

# 十足目动物消化系统及消化生理研究概况

## Study of the digestive system and physiology of decapoda: a review

吴志强 姜国良 李立德

(中国海洋大学海洋生命学院, 青岛 266003)

中图分类号: Q48 文献标识码: A 文章编号: 1000-3096(2004)03-0050-05

十足目 (Decapoda) 动物隶属于节肢动物门 (Arthropoda) 甲壳纲 (Crustacea) 软甲亚纲 (Malacostraca), 其中有不少虾蟹属于有经济价值的水产动物, 已被普遍地养殖。虾蟹类的养殖需要对其消化系统的结构功能及消化生理进行深入研究, 以期为其人工繁育和养殖技术提供科学依据。对于十足目动物消化系统及消化生理的研究, 国外在上世纪 30 年代就已开展, 我国起步较晚, 始于上世纪 80 年代。作者对国内外有关十足目动物消化系统及消化生理的研究作一概述, 目的在于综合目前研究成果的同时找出其不足之处, 并对今后研究方向提出建议。

### 1 十足目动物消化系统结构与功能的研究

国内外学者对中国对虾 (*Penaeus chinensis*)、凡纳对虾 (*Penaeus vannamei*)、短沟对虾 (*Penaeus semisulcatus*)、日本沼虾 (*Macrobrachium nipponense*)、日本虫豸 (*Charybdis japonica*)、锯缘青蟹 (*Scylla serrata*)、欧洲螯龙虾 (*Homarus gammarus*) 等十足目动物的消化系统作了组织学、组织化学的系统研究。结果表明, 十足目动物的消化系统可以分为 3 大部分: 前肠、中肠和后肠 (表 1)<sup>[1,2]</sup>。

中肠腺目前尚无统一名称, 有学者称为肝、肝脏、肝胰脏 (肝胰腺), 有学者称为中肠腺, 还有的称为消化腺<sup>[3]</sup>。研究表明, 中肠腺内主要有 4 种细胞<sup>[3,4]</sup>, 其名称与功能见表 2。据李富花<sup>[4]</sup>报道, Al-Mohanna 在短沟对虾肝胰腺观察到第五种细胞 M-细胞, 可能是该种特有的一种细胞。锯缘青蟹溞状幼体肝胰腺已有

表 1 十足目动物的消化系统及其功能

消化系统	发育来源	有无几丁质覆盖	功能	附属结构及功能
前肠(口、食道、胃)	外胚层	有	机械研磨、过滤	食道腺, 分泌弱硫酸化酸性粘多糖, 包裹食物、润滑肠道
中肠(小肠)	内胚层	无	消化、吸收	中肠腺, 分泌蛋白酶、脂肪酶、酯酶, 储存糖原等
后肠	外胚层	有	形成粪便	后肠腺, 分泌弱硫酸化酸性粘多糖, 包裹食物、润滑肠道

表 2 十足目动物中肠腺细胞种类及功能

名称	分布	功能
E-细胞(胚胎细胞)	中肠腺腺管盲端	具分裂能力, 可分化为 R-细胞、R-细胞、B-细胞
R-细胞(吸收细胞)	中肠腺腺管各处	具吞噬和贮存脂肪、糖原作用
F-细胞(纤维细胞)	中肠腺腺管中段	具合成糖原、蛋白酶原作用
B-细胞(分泌细胞)	中肠腺腺管近端	具合成胰蛋白酶原、非特异性酯酶、脂肪酶以及细胞内消化作用

E-细胞、R-细胞、F-细胞、B-细胞之分, 并认为 E-细胞有两个分化方向, 一是分化为 R-细胞, 二是分化为 F-细胞进而分化为 B-细胞; 国外学者 Caceci 则认为只有一个分化方向, 即 E→F→R→B。关于 E 细胞分化方向目前尚无定论。

收稿日期: 2002-12-30; 修回日期: 2003-04-28  
 作者简介: 吴志强 (1979-), 男, 山西交城人, 硕士研究生, 从事农用海洋生物材料方向的研究, E-mail: wuzhiqiang1997@yahoo.com.cn

## 2 十足目动物消化酶种类

目前在十足目动物体内发现的消化酶有：蛋白酶，包括胃蛋白酶、胰蛋白酶、胰凝乳蛋白酶、弹性蛋白酶等；羧肽酶 A、羧肽酶 B、氨肽酶；脂肪酶、酯酶；淀粉酶、胶原酶、纤维素酶、昆布多糖酶(表 3)。

