

远海梭子蟹胚胎发育观察

廖永岩^{1,*}, 李 锋¹, 董学兴²

(1. 广东海洋大学 水产学院, 广东 湛江 524025; 2. 盐城工学院, 江苏 盐城 224003)

摘要: 在水温 25~26 °C、盐度 30 和 pH 7.8~8.4 条件下, 观察远海梭子蟹胚胎发育全过程, 其结果发现, 远海梭子蟹胚胎发育经历卵裂、囊胚、原肠胚、无节幼体、后无节幼体和原溞状幼体等六个阶段。远海梭子蟹卵排出约 28 h 开始表面卵裂, 约 40 h, 形成囊胚, 约 60 h, 预定内胚层细胞出现, 并与集中在其周围的细胞一起内陷, 形成原肠胚。约 90 h, 3 对附肢的无节幼体出现, 约 110 h, 5 对附肢的后无节幼体出现, 约 140 h, 7 对附肢的原溞状幼体出现。复眼、心跳、色素形成均在原溞状幼体阶段完成。原溞状幼体孵出时(约 300 h), 颚足长出羽状刚毛, 变为溞状幼体。整个胚胎发育过程约 300 h。

关键词: 远海梭子蟹; 胚胎发育; 形态学

中图分类号: Q959.223.630.4; Q133 **文献标志码:** A **文章编号:** 0254-5853-(2011)06-0657-06

External morphological characteristics during the embryonic development of *Portunus pelagicus*

LIAO Yong-Yan^{1,*}, LI Feng¹, DONG Xue-Xing²

(1. College of Fisheries, Guangdong ocean university, Zhanjiang 524025, China; 2. Yancheng Institute of Technology, Yancheng 224003, China)

Abstract: The embryonic development of *Portunus pelagicus* was studied under laboratory conditions at a water temperature of 25–26 °C, salinity of 30, and pH of 7.8–8.4. The embryogenesis of *Portunus pelagicus* was divided into six stages: cleavage, blastula, gastrula, nauplius, metanauplius, and protozoa. Embryogenesis lasted about 300 h post spawning. Eggs began superficial cleavage about 28 h after spawning when the nucleus appeared at the surface of the egg till the egg divided into 16 cells. The blastula stage was observed about 40 h post spawning and gastrula stage appeared when the presumptive endoderm and other cells near them invaginated. The fourth-stage of embryogenesis, nauplius, was characterized by three pairs of appendages appearing about 90 h post spawning, while metanauplius, the fifth-stage of embryogenesis, was characterized by five pairs of appendages, which appeared about 110 h post spawning. The sixth stage of embryogenesis was protozoa, which was characterized by seven pairs of appendages appearing about 140 h post spawning. The compound eye, heart and pigment cells were also found in the protozoa stage. After the natatory seta formed on the top of maxilliped, the protozoa developed into the zoea at the time of hatching (about 300 h post spawning).

Key words: *Portunus pelagicus*; Embryonic development; Morphological character

蟹类的胚胎发育是蟹类生活史中最复杂的阶段(Sánchez et al, 2005), 因而是蟹类研究的重要领域之一(Sánchez et al, 2005; Petersen & Anger, 1997; Giménez, 2002; Webb et al, 2006)。胚胎发育的形态学观察, 是研究蟹类胚胎发育过程中组织、器官和系统形成的基础。有关青蟹(*Scylla serrata*)(Wei & Luo, 1986)、中华绒螯蟹(*Eriocheir sinensis*)(Du et al,

1992)、三疣梭子蟹(*Portunus trituberculatus*)(Xue et al, 1998; Xue et al, 2001a; Xue et al, 2003)、地中海溪蟹(*Potamon edulis*)(Pace et al, 1976)、毛刺蟹属的 *Pilumnus novaezealandiae* 和 *P. lumpinus*(Wear, 1967)等蟹类的胚胎, 均有详细的形态描述。远海梭子蟹(*Portunus pelagicus*)隶属于节肢动物门(Arthropoda), 甲壳亚门(Crustacea)软甲纲(Malacostraca)(Liu &

收稿日期: 2011-07-04; 接受日期: 2011-08-05

基金项目: 广东省教育厅重点学科建设项目 (0709162)

