

# 甲壳类水产动物蜕壳研究进展

杨成聪<sup>1,2</sup>,戴振炎<sup>1</sup>,王爱民<sup>2</sup>,刘飞<sup>2</sup>,田红艳<sup>2</sup>,杨文平<sup>2</sup>,於叶兵<sup>2</sup>,惠文杰<sup>2</sup>

(1. 湖南农业大学 动物科学技术学院,湖南 长沙 410128;

2. 盐城工学院 海洋与生物工程学院 盐城工学院水产动物营养与饲料研究所,江苏 盐城 224051)

**摘要:**甲壳类水产动物是我国水产养殖中重要的水产经济种类,具有较高的经济价值和营养价值。甲壳类动物生长呈现一种非连续的梯形增长,每经过一次成功蜕壳体重会明显增加,而蜕壳失败往往导致死亡,给水产养殖带来极大的经济损失。从营养与环境的角度综述近几年甲壳类水产动物蜕壳的研究现状,为甲壳类水产动物饲料开发与健康养殖提供一定的参考。

**关键词:**甲壳动物;水产动物;蜕壳;研究进展

**中图分类号:**S963 **文献标识码:**A **文章编号:**1671-5322(2019)04-0042-05

甲壳类水产动物蜕壳现象,即蜕去外骨骼并长出新的外骨骼的过程,是甲壳动物生长和发育的标志特征,贯穿其整个生命周期。甲壳动物每一次蜕壳往往会迎来一次跳跃式的增长,蜕壳前后体重差异极大。近几年来,我国的甲壳类水产动物养殖规模不断扩大,虾蟹类的养殖产量逐年上升,蜕壳失败一直是给甲壳类水产养殖造成严重损失的主要原因之一,因此蜕壳一直是甲壳类水产动物的研究重点。

## 1 甲壳类水产动物蜕壳的机制

甲壳类水产动物蜕壳受到内分泌系统和神经系统的调节,以及外部因子的干扰<sup>[1]</sup>。目前,大部分学者认为蜕壳是位于头胸部前端的Y器官分泌蜕皮激素与位于眼柄的X器官窦腺复合体分泌蜕皮抑制激素互为拮抗作用的结果<sup>[2,3]</sup>。为了便于细化研究甲壳动物蜕壳,不同的学者对蜕壳周期进行了不同划分。目前国内外普遍通过观察刚毛形态特征的方法对甲壳动物蜕壳周期进行划分,主要分为A-B期(蜕壳后期)、C期(蜕壳间期)、D期(蜕壳前期)、E期(蜕壳期),D期又细分为D0、D1、D2、D3-4 4个亚期<sup>[4-9]</sup>。除此之外还有通过观察甲壳硬度、比较游泳足趾末端新旧表皮基线间距与旧表皮厚度的比值、测量胃石

法等划分蜕壳周期的方式<sup>[10-11]</sup>。

## 2 影响甲壳类水产动物蜕壳的因素

### 2.1 营养

甲壳类水产动物蜕壳是一个有规律的周期性过程,当营养物质积累到一定程度时才会进行蜕壳,有研究表明中华绒螯蟹随着营养物质的积累,当肥满度达到60%时将开始蜕壳<sup>[12-13]</sup>。李忠帅等<sup>[14]</sup>使用间隔投喂南极磷虾(*Euphausia superba*),作为凡纳滨对虾(*Litopenaeus vannamei*)饵料生物为试验组,以投喂配合饲料为对照组,结果表明:投喂磷虾鲜肉能够刺激对虾的蜕壳,并且全虾组的蜕壳呈现出一定的同步性。而黄国强等<sup>[15]</sup>使用鱼肉、虾肉、蛤肉、沙蚕、配合饲料以及5种饵料混合物投喂中国对虾(*Fenneropenaeus chinensis*),结果表明配合饲料组的蜕壳次数最少,但增重率最高。

