

饥饿对三疣梭子蟹初孵幼体(Z_1)存活及主要生化成分的影响

吴旭干^① 傅荣兵^② 成永旭^{①*} 陈石林^① 杨筱珍^① 王春琳^③ 朱冬发^③ 罗海忠^②

(^① 上海水产大学 农业部水产种质资源与养殖生态重点开放实验室 上海 200090;

^② 舟山市水产研究所 江苏 舟山 316000; ^③ 宁波大学生命科学与生物工程学院 江苏 宁波 315211)

摘要:研究了饥饿对三疣梭子蟹(*Portunus trituberculatus*)初孵幼体(Z_1)存活及主要生化组成的影响,同时分析饥饿期间的能量变化和能量来源。结果表明:1. 三疣梭子蟹初孵幼体 Z_1 的 T_1 (初次死亡时间)、 T_{50} (50%死亡时间)和 T_{100} (100%死亡时间)的时间分别为2.5 d、6.0 d和9.5 d,饥饿第3 d,幼体活力显著下降;2. 饥饿期间,幼体的蛋白质和脂肪含量显著下降,水分含量略有上升,脂肪/蛋白的值表现为高-低-高-低的变化趋势;3. 饥饿期间,初孵幼体 Z_1 体内的总能量显著下降,最初24 h的能量消耗最快,整个饥饿期间脂类、蛋白质供能比例分别为42.71%、57.05%。

关键词:三疣梭子蟹,饥饿;初孵 Z_1 ,生化组成,能量来源

中图分类号:Q955 文献标识码:A 文章编号:0250-3263(2006)06-07-07

Effects of Starvation on the Survival and the Mainly Biochemical Composition of Swimming Crab(*Portunus trituberculatus*) Freshly Hatched Larvae(Z_1)

WU Xu-Gan^① FU Rong-Bing^② CHENG Yong-Xu^① CHEN Shi-Lin^①
YANG Xiao-Zhen^① WANG Chun-Lin^③ ZHU Dong-Fa^③ LUO Hai-Zhong^②

(^① Key Laboratory of Aquatic Genetic Resources and Aquaculture Ecosystem Certificated by the Ministry of Agriculture, Shanghai Fisheries University, Shanghai 200090;

^② Fisheries Institute of Zhoushan City, Zhoushan Jiangsu 316000;

^③ College of Life Science and Biotechnology, Ningbo University, Ningbo Jiangsu 315211, China)

Abstract The present paper deals with the effect of starvation on the survival and the mainly biochemical composition of *Portunus trituberculatus* freshly hatched Z_1 . The change of total energy and energy source were also discussed during starvation period(96 h). The results showed that: 1. The T_1 (time when initial mortality), T_{50} (time when 50% mortality) and T_{100} (time when 100% mortality) of freshly hatched Z_1 were 2.5 d, 6.0 d and 9.5 d respectively; 2. The protein content and lipid content(% dry weight) decreased significantly while the water content increased slightly, the trend of lipid/protein ratio was high-low-high-low during the starvation periods; 3. The total energy of Z_1 decreased significantly, the body energy was consumed quickly. Both protein and lipid were mobilized as energy expenditure,

基金项目 浙江省重大科技攻关项目(No. 2004C12029),舟山市科技局项目(No. 05231),上海水产大学青年基金(科05-152),农业部水产种质资源和养殖生态重点开放实验室课题(No. KF12006-3),上海市重点学科建设项目(No. Y1101);

* 通讯作者, E-mail: yxcheng@shfu.edu.cn;

第一作者介绍 吴旭干,男,硕士,讲师,研究方向:水产动物营养繁殖学; E-mail: xgwu@shfu.edu.cn.

收稿日期:2006-05-10,修回日期:2006-09-03

while protein was main energy source during 96 h starvation.