*通讯作者(Corresponding author), E-mail: rock6783@126.com

第一作者简介: 廖永岩(1965—), 男, 副教授, 研究方向: 西太平洋-印度洋经济蟹类和鳖生物、生态学

Zheng, 2009) 十足目 (Decapoda) 腹胚亚目 (Pleocyemata) 梭子蟹科 (Portunidae) 梭子蟹属 (*Portunus*) (Li et al, 2007)。此蟹俗称花蟹、蓝蟹、沙蟹, 分布于西太平洋-印度洋海域; 个体大、生长快, 是重要的食用经济蟹类(Bryars, 2006; Liao, 2011), 也是西太平洋-印度洋最适于养殖的四大重要经济蟹类之一(Williams & Primavera, 2001); 但是, 有关远海梭子蟹胚胎方面的研究, 除报道过抗真菌药对远海梭子蟹胚胎的影响外(Liao & Zhao, 2001), 其胚胎发育的形态观察方面尚未有报道。本实验详细观察了远海梭子蟹的胚胎发育过程, 可为远海梭子蟹的人工繁育提供理论依据, 并可为蟹类胚胎发育的进一步研究提供基础资料。

1 材料与方法

1.1 材料

- 1.1.1 亲蟹 亲蟹购自湛江东风市场。体重 80~120 g, 附肢齐全, 活力强, 无病, 无寄生生物, 性腺发育良好。亲蟹带水、充气运至实验室。
- 1.1.2 海水 海水取自湛江海域, 沙滤后再经 400 目纱绢网过滤, 用曝气自来水和海水晶调盐度至 30 待用, pH 7.8~8.4。
- 1.1.3 培养池及材料 培养池为试验室内铺瓷砖水泥池, 规格为 1×1×0.8 m³。培养池用水清洗后, 再用 20 mg/L 高锰酸钾浸泡消毒 6 h, 冲洗干净备用。池底铺细沙, 粒径 0.1~0.2 mm, 先用水浸泡, 浮选出杂质, 再用 20 mg/L 高锰酸钾浸泡消毒, 洗净备用。自动控温采用 HQ908 加热棒, 功率为 300 W。气泵采用山本-6500 型。
- 1.1.4 饵料 购自湛江东风市场的新鲜牡蛎肉作

为亲蟹培育用饵料。

1.2 方法

- 1.2.1 亲蟹的培育 培养池底部铺沙约 5 cm, 占整个面积的 80%, 出水口用砖挡住留为空档, 加海水约 30 cm, 2 支加热棒控温, 气泵连续充气, 溶解氧 4 mg/L。挑选 10 只性腺发育良好的雌蟹放入池中进行培育, 水温初时为 12 ℃, 缓缓加温, 半个月后, 加温至目标温度(25~26 ℃)。亲蟹培育温度为(25.5±0.5) ℃。1 天投饵 2 次, 分别为 8: 00—9: 00 和 20: 00—21: 00。投饵量为亲蟹体重 5%~10%, 8: 00—9: 00 投饵, 占总饵量 20%~30%; 20: 00—21: 00 投饵量, 占总饵量 70%~80%。视水质情况决定换水与否。换水时先预热水温, 使其温差小于 1 ℃。
- 1.2.2 亲蟹及抱卵蟹的观察 检查亲蟹的产卵情况, 检查次数视蟹行为而定, 无产卵行为时每天检查 2 次, 有产卵行为出现时, 每小时检查 1 次。
- 1.2.3 胚胎发育的观察 进行胚胎发育观察时, 用镊子取少量卵, 于解剖镜或显微镜下观察其胚胎发育情况, 受精卵卵裂前期、卵裂期 4 h 观察一次, 囊胚期以后 8 h 观察一次。将观察到的胚胎形态, 利用描绘镜绘出模式图。

2 结果

2.1 亲蟹及抱卵蟹培育

经约 20 d 的培养, 相继有 6 只亲蟹抱卵, 抱卵率达 60%。亲蟹约在凌晨 4: 00—6: 00 产卵。亲蟹产卵时, 不再卧于池底或钻入沙内, 而趋于沙少较硬的底质, 排出的卵附着在腹肢刚毛上。卵团颜色随发育期而变(表 1)。

