

文章编号: 1000-0615(2003)06-0550-08

中国对虾亲虾生殖周期中消化酶活性 及组织生化成分的变化

吴 垠¹, 孙建明², 周遵春²

(1. 大连水产学院农业部海洋水产增养殖学与生物技术重点开放实验室, 辽宁 大连 116023;

2. 辽宁省海洋水产研究所, 辽宁 大连 116024)

摘要: 叙述了中国对虾亲虾(海捕亲虾与池养亲虾)在生殖周期中肝胰腺、中肠的消化酶活性及卵巢、肝胰腺、血淋巴生化成分的研究结果。蛋白酶、脂肪酶在卵巢成熟的 IV 期前活性较高, 临产卵时(V 期)活性明显下降, 而且海捕亲虾与池养亲虾具有相同的变化趋势; 中国对虾卵巢、肝胰腺和血淋巴的蛋白质和脂肪含量随性腺发育有不同的变化规律, 其中总蛋白在这几种组织中均随性腺发育含量增加, 至 IV 期(肝胰腺)和 V 期(卵巢、血淋巴)达到峰值; 卵巢的总脂和甘油三酯从发育 I 期—V 期随着性腺指数的增长而有规律的上升, 但肝胰腺脂肪含量在卵巢发育初期(I 期—II 期)未见明显变化, II 期以后, 肝胰腺脂肪含量逐渐下降, 当卵巢脂肪含量达到最高值时, 肝胰腺脂肪含量正好下降到最低点。同时, 还对中国对虾卵巢发育过程中蛋白质和脂肪的积累问题进行了分析和讨论。

关键词: 中国对虾; 生殖周期; 消化酶活性**中图分类号:** S917 **文献标识码:** A

Variations in digestive enzyme activity and tissue biochemical composition of *Penaeus chinensis* broodstock during reproductive cycle

WU Yin¹, SUN Jian-ming², ZHOU Zun-chun²

(1. Key Laboratory of Mariculture and Biotechnology Certificated by the Ministry of Agriculture,

Dalian Fisheries College, Dalian 116023, China;

2. Marine Fishery Research Institute of Liaoning Province, Dalian 116024, China)

Abstract: Using the tissue biochemical analysis method, the variations of digestive enzyme activity (in hepatopancreas and midgut) and biochemical composition (in ovary, hepatopancreas and haemolymph) for wild-caught and pond-reared *Penaeus chinensis* during the ovarian maturation stages were studied. Females had higher activities of protease and lipase with the ovarian development until IV stage, but had a significant decrease just before spawning (V stage). About these variations, there were no significant differences between wild-caught and pond-reared shrimps. The total protein in these tissues increased with ovarian development and reached the highest in stage IV (hepatopancreas) and stage V (ovary and haemolymph). Both the total lipids and acylglycerides in

收稿日期: 2002-11-05**资助项目:** 辽宁省科技攻关项目资助(97805010)**作者简介:** 吴 垠(1962-), 女, 江苏宜兴人, 副教授, 硕士, 主要从事水产动物营养学方面的研究。E-mail: yinwu@163.com

ovary increased regularly with the ovarian development. As to the fat level in hepatopancreas, there were no significant differences from stage I to stage II, and later it decreased with ovary development, and reached its lowest in stage V, as the fat level in ovary reached its climax. These data indicated that the changes of digestive enzyme activities affected significantly the digestion and absorption in female in different stage of sexual maturation, and the biochemical composition of the ovary reflected the nutrient accumulation associated with maturation.

Key words: *Penaeus chinensis*; reproductive cycle; digestive enzyme activity

亲虾培育(包括卵巢促熟)技术是对虾繁殖过程中的一个重要环节,直接影响幼体的生长和成活,与幼体培育的成败密切相关。亲虾性腺成熟的过程是一个营养物质大量积累的过程,它对营养物质的需求远高于在生长期的需求^[1-3],在卵巢发育及成熟时期(通常在1个月以内),卵巢重量快速增加4~8倍,积累足够的营养物质是保证胚胎正常发育和开口前幼体营养需求的基础,是提高产卵量、孵化率和成活率的物质保证^[4-5]。中国对虾(*Penaeus chinensis*)是我国重要的海水养殖种类,其苗种培育和养殖生产技术已日趋成熟,但是关于亲虾培育方面的研究报道不多,且主要集中在温度、光照等环境因子对亲虾性腺发育的影响^[6-7],而在雌虾卵巢成熟阶段的营养学研究尚未见报道,本文通过对中国对虾生殖周期中卵巢、肝胰腺、血淋巴生化组成及肝胰腺、中肠的消化酶活性变化的研究,了解中国对虾在繁殖期内对蛋白质和脂肪的消化能力,蛋白质和脂肪在卵巢内的积累过程,将为亲虾大规模培育、亲虾多次重复利用以及亲虾用配合饲料营养配制等提供科学依据。