于书坤<sup>[5]</sup>认为十足目动物占有的生态位不同，生

活环境和食性各异，因此不同种类之间蛋白酶种类和活力的差异会很大。

国内学者<sup>[6-12]</sup>在中国对虾、日本对虾 (*Penaeus japonicus*)、罗氏沼虾 (*Macrobrachium rosenbergii*)、三疣梭子蟹 (*Portulus trituberculatus*)、中华绒螯蟹 (*Eriocheir sinensis*) 和锯缘青蟹体内均检测出胃蛋白酶。但 Macdonald<sup>[13]</sup> 和 Lovett<sup>[14]</sup> 分别对斑节对虾 (*Penaeus mon-*

表 3 十足目动物体内消化酶种类的研究

酶	物种	酶活力	文献来源	酶	物种	酶活力	文献来源
蛋白酶	斑节对虾	有	[13]	脂肪酶	凡纳对虾	有	[13]
蛋白酶	锯缘青蟹	有	[16]	脂肪酶	三疣梭子蟹	有	[10]
蛋白酶	美洲螯龙虾	有	[17]	脂肪酶	三疣梭子蟹	有	[11]
胰蛋白酶	中国对虾	有	[6]	脂肪酶	中华绒螯蟹	有	[11]
胰蛋白酶	中国对虾	有	[7]	脂肪酶	锯缘青蟹	有	[11]
胰蛋白酶	日本对虾	有	[8]	脂肪酶	锯缘青蟹	有	[16]
胰蛋白酶	白对虾	有	[14]	脂肪酶	美洲螯龙虾	有	[17]
胰蛋白酶	凡纳对虾	有	[13]	酯酶	日本对虾	有	[13]
胰蛋白酶	罗氏沼虾	有	[9]	酯酶	白对虾	有	[14]
胰蛋白酶	三疣梭子蟹	有	[10]	淀粉酶	中国对虾	有	[6]
胰蛋白酶	三疣梭子蟹	有	[11]	淀粉酶	中国对虾	有	[7]
胰蛋白酶	中华绒螯蟹	有	[12]	淀粉酶	日本对虾	有	[8]
胰蛋白酶	中华绒螯蟹	有	[11]	淀粉酶	日本对虾	有	[13]
胰蛋白酶	锯缘青蟹	有	[11]	淀粉酶	白对虾	有	[14]
胰蛋白酶	三叶真蟹	有	[21]	淀粉酶	凡纳对虾	有	[13]
胰蛋白酶	三叶真蟹	有	[13]	淀粉酶	斑节对虾	有	[13]
胰蛋白酶	互爱蟹	有	[13]	淀粉酶	罗氏沼虾	有	[9]
胃蛋白酶	中国对虾	有	[6]	淀粉酶	三疣梭子蟹	有	[10]
胃蛋白酶	中国对虾	有	[7]	淀粉酶	三疣梭子蟹	有	[11]
胃蛋白酶	日本对虾	有	[8]	淀粉酶	中华绒螯蟹	有	[12]
胃蛋白酶	白对虾	无	[14]	淀粉酶	中华绒螯蟹	有	[11]
胃蛋白酶	斑节对虾	无	[13]	淀粉酶	锯缘青蟹	有	[16]
胃蛋白酶	罗氏沼虾	有	[9]	淀粉酶	锯缘青蟹	有	[11]
胃蛋白酶	三疣梭子蟹	有	[10]	淀粉酶	三叶真蟹	有	[21]
胃蛋白酶	三疣梭子蟹	有	[11]	淀粉酶	互爱蟹	有	[13]
胃蛋白酶	中华绒螯蟹	有	[12]	淀粉酶	美洲螯龙虾	有	[17]
胃蛋白酶	中华绒螯蟹	有	[11]	胶原酶	凡纳对虾	有	[13]
胃蛋白酶	锯缘青蟹	有	[11]	纤维素酶	中国对虾	有	[7]
胰凝乳蛋白酶	白对虾	有/无	[14]	纤维素酶	日本对虾	有	[8]
胰凝乳蛋白酶	凡纳对虾	有	[13]	纤维素酶	罗氏沼虾	有	[9]
弹性蛋白酶	凡纳对虾	有	[13]	纤维素酶	三疣梭子蟹	有	[10]
羧肽酶 A	白对虾	有	[14]	纤维素酶	三疣梭子蟹	有	[11]
羧肽酶 B	白对虾	有	[14]	纤维素酶	中华绒螯蟹	有	[12]
氨肽酶	白对虾	有	[14]	纤维素酶	中华绒螯蟹	有	[11]
脂肪酶	中国对虾	有	[7]	纤维素酶	锯缘青蟹	有	[16]
脂肪酶	日本对虾	有	[8]	纤维素酶	锯缘青蟹	有	[11]
脂肪酶	白对虾	无	[14]	昆布多糖酶	凡纳对虾	有	[13]
脂肪酶	斑节对虾	有	[13]				