Key words : *Portunus trituberculatus* ; Starvation ; Freshly hatched Z_1 ; Main biochemical composition ; Energy source

虾蟹类初孵幼体对外界环境条件变化十分敏感,大量研究表明,饥饿是引起初孵幼体死亡的主要原因之一^[1-3]。饥饿对虾蟹类幼体的存活^[4,5]、摄食^[6]、发育^[4]和生化组成^[7,8]有着显著的影响,深入研究饥饿对初孵幼体存活和生化组成的影响,有助于认识初孵幼体的抗饥饿能力^[6,7]、幼体营养需求^[7-9]和饥饿期间的能量来源^[2,9],这对于虾蟹类幼体资源评估和苗种培育具有十分重要的意义。

三疣梭子蟹(*Portunus trituberculatus*)是我国重要的经济蟹类,由于过度捕捞和环境恶化等原因,自20世纪80年代起我国近海的三疣梭子蟹的自然资源量正在急剧下降^[10,11]。因此,20世纪90年代以来三疣梭子蟹的人工育苗和池塘养殖在我国沿海迅速发展^[11]。但是,有关三疣梭子蟹初孵幼体(Z_1)的饥饿研究至今尚未见报道,鉴于此,本文研究了饥饿对三疣梭子蟹初孵幼体存活、主要生化组成和能量变化的影响,以探明三疣梭子蟹初孵幼体(Z_1)饥饿期间的主要生化组分变化及其能量来源,为进行三疣梭子蟹人工育苗和资源评估提供理论依据,同时积累相关基础资料。

1 材料与方法

1.1 实验幼体 实验用野生抱卵蟹于2005年4~5月取自舟山市水产研究所育苗车间(来源于舟山自然海区),挑选体重接近(350~400 g/只)、四肢健全、抱卵量大、胚胎发育同步的6只抱卵蟹作为实验亲本,具体亲本选择标准参照文献^[11]。待胚胎发育到心跳100次/min时,将亲本经30 mg/L的甲醛消毒后放入500 L的孵化槽中,每个孵化槽中放入1只抱卵蟹,孵化用水为经300目筛绢过滤的消毒海水,盐度为23,孵化温度18~20℃,幼体孵化后立即挑选上层活力较好的初孵幼体(Z_1)进行相关实验。

1.2 实验方法

1.2.1 幼体抗饥饿能力 幼体抗饥饿能力实

验参照 Mushiake 等^[12]的方法。具体如下,取初孵幼体 Z_1 幼体 90 只,平均放入 3 只玻璃烧杯中,烧杯中盛有 400 ml 盐度为 23 的煮沸的过滤海水,水浴控温在(21 ± 1)℃,每隔 12 h 检查一次死亡情况,取出死亡个体并在 Olympus 显微镜下(目镜 10 倍 × 物镜 4 倍)观察幼体是否变态,直至幼体全部死亡,死亡标准为心脏停止跳动。实验结束时统计 Z_1 幼体的初次、50% 和 100% 死亡时间,即 T_1 (time when initial mortality)、 T_{50} (time when 50% mortality) 和 T_{100} (time when 100% mortality),实验重复 3 次。

1.2.2 饥饿对 Z_1 幼体生化组成的影响 在 Z_1 幼体孵化后 3 h 内将上层活力较好的幼体转移到 8 只 500 L 的黑色实验水槽中,幼体密度为 200 个/L,实验用水为盐度 23 的过滤海水,水温控制在(21 ± 1)℃,pH 为 7.8 ~ 8.2,24 h 连续充气,自然光照,实验水槽上用 200 目白色筛绢覆盖防止蚊虫等杂物进入。每日测量温度、盐度和 pH 等,同时换水 30% ~ 40%。幼体饥饿 0 h、12 h、24 h、48 h、72 h、96 h 时分别采样 8 ~ 10 g,吸水纸吸干幼体表面水分后于 -20℃ 冰箱中保存。96 h 后幼体因饥饿大量沉底死亡,故无法收集到足够的样品用于生化分析,所以 96 h 后不再采样。实验先后重复 3 次。