1 材料与方 法

1.1 实验虾来源与饲养条件

海捕亲虾来源于山东省荣成海域,经商业捕捞船运回辽宁省海洋水产研究所进行暂养。池养亲虾由辽宁省瓦房店市炮台镇增殖站提供的越冬成虾,在3月上旬运入实验室后,经过2个月饲养,卵巢促熟,使实验虾进入生殖期,分别取各性腺发育期亲虾作为试验样品,实验虾的规格见表1。

表1 不同性腺发育期的对虾样本

Tab.1 The parameters of *Penaeus chinensis* in different ovarian stages

M ± SD

卵巢分期 ovarian stage	池养亲虾 pond-reared shrimps			海捕亲虾 wild-caught shrimps		
	受试虾数(ind) samples	体长(cm) length	体重(g) weight	受试虾数(ind) samples	体长(cm) length	体重(g) weight
I	6	12.20 ± 0.59	24.2 ± 3.89	6	16.08 ± 1.78	62.03 ± 7.69
II	8	13.4 ± 0.57	30.38 ± 3.36	8	16.30 ± 1.23	52.18 ± 9.82
III	8	13.66 ± 0.86	31.55 ± 6.08	8	19.16 ± 1.33	80.06 ± 5.64
IV	8	12.73 ± 0.46	26.97 ± 3.33	7	18.76 ± 0.76	81.72 ± 3.93
V	8	13.16 ± 0.29	30.51 ± 4.16	6	19.46 ± 0.75	78.54 ± 3.99
VI	4	13.63 ± 0.32	29.33 ± 1.31	4	18.65 ± 0.45	76.18 ± 9.27

饲养期间每池(2m³)养虾9尾,水温12~16℃,溶解氧>5mg·L⁻¹,盐度31, pH 8.0,氨氮<0.2mg·L⁻¹,日换水两次,总换水量为2/3。促熟期间水温由12℃升至16℃,平均日升0.5℃。饲料采用鲜蛤仔、乌鱼肉和活沙蚕,每日投喂4次,依据对虾摄食和剩饵情况日投喂量设定为对虾体重的8%~12%。

1.2 样本处理

受试对虾用滤纸轻轻吸干体表水分,测体长和体重后,用干燥注射器从对虾围心腔处抽取血淋巴液,分装于小试管内,待凝固后离心(3000r·min⁻¹),取上清液备用。将采过血的对虾置于冰盘上解剖,取出全部卵巢和肝胰腺,并从幽门胃末和后肠前缘剪断,取出中肠,用去离子水冲洗肠内容物后轻吸表

面水份。卵巢、肝胰腺、中肠组织分别称重后,部分样品按重量分别加入5倍的重蒸馏水,使用玻璃匀浆器制成匀浆后,以 $4000\text{r}\cdot\text{min}^{-1}$ 低温(4°C)离心 20min,取上清液作为组织提取液用于测定消化酶活性和组织生化成分。

卵巢分期以外部形态观察和压片显微镜下观察相结合的方法来确定^[8],并取部分卵巢于 Bouin 氏液固定,石蜡切片,用 H-E 法染色,在显微镜下观察卵母细胞发育情况。

1.3 各项指标测定

1.3.1 性腺指数和肝胰腺指数

性腺指数(%) = 生殖腺重/体重 $\times 100$ 肝胰腺指数(%) = 肝胰腺重/体重 $\times 100$

1.3.2 肝胰腺和中肠的消化酶活力测定

蛋白酶活力测定:以 0.5% 酪蛋白为底物,在 pH7.5, 37°C 条件下与酶组织提取液反应 15min,用福林-酚试剂测酪氨酸生成^[9]。活力单位用酪氨酸生成量 $\mu\text{g}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}$ 组织表示。

脂肪酶活力测定:采用聚乙烯醇橄榄油为底物,用 NaOH 滴定底物水解产生的脂肪酸量^[9]。脂肪酶活力定义为 pH7.5 和 37°C 条件下每克组织提取液每分钟催化产生 $1\mu\text{mol}$ 脂肪酸为一个酶活力单位($\mu\text{mol}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}$ 组织)。

1.3.3 组织生化成分分析

蛋白质含量采用福林-酚试剂法^[10],总脂百分含量用索氏抽提法^[10],甘油三酯和胆固醇用酶试剂法(酶试剂盒由上海医学化检所提供,国标)。

1.4 数据分析

实验结果应用 ANOVA 单因素方差分析和 Duncan 多重比较来进行差异显著性检验,显著水平以 $P < 0.05$ (差异显著)和 $P < 0.01$ (差异极显著)表示。

2 结果

2.1 性腺指数(GSI)和肝胰腺指数(HSI)

