆续报道了16种虾蟹类的染色体(表1)。截止1999年,全世界有44种虾类,21种蟹类报道了染色体数目^[3]。核型分析是染色体研究的主要内容,但在已研究过染色体的虾蟹类中,仅2科16种进行过核型分析,大多数研究仅限于计数染色体数目的水平。造成这种局面的原因是十足类动物细胞有丝分裂中期,染色体大多呈点状(一般不超过4 μ m),着丝点分辨不出,难以鉴别相对应的同源染色体,因此很难进行核型分析。

在一些高等甲壳动物中,其性别是由性染色体决定的。甲壳动物各类群中有异型性染色体的共49个物种,包括XX-XY型、XX-XO型、ZW-ZZ型或ZO-ZZ型。甲壳动物的性染色体分化处于萌芽状态,Niiyama在26种十足目中仅发现8种具有异型性染色体,其中在斜文蟹属(*Plagusia*)、绒螯蟹属(*Eriocheir*)、近方蟹属(*Henngrapsus*)和长额虾属(*Pandalus*)等一些种的雄性个体中发现有异型性染色体(X-Y或X-O chromosome)^[4];在铠甲虾科的雄性颈刺铠虾(*Cervimunida princeps*)中观察到X₁X₂Y性染色体^[5]。邱高峰^[6]报道在蟹类和异尾类亦发现有性染色体。

然而值得注意的是,在已进行核型考察的虾蟹类中,除极少数几种外,绝大多数没有发现异型性染色体,甚至在对虾属(*Penaeus*)和沼虾属(*Macrobrachium*)中迄今尚未发现性染色体。当然,这并不意味着这些种类不存在性染色体,而是由于虾蟹类进化地位较低,其性染色体分化不明显,尽管一些种类中已有一定程度的分化,但形态上还没有明显的差异。应用分辨力更高的染色体分带技术有可能检测出其染色体间微小的结构差异,进而识别其性染色体组成。例如王桂忠等^[7]研究锯缘青蟹染色体时提出,若能对锯缘青蟹的性原细胞减数分裂中每一条联合复合体的形成加以详细研究,有可能会发现性染色体的存在。

2.2 促雄性腺

促雄性腺又名雄性腺,是甲壳动物特有的内分泌腺,其所分泌的促雄性激素,具有诱导甲壳动物性别分化、促进精子及第二性征形成的作用。1954年,法国生物学家Charniaux-Cottor^[18]首次在跳钩虾属的*Orchestia ganmarella*中发现该腺体,命名并阐述了其可控制雄性生殖系统分化的功能,并认为雄体和雌体各具有编码雄性和雌性分化的基因,两者的基因组仅在促雄性腺遗传控制上不同。此后,其他学者也纷纷报道了软甲亚纲虾蟹类的促雄性腺^[19-20]。据吴萍等^[21]报道,软甲亚纲约有43种,其中虾蟹类约有26种进行过促雄性腺研究。

大量研究证明促雄性腺对雄性初级、次级性征发育和维持有重要作用。Pucket^[22]最为直接地证实了这点,并发现如果摘除螯虾的促雄性腺,精巢就出现退化现象,但当重新植入时精巢又开始发育。注射促雄性腺提取物使雌性个体雄性化的报道也屡见不鲜^[23]。另有研究表明,促雄性腺对雄性第二性征的再生和诱导、精子发生的正常速度、防止精巢萎缩、抑制雌性特征的发育及性成熟时期的一系列变化、雌性形态的季节性变化等都发挥着重要作用。日本学者李大雄和山崎文雄^[24]在雌性日本绒螯蟹(*Eriocheir japonicus*)幼蟹阶段移植入成熟雄蟹的促雄性腺,结果雌蟹的副性征发生了部分逆转,但生殖系统并没有大的变化。其原因可能是移植时蟹体的年龄过大,已经完成性分化。Sagi等^[25]在罗氏沼虾稚虾阶段切除促雄性腺,结果引起雄性生殖系统的变异,如输精管和精巢的萎缩、壶腹的消失以及雌性