1.2.3 幼体生化分析和能量值计算 蛋白质和碳水化合物提取按 Holland 等^[13]方法,蛋白质含量测定采用考马斯亮蓝法^[14],碳水化合物含量测定采用苯酚-硫酸法^[15];脂肪含量测定按 Folch 法^[16];在 60℃ 将幼体烘干至恒重测定水分含量。幼体的能量计算按照 Prosser 等^[17]提出的换算因子,蛋白质、脂类、碳水化合物能量值分别为 17.6、39.8、17.6 kJ/g,将幼体的生化成分含量分别换算成能量值,计算幼体饥饿期间的能量变化。

1.3 数据处理 采用 SPSS 12.0 软件对实验数据进行分析,用 Levene 法进行方差齐性检验,当不满足齐性方差时对百分比数据进行反正弦

或者平方根处理,用 Anova 进行方差分析, $P < 0.05$ 为差异显著性标准,在 Excel 上绘制相关图表。

2 结果与分析

2.1 饥饿条件下 Z_1 幼体的死亡情况 由图 1 可知,随着饥饿时间的延长, Z_1 幼体的累积死亡率不断增加,饥饿对幼体累积死亡率影响极显著($n = 89, P = 0.000$)。幼体饥饿第 4 d,平均累积死亡率仅为 7.53%,饥饿 4~6 d,平均累积死亡率迅速上升到 49.4%,饥饿第 8 d,平均累积死亡率为 94.32%,由此可见,幼体大量死亡时间发生在 4~8 d, T_{50} 死亡时间为 (5.94 ± 1.00) d。随着饥饿时间的延长, Z_1 幼体的活力不断下降,各组幼体饥饿第 3 d 开始大量沉底,此后很少有幼体能够在烧杯中自由游动,这可能是幼体在饥饿条件下减少能量消耗的一种生存策略,类似的现象在鱼类上也有发生^[18]。实验中没有发现饥饿 Z_1 能够变态为 Z_2 。值得一提的是,不同亲本所产的 Z_1 幼体抗饥饿能力差异较大,本实验中 3 只亲本的 Z_1 幼体 T_1 死亡时间分别为 2.5 d、3.5 d、4.5 d, T_{50} 的死亡时间分别为 4.8 d、6.3 d、6.8 d,变异系数分别为 28.57% 和 16.77%,这可能也是三疣梭子蟹育苗过程中 Z_1 幼体变态率不稳定的重要因素之一。

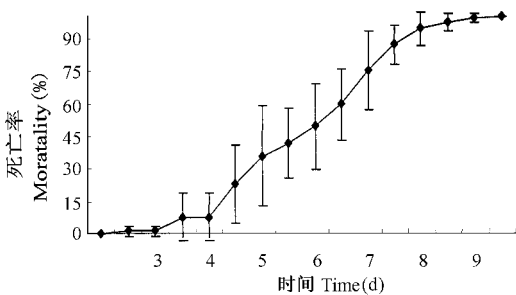


图 1 饥饿过程中 Z_1 幼体的累积死亡率

Fig. 1 Mortality rate of freshly hatched Z_1 during the starvation period

2.2 饥饿对 Z_1 幼体生化组成的影响 由图 2 可知,饥饿过程中 Z_1 幼体的蛋白含量显著下降($n = 18, P = 0.000, R^2 = 0.9884$),饥饿 24 h 后,

粗蛋白含量下降 7.01%,此后蛋白质含量下降速度减慢,饥饿 96 h 后蛋白含量仅为原来的 56.29%。由图 3 可知,饥饿过程中 Z_1 幼体的脂肪含量显著下降($n = 18, P = 0.000, R^2 = 0.9634$),饥饿 24 h 后,脂肪含量下降了 2.98%,此后饥饿 72 h 脂肪含量仅下降 2.32%,饥饿 96 h 后脂肪含量下降为 4.87%;如图 4 所示,饥饿对于幼体碳水化合物的含量影响并不显著($n = 18, P = 0.959$),其含量稳定在 1% 左右;尽管饥饿 48 h 后, Z_1 幼体的水分含量呈上升趋势,但是在统计学上无显著差异($n = 18, P = 0.273$),整个饥饿过程中, Z_1 幼体的水分含量均在 86% 以上(图 5)。由图 6 可知,幼体饥饿期间脂肪/蛋白的值表现为高-低-高-低的变化趋势,这说明初孵幼体的脂肪含量在饥饿初期和后期下降较快,但是差异并不显著($n = 18, P = 0.584$)。