#### 2.1.1 蛋白质

蛋白质由多种氨基酸组成,是甲壳动物生长发育过程中必不可少的营养物质。不同的动物在不同的生命阶段对蛋白质的需求是不一致的<sup>[16]</sup>。刘兴旺<sup>[17]</sup>研究发现,随着罗氏沼虾(*Macrobrachium rosenbergii*)的体型增长,其适宜的饲料蛋白水平逐渐降低。周桢等<sup>[18]</sup>在研究蜕壳前后河蟹幼

收稿日期:2019-08-29

基金项目:江苏省现代农业(克氏原螯虾)产业技术体系营养与饲料创新团队(JATS[2019]475)

作者简介:杨成聪(1996—),男,江苏淮安人,硕士生,主要研究方向为水产动物营养与饲料。

通信作者:戴振炎(1964—),男,湖南津市人,副教授,主要研究方向为池塘、湖泊、水库等水体规划与开发利用。

体能量密度及蛋白质和脂肪积累时发现,总脂和粗蛋白两种供能物质中,粗蛋白与能量密度相关性更高,说明河蟹幼体蜕壳时主要由蛋白质提供能量。胡水城<sup>[19]</sup>在研究脱脂蚕蛹粉替代鱼粉对凡纳滨对虾蜕壳周期的影响时发现,当脱脂蚕蛹粉替代100%鱼粉时可显著降低凡纳滨对虾的蜕壳周期,表明不同的氨基酸组成可能会对甲壳动物蜕壳产生一定的影响。但目前不同的蛋白质水平饲料对甲壳动物蜕壳影响的研究还较少。

### 2.1.2 脂质

脂质分为脂肪、固醇与磷脂,是甲壳动物主要的供能物质<sup>[20]</sup>。甲壳类动物蜕壳与蜕皮间期营养物质的积累密切相关,因此脂质对甲壳动物蜕壳具有重要影响<sup>[21]</sup>。

杨敏<sup>[22]</sup>在研究三疣梭子蟹仔蟹对饲料磷脂及脂肪需要量时,使用3.63%、6.70%、10.72%、13.91%脂肪水平的饲料投喂三疣梭子蟹,发现投喂最低脂肪水平饲料的三疣梭子蟹蜕皮次数最少,而前三组的三疣梭子蟹体脂肪水平没有显著差异。甲壳动物蜕壳受类固醇的蜕皮激素控制,过程中还需类二十烷酸的参与,而二十烷酸的主要来源是长链多不饱和脂肪酸(LC-PUFA)<sup>[23]</sup>。Sheen等<sup>[24]</sup>在对河蟹的研究中也发现低LC-PUFA水平饲料会导致蜕壳频率降低。相对于脂肪的含量,脂肪酸的组成对甲壳类水产动物的影响可能更大。

甲壳动物不能合成胆固醇,能部分合成磷脂,但合成能力不能满足自身需要,必须要通过外部获取<sup>[25]</sup>。胆固醇是合成类固醇激素的前体,在体内转化为蜕皮激素,从而调控蜕壳周期<sup>[26]</sup>。翟少伟等<sup>[25]</sup>通过在饲料中分别添加0、0.2%、0.4%和0.6%胆固醇,研究其对凡纳滨对虾蜕壳的影响,试验结果表明:饲料中胆固醇水平对凡纳滨对虾蜕壳间期的时间有显著影响。在中华绒螯蟹(*Eriocheir sinensis*)<sup>[27]</sup>、锯缘青蟹(*Scylla serrata*)<sup>[28]</sup>、墨吉对虾(*Banana prawn*)<sup>[29]</sup>、斑节对虾(*Penaeus monodon*)<sup>[30]</sup>的研究中也有类似的发现。目前,大部分学者认为饲料中适宜的胆固醇水平促进了蜕皮激素的合成,并且抑制了蜕皮抑制激素的合成<sup>[31-32]</sup>,但具体的调节途径及机制还有待进一步研究。

磷脂是细胞膜和脂蛋白结构关键部位的组成成分,对维持细胞结构与生长分化具有重要作用<sup>[33]</sup>。杨敏<sup>[22]</sup>在对三疣梭子蟹的研究发现,随