生殖孔乳头区的出现等。但这种切除或移植促雄性腺对性别的影响也只能是生理上而非遗传上的。

表 1 国内报道过染色体组型的虾蟹种类

Tab.1 Shrimps (prawns) and crabs of karyotype reported in China

种 类	2 n	核型公式	NF	文 献
对虾科 Penaeidae				
长毛对虾 <i>Penaeus. penicillatus</i>	88			[8]
日本对虾 <i>P. japonicus</i>	86			[8]
短沟对虾 <i>P. semisulcatus</i>	90			[8]
墨吉对虾 <i>P. merguensis</i>	88			[8]
中国对虾 <i>P. orientalis</i>	88	54m + 2(X sm, m) + 10sm + 4(sm, st)		[9]
	88			[10]
斑节对虾 <i>P. monodon</i>	88	[11]		
南美白对虾 <i>P. vannamei</i>	92	14m + 78st	106	[12]
刀额新对虾 <i>Metapenaeus. ensis</i>	78	40m + 10sm + 14st + 14t	128	[13]
周氏新对虾 <i>M. joyneri</i>	78	[14]		
鹰爪虾 <i>Trachypenaeus curvirostris</i>	70	42m + 10sm + 12st + 6t	122	[3]
长臂虾科 Palaemonoidae				
日本沼虾 <i>Macrobrachium nipponense</i>	104	74m + 8st + 22t	178	[15]
罗氏沼虾 <i>M. rosenbergii</i>	118	8(X m, sm) + 10st + 28t	198	[6]
细螯沼虾 <i>M. superbum</i>	100	60m + 12sm + 28st + t	172	[16]
东方扁虾 <i>Thenus orientalis</i>	248			[17]
梭子蟹科 Portunidae				
锯缘青蟹 <i>Scylla serrata</i>	98	40m + 22sm + 36t	160	[7]
方蟹科 Grapsidae				
中华绒螯蟹 <i>Eriocheir sinensis</i>	146			[2]

更深入的研究以期进行单性化养殖的可说是十足类罗氏沼虾(*M. rosenbergii*)了,例如 Sagi 等^[26]用摘除促雄性腺的方法获得性反转罗氏沼虾的雌性个体,再以这种个体与正常的雄性个体交配,得到了几乎全雄的群体,从而达到控制罗氏沼虾性别的目的;Melecha 等^[27]用移植促雄性腺的方法获得罗氏沼虾性反转的个体,再与正常的雌性个体交配,获得雌性比率高的群体(雌雄比为 3:1),从而成功地进行单性化养殖。

那么,促雄性腺究竟是怎么影响软甲亚纲性别决定的?目前较为认同的是吴仲庆^[28]和 Ginsburger-Vogel 等^[29]提出的假设:即一对同源染色体上的等位基因(M/m)控制这些动物的性别。雌性为隐性纯合体 m/m 或 mm,雄性为显性杂合体 M/m 或 Mm。M-m 决定促雄性腺的有无或显隐性, M 对 m 为显性。当基因型为 Mm 时促雄性腺发育,表现为显性,个体为雄性;当基因型为 mm 时促雄性腺不发育,表现为隐性,个体为雌性。

2.3 外源性激素

类固醇激素(steroid hormone)是各种生殖现象的诱导者,首先被诱导的是性分化,然后通过性腺的作用影响外部形态、内部结构、生理状态和生态行为等特征。用性激素控制性别的研究在很多动物中均取得了成功,如鱼类、两栖类和鸟类甚至最高等的哺乳类,故而性激素处理法也成了性别控制的重要途径之一。然而特别值得引人注目的是,虾蟹类对于利用性激素处理法诱导性反转这条途径似乎并不起作用。

研究表明,在甲壳动物虾蟹类中,脊椎动物的性激素如 17 β -雌二醇(17 β -estradiol),甲基睾丸酮(methyltestosterone),己烯雌酚(stilbestrol)及己烷雌酚(hexoestrol)等对其性别控制几乎不起作用,只能促进其性腺发育、配子形成和幼体生长。Kulkarni^[30]将睾丸酮和孕酮以不同时间不同剂量注射哈氏仿对虾(*Parapenaeopsis hardwickii*)结果分别促使雄虾精巢精子生成和雌虾卵巢的成熟。王桂忠和李少菁^[31]用己烯雌酚处理锯缘青蟹幼体未能改变其性别,但却加速了其生长发育;吴仲庆^[32]从蚤状幼体 I 期就开