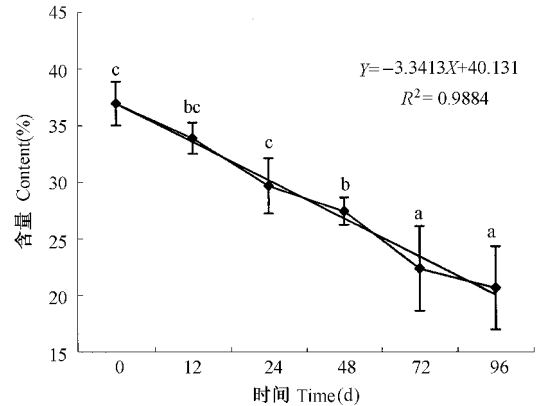


图 2 饥饿过程中 Z_1 体内蛋白质含量的变化

Fig. 2 Change of protein content of freshly hatched Z_1 during the starvation period

数据上标字母不同代表组间差异显著($P < 0.05$),下图相同。

Values that do not share the same letter in superscript are statistically significantly different($P < 0.05$), the same as the following figures and tables.

2.3 Z_1 幼体饥饿期间的能量变化和能量来源 由图 7 可知,饥饿过程中 Z_1 幼体体内的总能量显著下降($n = 18, P = 0.000, R^2 = 0.9926$),整个饥饿过程 Z_1 体内的总能量下降了 4.95 kJ/g,饥饿 96 h 后 Z_1 体内的总能量仅为饥饿前的

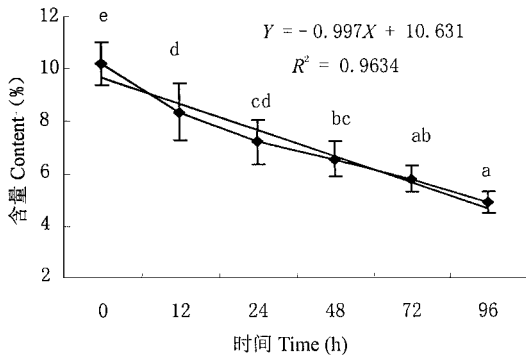


图3 饥饿过程中 Z₁ 体内脂肪含量的变化

Fig. 3 Change of lipid content of freshly hatched Z₁ during the starvation period

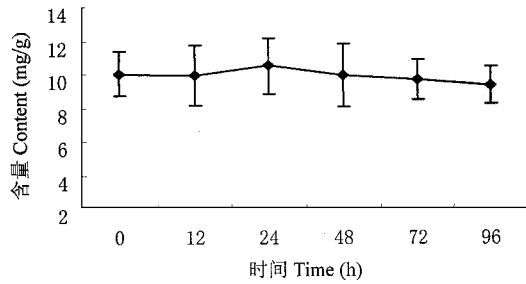


图4 饥饿过程中 Z₁ 体内碳水化合物含量的变化

Fig. 4 Change of carbohydrate content of freshly hatched Z₁ during the starvation period

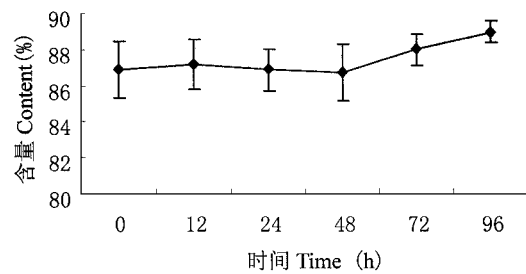


图5 饥饿条件下 Z₁ 体内水分含量的变化

Fig. 5 Change of water content of freshly hatched Z₁ during the starvation period