性腺指数作为卵巢增长的指标在不同的性腺发育期具有明显的变化($P < 0.05$),且在相同的性腺发育期内,海捕亲虾性腺指数高于池养亲虾($P < 0.05$)。与此相反,池养亲虾的肝胰腺指数高于海捕亲虾($P < 0.05$)。不同性腺发育期的肝胰腺指数比较,两种来源亲虾均表现出相同的变化趋势,即在卵巢发育前期(I-II期)肝胰腺指数增加显著($P < 0.01$),而后随着卵巢发育(II期-IV期)该指标变化不明显($P > 0.05$),在卵巢发育V期下降,下降幅度为 21.3% (池养亲虾)和 21.1% (海捕亲虾)(表2)。

表2 中国对虾在不同卵巢发育期的 GSI 和 HSI

	样本数(ind) samples	卵巢分期 ovarian stage						M \pm SD
		I	II	III	IV	V	VI	
池养亲虾	4	GSI 3.35 \pm 1.52	4.93 \pm 1.41	8.97 \pm 1.92	10.97 \pm 1.23	12.58 \pm 0.28	3.38 \pm 0.45	
pond-reared shrimps	4	HSI 2.05 \pm 0.21	3.62 \pm 0.29	3.78 \pm 0.27	4.03 \pm 0.38	3.17 \pm 0.24	3.09 \pm 0.35	
海捕亲虾	4	GSI 4.38 \pm 0.64	6.73 \pm 0.89	10.68 \pm 1.32	14.80 \pm 2.75	16.81 \pm 1.97	5.32 \pm 0.66	
wild-caught shrimps	4	HSI 1.89 \pm 0.05	3.33 \pm 0.35	3.50 \pm 0.31	3.83 \pm 0.21	3.02 \pm 0.33	-	

2.2 不同性腺发育期肝胰腺和中肠的蛋白酶、脂肪酶活性变化

从表3可见,中国对虾的肝胰腺蛋白酶活性随卵巢发育而增加,至IV期时达到峰值,在成熟期(V期)下降,产卵后开始回升(池养亲虾)或继续下降(海捕亲虾)(组间差异显著 $P < 0.05$)。中肠蛋白酶在卵巢发育阶段(I~IV期)活性较高,且明显高于成熟期(V期)时的活性($P < 0.05$),海捕虾中肠蛋白酶

在 I ~ IV 期差异不显著 ($P > 0.05$), 而池养虾 I、II 期酶活性明显高于 III、IV 期。两种来源亲虾比较, 海捕亲虾的肝胰腺和中肠的蛋白酶活性高于池养亲虾 ($P < 0.05$)。

表 3 中国对虾不同卵巢发育期的肝胰腺和中肠蛋白酶活性

Tab.3 Protase activities of hepatopancreas and midgut of *P. chinensis* in different ovarian stages $\mu\text{g}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}\text{tissue}$

卵巢分期 ovarian stage	池养亲虾 pond-reared shrimps			海捕亲虾 wild-caught shrimps		
	样本数(ind) samples	肝胰腺 hepatopancreas	中肠 midgut	样本数(ind) samples	肝胰腺 hepatopancreas	中肠 midgut
I	4	2374.30 ± 296.25	343.53 ± 27.63	4	2316.14 ± 169.74	465.43 ± 23.3
II	4	1859.71 ± 162.11	333.95 ± 20.36	4	2568.33 ± 95.63	476.81 ± 51.3
III	4	2220.24 ± 181.93	206.25 ± 27.33	4	2843.72 ± 187.41	434.51 ± 92.58
IV	4	2969.71 ± 155.43	176.36 ± 24.01	4	3241.54 ± 275.43	528.39 ± 66.42
V	4	1083.85 ± 137.96	82.55 ± 13.51	4	2501.23 ± 114.30	233.77 ± 23.89
VI	4	1458.55 ± 81.49	43.35 ± 15.23	4	1256.73 ± 77.92	355.65 ± 68.64

中国对虾肝胰腺和中肠的脂肪酶活性较低(表 4), 肝胰腺脂肪酶活性变化规律与蛋白酶基本是一致的, 在性腺发育早期活性较低, 至卵巢的快速生长阶段(III、IV)脂肪酶活性迅速上升达峰值, 卵巢成熟时(V期)酶活性明显下降 ($P < 0.05$)。中肠脂肪酶活性的峰值在性腺发育早期(池养亲虾为 II 期, 海捕亲虾为 III 期), 以后随卵巢发育活性明显下降 ($P < 0.05$)。

表 4 中国对虾不同卵巢发育期的肝胰腺和中肠脂肪酶活性

Tab.4 Lipase activities of hepatopancreas and midgut of *P. chinensis* in different ovarian stages $\mu\text{g}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}\text{tissue}$