始用 17β -雌二醇和甲基睾酮投喂和浸泡性别分化前的长毛对虾幼体,经过长达 3 年的试验表明,不但不能改变其内部性腺性别,也未能改变其外部性别,即无雌雄异形现象出现,高连勇^[33]用类固醇激素浸泡或投喂中国对虾胚胎及幼体,也只能促进幼体的生长发育,康现江和王所安^[34]用含 17β -雌二醇的饵料投喂中国对虾幼体,亦未发现其群体出现性比的变化。

性激素对于虾蟹类的这种“不能诱导性反转、改变性别而在一定程度上能促进性腺发育、幼体生长”的作用机理尚在探讨之中。Malecha^[35]认为,虽然无脊椎动物中也有一些脊椎动物的性激素,但是,尚无证据说明这些脊椎动物的性激素能影响其性别分化。

2.4 环境因子

由于虾蟹类在进化上的原始性,性别决定的遗传力明显小于高等脊推动物,所以其性别往往更易受外界环境的影响,且容易发生逆转。毫无疑问,遗传和环境都是非常重要的,前者在受精时起决定作用,而后者则主要在胚胎后期发生影响。根据现代遗传学的知识,环境作为性别发育的条件一旦改变,即可通过某种途径改变机体的新陈代谢,尤其是与性别有关的某些生理生化过程,进而改变基因的环境和表达情况,改变机体内部雄性化力量和雌性化力量的均衡关系并建立新的平衡,使性别沿着新的路线分化和发育。

2.4.1 理化环境

按现有的报道,在各种外部理化环境因素中,温度、食物丰度、光照、盐度和水质等都可能影响虾蟹类的性别及其分化。如雄性克氏原螯虾(*Procambarus clarkii*)的倒刺随季节而变化,春夏交配季节倒刺长出,而秋冬季倒刺消失^[36],杨从海等^[37]用高温处理中国对虾的受精卵,结果改变了对虾群体性比结构,随机抽样统计表明雌雄之比为 2.44:1,差异极为显著($P < 0.01$)。季节影响性比变化的例子则更多,如褐虾在寒冷季节雌性明显多于雄性(约 3 倍),夏季两性之比约为 1:1,到了秋季雌性又明显少于雄性,鹰爪虾春季雌性多于雄性,而秋季则刚好相反,拟须虾(*Aristacomorpla*) 4-5 月雌虾多,8-10 月份雄虾多^[38]。

食物也是影响性别的一个重要因子,在低等甲壳动物(如枝角类)尤其是如此,但有关虾蟹类方面资料较少,此处从略。

2.4.2 社会环境

据报道,某些虾蟹类中存在着“社会控制”现象,异性的存在可能抑制其他个体发生性逆转,如罗氏沼虾在切除促雄性腺诱导雌性性征出现的过程中,如果同其它成熟的雄虾一起饲养,则可以促进手术个体的蜕皮、生长和发育^[27]。

对于“社会控制”现象可能的解释,Shapiro^[39]提出性别转变中可能存在两种机制,即去抑制机制和刺激机制。去抑制机制认为,在繁殖过程中,当雌雄个体间相互作用时,雄性个体的行为,通过影响雌性个体的高级神经中枢而抑制其卵巢转变为精巢,而移走雄性个体则解除了其对雌性个体的抑制。而刺激机制则认为,缺乏雄性个体还不足以诱发性转变,只有雌性与雄性分离所引起的联系方式的变化才会激发性转变。对于虾蟹类性别转变机制来说,大都认为是由内分泌腺(X-器官、Y-器官和大颚器等)来进行调节的。可见性别转变机制都涉及中枢神经系统,神经内分泌途径可能是外部环境刺激与性转变的内在变化之间的一座“桥梁”。