53.65%。由图8可知,饥饿24 h后,Z₁体内的总能量减少了2.41 kJ/g,此后72 h饥饿过程中总能量的减少速度变慢,平均每24 h总能量下降0.7~1.2 kJ/g,显著低于前24 h饥饿的能量损失($n=12, P=0.008$)后72 h饥饿总能量减少量仅为2.54 kJ/g,略大于最初24 h饥饿的能

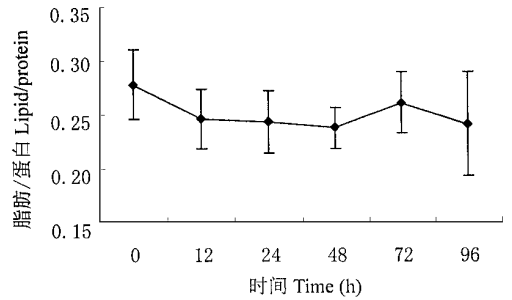


图6 饥饿条件下 Z₁ 体内脂肪/蛋白值的变化

Fig. 6 Change of lipid/protein ratio of freshly hatched Z₁ during the starvation period

量损失,这与岸蟹(*Carcinus maenas*)的研究结果一致^[2]。如表1所示,Z₁体内总能量的下降主要是由于蛋白质和脂肪减少造成的,随着饥饿时间的延长,蛋白质供能、脂肪供能和总能量消耗均显著上升。三疣梭子蟹初孵幼体Z₁饥饿12 h的脂类和蛋白质供能比例分别为59.75%和40.13%;饥饿24 h的脂类和蛋白质供能比例分别为49.20%和50.15%;饥饿96 h期间脂类和蛋白质供能比例分别为42.71%和57.05%(图9)。

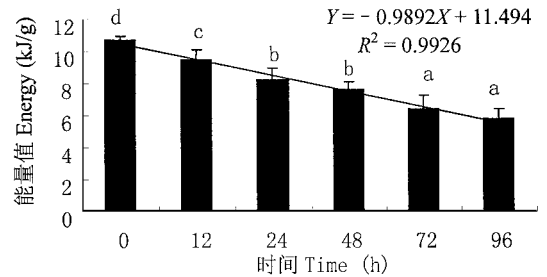


图7 饥饿条件下 Z₁ 体内总能量的变化

Fig. 7 Change of total energy of freshly hatched Z₁ during the starvation period

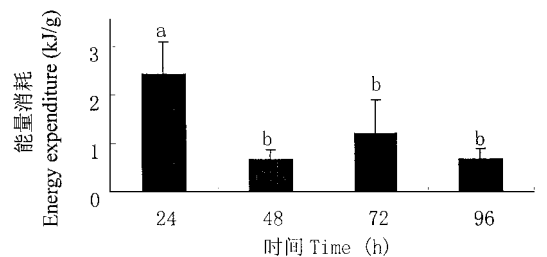


图8 不同饥饿时间 Z₁ 幼体的能量消耗值

Fig. 8 Change of energy expenditure of freshly hatched Z₁ at different starvation period

表 1 三疣梭子蟹初孵幼体 Z_1 饥饿过程中的能量损失 (kJ/g DW)Table 1 The energy expenditure of freshly hatched Z_1 during the starvation

来源 Source	12 h	24 h	48 h	72 h	96 h
蛋白供能 Energy expenditure provided by protein	0.49 ± 0.19 ^a	1.23 ± 0.23 ^b	1.63 ± 0.13 ^b	2.52 ± 0.59 ^c	2.82 ± 0.64 ^c
脂肪供能 Energy expenditure provided by lipid	0.73 ± 0.33 ^a	1.18 ± 0.51 ^{ab}	1.45 ± 0.52 ^{bc}	1.75 ± 0.52 ^{bc}	2.11 ± 0.43 ^c
碳水化合物供能 Energy expenditure provided by carbohydrate	0.001	-0.008	0.002	0.006	0.012
总能量消耗 Total energy expenditure	1.23 ± 0.42 ^a	2.41 ± 0.66 ^b	3.08 ± 0.50 ^{bc}	4.28 ± 1.02 ^{cd}	4.95 ± 0.83 ^d

同一行数据上标中含有相同字母代表组间差异不显著 ($P > 0.05$)。

There are no significantly differences ($P > 0.05$) among the values in the same line which have the same letter in superscript.