odon) 和白对虾 (*Penaeus setiferus*) 的胃蛋白酶作了研究,并未在其体内检出胃蛋白酶。于书坤<sup>[5]</sup>也报道了有研究者认为不存在胃蛋白酶,专一性小的蛋白酶可能起胃蛋白酶作用。徐生俊<sup>[15]</sup>研究表明,中华绒螯蟹蛋白酶在偏酸偏碱均有最适 PH 值,可能是十足目动物的胰蛋白酶在进化上较为原始,对酸碱适应性较大,也可能是十足目动物确实存在胃蛋白酶,只是由于没有专一性底物以及特异性检测方法导致难以检出。

国内学者以及 Macdonald、Le Moullac 分别从中国对虾<sup>[7]</sup>、日本对虾<sup>[8]</sup>、斑节对虾<sup>[13]</sup>、凡纳对虾 (*Penaeus vannamei*)<sup>[13]</sup>、三疣梭子蟹<sup>[10,11]</sup>、中华绒螯蟹<sup>[11]</sup>、锯缘青蟹<sup>[11,16]</sup>和美洲螯龙虾 (*Homarus americanus*)<sup>[17]</sup>中肠检出脂肪酶,而 Lovett<sup>[14]</sup>却未检出。Berner 等<sup>[18]</sup>对许多无脊椎动物的脂肪酶和酯酶的活力作了检测,结果全部都检出非专一性酯酶,但只有一半检出了脂肪酶。可能是由于缺乏专一性底物以及特异性检测方法,导致许多种类中检测不出脂肪酶或检出的脂肪酶活力较低。

国内学者<sup>[7-12,16]</sup>对中国对虾、日本对虾、罗氏沼虾、三疣梭子蟹、中华绒螯蟹以及锯缘青蟹成体、幼体的纤维素酶作了研究报道。多数检出的活力较低,可能是纤维素酶的检测方法需要改进,也可能是纤维素酶是进化过程中的残余或是肠道共生菌所产生,活力较低。关于纤维素酶是进化过程中的残余还是肠道共生菌所产生,尚无定论<sup>[7]</sup>。

在研究十足目动物体内消化酶时,由于国内外学者采用的底物及检测方法不同,造成了数据交流比较的不便。例如,在检测胰蛋白酶时,国内学者<sup>[6-12]</sup>采用干酪素为底物,而 Le Moullac 和 Kamarudin 采用 TAME (对甲苯磺酰基精氨酸甲酯)为底物<sup>[13]</sup>;检测脂肪酶,潘鲁青等<sup>[7,8]</sup>用聚乙烯醇作底物,Le Moullac<sup>[13]</sup>用 N-甲基引哚乙酸作底物,薛俊增等<sup>[11]</sup>用橄榄油为底物;国外学者利用 TAME 检测淀粉酶活力,以便于比较同一物种胰蛋白酶与淀粉酶的活力<sup>[13]</sup>,而国内学者检测不同的消化酶活力用不同的底物,这样所做出的不同酶之间活力的比较可信度较低。

### 3 十足目动物生长发育过程中消化酶活力的变化及其影响因素

#### 3.1 十足目动物不同发育阶段消化酶活力变化趋势及其内部因素

国内外学者对中国对虾<sup>[6,7]</sup>、日本对虾<sup>[8,19]</sup>、斑节对虾<sup>[13]</sup>、白对虾<sup>[14]</sup>、罗氏沼虾<sup>[9,20]</sup>、三疣梭子蟹<sup>[10]</sup>、锯缘青蟹<sup>[12,16]</sup>、中华绒螯蟹<sup>[12]</sup>、三叶真蟹 (*Carcinus*