卵巢分期 ovarian stage	池养亲虾 pond-reared shrimps			海捕亲虾 wild-caught shrimps		
	样本数(ind) samples	肝胰腺 hepatopancreas	中肠 midgut	样本数(ind) samples	肝胰腺 hepatopancreas	中肠 midgut
I	3	-	10.23 ± 1.13	3	21.6 ± 1.43	11.75 ± 1.83
II	3	16.72 ± 2.36	20.40 ± 3.86	3	22.63 ± 3.65	18.13 ± 0.33
III	3	24.04 ± 2.54	12.56 ± 2.22	3	31.43 ± 4.83	25.43 ± 2.79
IV	3	27.37 ± 2.94	9.23 ± 2.12	3	34.3 ± 3.83	20.34 ± 2.65
V	3	14.88 ± 1.55	6.35 ± 1.05	3	19.92 ± 5.17	5.64 ± 0.73
VI	3	10.66 ± 1.23	6.63 ± 0.89	3	19.47 ± 1.74	3.64 ± 1.48

2.3 不同性腺发育期血淋巴、肝胰腺和卵巢生化指标的变化

中国对虾亲虾血淋巴总蛋白含量是随卵巢逐渐成熟而增加的(组间差异显著 $P < 0.05$, 图 1-a), 至 V 期时总蛋白达到最高值, 分别为 $90.9\text{mg}\cdot\text{mL}^{-1}$ (池养亲虾)和 $107.4\text{mg}\cdot\text{mL}^{-1}$ (海捕亲虾), 产卵后下降; 甘油三酯含量自性腺发育 II 期至 IV 期维持较高水平, 并且变化幅度不大 ($P > 0.05$), 产卵后急剧下降(图 1-b); 胆固醇含量在性腺成熟前(I 期 - III 期)呈递增趋势 ($P < 0.01$, 图 1-c), 后随性腺发育(IV 期 - VI 期)变化不明显 ($P > 0.05$)。不同来源虾比较, 海捕亲虾这三项血淋巴指标均高于池养亲虾 ($P < 0.05$)。

随着性腺的发育成熟, 肝胰腺总蛋白含量逐渐增加 ($P < 0.05$, 图 2-a), 至 IV 期时达到最高值, V 期下降, 下降幅度为 19.25% (池养亲虾)和 16.35% (海捕亲虾)。肝胰腺总脂、甘油三酯和胆固醇在性腺发育早期(I、II 期)含量较高, 且未见明显变化 ($P > 0.05$, 图 2-b、c、d), 自 III 期至 V 期, 随着性腺发育含量降低, 至性腺成熟 V 期达最低值, 而后迅速回升(图 2-b)。不同来源虾比较, 海捕亲虾的肝胰腺总蛋白含量高于池养亲虾 ($P < 0.05$), 总脂、甘油三酯和胆固醇含量低于池养亲虾 ($P < 0.05$)。

两种来源亲虾在卵巢的生化组成方面差异不显著(图 3, $P > 0.05$)。卵巢总蛋白在发育前期(I - II 期)增加较为缓慢, 而后随着卵巢增大, 蛋白质含量迅速增加, 至临产卵的 V 期达到峰值(图 3-a), 总脂和甘油三酯在卵巢发育 I 期时含量较低, 自 II 期 - V 期迅速增加, VI 期下降 ($P < 0.05$, 图 3-b、c); 卵巢胆固醇含量较低, 且随性腺发育未见明显变化 ($P > 0.05$, 图 3-d)。

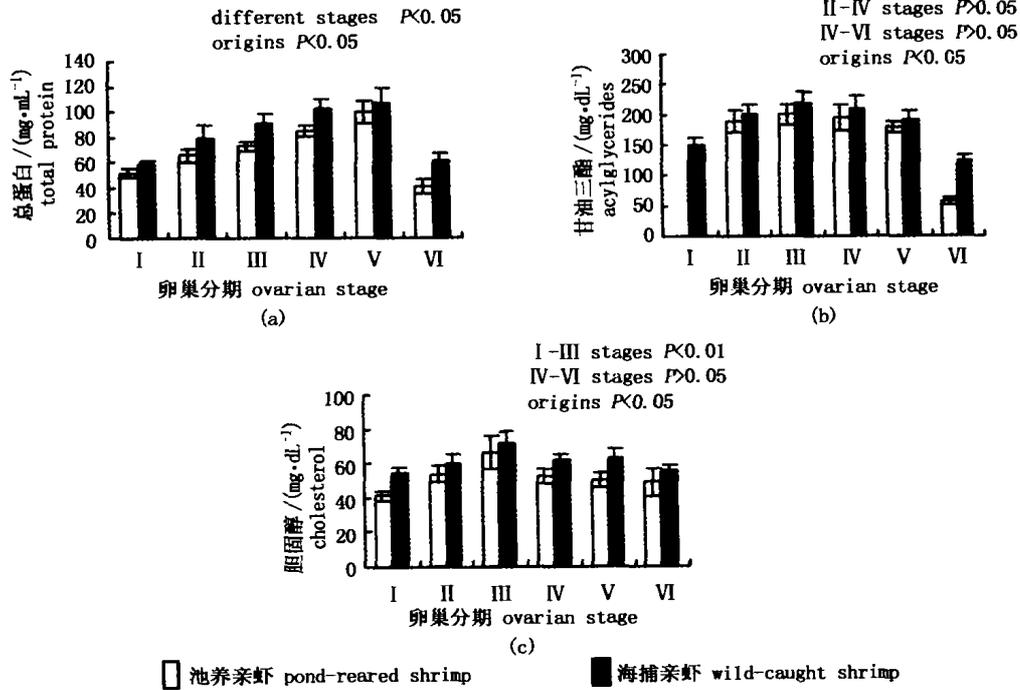


图 1 中国对虾不同卵巢发育期的血淋巴生化指标 ($M \pm SD, n = 8$)