表 1 远海梭子蟹受精卵和胚胎发育过程中抱卵蟹卵团的颜色变化
Tab. 1 The color variation of egg mass during the fertilized eggs and embryonic developmental stages of *Portunus pelagicus*

比较项目 Items	受精卵和各胚胎期抱卵蟹卵团颜色 Egg mass color at fertilized eggs and deferent embryonic stages							
	发育期 Developmental stages	受精卵 Fertilized eggs	卵裂 Cleavage	囊胚 Blastula	原肠胚 Gastrula	无节幼体 Nauplius	后无节幼体 Metanauplius	原溞状幼体 Early Late protozoaea protozoaea
卵团颜色 Egg mass color		橙黄色 Light yellow	土黄色 Sallow	土黄色 Sallow	土黄色 Sallow	灰色 gray	灰色 gray	深灰色 黑色 Dark grey Black

2.2 远海梭子蟹胚胎发育观察

雌蟹产卵时, 受精卵借次级卵膜固着在腹肢刚毛上, 结集成葡萄状卵团。卵刚产出时为均质状, 数小时后发生变化, 卵黄颗粒逐渐变大。受精卵产出后并不立即进行卵裂, 而存在一个约 28 h 的卵裂

前期(水温 25~26 ℃)。

2.2.1 卵裂(cleavage) 当水温 25~26 ℃时, 卵产出约 28 h 后, 受精卵行第一次卵裂。远海梭子蟹的卵为富含卵黄的中黄卵, 其受精卵的卵裂方式为不完全卵裂中的表面卵裂。第一次卵裂沟偏向一极,

卵裂沟为不规则曲线状(图 1: 1), 第一次卵裂在表面上将受精卵分成不相等的两部分, 其中植物极部分卵黄颗粒清晰, 颜色较亮; 动物极颜色较灰暗。第二次卵裂发生在第一次卵裂后约 2 h(图 1: 2)。至 16 细胞期, 卵表面呈足球状(图 1: 3)。卵产出约 40 h, 卵裂进入 256 细胞期(图 1: 4), 胚胎发育至囊胚期。

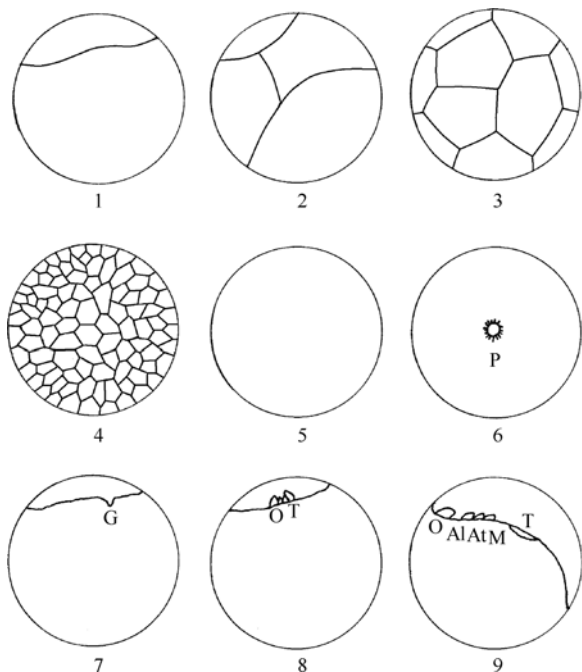


图 1 远海梭子蟹卵裂到无节幼体模式图

Fig. 1 Embryonic development of *Portunus pelagicus* from the cleavage to nauplius stage

1: 第一次卵裂(first cleavage); 2: 第二次卵裂(second cleavage); 3: 16 细胞期(16 cell stage); 4: 256 细胞期(256 cell stage); 5: 囊胚期(blastula); 6: 原肠胚早期(gastrula early stage); 7: 原肠期(gastrula stage); 8: 原肠胚后期(post - gastrula stage); 9: 无节幼体期(nauplius stage). Al: 小触角(antennule); At: 大触角(antenna); G: 原肠(blasto pore); O: 视叶原基(或视叶)(optic lobe); M: 大颚(mandible); P: 预定内胚层细胞(presumptive endoderm); T: 胸腹原基(或胸腹原基愈合)(thoraco-abdominal fold).