着饲料磷脂含量的增加,蜕壳周期缩短,并且当磷脂水平从0上升至4%时,蜕皮激素受体(EcR)的表达量显著增加,表明磷脂可以通过激活蜕皮信号通路促进三疣梭子蟹的蜕皮。但也有学者在研究凡纳滨对虾时发现,不同的磷脂含量饲料对凡纳滨对虾的蜕壳间期没有显著影响<sup>[34]</sup>。

### 2.1.3 矿物质

与甲壳类水产动物蜕壳相关的矿物质研究主要集中在钙和磷。甲壳类动物外壳由大量 $\text{Ca}^{2+}$ 化合物构成,尽管甲壳类动物在蜕皮前期会将外壳中的部分钙重新吸收,但蜕皮后仍需从食物中或者通过鳃组织从水体中获取钙,因此钙的外部补充必不可少。董少帅等<sup>[35]</sup>通过不同 $\text{Ca}^{2+}$ 浓度人工海水养殖凡纳滨对虾稚虾,发现低钙环境海水中对虾蜕皮后表皮钙化困难,蜕皮间期延长,存活率也偏低。在中国对虾<sup>[36]</sup>、蓝蟹(*Callinectes sapidus*)<sup>[37]</sup>的研究中都发现相应高 $\text{Ca}^{2+}$ 浓度能加快新壳的硬化,从而加快蜕壳。此外, $\text{Ca}^{2+}$ 还会参与蜕皮激素的信号通路,刺激蜕皮激素的分泌<sup>[38]</sup>。

磷也是甲壳动物外壳的主要矿物质之一,水产类甲壳动物饲料中磷脂水平也会对其蜕壳产生一定的影响,高红建等<sup>[39]</sup>在探究三疣梭子蟹适宜的钙磷水平时发现磷脂水平2%组的蜕壳率显著高于1%组。但是磷往往与钙存在拮抗作用<sup>[40]</sup>,并且过量的钙、磷还会抑制其他营养成分的吸收。

### 2.1.4 维生素

维生素对于甲壳动物有维持健康、促进正常发育的作用,虽然虾蟹类甲壳动物对维生素的需求量极少,但摄入不足,也会导致机体代谢障碍,影响免疫调节<sup>[41]</sup>。目前,国内关于甲壳类水产动物对于维生素需求的研究主要集中在维生素C和维生素E。维生素C是多种酶的辅酶或辅基的组成成分,能够增强抗氧化能力<sup>[42]</sup>。维生素E作为一种抗氧化剂,能够防止自由基对细胞和生物膜的破坏<sup>[43]</sup>。有研究发现,适量的维生素C、维生素E能够提高虾类对盐度突变、缺氧的抗应激能力<sup>[44]</sup>。

## 2.2 环境因素

### 2.2.1 温度

温度主要从两个方面对甲壳动物蜕壳产生影响,一方面温度的上升会加快甲壳动物的代谢速率,影响能量的积累,进而影响其蜕壳增重率;另一方面,温度上升会提高甲壳动物体内酶的活性,

促进蜕壳的发生。适宜范围内温度升高能够促进蜕壳,而过高的温度则会在蜕壳周期缩短的同时,降低蜕壳增重率。有研究表明,当温度在 20 ~ 30 ℃ 时,波纹龙虾 (*Panulirus homarus*)、岩龙虾 (*Cherax quadricarinatus*)、长足龙虾 (*Panulirus longipes*) 的蜕壳周期随着温度的上升而下降,超过 31 ℃ 时蜕壳周期缩短,蜕壳增重率也随之下降<sup>[45,46]</sup>。

### 2.2.2 光照

光照强度及周期变化对甲壳类动物蜕壳也有一定的影响。光照强度主要是由于甲壳动物幼体具有趋光性或避光性而对蜕壳产生影响,如中华绒螯蟹大眼幼体具有趋光性,其大眼幼体 I 期仔蟹具有避光性<sup>[47]</sup>。有研究表明,不同光照周期对青蟹溞状幼体蜕壳和生长影响显著<sup>[48]</sup>,但施欧文等<sup>[49]</sup>在对三疣梭子蟹 (*Portunus trituberculatus*) “科甬 1 号”进行研究时发现,不同光照周期对三疣梭子蟹“科甬 1 号”仔蟹存活率和蜕壳率的影响并不显著,研究结果不同可能是由于品种差异造成的,有待进一步研究明确。