Fig.1 The biochemical index of haemolymph in different ovarian stages of *P. chinensis*

(a)总蛋白 total protein; (b)甘油三酯 acylglycerides; (c)胆固醇 cholesterol

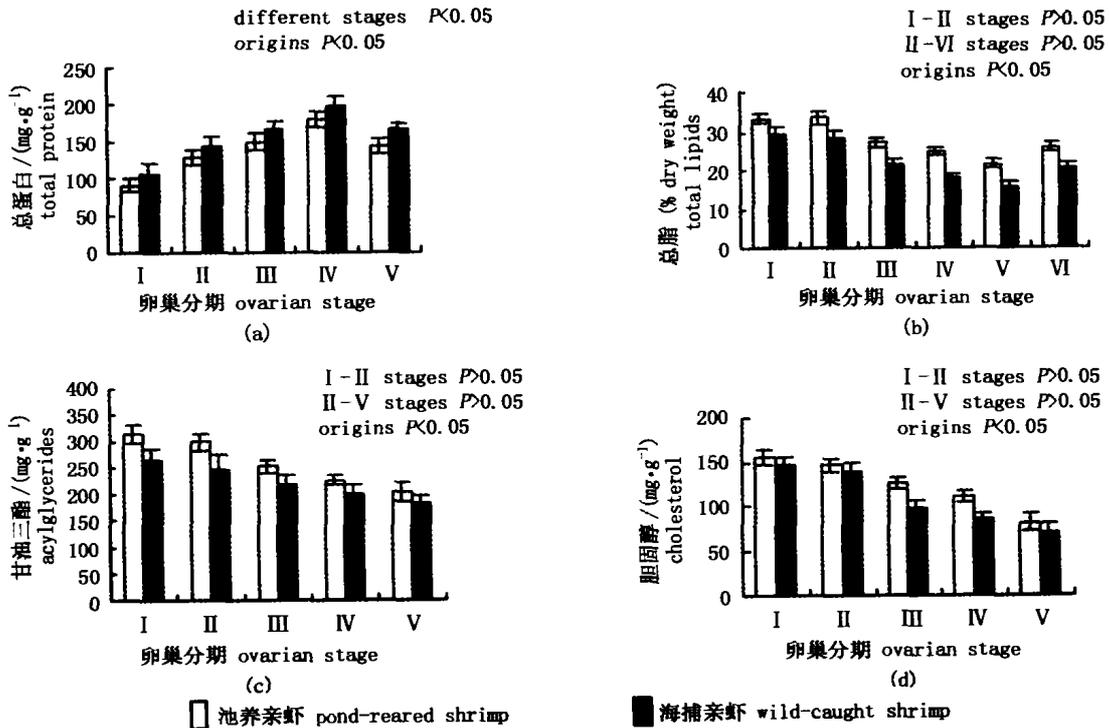
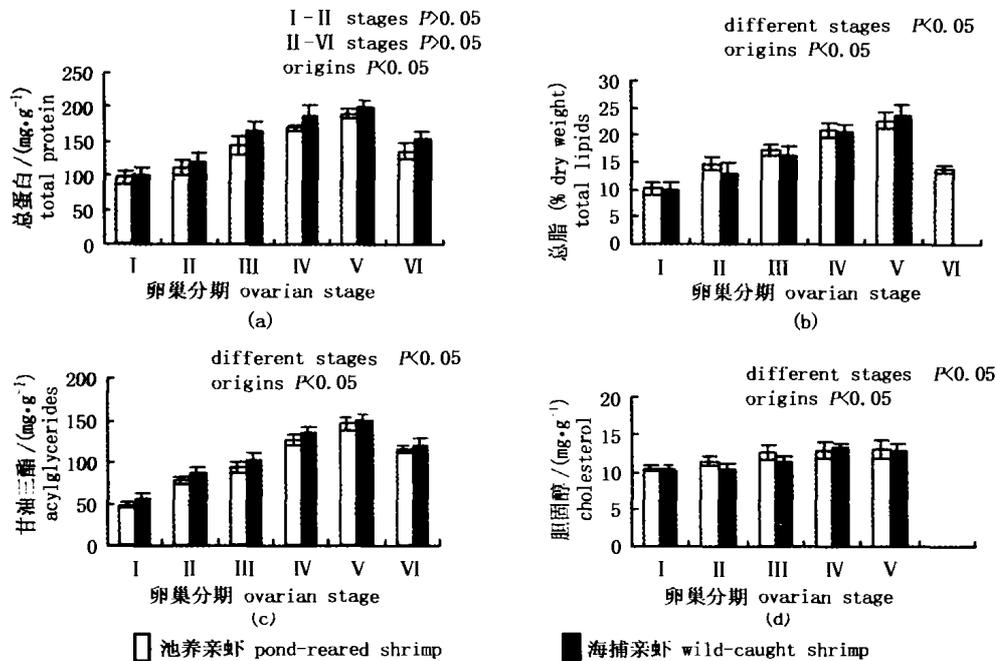