2.2.2 囊胚(Blastula) 囊胚期卵表面呈均匀、致密状态, 卵裂沟及卵裂块消失, 看不出任何块状结构(图 1: 5)。卵裂产生的细胞排列在胚胎周围, 组成一层薄的囊胚层, 而囊胚层下的囊胚腔则全被卵黄颗粒所填充, 后构成卵黄囊。边围的囊胚层和居中的卵黄共同构成边围囊胚(或叫表裂囊胚)。囊胚后期, 出现独立、完整的细胞。整个囊胚期持续约 20 h。

2.2.3 原肠胚(Gastrula) 当水温 25~26 °C 时, 受精卵排出体外约 60 h 后, 卵的一端卵黄被吸收, 出现一呈透明状区域, 卵黄颗粒不明显, 胚胎进入原肠胚期。呈透明状的原肠作用部位, 周围具数个

锥状突起, 即预定内胚层细胞(presumptive endoderm), 预定内胚层细胞排成一圈呈倒喇叭状(图 1: 6), 其它部位的细胞逐渐向此处集中。

预定内胚层细胞与集中过来的细胞一起内陷形成原肠和原口(图 1: 7)。原肠的形成, 确立胚胎发育的纵轴。随胚胎的发育, 胚区细胞不断地分裂, 产生 4 个相距较近的细胞团突起, 即上部的 2 个视叶原基和近原口处的 2 个胸腹原基(图 1: 8)。在头部附肢原基发生前, 1 对胸腹原基逐渐愈合, 形成胸腹突。随着胚胎的发育, 胸腹突逐渐增大使得卵黄囊形态似马鞍状。在视叶与胸腹突之间, 大颚原基首先发生, 随后, 大触角原基在大颚原基与视叶原基之间出现。至此, 胚胎外观突起共有 4 对原基: 1 对视叶原基、1 对大触角原基、1 对小触角原基、1 对大颚原基及愈合的胸腹突。随着小触角原基在大触角原基与视叶原基间发生, 胚胎进入无节幼体期(图 1: 9)。

2.2.4 无节幼体(nauplius) 当水温 25~26 °C 时, 受精卵排出后约 90 h, 小触角原基在大触角原基与视叶原基间形成。小触角、大触角及大颚 3 对附肢原基形成, 标志着胚胎发育进入无节幼体阶段(图 1: 9)。视叶原基、小触角原基、大触角原基及大颚原基随细胞分裂不断增大, 分别形成视叶、小触角、大触角及大颚。

2.2.5 后无节幼体(metanauplius) 当水温 25~26 °C 时, 胚胎发育约 110 h, 进入后无节幼体阶段。大颚之后, 胸腹原基前部外侧先后出现 2 对附肢原基, 不久即发育为 2 对小颚的肢芽, 即第一小颚和第二小颚; 此时胚胎共形成了 5 对附肢, 透明区明显增大; 后无节幼体后期(约 136 h), 胚前开始出现一整块明亮区, 此处大量卵黄物质被快速吸收转化(图 2: 10)。又一轮大规模的物质和能量转化已经完成, 预示着胚胎(特别是前部)紧接着将进行一段更为复杂的发育过程。

2.2.6 原溞状幼体(protozoaea) 当水温 25~26 °C 时, 胚胎发育约 140 h, 进入原溞状幼体阶段。2 对小颚后面, 胸腹原基后部外侧又先后长出 2 对颚足肢芽, 内侧为第二颚足, 外侧为第一颚足; 此时胚胎共形成了 7 对附肢, 身体明显可见分节(图 2: 11)。腹部已很明显, 长而分节, 包括尾节在内, 明显地分 6 节。头胸甲原基不断生长, 左右相连, 成为头胸甲。复眼刚出现时为排列成弧形的数列短棒状结构(图 2: 12), 随着胚胎发育逐渐演变成椭圆形

(图 2: 13), 在孵化前呈斜楔形(图 2: 18), 颜色也由淡红、紫红逐渐转变为紫黑色。胚胎发育经过 180 h 后, 开始形成囊状心脏(图 2: 13, 14), 随后出现心