2.5 分子生物学

近年来,由于分子生物学的蓬勃发展,虾蟹类性别决定的分子奥秘亦正在逐步揭开。

利用分子标记寻找性别特异片段的成功报道相对较多些。最常用的当属 RAPD 技术,如刘萍和武振彬^[14]对中国对虾亲本及子一代分析中,发现父本及某些子代个体中有 1 条 1200bp 特征带,由此认为,中国对虾的性别并不是由性染色体所决定,而可能是座落于某条染色体上的控制性别的基因所决定的,该特征带片段是雄性个体所具有的特异性片段。邱涛和陆仁后^[40]发现雌雄中华绒螯蟹存在性别特异性分子标记。高连勇等^[41]推测中国对虾的性别决定为基因决定型。这一发现与 Naylor^[42]的报道相似,

即在对虾属 (*Penaeus*) 个体中存在着性别决定基因。但至今还没有分离到性别决定基因,可能是由于虾蟹类染色体组(基因组)雌雄性别间差异很小,克隆探针较难,难以直接用物理图谱基础上的大片段克隆方法获得。一旦克隆分离到性别决定基因,通过转基因方法对性别控制研究将会更加深入。

其它分子标记方法如 AFLP 和微卫星 DNA 等在虾蟹中的研究亦有报道。Moore 等^[43]利用 246 个多态性的 AFLP 标记,构建了 1 个具有 44 个连锁群的日本对虾 AFLP 图谱,这是甲壳动物乃至水生无脊椎动物中首次报道的连锁图谱。南美白对虾中也有大量微卫星座位等标记的报道^[44]。

应用在高等脊椎动物中性别特异的探针如 SRY (sex-determining region of the Y chromosome)、ZFY (sex-determining region of mammalian Y encoding a zinc-finger protein)、Bkn (banded krait minor)、DMY (doublesex/mab-3 domain of chromosome) 和 DMRT (DM-related transcription factor) 来寻找虾蟹类的同源基因也是一种简捷的手段。贺艳萍等^[45]用特异于人 HMG 盒 (high mobility group box) 区域的 1 对引物,对克氏螯虾 (*Cambarus clarkii*) 的基因组 DNA 进行 PCR 扩增,并以 DIG 标记的人的 SRY 基因为探针,与扩增产物进行 Southern 杂交,结果表明其雌雄个体中皆存在 SRY 基因的同源序列,但其杂交过程中显色很慢且显色条带很弱,这可能与它进化地位低有关(同源程度低)。

由于寻找虾蟹类的性别特异片段、性别决定基因或同源基因具有十分重要的理论价值和实践意义,因此,今后这方面的研究将持续发展下去,其前景是相当诱人和光明的。

3 今后研究的重点

目前,虾蟹类性别决定的研究正在向纵深发展,随着研究的不断深入,其性别决定的神秘面纱也将逐步揭开。准确预测今后的发展方向似乎不太容易,但笔者认为,至少以下 3 个方面值得倍加关注。

3.1 加强对虾蟹类性别决定机理和性别分化的基础理论研究

较之脊椎动物,虾蟹类性别类型和表现形式格外丰富多彩,当前尤需加强对其性染色体鉴别等工作。大多数虾蟹类未发现性染色体,但并不意味着不存在性染色体,日本新山的早期研究即认为,甲壳类其染色体数目非常之多,可是染色体大小之间差别很小,因此用精原细胞的染色体不可能对相同染色体进行全面而准确的研究,并提出了性染色体在第一次成熟分裂时期显示出与其他染色体不同的行动或在染色性上存在差异的假设^[46]。正如新山所说“即使存在性染色体,在成熟分裂不表现先行性时,XO 型的 $2n$ 染色体数为奇数,而 XY 型的性染色体混杂在其他染色体中,想发现它几乎是不可能的”。与此同时,很多虾蟹类经遗传学研究(如性逆转试验或雌核发育等)证明有性染色体存在,但细胞学上却鉴定不出。如 Malecha 等^[27]用性逆转雌虾进行一系列交配实验,从得到的后代性比分析推断罗氏沼虾的性别类型为雌性配子异型,即 ZW-ZZ 型。这种情况说明尽管没有异型的性染色体分化,但实际上也存在性染色体,只是常规的生物学技术还不能鉴别而已。如果应用分辨率更高的染色体分带技术(如 C 带、G 带和 Ag 带等)、比较基因组杂交 (comparative genome hybridization, CGH) 和荧光原位杂交 (fluorescence *in situ* hybridization, FISH) 等技术有望鉴别其性染色体。