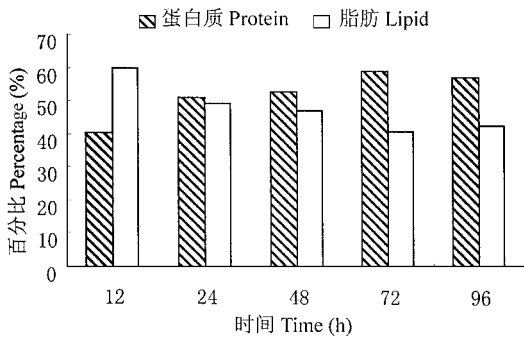


图 9 饥饿过程中 Z_1 幼体蛋白和脂肪提供能量的比例变化

Fig. 9 Change of energy expenditure ratio provided by protein and lipid of freshly hatched Z_1 at different starvation period

3 讨论

3.1 初孵幼体的抗饥饿能力与生化组成的关系 研究中发现三疣梭子蟹 Z_1 幼体在完全饥饿条件下的 T_1 、 T_{50} 和 T_{100} 的时间分别为 2.5 d、6.0 d 和 9.5 d,而在相同的实验条件下,河蟹 (*Eriocheir sinensis*) Z_1 幼体 T_1 、 T_{50} 和 T_{100} 的时间分别为 4 d、7.8 d 和 11 d*,这说明河蟹 Z_1 的抗饥饿能力强于三疣梭子蟹。成永旭等^[6]发现河蟹的 Z_1 幼体饥饿 3~4 d 仍可以正常摄食和变态,而锯缘青蟹 (*Scylla serrata*) Z_1 幼体饥饿 2 d 后几乎不能正常变态^[4],这说明不同种类的初孵幼体抗饥饿能力差异较大。值得注意的是同一种类的幼体在高温条件下的抗饥饿能力比低温条件下差^[19]。通常认为初孵幼体抗饥饿能力强的种类,幼体容易培育^[20]。因此,进行三疣梭

子蟹人工育苗时,应该及时投饵以提高其成活率。

虾蟹类初孵幼体的抗饥饿能力通常取决于其体内的营养物质(蛋白质和脂类)储存多少^[21]。通常认为淡水或半陆栖的部分种类具有很强的抗饥饿能力,一些幼体靠体内的内源性卵黄仍能发育到下一阶段,这是因为这些初孵幼体体内脂肪含量较高^[22];然而在幼体发育期,较多的海水虾蟹类的初孵幼体抗饥饿能力往往较差,这些幼体在饥饿条件下几乎不能发育到下一幼体阶段^[23]。河蟹初孵幼体的脂肪含量为 14%~16%^[24],显著高于三疣梭子蟹的初孵幼体脂肪含量(10.17%),这可能是在相同环境条件下河蟹初孵幼体抗饥饿能力较强的主要原因。三疣梭子蟹和锯缘青蟹均属于典型的海水蟹类^[11],而河蟹属于在河口区低盐度水体中繁殖的淡水蟹类,这可能是导致它们初孵幼体抗饥饿能力和苗种培育难易不同的主要原因^[20,21]。初孵幼体的蛋白质含量和幼体的抗饥饿能力也有一定的关系,Djunaidah 等^[5]发现青蟹 (*S. paramamosain*) 初孵幼体在饥饿条件下,蛋白含量高的个体存活时间较长。

3.2 初孵幼体饥饿时能量来源与能量利用模式 大量研究表明,蟹类幼体饥饿时首先优先利用储存的脂类,待储存脂类利用殆尽,便开始利用机体中的蛋白质作为能源物质来维持其基本活动,当对机体蛋白质的破坏性利用超过机

* 吴旭干. 磷脂和高度不饱和脂肪酸对中华绒螯蟹亲本培育、生殖性能和苗种质量的影响[D]. 上海: 上海水产大学 2004 年硕士论文. 12~57.