### 2.2.3 盐度

盐度对不同种类的甲壳动物蜕壳的影响差异较大,有研究表明低盐度会加快中国对虾蜕壳<sup>[50,51]</sup>,成永旭等<sup>[52]</sup>对中华绒螯蟹的研究发现随着盐度的升高,仔蟹的平均蜕皮次数也随着增多,但蜕皮增长率并不显著,在对锯缘青蟹的研究中也有类似的发现<sup>[53]</sup>;有研究表明高盐度与低盐度都会延长远海梭子蟹 (*Portunus pelagicus*) 的蜕壳周期<sup>[54]</sup>,而杨泽琴等<sup>[55]</sup>在研究盐度对三疣梭子蟹的影响时发现,高盐度与低盐度都会缩短蜕壳周期。

### 2.2.4 pH

pH 作为水体中重要的理化因子之一,对甲壳类水产动物的蜕壳也有重要影响。董双林等<sup>[56]</sup>认为适度增加 pH 会加速甲壳钙化从而提高蜕壳频率。刘金生<sup>[57]</sup>在实验室水槽条件下,用不同 pH 水体养殖中华绒螯蟹幼蟹 1 个蜕壳周期 (37 d),结果也发现蜕壳间期随水体 pH 的升高逐渐缩短且呈显著负相关,并且蜕皮相关基因(蜕皮抑制激素 MIH、蜕皮激素受体 EcR、维甲类 X 受体 RXR)在不同 pH 水体中表达存在显著差异。

### 2.2.5 遮蔽物

目前,遮蔽物对甲壳类水产动物的影响研究

还比较少,但已有的研究表明遮蔽物的不同也会对甲壳类水产动物的蜕壳产生影响。王雪婷等<sup>[58]</sup>在研究不同角落数对克氏原螯虾的影响时发现,在角落数与螯虾只数比为 4:3 时,蜕壳率最高(50%)。在角落数很少(0 和 4 角落)的情况下,螯虾的蜕壳率很低(8.33%,16.67%);10 和 12 角落时蜕壳率又开始下降。方卉等<sup>[59]</sup>将克氏原螯虾幼虾和亚成体虾饲养在相同的圆形塑料盒中,放入内径 1.9 cm PVC 管作为隐蔽所的为隐蔽所组,不放 PVC 管的为对照组,定期检测蜕壳率。结果显示:试验前期隐蔽所组的克氏原螯虾平均蜕壳次数、增重率均显著高于对照组,但随着螯虾体格的增大,隐蔽所的促进作用随之减弱,甚至最终抑制虾的生长。

## 3 甲壳类水产动物蜕壳相关研究及未来发展方向

现阶段我国甲壳类水产动物养殖业发展势头依旧强劲。关于甲壳类水产动物蜕壳机制的研究已经取得了一些进展,但研究还主要集中于分子领域,未来应从以下几个方面进行:

(1)从营养学角度和分子水平深入研究甲壳类水产动物蜕壳机理。在国内外已有的研究基础上,从营养学、饲料学角度,从分子、细胞水平,深入研究小龙虾等甲壳类水产动物蜕壳机理,揭示其蜕壳的原因、规律及分子细胞机理,为甲壳类水产动物健康养殖和蜕壳功能性饲料开发提供科学依据。

(2)建立蜕壳营养学理论。影响甲壳类水产动物蜕壳的因素很多,但营养与饲料是其中的主要因素。应从脂类物质(胆固醇、磷脂)、钙、能量、蛋白质等营养角度系统探讨甲壳类水产动物蜕壳的效果及其机制,建立较为系统的甲壳类水产动物蜕壳营养学理论,完善甲壳类水产动物营养与饲料学理论体系,为其产业健康发展提供科学理论支撑。

(3)开发甲壳类水产动物蜕壳功能性饲料,促进其产业化健康发展。蜕壳不同步是甲壳类水产动物健康养殖面临的主要挑战之一,在弄清蜕壳机理的基础上,开发小龙虾等甲壳类水产动物蜕壳功能性饲料,促进同步蜕壳,减少因蜕壳不同步,导致水产动物自相残杀带来的养殖损失,为甲壳类水产动物养殖健康发展提供保障。