图 2 中国对虾不同性腺发育期的肝胰腺生化指标 ($M \pm SD, n = 8$)

Fig.2 The biochemical index of hepatopancreas in different ovarian stages of *P. chinensis*

(a)总蛋白 total protein; (b)总脂 total lipids; (c)甘油三酯 acylglycerides; (d)胆固醇 cholesterol

图3 中国对虾不同性腺发育期卵巢的生化指标 ($M \pm SD, n=6$)Fig.3 The biochemical index of ovary in different ovarian stages of *P. chinensis*

(a)总蛋白 total protein; (b)总脂 total lipids; (c)甘油三酯 acylglycerides; (d)胆固醇 cholesterol

3 讨论

3.1 中国对虾生殖周期中蛋白酶、脂肪酶活性的变化

中国对虾亲虾的蛋白酶、脂肪酶在卵巢成熟的IV期前活性较高,而且肝胰腺的消化酶活性随卵巢发育逐渐上升,至临产卵时(V期)活性下降,海捕亲虾和池养亲虾变化趋势基本相同。由于亲虾在性腺发育成熟过程中,卵巢迅速增大(性腺指数由I期的3.35%~4.38%增至V期时的12.58%~16.81%),卵母细胞在发育、成熟时需要积累大量营养物质,要达到这种营养物质的迅速积累,优质的食物来源和高效的消化吸收机制是基本保证。Fernandez等^[11]对美菲对虾(*Penaeus notialis*)繁殖期消化酶活性的研究结果显示,对虾在性腺发育过程中摄食旺盛,而且消化酶活性也较高,认为这与卵巢的发育和该时期高水平的新陈代谢活动相适应。我们的试验结果也表明了这一点。

目前关于对虾消化酶活性的研究,普遍的观点认为消化酶活性随着个体生长、营养状态及环境条件而变化^[12-14]。中国对虾属变温动物,环境温度变化直接影响机体内的生理生化过程,也与其消化酶活力密切相关。孙建明等^[15]的研究结果显示,中国对虾的生长阶段,在适温范围(15~28℃)内,消化酶活性随温度上升而增加。而中国对虾在繁殖期室内促熟要求的温度为12~18℃。在这一温度条件下,中国对虾亲虾的性腺发育速度快,消化酶活性很高,明显高于在同一温度范围内非繁殖期对虾的消化酶活性。由此可以说明,中国对虾消化酶活性的大小在不同的生理阶段(生长阶段和繁殖阶段)有不同的制约因素,在繁殖期制约因素主要为亲虾性腺发育程度,而消化吸收的营养物质主要向卵巢沉积。

3.2 中国对虾生殖周期中血淋巴、肝胰腺及卵巢中蛋白质和脂类的变化

实验结果表明,中国对虾肝胰腺、血淋巴、卵巢组织的生化成份随性腺发育以不同形式发生变化,由于它们影响这几种组织的新陈代谢,及与性腺发育有关的营养物质的转运和积累,所以对于卵巢的成熟

和卵的质量都是非常重要的。Galois^[16]发现卵巢中脂肪水平与性腺指数之间有明确的对应关系。即在卵巢发育过程中,性腺指数升高,而卵巢中的脂肪含量亦随之相应增加。但是,肝胰腺的总脂含量则随性腺发育而减少^[17],一些作者认为肝胰腺中脂质减少有可能是转移到性腺^[16,18],也有可能是食物中脂类物质缺乏或者在性腺发育过程中能量消耗增加的缘故^[2,19]。本文的研究结果显示,中国对虾卵巢的总脂和甘油三酯含量从发育I期—V期随着性腺指数的增长而有规律的上升,这与Galois^[16]的结论相似。但中国对虾的肝胰腺脂肪含量在卵巢发育初期(I期~II期)未见明显变化,可见卵巢中脂肪的积累是在肝胰腺总脂含量降低之前即已发生,这一点与Teshima等^[17]的试验结果不同。II期以后,中国对虾随着性腺发育成熟,肝胰腺脂肪含量呈现逐渐下降趋势,当卵巢脂肪含量达到最高值时,肝胰腺脂肪含量正好下降到最低点,而且从血淋巴中测得的甘油三酯含量始终处于较高水平,产卵后方下降。据此分析,卵巢发育所需脂肪是由外部摄入和体内自行调节共同完成的。