3.2 虾蟹类精子分离技术的研究

就目前所知,大多数虾蟹类性染色体为 XX-XY 型。按照性染色体决定性别的理论,若能把 X 型与 Y 型两类精子分离开来,通过人工授精则可控制入卵精子的类型,从而达到性别控制的目的。目前精子分离的技术主要有以分离富含 Y 精子的不连续蛋白梯度法、富含 X 精子的葡聚糖凝胶法、精子泳动法和 12 步 Percoo 梯度法等,并有人和哺乳动物精子分离成功的报道。有的虾蟹精子从雄体排入雌体纳精囊内,可以停留几十天甚至几个月而不失活。如果是雄性配子异型虾蟹,则可利用这种特点分离其异型精子,只要分离方法得当,并能突破人工授精技术,这种经由异型精子来控制性别的方法也是可能的。

3.3 分子生物学研究将成为生力军

随着人类基因组计划和后基因组计划的实施,新的研究思路以及新的分子生物学研究方法的不断

成熟,对虾蟹类性别决定的分子基础研究将会有很大促进作用。目前对虾基因组研究的国际合作网已经形成。随着 SRY 基因的发现和 FISH 等现代分子新技术的应用,针对特异序列区域进行基因片段扩增和制备特异性探针,从而有望进行性别鉴定以及 X 与 Y 精子的分离等,这样就可达到定向生产所需性别的虾蟹类的目的。

参考文献:

- [1] Carnoy J B. La cytodierese ches les Arthropodes[J]. La Cellule , 1885 1.
- [2] 堵南山 赖伟 薛鲁征.中华绒螯蟹染色体的研究[J].动物学研究 , 1986 , 7(3) 293 - 296.
- [3] 周岭华 张晓军 相建海.鹰爪虾染色体数目与核型的研究[J].海洋与湖沼 , 1999 , 30(3) 250 - 254.
- [4] Niiyama H. The X-Y chromosomes of the shore-crab , *Hemigrapsus sanguineus* (de Hann) [J]. Japanese Journal of Genetics , 1938 , 14(1, 2) 34 - 38.
- [5] Niiyama H. An XX-Y sex mechanism in the male of a decapod Crustacea , *Cerimunida princeps* Benedic[J]. Bull Fac Fish Hokkaido Univ , 1959 , X(2) : 106 - 112.
- [6] 邱高峰.罗氏沼虾核型及长臂虾亚科核型演化关系的探讨[J].水产学报 , 1996 , 20(4) 294 - 300.
- [7] 王桂忠 陈雷洪 李少菁.锯缘青蟹染色体核型的分析研究[J].海洋科学 , 2002 , 26(1) 9 - 13.
- [8] 相建海 周岭华 刘瑞玉.长毛对虾 短沟对虾,日本对虾的染色体研究[J].海洋科学 , 1990 (76) 72 - 73.
- [9] 戴继勋.中国对虾的核型研究[J].青岛海洋大学学报 , 1989 , 19(4) 97 - 104.
- [10] 相建海.中国对虾染色体的研究[J].海洋与湖沼 , 1988 , 19(3) 205 - 209.
- [11] 孔凡骏 张东.斑节对虾的染色体组型分析[J].水产学报 , 1993 , 17(1) 83 - 84.
- [12] 邱高峰 楼允东 顾功超.南美白对虾染色体的研究[J].上海水产大学学报 , 1997 , 1(1) 50 - 53.
- [13] 张晓军 周岭华 相建海.刀额新对虾染色体核型及细胞核 DNA 含量[J].海洋与湖沼 , 2002 , 33(3) 225 - 231.
- [14] 刘萍 武振彬.周氏新对虾染色体观察[J].海洋水产研究 , 1989 , 10 45 - 50.
- [15] 邱高峰 堵南山 赖伟.日本沼虾染色体及其核型的研究[J].海洋与湖沼 , 1994 , 25(5) 493 - 498.
- [16] 邱高峰.细螯沼虾染色体的研究[J].中国水产科学 , 1997 , 1(1) : 1 - 6.
- [17] 朱东发 李少菁 王桂忠.东方扁虾的染色体[J].厦门大学学报(自然科学版) , 2000 , 39(6) 844 - 848.
- [18] Chaniaux-Cotton H. Dé couverte chez un crustac é amphipode (*Orchestia gammarella*) d'une glande endocrine responsable de la diffé renciation des caract è res sexuels primaires et se comdaires males[J]. CR Acad Sci , 1954 , 239 : 780 - 782.
- [19] 邱高峰 吴萍 楼允东.中华绒螯蟹促雄性腺的结构与功能[J].水产学报 , 2000 , 24(2) : 108 - 112.
- [20] 李霞 李嘉泳.中国对虾内分泌器官的一个新发现—促雄性腺[J].大连水产学院学报 , 1993 , 8(4) : 17 - 21.
- [21] 吴萍 楼允东 邱高峰.甲壳动物雄性腺研究的进展[J].水产学报 , 1999 , 23(1) : 77 - 84.
- [22] Puckett D H. Experimental studies on the crayfish androgenic gland in relation to tescicular functior[D]. Doctoral Dissertation , Department of Zoology , University of Virginia , 1964 , 23 - 28.
- [23] Sarojini S. Comparison of the effects of androgenic hormone and testoster-one propionate on the female ocypod eral[J]. Curr Sci , 1963 , 33(9) 411 - 412.
- [24] 李大雄 山崎文雄.雄性腺移植による雌モクズがこ , *Eriocheir japonicus* の部分的雄性化[J].水产增殖 , 1993 , 41(3) 311 - 319.
- [25] Sagi A , Cohen D , Milne Y. Effect of androgenic gland ablation on morpphotypic differentiation and sexual characteristics of male freshwater prawns , *Macrobrachium rosenbetgii* [J]. Gen Comp Endocrinol , 1990 , 77 : 15 - 22.
- [26] Sagi A , Cohen D. Growth , maturation and progeny of sex-reversed *Macrobrachium rosenbetgii* males[J]. World Aquacult , 1990 , 21(4) 87 - 90.
- [27] Melecha S R , Nevin P A , Phyllis H , et al . Sex-ratio and sex-determination in progeny from crosses of surgically sex-reversed freshwater prawns , *Macrobrachium rosenbergii* [J]. Aquac , 1992 , 105 : 201 - 218.
- [28] 吴仲庆.虾类性别决定和控制[A].水产生物技术发展战略研讨会论文集[C].长江水产研究所淡水鱼类种质资源与生物技术实验室 , 1990 , 65 - 73.
- [29] Ginsburger-Vogel T , Charniaux-Cotton H. Sex determination[A]. The biology of Crustacea[M]. Academic Press Inc , 1982 , 2 : 257 - 281.
- [30] Kulkarni G K. Effect of progesterone on ovarian maturation in a marine penaeid prawn *Parapenaeopsis hardwickii* [J]. India J Exp Biol , 1979 , 17 : 986 - 988.
- [31] 王桂忠 李少菁.乙烯雌酚影响锯缘青蟹幼蟹的初探[J].厦门大学学报(自然科学版) , 1989 , 28(2) : 199 - 202.
- [32] 吴仲庆. 17 - β 雌二醇作用下长毛对虾性别比例[J].海洋科学 , 1990 (2) 53 - 56.
- [33] 高连勇.中国对虾性别控制机制探讨[A].全国海水养殖学术讨论会论文集[C].中国水产学会海水养殖专业委员会 , 1992 , 118 - 121.
- [34] 康现江 王所安.高等甲壳动物性别决定机制及其性逆转[J].动物学杂志 , 1998 , 33(3) 43 - 46.