## 参考文献:

- [1] CUZIN-ROUDY J. Reproduction in Northern krill (*Meganyctiphanes norvegica* Sars) [M] // CUZIN-ROUDY J. eds. Advances in Marine Biology. Elsevier, 2010;199-230. DOI:10.1016/b978-0-12-381308-4.00007-8.
- [2] WATSON R D, LEE K J, QIU S H, et al. Molecular cloning, expression, and tissue distribution of crustacean molt-inhibiting hormone1 [J]. American Zoologist, 2001, 41(3):407-417.
- [3] CHANG E S, MYKLES D L. Regulation of crustacean molting: A review and our perspectives [J]. General and Comparative Endocrinology, 2011, 172(3):323-330.
- [4] LACHAISE F, ROUX A L, HUBERT M, et al. The molting gland of crustaceans: localization, activity, and endocrine control (A review) [J]. Journal of Crustacean Biology, 1993, 13(2):198.
- [5] VIGH D A, FINGERMAN M. Molt staging in the fiddler crab *Uca pugilator* [J]. Journal of Crustacean Biology, 1985, 5(3):386-396.
- [6] 姚俊杰, 赵云龙. 甲壳动物蜕皮的调节机制研究进展 [J]. 水利渔业, 2006, 26(6):8-10, 108.
- [7] 康现江, 田志环, 吴江立, 等. 中华绒螯蟹蜕皮周期及蜕皮过程中肝胰腺消化酶活性的变化 [J]. 中国水产科学, 2012, 19(5):806-812.
- [8] ROBERTSON L, BRAY W, LEUNG-TRUJILLO J, et al. Practical molt staging of *Penaeus setiferus* and *Penaeus stylirostris* [J]. Journal of the World Aquaculture Society, 1987, 18(3):180-185.
- [9] 卢徐斌, 姜群, 闵悦, 等. 罗氏沼虾蜕皮周期的划分及蜕皮频率对生长的影响 [J]. 淡水渔业, 2018, 48(6):88-93.
- [10] 沈洁, 朱冬发, 胡则辉, 等. 三疣梭子蟹蜕皮周期的分期 [J]. 水产学报, 2011, 35(10):1481-1487.
- [11] 徐宾朋. 拟穴青蟹蜕皮周期中离子转运相关基因的研究 [D]. 杭州: 浙江大学, 2016.
- [12] 何杰. 中华绒螯蟹池塘生态养殖群体生长特征研究 [J]. 水利渔业, 2005, 25(6):10-11, 28.
- [13] 陈娇. 中华绒螯蟹蜕壳、生长的个体观察和相关基因的表达分析 [D]. 上海: 上海海洋大学, 2016.
- [14] 李忠帅, 王腾, 单洪伟, 等. 投喂南极磷虾鲜肉对凡纳滨对虾生长、蜕皮及代谢水平的影响 [J]. 河北渔业, 2018(6):4-8, 62.
- [15] 黄国强, 董双林, 王芳, 等. 饵料种类和摄食水平对中国对虾蜕皮的影响 [J]. 中国海洋大学学报(自然科学版), 2004, 34(6):942-948.
- [16] 金敏. 三疣梭子蟹幼蟹对蛋白质、精氨酸、赖氨酸和蛋氨酸需要量的研究 [D]. 宁波: 宁波大学, 2014.
- [17] 刘兴旺. 罗氏沼虾营养需要研究进展 [J]. 水产科技, 2009(4):12-16.
- [18] 周桢, 马旭洲, 张勇, 等. 蜕壳对河蟹幼体能量密度及蛋白质和脂肪积累的影响 [J/OL]. 基因组学与应用生物学:1-11. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/45.1369.q.20190102.1702.002.html>
- [19] 胡水城. 脱脂蚕蛹粉替代鱼粉对凡纳滨对虾生长、肝胰腺组织结构和蜕壳周期的影响 [D]. 厦门: 集美大学, 2017.
- [20] GAGNÉ R, TREMBLAY R, PERNET F, et al. Lipid requirements of the scallop *Pecten maximus* (L.) during larval and post-larval development in relation to addition of *Rhodomonas salina* in diet [J]. Aquaculture, 2010, 309(1-4):212-221.
- [21] HOLME M H, ZENG C S, SOUTHGATE P C. A review of recent progress toward development of a formulated microbound diet for mud crab, *Scylla serrata*, larvae and their nutritional requirements [J]. Aquaculture, 2009, 286(3-4):164-175.
- [22] 杨敏. 三疣梭子蟹 *Portunus trituberculatus* 仔蟹对饲料磷脂及脂肪需要量的研究 [D]. 舟山: 浙江海洋大学, 2018.
- [23] SCHLOTZ N, SØRENSEN J G, MARTIN-CREUZBURG D. The potential of dietary polyunsaturated fatty acids to modulate eicosanoid synthesis and reproduction in *Daphnia magna*: a gene expression approach [J]. Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology. 2012, 162(4):449-454.
- [24] SHEEN S S, WU S W. The effects of dietary lipid levels on the growth response of juvenile mud crab *Scylla serrata* [J]. Aquaculture, 1999, 175(1-2):143-153.
- [25] 翟少伟, 苏保元, 张春晓. 饲料中胆固醇和卵磷脂水平及添加表面活性素对凡纳滨对虾蜕壳间期的影响 [J]. 动物营养学报, 2017, 29(7):2460-2467.
- [26] 黄姝. 实验室条件下中华绒螯蟹成蟹的蜕壳、生长观察与蜕皮激素受体基因的克隆、表达分析 [D]. 上海: 上海海洋大学, 2014.
- [27] TAO X, WANG C, WEI H, et al. Effects of dietary cholesterol levels on moulting performance, lipid accumulation, ecdysteroid concentration and immune enzymes activities of juvenile Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis* [J]. Aquaculture Nutrition, 2014, 20(5):467-476.