中国对虾在生殖期内,卵巢迅速膨大,其中蛋白质(主要是卵黄蛋白原)的积累对卵巢发育成熟起到重要作用^[20]。本研究表明,随着性腺的发育进程,卵巢蛋白质浓度迅速增加,至V期时达到最高值,产卵后VI期下降,同时血淋巴蛋白质也有相同的变化趋势。但肝胰腺总蛋白浓度在性腺发育的I期至IV期不断增加,至临产卵V期时下降。说明在卵巢成熟期前(I~IV期),由于蛋白酶活性不断升高,中国对虾摄食和消化蛋白质能力增强,吸收了的营养物质经肝胰腺贮存和加工,并通过血淋巴液向卵巢输送,以提供卵原细胞生长和卵母细胞的卵黄积累。中国对虾这种在肝胰腺中蛋白质的合成与性腺中蛋白质积累的相关现象与Palacios等^[21]对凡纳对虾(*Penaeus vannamei*)的研究结果一致。而在临产卵的V期,虽然蛋白酶活性下降至整个生殖周期中的最低值,但是卵巢内蛋白质积累仍在增加,此时的积累作者认为是由于肝胰腺内蛋白质的分解和释放所致。吴嘉敏等^[22]对中华绒螯蟹的研究结果表明,肝胰腺蛋白质向卵巢转移,表现之一是肝胰腺指数下降,第二是肝胰腺总蛋白含量降低。我们在对于中国对虾肝胰腺指数(HSI)和肝胰腺总蛋白的测定结果也说明了这一点。另外,由于血淋巴液担负向卵巢传送营养物质的作用,因而血淋巴蛋白浓度的变化也能间接反映性腺的发育程度。Aquacop^[23]认为血淋巴的蛋白水平与雌虾性腺成熟时对营养物质吸收、积累和代谢效率有关,所以,在研究性腺发育和产卵能力时,这一指标可能具有一定的应用价值。

3.3 不同来源亲虾(海捕亲虾和池养亲虾)在生殖周期中机体生化组成的比较

比较海捕亲虾和池养亲虾性腺的蛋白质和脂类成分,未见二者之间有明显的差别,这与Palacios等^[21]的研究结果一致。但是海捕亲虾的产卵力高,Ibarra等^[24]认为产卵数量和产卵虾大小有关。我们的实验结果可以看出,池养虾体重低于海捕虾,而且性腺指数也低于相同发育期的海捕虾。如果从肝胰腺和血淋巴生化组成上比较,海捕虾肝胰腺总蛋白、血淋巴中蛋白质、甘油三酯和胆固醇水平均高于池养亲虾。这可能与不同来源亲虾对几种营养物质,尤其是蛋白质、脂肪的同化、贮存和代谢能力有差异而产生的结果。因此海捕亲虾产卵力高是与肝胰腺和血淋巴中生化成分含量高有关,还是与两种虾个体大小不同有关,还待进一步解释。

参考文献:

- [1] Castille F L, Lawrence A L. Relationship between maturation and biochemical composition of the gonads and digestive glands of the shrimps *Penaeus aztecus* (Ives) and *Penaeus setiferus* (L.) [J]. *Crustacean Biol*, 1989, (9): 202-211.
- [2] Harrison K E. The role of nutrition in maturation, reproduction and embryonic development of decapod crustaceans: a review [J]. *Shellfish Res*, 1990, (9): 1-28.
- [3] Harrison K E. Broodstock nutrition and maturation diets [A]. *Crustacean Nutrition* [M]. The World Aquaculture Society, Baton Rouge, LA, 1997, 6: 390-408.
- [4] Jeckel W H, Aizpun de Moreno J E, Moreno V J. Biochemical composition, lipid classes and fatty acids in the ovary of the shrimp *Pleoticus muelleri* Bate [J]. *Comp Biochem Physiol*, 1989, 92B: 271-276.
- [5] Marsden G E, McGuren J J, Hansford S W, et al. A moist artificial diet for prawn broodstock: its effect on the variable reproductive