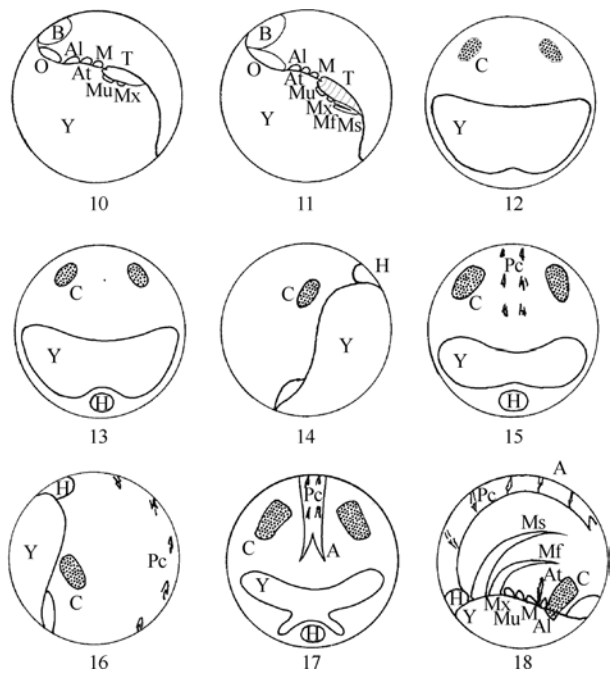


图 2 远海梭子蟹后无节幼体及原溞状幼体模式图
Fig. 2 Embryonic development of *Portunus pelagicus* from the metanauplius to protozoa stage

10: 后无节幼体侧面观(profile of metanauplius stage); 11: 原溞状幼体侧面观(profile of protozoa stage); 12: 原溞状幼体复眼色素形成背面观(dorsal view protozoa stage with eye pigments); 13: 原溞状幼体心跳形成(protozoa stage with heart forming); 14: 原溞状幼体心跳期侧面观(profile of protozoa stage with heart forming); 15: 原溞状幼体色素形成期腹面观(ventro-view of protozoa stage with pigments forming); 16: 原溞状幼体色素形成期背面观(dorsal view protozoa stage with eye pigments forming); 17: 原溞状幼体腹面观(ventro-view of prezoa stage with pigments forming); 18: 原溞状幼体侧面观(profile of prezoa stage with pigments forming). A: 尾部(tail); Al: 小触角(antennule); At: 大触角(antenna); B: 亮区(bright area); C: 复眼(compound eye); H: 心脏(heart); M: 大颚(mandible); Mf: 第一颚足(first axilliped); Ms: 第二颚足(second maxilliped); Mu: 第一小颚(first maxilla); Mx: 第二小颚(second maxilla); Pc: 色素细胞(pigments cell); T: 胸腹原基(thoraco-abdominal foid); Y: 卵黄囊(yolk sac).

跳。最初的心跳不稳定且没有规律, 表现为连续跳动几下后间歇一段长的时间, 或是间歇不等的搏动, 频率约为 20~30 次/min。在心跳形成 10 h 后, 色素细胞开始形成(图 2: 15, 16)。到色素细胞形成时胚胎心跳也明显加快, 为 80 次/min。胚胎心跳到孵化前达 150~180 次/min。随着胚胎的发育, 卵黄逐渐被吸收, 至后期, 卵黄囊呈蝴蝶状(图 2: 17), 卵黄颗粒大而清晰。至孵化前各部分相当清楚, 卵黄囊被分割成三团。附肢 7 对, 为小触角、大触角、大颚、第一小颚、第二小颚、第一颚足、第二颚足(图 2: 18)。孵化前的卵径为原卵径的 1.5 倍。原溞状幼体经过一次蜕皮(孵化)后, 2 对颚足上分别长出 4 根长羽状刚毛, 形成(第一期)溞状幼体孵出。

远海梭子蟹受精卵排出体外后, 经过约 300 h [水温(25.5±0.5) °C, 盐度 30, pH 7.8~8.4], 孵出第一期溞状幼体, 胚胎发育过程中各项时间见表 2。