- [28] SHEEN S S. Dietary cholesterol requirement of juvenile mud crab *Scylla serrata*[J]. Aquaculture, 2000,189(3-4):277-285.
- [29] THONGROD S, BOONYARATPALIN M. Cholesterol and lecithin requirement of juvenile banana shrimp, *Penaeus merguensis*[J]. Aquaculture, 1998,161(1-4):315-321.
- [30] SMITH D M, TABRETT S J, BARCLAY M C. Cholesterol requirement of subadult black tiger shrimp *Penaeus monodon* (Fabricius)[J]. Aquaculture Research, 2001,32:399-405.
- [31] LUO X, CHEN T, ZHONG M, et al. Differential regulation of hepatopancreatic vitellogenin(VTG) gene expression by two putative molt-inhibiting hormones(MIH1/2) in Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*)[J]. Peptides,2015,68:58-63.
- [32] HAN T, WANG J T, LI X Y, et al. Effects of dietary phospholipid and cholesterol levels on growth and fatty acid composition of juvenile swimming crab, *Portunus trituberculatus*[J]. Aquaculture Nutrition, 2018,24(1):164-172.
- [33] 杨建梅,王安利,肖涛,等. 饲料中卵磷脂对养殖水生动物生理的影响[J]. 海洋湖沼通报,2006(4):101-106.
- [34] 王凤美. 不同生长阶段凡纳滨对虾对卵磷脂、胆固醇和 n-3HUFA 需要量的研究[D]. 湛江:广东海洋大学,2013.
- [35] 董少帅,董双林,王芳,等.  $Ca^{2+}$  浓度对凡纳滨对虾稚虾生长的影响[J]. 水产学报,2005,29(2):211-215.
- [36] 李英. 环境因子变化对凡纳滨对虾蜕皮同步性和生理特征影响的实验研究[D]. 青岛:中国海洋大学,2010.
- [37] PERRY H, TRIGG C, LARSEN K, et al. Calcium concentration in seawater and exoskeletal calcification in the blue crab, *Callinectes sapidus*[J]. Aquaculture, 2001,198(3-4):197-208.
- [38] AHEARN G A, MANDAL P K, MANDAL A. Calcium regulation in crustaceans during the molt cycle: a review and update[J]. Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology, 2004,137(2):247-257.
- [39] 高红建,田晓燕,袁琰,等. 三疣梭子蟹配合饲料适宜钙磷水平及其比例的研究[J]. 饲料工业,2009,30(6):18-21.