*maenus*)<sup>[21]</sup>、美洲螯龙虾 (*Homarus americanus*)<sup>[17]</sup>幼体发育过程中胰蛋白酶及淀粉酶的比活力作了研究报道。结果表明,对虾总科 (Penaeoidea) 大多数种类在从无节幼体向糠虾幼体发育过程中,胰蛋白酶活力都会有一个跃升,之后随着发育逐渐下降,但是凡纳对虾例外,它与其它真虾总科 (Caridea)、短尾总科 (Brachyura)、螯虾总科 (Palinuroidea)、龙虾总科 (Nephropoidea) 的甲壳动物一样,在发育过程中胰蛋白酶活力没有跃升,而是随着发育活力逐渐降低<sup>[13]</sup>。关于十足目动物发育过程中淀粉酶活力的变化趋势,国内外学者有分歧。国内学者认为十足目动物在糠状幼体发育过程中淀粉酶活力呈现升高趋势,而后出现降低趋势<sup>[6-10,12,16]</sup>;而国外学者认为在其整个发育过程中淀粉酶活力都呈现降低趋势,不呈现升高趋势<sup>[13,14,17,19,20]</sup>。这可能是国内外学者检测淀粉酶活力使用的底物不同造成的。国内学者使用淀粉作底物<sup>[6-10]</sup>,而国外学者使用 TAME (对甲苯磺酰基精氨酸甲酯)作为底物 (与检测胰蛋白酶活力的底物相同)<sup>[13]</sup>。也可能是实验过程中幼体培育条件,比如温度、饵料等不同造成的,还有可能是不同物种其消化酶分泌调节机制不同,具体原因有待进一步研究。

十足目甲动物幼体均营浮游性生活,其所处生境小,食物多变(饵料种类及密度)。在适应这种环境过程中,十足目动物在繁殖策略、食性、生理结构等方面发生了多元的进化。

在繁殖策略上,对虾总科采取了 r-对策,即排出大量的卵,幼体由较低等的形式(无节幼体)经过蜕皮发育到高等的形式(仔虾)。而真虾总科、短尾总科、螯虾总科、龙虾总科等采取了 k-对策,即排出少量的卵,但这些卵孵出后就具较高等形式(如糠状幼体),从而提高了存活率<sup>[22]</sup>。此外,十足目动物在发育过程中食性也发生变化<sup>[22]</sup>(表 4)。

Parsons<sup>[22]</sup>研究表明微藻内碳氮比为 6:1~10:1,而十足目动物植食性幼体内碳氮比为(4~5):1;为大量利用氮,其胰蛋白酶活力较高,相应食物在体内停留时间短。十足目动物肉食性成体或幼体内碳氮比为(4~5):1,与动物性饵料碳氮比接近,所以只需较低的胰蛋白酶活力即可充分利用氮,不同的是食物在其体内停留时间较长,是植食性的 20 倍。同样,植食性幼体只需较低淀粉酶活力即可充分利用碳,而肉食性幼体则需要较高的淀粉酶活力。因此,对不同种十足目动物,胰蛋白酶活力在植食性幼体、杂食性幼体、肉食性幼体内依次降低;而淀粉酶活力在植食性幼体、杂食性幼体、肉食性幼体内依次增高。即使是同一种十足目动物,其植食性幼体、杂食性幼体、

表 4 十足目动物发育各阶段、经历时间及食性变化

类群	发育期(数字表示各期所经历阶段数)					经历时间 (d)	食性
	无节幼体	原 状幼体	状幼体	糠虾幼体	大眼幼体		
对虾总科	5~6(8)	3		2~5	仔虾	9~15	h→o/c
真虾总科	0	(0~4)少数	5~9(多数)~20(少数)		1(2~3)	14~150	o→c
短尾总科	0		3~6		1	15~30	o→c
螯虾总科	0		6~15		1	90~330	c
龙虾总科	0		3~4		1	15~45	c

注 h:植食性 o:杂食性 c:肉食性

肉食性幼体内的胰蛋白酶活力和淀粉酶活力也有相同的变化趋势<sup>[13,22]</sup>。

不过 Hirche 和 Anger<sup>[11]</sup>认为,肉食性十足目动物成体有较高的淀粉酶活力不是对食物生化组成的反应,而可能是祖先部分植食性幼体系统发育的残余。他们认为十足目动物的食性与其对食物的消化能力并不一致。关于十足目动物成体食性与酶活力的关系,有待进一步研究。