体能够修补的阈值,即表示机体已经达到 PNR 时间^[4],此后便开始利用结构脂类(磷脂)和蛋白作为能源,因而饥饿过程中脂肪/蛋白呈现出高-低-高-低的变化趋势^[8,9,23],这和本研究的结论非常吻合。毫无疑问,蟹类初孵幼体饥饿早期(到达 PNR 前)的能量主要来自于脂肪,如三疣梭子蟹、锯缘青蟹^[8]、岸蟹^[2]和蜘蛛蟹(*Hyas araneus*)^[9]饥饿早期 60%~70% 的能量来自于脂肪,但是整个饥饿期间的能量来源模式却存在一定差异^[2,9]。Dawirs 等^[2]对岸蟹的初孵幼体饥饿实验表明,在 6 d 的饥饿过程中 54.65% 的能量来源于蛋白,44.45% 的能量来源于脂类;而蜘蛛蟹初孵幼体 15 d 的饥饿实验表明,饥饿期间 44.20% 的能量来源于蛋白,55.23% 的能量来源于脂肪^[3]。本研究结果表明,三疣梭子蟹初孵幼体 96 h 饥饿期间脂类和蛋白质供能比例分别为 42.71% 和 57.05%。作者分析认为,蜘蛛蟹等冷水性海洋蟹类(幼体生活水温 8~12℃)初孵幼体个体较大(单个 Z_1 幼体干重 60~70 μg),体内储存较多的脂类,因而初孵幼体饥饿期间以脂肪供能为主^[3];而岸蟹和三疣梭子蟹等温水性海洋蟹类(幼体生活水温 18~23℃)初孵幼体个体较小(单个 Z_1 幼体干重 10~15 μg),体内储存的脂类较少,因而初孵幼体饥饿早期以脂肪供能为主,而整个饥饿期间以蛋白供能为主^[2]。

此外,不同水温对于虾蟹类幼体的抗饥饿能力、生化组成和能量利用模式也有一定的影响^[19],高温条件下胚胎和初孵幼体倾向于利用更多的蛋白质供能^[25]。因此,今后进行幼体饥饿研究时,应该注意实验方法标准化,通过大量的研究确定规范科学的实验温度、盐度、光照、幼体密度等参数,这样不同研究者之间的研究结果才具有可比性。

致谢 浙江华兴海水种苗有限公司为本试验提供了实验场地和育苗设施,上海水产大学生命学院 2006 届本科生秦志浩、杨美、周波、杨纬和等同学参加了部分实验工作,在此一并表示感谢。