3 讨论

3.1 蟹类胚胎发育的分期

已有的资料对蟹类胚胎发育的分期不统一, 毛刺蟹胚胎发育分为 3 期(Wear, 1967); 地中海溪蟹胚胎发育分为 4 期(Pace et al, 1976); 三疣梭子蟹胚胎发育分为 6 期(Xue et al, 1998)或 9 期(Xue et al, 1998; Xue et al, 2001b); 中华绒螯蟹的胚胎发育分为 6 期(Du et al, 1992); 青蟹(*Scylla serrata*)的胚胎发育分为 8 期(Wei & Luo, 1986); 牧人魁蟹(*Chionoecetes opilio*)的胚胎发育则被分为 10 期以上(Moriyasu & Lanteigne 1998)。由于分期杂, 标准不统一, 导致很多研究者在进行蟹类胚胎研究时无所适从, 只能将蟹类的胚胎简单地分为胚胎早期和胚胎晚期(Sánchez et al, 2005); 或粗略的根据蟹胚胎表面颜色变化, 将其分为亮橙色期(light orange)、暗橙色期(dark orange)、黑色期(black)和孵化期(hatched egg stage)等 4 期(Moriyasu & Lanteigne, 1998)。

表 2 远海梭子蟹在 25~26℃胚胎发育各期所需时间
Tab. 2 The comparison of embryonic development time of *Portunus pelagicus* under 25~26℃ condition

比较项目 Items	各胚胎发育时间 Embryonic development time at different embryonic stages(h)					
	卵裂 Cleavage	囊胚 Blastula	原肠胚 Gastrula	无节幼体 Nauplius	后无节幼体 Metanauplius	原溞状幼体 Protozoa
开始时间 Start time	28 th	40 th	60 th	90 th	110 th	140 th
结束时间 Finish time	40 th	60 th	90 th	110 th	140 th	300 th
持续时间 Duration	12	20	30	20	30	160

十足目甲壳动物的胚胎或胚后期，常出现无节幼体、后无节幼体、原溞状幼体、溞状幼体、糠虾幼体或后溞状幼体、十足幼体等幼体期(Du, 1987; Schram, 1986; Anderson, 1982)。这说明，无节幼体、后无节幼体、原溞状幼体、溞状幼体等幼体期，分别代表着一种重要的甲壳动物幼体阶段。加上学术界公认的卵裂、囊胚、原肠胚等胚胎发育期，比较合理的蟹类胚胎发育过程应包括卵裂(cleavage)、囊胚(blastula)、原肠胚(gastrula)、无节幼体(nauplius)、后无节幼体(metanauplius)、原溞状幼体(protozoa)等 6 个发育期。本文的远海梭子蟹胚胎发育，按以上 6 个阶段进行分期。

3.2 蟹类胚胎发育过程中的颜色变化及识别

蟹类的胚胎发育过程中，随着胚胎的不断发育，其色素也发生相应的变化。刚产出的卵裂前的受精卵，颜色较浅，较为鲜艳，为橙黄色(卵裂前的受精

卵状态)。一旦受精卵卵裂，胚胎从外观上看颜色转暗，其在附肢出现前，大多为土黄色(卵裂-原肠胚)。胚胎发育至附肢分化期(无节幼体-后无节幼期)，颜色转灰。当胚胎发育至原溞状幼体，由于眼色素的出现，使整个胚胎发育转深灰或黑，心跳出现并逐渐加快，表示蟹胚胎将要孵化(表 1)。所以，当条件限制，没有相关设备，不能准确区分蟹胚胎发育期时，根据胚胎的外部颜色变化，也可对蟹类的胚胎发育期进行粗略识别(Moriyasu & Lanteigne, 1998)。

3.3 梭子蟹科重要蟹类胚胎发育的比较

远海梭子蟹、三疣梭子蟹和锯缘青蟹同属梭子蟹科(Portunidae)，其中远海梭子蟹和三疣梭子蟹同属梭子蟹属(*Portunus*)，其胚胎发育过程基本相似，但由于种、属区别，其胚胎发育过程也存在差异。其具体情况如表 3。

表 3 梭子蟹科三种蟹胚胎发育差异比较特征
Tab. 3 Characteristic comparison in embryonic development among three species Portuniade