相应于食性的变化,十足目动物幼体消化系统结构和功能也发生变化。除了大颚锯齿形状和研磨表面发生变化外,中肠前盲囊(AMD)功能也发生变化。对虾总科幼体在无节幼体和糠状幼体前期,中肠前盲囊可分泌胰蛋白酶。随着糠状幼体阶段中肠腺的发育、分泌胰蛋白酶,中肠前盲囊逐渐失去分泌功能。而真虾总科、短尾总科、螯虾总科、龙虾总科的幼体中肠前盲囊起作用很小,或完全退化<sup>[22]</sup>。因此,对虾总科无节幼体和糠状幼体胰蛋白酶活力可变性很大<sup>[13]</sup>。

Harms<sup>[22]</sup>的报道表明,以卤虫无节幼体为饵的互爱蟹(*Hyas araneus*),其消化酶活力在糠状幼体一期、二期以及大眼幼体等发育期均呈周期性变化。从蜕皮后期至蜕皮间期的早期阶段,酶活力显著提高;尔后,尤其在蜕皮前期,活力降低或维持低值。这说明蜕皮对酶活力变化也有影响。

关于影响十足目动物成体酶活力变化的内部因素的研究报道较少。

### 3.2 十足目动物不同发育阶段消化酶活力变化的外部因素

#### 3.2.1 饵料对十足目动物消化酶活力的影响

研究表明,变换十足目动物幼体发育过程中的饵料性质,其胰蛋白酶活力会发生变化。用卤虫作饵料与微藻作饵料作对比,前者同一时期幼体的胰蛋白酶活力要低于后者<sup>[19,22]</sup>。有学者认为,过量投喂饵料会导致幼体胰蛋白酶活力下降,而饵料投喂量在营养不良与过量之间,幼体胰蛋白酶活力要大<sup>[22]</sup>。关于饵料对十足目动物成体消化酶活力影响的尚未见报道。

#### 3.2.2 昼夜节律、季节对十足目动物消化酶活力的影响

据李少菁<sup>[23]</sup>报道,锯缘青蟹糠状幼体第五期、临变态到大眼幼体的糠状幼体以及大眼幼体蛋白酶、淀粉酶、纤维素酶、脂肪酶都表现出昼夜节律,但变化形式较复杂;4种酶活力变化与光周期有关,且酶活力在夜间多为下降;只有脂肪酶活力在临变态到大眼幼体的糠状幼体以及大眼幼体期间表现出双相周期型,其它类似单周期。Van Wormhoudt<sup>[23]</sup>认为,光照是昼夜节律最重要的调节因子。昼夜节律本身就是在光照的影响下温度、浮游饵料随之发生周期性变化的过程。因此光照对十足目动物幼体消化酶活力的昼夜节律有重要意义。潮汐对幼体消化酶活力的影响不明显。

Van Wormhoudt<sup>[23]</sup>认为对虾、锯齿长臂虾消化酶活力受2种相互拮抗的激素调节,而且,这2种激素的分泌具有季节变化。

综上所述,对十足目动物消化酶活力影响有其自身因素,如发育阶段不同、食性变化及蜕皮,也有饵料、光照、温度、昼夜节律及季节等外部因素。内部因素受生物遗传规律的控制,外部因素则通过激素影响其染色体的活动(DNA、RNA的合成)从而影响消化酶的合成,最终达到影响幼体消化酶活力的结果。不同进化地位的十足目动物,其消化酶活力调节机制可能不同。据报道,脊椎动物胃肠中激素缩胆囊肽-八肽、胃泌素、蛙皮素、胰泌素和P-物质能够引起甲壳动物肝胰腺释放蛋白酶或淀粉酶<sup>[24]</sup>,说明甲壳动物体内于相应激素的受体,也可作为十足目动物消化酶活力受激素调控的佐证。

## 4 存在的不足及有待研究的问题

### 4.1 存在的不足

国内外学者实验过程中采用的饵料、光照、温度等培养条件不同,导致结果不能互相比较。

同一种酶国内外学者尚无统一的专一性活力检测方法、表示方法,导致结果不能互相比较。

国内学者胰蛋白酶与淀粉酶检测用不同底物,所作 2 种酶之间活力比较的可信度较低。

#### 4.2 有待研究的问题

根据目前的研究现状,还有以下问题亟待解决:中肠腺细胞种类及分化方向;胃蛋白酶、脂肪酶、纤维素酶等酶存在与否及其检测技术问题;十足目动物发育过程中消化酶活力变化趋势及其机制;十足目动物成体食性与消化酶活力的关系;外部因素对十足目动物,特别是成体消化酶活力的影响机制;最根本的是应用生物化学与分子生物学手段,从分子水平研究十足目动物发育过程中消化酶活力变化机制及内、外部因素作用机制。

参考文献:

[1] 崔龙波,刘萍,王延波,等.日本虫寻消化系统的组织学研究[J].烟台师范学院学报(自),2000,16(1):51-64.