- [40] DAVIS D A, LAWRENCE A L, GATLIN III D M. Response of *Penaeus vannamei* to dietary calcium, phosphorus and calcium: phosphorus ratio[J]. Journal of the World Aquaculture Society, 1993,24(4):504-515.
- [41] 唐媛媛,陈曦飞,艾春香. 凡纳滨对虾的维生素和矿物质营养需求研究进展[J]. 饲料工业,2012,33(12):23-29.
- [42] 苏永腾,谢骏,徐跑,等. 虾类营养与免疫的协同作用及其研究进展[J]. 淡水渔业,2005,35(6):61-63.
- [43] 栗志民,胡贤德,吴琴瑟,等. 虾类维生素 E 营养研究新进展[J]. 集美大学学报(自然科学版),2010,15(2):103-108.
- [44] 邓雪莹. 维生素 C 对虾类营养免疫作用的研究进展[J]. 广东饲料,2017,26(6):36-38.
- [45] 黄东科,梁华芳,张志,等. 温度对波纹龙虾存活、摄食、蜕壳和生长的影响[J]. 生态学报,2017,37(18):5973-5980.
- [46] JAYAKUMAR V L, RAMANATHAN N, JEYASEELAN M J P, et al. Growth performance of spiny lobster *Panulirus homarus* (Linnaeus) administered with formulated pellet feeds[J]. Indian Journal of Fisheries. 2011,58(3):95-101.
- [47] 徐建荣,沈颂东,张加梅,等. 环境条件对中华绒螯蟹大眼幼体蜕壳生长的影响[J]. 水产科学,2006,25(10):505-508.
- [48] 张胜负. 光照对拟穴青蟹幼体生长发育的影响[D]. 上海:上海海洋大学,2011.
- [49] 施欧文,李荣华,母昌考,等. 不同环境因素对三疣梭子蟹“科甬 1 号”(*Portunus trituberculatus*)仔蟹蜕壳的影响[J]. 海洋与湖沼,2015,46(4):870-878.
- [50] 荣长宽,陶丙春,郭立. 盐度变化对人工培育的中国对虾仔虾成活率及生长率的影响[J]. 中山大学学报(自然科学版),2000(S1):96-98.
- [51] 丁森,王芳,郭彪,等. 盐度波动频率对中国明对虾稚虾蜕皮、生长和能量收支的影响[J]. 中国海洋大学学报(自然科学版),2008,38(4):579-584.
- [52] 成永旭,王武,谭玉钧,等. 盐度及钙镁离子对中华绒螯蟹大眼幼体成Ⅲ仔蟹的成活率和生长的影响[J]. 水产学报,1997,21(1):84-88.
- [53] 于忠利. 盐度和水流对青蟹蜕壳率、存活率影响的初步研究[C]//中国工程院. 中国工程院第 77 场工程科技论坛·2008 水产科技论坛:渔业现代化与可持续发展论文集. 中国工程院,中国水产科学研究院,2008(4):203-206.
- [54] ROMANO N, ZENG C S. The effects of salinity on the survival, growth and haemolymph osmolality of early juvenile blue swimmer crabs, *Portunus pelagicus*[J]. Aquaculture, 2006,260(1-4):151-162.
- [55] 杨泽琴,卢少坤,王奕超,等. 盐度对三疣梭子蟹幼蟹蜕壳的影响[J]. 宁波大学学报(理工版),2016,29(1):18-21.
- [56] 董双林,堵甫山,赖伟. pH 值和  $Ca^{2+}$  浓度对日本沼虾生长和能量收支的影响[J]. 水产学报,1994,18(2):118-123.
- [57] 刘金生. 中华绒螯蟹的生长动态、基因表达与水质环境(水温、溶氧、pH 及氨氮)的相关性[D]. 上海:上海海洋大学,2016.