比较项目 Items	三种梭子蟹胚胎发育的特征 Characteristic in embryonic development among three species Portuniade		
	远海梭子蟹 <i>Portunus pelagicus</i> (This paper)	三疣梭子蟹 <i>Portunus trituberculatus</i> (Xue et al, 1998)	锯缘青蟹 <i>Scylla serrata</i> (Wei & Luo, 1986)
卵裂前期 Pre-cleavage	水温 25~26 ℃， 盐度 30 时，约为 28 h	水温 12~19 ℃， 盐度为 20~25 时，约为 52 h	水温 18~28 ℃， 盐度 20 时，约为 16 h
卵裂 Cleavage	表面卵裂，第一次卵裂沟偏向一极。 卵裂沟为不规则曲线状，并在外表上将 卵分成大小相差较大的两部分(约 1: 4)。	表面卵裂，第一次卵裂略偏于 卵的一端。卵裂沟呈 S 形，并将 卵区分为不等的两部分(约 1: 2)。	第一次为几近相等的全裂(约 1: 1)，第二次至第六次为螺旋卵裂， 第七次和第八次为表面卵裂。
复眼 Compound eye	复眼从卵排出 150 h 至孵化前发育完 全，形态由短棒状结构到椭圆形，最后为 斜楔形；颜色经淡红-紫红-紫黑逐渐变化。	复眼经历 24 h 发育完全， 颜色由褐黄变为黑色。	复眼发育经过 6 d，由丝状眼点发 育到复眼，在孵化前 3 d 发育完 全。

从表 3 的结果可以看出，梭子蟹科这三种蟹除胚胎发育分期差别较大外，胚胎发育本身差别不大，只存在一些种、属间的区别。三疣梭子蟹为温水性

蟹类，锯缘青蟹、远海梭子蟹为暖水性蟹类，其胚胎发育在水温适应性上有其各自的范围。

参考文献:

Anderson DT 1982. Embryology[C]//Abele LG. eds. The biology of crustacea: Vol. 2. Embryology, Morphology and Genetics. New York: Academic Press, 1-41.

Bryars SR, Havenhand JN. 2006. Effects of constant and varying temperatures on the development of blue swimmer crab (*Portunus pelagicus*) larvae: Laboratory observations and field predictions for temperate coastal waters [J]. *J Exp Mar Biol Ecol*, 329(2): 218-229.

Du NS. 1987. Carcinology [M]. Beijing: Science Press. 1-945. [堵南山. 1987. 甲壳动物学[M]. 北京: 科学出版社, 1-945.]

Du NS, Zhao YL, Lai W. 1992. A study on the embryonic development of the Chinese mitten-handed crab, *Eriocheir sinensis* (Crustacea: Decapoda) [C]//Transactions of the Chinese Crustacean Society : No. 3. Qingdao: Qidao Ocean University Press. 128-135. [堵南山, 赵云龙, 赖伟. 1992. 中华绒螯蟹胚胎发育的研究[C]//甲壳动物学论文集(第

三辑), 青岛: 青岛海洋大学出版社, 128-135.]

Giménez L. 2002. Effects of prehatching salinity and initial larval biomass on survival and duration of development in the zoea 1 of the estuarine crab, *Chasmagnathus granulata*, under nutritional stress [J]. *J Exp Mar Biol Ecol*, 270(1): 93-110

Liao YY, Wang HH, Lin ZG. 2011. Effect of ammonia and nitrite on vigour, survival rate, moulting rate of the blue swimming crab *Portunus pelagicus* zoea[J]. *Aquacul Int*, 19(2): 339-350.

Liao YY, Zhao LM. 2001. Hatching and larval culture of in vitro embryo of *Portunus pelagicus* under anti-fungus [J]. *J Oceanogr Taiwan Strait*, 20(3): 363-370. [廖永岩, 赵丽梅. 2001. 抗真菌药物对远海梭子蟹离体胚胎(卵)孵化及幼体培育的影响. 台湾海峡, 20(3): 363-370.]