[2] 崔龙波,刘萍,马圣媛.日本虫寻消化系统的组织化学研究[J].烟台师范学院学报(自),2000,16(2):136-139.

[3] 邱高峰.日本沼虾中肠腺细胞的超微结构研究[J].水产学报,1997,21(3):233-239.

[4] 李富花,李少菁.锯缘青蟹幼体肝胰腺的观察研究[J].海洋与湖沼,1998,29(1):29-33.

[5] 于书坤,张树荣.虾类及甲壳动物消化酶研究的现状[J].海洋科学,1986,10(2):60-63.

[6] 刘玉梅,朱谨钊.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,1991,22(6):571-575.

[7] 潘鲁青,王克行.中国对虾幼体消化酶活力的实验研究[J].水产学报,1997,21(1):26-31.

[8] 潘鲁青,王伟.日本对虾幼体几种消化酶活力的研究[J].海洋湖沼通报,1997(2):15-18.

[9] 魏华,赵维信.罗氏沼虾幼体及成虾消化酶活性[J].水产学报,1996,20(1):61-64.

[10] 潘鲁青,王奎琪.三疣梭子蟹幼体消化酶活力及其氨基酸组成的研究[J].水产学报,1997,21(3):246-251.

[11] 薛俊增,赵艳,张燕平,等.四种蟹成蟹消化酶的研究[J].东海海洋,1998,16(4):8-13.

[12] 潘鲁青.四种虾蟹类幼体消化酶活力的比较研究[J].青岛海洋大学学报(自),1997,27(3):313-318.

[13] Jones D A, Kumlu M, Le Vay L, et al. The digestive physiology of herbivorous omnivorous and carnivorous crustacean larvae: a review[J]. *Aquaculture*, 1997, 155:

285-295.

- [14] Lovett D L, Felder D L. Ontogenetic change in digestive enzyme activity of larval and postlarval white shrimp *Penaeus setiferus* (Crustacea Decapoda, Penaeidea) [J]. *Biol Bull Mar Biol Lab Woods Hole*, 1990, 178(2):144-159.
- [15] 李广丽,李思发.长江、瓯江、辽河中华绒螯蟹消化酶的初步研究[J].上海水产大学学报,1996,5(2):134-137.
- [16] 汤鸿,李少菁,王桂忠.锯缘青蟹幼体消化酶活力[J].厦门大学学报(自),1995,34(1):88-93.
- [17] Biesiot P M, Capuzzop J M. Changes in digestive enzyme activities during early development of the American lobster *Homarus americanus* [J]. *Mar Biol Ecol*, 1990, 136(2):107-122.
- [18] Berner D L, Hammond E G. Phylogeny of the lipase specificity[J]. *Lipids*, 1970, 5:558-562.
- [19] Rodriguez A, Le Vay L, Mourente G, et al. Biochemical composition and digestive enzyme activity in larvae and postlarvae of *Penaeus japonicus* during herbivorous and carnivorous feeding[J]. *Mar Biol*, 1994, 118:45-51.
- [20] Kamarudin M S, Jones D A, Le Vay L, et al. Ontogenetic change in digestive enzyme activity during larval development of *Macrobrachium rosenbergii* [J]. *Aquaculture*, 1994, 123:323-333.
- [21] Harms J A, Meyer-Harms B, Anger K. Growth and physiology of *Carcinus maenas* (Decapoda Portunidae) larvae in the field and in laboratory experiments[J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 1994, 108:107-118.
- [22] Le Vay L, Jones D A, Pulleo-Cruz A C, et al. Ngam-phongsai C. Review: Digestion in relation to feeding strategies exhibited by crustacean larvae[J]. *Comparative Biochemistry And Physiology Part A*, 2001, 128:623-630.
- [23] 李少菁,汤鸿,王桂忠.锯缘青蟹幼体消化酶活力昼夜节律的实验研究[J].厦门大学学报(自),2000,39(6):831-836.
- [24] Resch-Sedlmeier G, Sedlmeier D. Release of digestive enzymes from the crustacean hepatopancreas: effect of vertebrate gastrointestinal hormones[J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B*, 1999, 123:187-192.

(本文编辑:刘珊珊)