参 考 文 献

- [1] Paul A J, Paul J M. The effect of early starvation on later feeding success of king crab Zoeae. *J Exp Mar Biol Ecol*, 1980 **44**: 247~251.
- [2] Dawirs R R. Influence of limited starvation periods on growth and elemental composition (C, N, H) of *Carcinus maenas* larvae reared in the laboratory. *Marine Biology*, 1987 **93**: 543~549.
- [3] Harms J, Anger K, Klaus S, et al. Nutritional effects on ingestion rate, digestive enzyme activity, growth, and biochemical composition of *Hyas araneus* L. (Decapoda: Majidae) larvae. *J Exp Mar Biol Ecol*, 1991 **145**: 233~265.
- [4] 李少菁, 曾朝曙. 饥饿对锯缘青蟹幼体存活与发育的影响. 厦门大学学报(自然科学版), 2001 **40**(3): 782~788.
- [5] Djunaidh S I, Wille M, Kontara E K, et al. Reproductive performance and offspring quality in mud crab (*Scylla paramamosain*) broodstock fed different diets. *Aqu Intern*, 2003 **11**: 3~15.
- [6] 成永旭, 吴旭干, 许德田等. 用摄食监测法对中华绒螯蟹溞状幼体的 PNR 研究影响. 华东师范大学学报(自然科学版), 2000(增刊): 28~31.
- [7] Anger K, Schultze K. Elemental composition (C, H, N), growth and exuvial loss in the larval stage of two semiterrestrial crabs, *Sesarma curacaoense* and *Armases miersii*. *Comp Biochem and Physiol Part A*, 1995 **111**: 615~623.
- [8] 翁幼竹, 李少菁, 王桂忠. 饥饿对锯缘青蟹幼体生化组成的影响. 厦门大学学报(自然科学版), 2002 **41**(1): 84~87.
- [9] Harms J, Moal J, Le Coz J R, et al. Nucleotide composition and energy charge in growing and starving zoea I of *Carcinus maenas* (Decapoda: Portunidae). *Comp Biochem Physiol Part B*, 1990 **96**: 405~414.
- [10] 薛俊增, 堵南山, 赖伟. 中国三疣梭子蟹的研究. 东海海洋, 1997 **4**: 60~64.
- [11] 谢忠明, 刘洪军, 冯蕾. 海水经济蟹类养殖技术. 北京: 中国农业出版社, 2002, 15~27.
- [12] Mushiaki K, Fujimoto H, Shimma H. A trail of evaluation of activity in yellowtail, *Seriola quinqueradiata* larvae. *Suis Zosh*, 1993 **41**: 339~344.
- [13] Holland D L, Cabbott P A. A micro-analytical scheme for the determination of protein, carbohydrate, lipid and RNA levels in marine invertebrate larvae. *J Mar Biol Assoc UK*, 1971 **51**: 659~668.
- [14] Bradford M M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*,

- 1976, **72**: 248 ~ 254.
- [15] 张惟杰主编. 复合多糖生化研究技术. 上海: 上海科学技术出版社, 1987, 6 ~ 7.
- [16] Folch J, Lees M, Sloane Stanley G. A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues. *Journal of Biological Chemistry*, 1957, **226**: 497 ~ 509.
- [17] Prosser C L. Oxygen respiration and metabolism. In: Prosser C L ed. *Comparative Animal Physiology*, 3rd ed. W B Saunders, Philadelphia Press, 1973, 165 ~ 211.
- [18] 张波, 谢小军. 南方鲇的饥饿代谢研究. 海洋与湖沼, 2000, **31**(5): 480 ~ 484.
- [19] Anger K, Dawirs R R, Anger V, et al. Starvation resistance in first stage zoeae of brachyuran crabs in relation to temperature. *J Crust Biol*, 1981, **1**: 518 ~ 525.
- [20] 朱小明, 李少菁. 生态能学与虾蟹幼体培育. 中国水产科学, 1998, **5**(3): 104 ~ 107.
- [21] 成永旭, 王武, 吴嘉敏等. 虾蟹类幼体的脂类需求及储存与发育的关系. 中国水产科学, 2000, **7**(3): 42 ~ 45.
- [22] Anger K. Starvation resistance in larvae of a semiterrestrial crab, *Sesarma curacaoense* (Decapoda: Grapsidae). *J Exp Mar Biol Ecol*, 1995, **187**: 161 ~ 174.
- [23] Anger K, Spindler K D. Energetics, moult cycle and ecdysteroid titers in spider crab (*Hyas araneus*) larvae starved after the D threshold. *Mar Biol*, 1987, **94**: 367 ~ 375.
- [24] 南天佐, 成永旭, 吴旭干等. 初次及二次抱卵的中华绒螯蟹胚胎和 Z_1 幼体性能的比较研究. 上海水产大学学报, 2006, **15**(1): 41 ~ 46.
- [25] Garcia-Guerrero M, Humberto V, Racotta I S. Effect of temperature on lipids, proteins and carbohydrates levels during development from egg extrusion to juvenile stage of *Cherax quadricarinatus*. *Comp Biochem Physiol Part A*, 2003, **135**: 147 ~ 154.