- [35] Malecha S R. Crustacean genetics and breeding :an overview[J]. Aquac , 1983 ,33 :395 - 419 .
- [36] YokoTaketomi. Androgenic gland secondary sexual characters in the crayfish *Procambarus clarkii*[J]. Crusta Biol , 1990 ,10(3) :492 - 497 .
- [37] 杨丛海,王清印,孔杰. 高温处理中国对虾受精卵性比结构的影响[J]. 海洋科学, 1993 (4) :1 - 2 .
- [38] 郑 重. 甲壳动物的环境决定型性别决定和性比研究[J]. 台湾海峡, 1990 (3) :191 - 199 .
- [39] Shapiro D Y. Behavioral influences on gene structure and other new ideas concerning sex changes in fishes[J]. Env Biol Fish , 1988 ,23 :283 - 297 .
- [40] 邱 涛,陆仁后. 用 RAPD 技术识别中华绒螯蟹性别差异[J]. 水产学报, 1998 ,22(2) :175 - 177 .
- [41] 高连勇,刘英杰,王玉梅. 对虾遗传育种研究进展[J]. 河北渔业, 1992 ,6(1) :8 - 10 .
- [42] Naylor C. Variation in sex determination in natural population of a shrimp[J]. J Ecol Biol , 1988 ,1 :355 - 368 .
- [43] Moore S S , Whan V , Davis G , et al . The development and application of genetic markers for the kuruma prawn *Penaeus japonicus*[J]. Aquac , 1997 ,173 :19 - 32 .
- [44] Wolfus G M , Garcia D K , Alcivar-Warren A , et al . Application of the microsatellite technique for analyse genetic diversity in shrimp breeding program[J]. Aquac , 1997 ,152 :35 - 47 .
- [45] 贺艳萍,郭亚平,马恩波. SRY 基因在部分动物类群系统进化中保守性研究[J]. 山西大学学报(自然科学版), 2002 ,25(3) :241 - 243 .
- [46] 刘 萍,张 岩. 十足目(甲壳纲) 染色体检测[J]. 国外水产, 1991 (1) :13 - 19 .

中国水产学会第五届青年学术年会(暨中国科协青年学术年会分会场) 将在上海召开

中国水产学会青年学术年会每两年举办一次,目的是活跃青年科技工作者之间的学术交流,促进青年水产科技工作者的成长。经第四届中国水产学会青年学术年会组委会的同意,第五届年会将于 2004 年 11 月 3 - 5 日在上海召开。

第五届年会的主题是“科技创新与渔业可持续发展”。大会设以下几个专题(1)水产养殖,召集人:陈立侨(华东师范大学教授)、严兴洪(上海水产大学教授);(2)渔业捕捞、资源与环境,召集人:焦念志(厦门大学教授)、许柳雄(上海水产大学教授);(3)水产品加工、贮藏、质量与安全,召集人:林 洪(中国海洋大学教授)、王锡昌(上海水产大学教授);(4)渔业经济、贸易与信息,召集人:杨宁生(中国水产科学研究院研究员)、高 镗(上海水产大学副教授)。

请于 2004 年 9 月 25 日以前提交论文中、英文摘要(300 ~ 500 字),以便编辑“中国水产学会第五届青年学术年会论文摘要集”。所有提交论文经大会学术委员会评选后,获奖优秀论文将收入《水产学报》或《上海水产大学学报》。论文摘要请提交秘书处郭文路和王伟江处(E-mail :wlguo@shfu.edu.cn ;wjwang@shfu.edu.cn)。上海水产大学地址:上海市军工路 334 号 42 信箱,电话:021-65710287,传真:021-65687210

大会注册分提前注册和现场注册两种。提前注册费为每人 500 元,现场注册费为每人 600 元,学生注册费减半。中国水产学会会员优惠 10%。会议期间,食宿费自理。提前注册代表请汇款至:账户:上海水产大学,账号:033733-00801001471,开户行:农行上海市杨浦区区长阳支行。