- performance of wild-caught *Penaeus monodon* [J]. *Aquac*, 1997, 149:145 - 156.
- [6] Li M Y. Effects of temperature on the gonad development and survival rate of parent prawn *Penaeus orientalis* [J]. *Acta Ecol Sin*, 1995, 15(3): 378 - 384. [李明云. 温度对中国对虾越冬亲虾性腺发育与存活率的影响 [J]. *生态学报*, 1995, 15(3): 378 - 384.]
- [7] Qi Y X, Gao X X, Liu F L. Effects of light on the gonad development and survival rate of parent shrimp *Penaeus chinensis* [J]. *Hebei Fisheries*, 1991, (4): 22 - 23. [齐玉祥, 高学兴, 刘枫林. 光照对越冬亲虾成活和性腺发育的影响 [J]. *河北渔业*, 1991, (4): 22 - 23.]
- [8] Chen Z Y, Wang K X. Practical farming technique for shrimps [M]. Beijing: China Agriculture Press, 1987. 16 - 18. [陈宗尧, 王克行. 实用对虾养殖技术 [M]. 北京: 中国农业出版社, 1987. 16 - 18.]
- [9] Biological Department of Zhongshan University. Direction of biochemistry technology [M]. Beijing: People's Education Press, 1979. [中山大学生物系. 生化技术导论 [M]. 北京: 人民教育出版社, 1979.]
- [10] Biological Department of Beijing University. A guide to biochemical experimentation [M]. Beijing: People's Education Press, 1980. [北京大学生物系. 生物化学实验指导 [M]. 北京: 人民教育出版社, 1980.]
- [11] Fernandez I, Oliva M. Digestive enzyme activities of *Penaeus notialis* during reproduction and moulting cycle [J]. *Comp Biol Physiol*, 1997, 118A(4): 1267 - 1271.
- [12] Liu Y M, Zhu J H, Wu H Y, *et al.* Studies on digestive enzyme and amino acid of larval and post larval stages of prawn *Penaeus chinensis* [J]. *Oceanol et Limnol Sin*, 1990, 22(6): 571 - 575. [刘玉梅, 朱谨钊, 吴厚余, 等. 中国对虾幼体和仔虾消化酶活力及氨基酸组成的研究 [J]. *海洋与湖沼*, 1990, 22(6): 571 - 575.]
- [13] Lee P G, Lawrence A L. A quantitative analysis of digestive enzymes in penaeid shrimp: influences of diet, age and species [J]. *Physiologist*, 1982, 25: 241 - 247.
- [14] van Wormhoudt A. Variation of the level of the digestive enzymes during the intermoult cycle of *Palaemon serratus*: Influence of the season and effect of eyestalk ablation [J]. *Comp Bio Physiol*, 1974, 49A: 707 - 715.
- [15] Sun J M, Liu Y J, Zhou Z C. Studies on activities of protease and lipase in different growth period of *Penaeus chinensis* [J]. *Fishery Sci*, 1995, 14(2): 11 - 13. [孙建明, 刘亚杰, 周遵春. 不同生长时期中国对虾蛋白酶、脂肪酶活性变化的研究 [J]. *水产科学*, 1995, 14(2): 11 - 13.]
- [16] Galois R G. Variations de la composition lipidique tissulaire au cours de la vitellogenese chez la crevette *Penaeus indicus* Milne Edwards [J]. *J Exp Mar Biol Ecol*, 1984, 84: 155 - 166.
- [17] Teshima S I, Kanazawa A, Koshio S, *et al.* Lipid metabolism of the prawn *Penaeus japonicus* during maturation: variation in lipid profiles of the ovary and hepatopancreas [J]. *Comp Biochem Physiol*, 1997, 92B: 45 - 49.
- [18] Millamena O M, Pascual F P. Tissue lipid content and fatty acid composition of *Penaeus monodon* Fabricius broodstock from the wild [J]. *J World Aquacult*, 1990, (21): 116 - 121.
- [19] Clark A. Lipid synthesis and reproduction in the polar shrimp *Chorismnus antarticus* [J]. *Mar Eco Prog Ser*, 1982, (9): 81 - 90.
- [20] Medina A, Vila Y, Mourente G, *et al.* A comparative study of the ovarian development in wild and pond reared shrimp, *Penaeus kerathurus* [J]. *Aquac*, 1996, 148: 63 - 75.
- [21] Palacios E, Ibarra A M, Racotta I S. Tissue biochemical composition in relation to multiple spawning in wild and pond-reared *Penaeus vannamei* broodstock [J]. *Aquac*, 2000, 185: 353 - 371.
- [22] Wu J M, Jiang X Y. The relationship of the total protein levels in the hemolymph and hepatopancreas with precocuousness of *Eriocheir sinensis* [J]. *J Fish China*, 2000, 24(4): 306 - 311. [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 - 311.]
- [23] Aquacop. Use of serum protein concentration to optimize penaeid shrimp quality [A]. In: Rogers G I, Day R, Lim A, eds. Proceedings of the first international conference warmwater aquaculture of crustacea [C]. 1983, 373 - 381.
- [24] Ibarra A, Ramirez J L, Racotta I S, *et al.* Performance comparison of eggs and nauplii for spawners from a second generation domesticated and wild shrimp of *Penaeus vannamei* [A]. In: Alston D E, Green B W, Clifford H C, eds. IV Symposium on aquaculture in central America [C]. Tegucigalpa, Honduras, WAS - ANDAH. 1997. 159 - 160.