Liu LY, Zheng GM. 2009. Zoology [M]. 4 ed. Beijing: Higher Education

- Press. 69-302. [刘凌云, 郑光美. 2009. 普通动物学[M]. 4 版. 北京: 高等教育出版社, 69-302.]
- Li XZ, Liu RY, Liang XQ. 2007. Fauna Sinica--Invertebrates: volume 14, Subphylum Crustacea, Decapoda, Palaemonoidea [M]. Beijing: Science Press, 1-381. [李新正, 刘瑞玉, 梁象秋. 2007. 中国动物志——无脊椎动物: 第四十四卷, 甲壳动物亚门, 十足目, 长臂虾总科[M]. 北京: 科学出版社. 1-381.]
- Moriyasu M, Lantaigne C. 1998. Embryo development and reproductive cycle in the snow crab, *Chionoecetes opilio* (Crustacea: Majidae), in the southern Gulf of St. Lawrence, Canada [J]. *Can J Zool*, **76**(11): 2040-2048.
- Pace F, Harris RR, Jaccarini V. 1976. The embryonic development of the Mediterranean freshwater crab, *Potamon edulis* (*P. fluviatile*) (Crustacea, Decapoda, Potamonidae) [J]. *J Zool*, **180**(1): 93-106.
- Petersen S, Anger K. 1997. Chemical and physiological changes during the embryonic development of the spider crab, *Hyas araneus* L. (Decapoda: Majidae) [J]. *Comp Biochem Physiol*, **117B**(2): 299-306
- Sánchez MV, Cahansky AV, Greco LSL, Rodríguez EM. 2005. Toxicity of mercury during the embryonic development of *Chasmagnathus granulatus* (Brachyura, Varunidae) [J]. *Environ Res*, **99**(1): 72-78
- Wear RG. 1967. Life-history studies on New Zealand Brachyura 1. Embryonic and post-embryonic development of *Pilumnus novaezealandiae* Filhol, 1886, and of *P. lumpinus* Bennett, 1964 (Xanthidae, Pilumninae) [J]. *New Zeal J Mar Fresh Res*, **1**(4): 482-535.
- Webb JB, Eckert GL, Shirley TC, Tamone SL. 2006. Changes in zoeae of the snow crab, *Chionoecetes opilio*, with variation in incubation temperature [J]. *J Exp Mar Biol Ecol*, **339**(1): 96-103
- Wei SQ, Luo YY. 1986. A study of the embryonic development of *Scylla serrata* (Forsk.) [J]. *J Trop Oceanogr*, **5**(3): 57-62. [韦受庆, 罗远裕. 1986. 青蟹胚胎发育的研究. 热带海洋, **5**(3): 57-62.]
- Williams MJ, Primavera JH. 2001. Choosing tropical Portunid species for culture, domestication and stock enhancement in the Indo-Pacific[J]. *Asian Fish Sci*, **14**(2): 121-142
- Xue JZ, Du NS, Lai W. 1998. Studies on the embryonic development of *Portunus trituberculatus* [J]. *Chn J Zool*, **33**(6): 45-48. [薛俊增, 堵南山, 赖伟. 1998. 三疣梭子蟹活体胚胎发育的观察. 动物学杂志, **33**(6): 45-48.]
- Xue JZ, Du NS, Lai W. 2001a. Studies on the histology of early embryonic development of *Portunus trituberculatus* [J]. *Zool Res*, **22**(1): 69-73. [薛俊增, 堵南山, 赖伟. 2001. 三疣梭子蟹胚胎发育早期的组织学研究. 动物学研究, **22**(1): 69-73.]
- Xue JZ, Du NS, Lai W. 2001b. Morphology of egg larvae of swimming crab (*Portunus trituberculatus*) during embryonic development [J]. *Acta Zool Sin*, **47**(4): 447-452. [薛俊增, 堵南山, 赖伟. 2001. 三疣梭子蟹胚胎发育过程中卵内幼体形态. 动物学报, **47**(4): 447-452.]
- Xue JZ, Wu HX, Fang LH. 2003. Morphology of gonad in embryos of swimming crabs, *Portunus trituberculatus* [J]. *Zool Res*, **24**(4): 319-320. [薛俊增, 吴惠仙, 方李宏. 2003. 三疣梭子蟹胚胎发育过程中生殖腺的形态. 动物学研究, **24**(4): 319-320.]