

文章编号:1000-0615(2005)02-0211-05

Ca²⁺浓度对凡纳滨对虾稚虾生长的影响

董少帅, 董双林, 王芳, 穆迎春, 朱长波, 黄国强

(中国海洋大学海水养殖教育部重点实验室, 山东青岛 266003)

摘要:研究了Ca²⁺浓度对凡纳滨对虾稚虾生长的影响。实验保持盐度15和其它离子的浓度基本恒定,共设计了5个Ca²⁺浓度梯度,分别为60(R₁)、180(R₂)、750(R₃)、3750(R₄)和7500 mg·L⁻¹(R₅)。经过35 d的养殖实验,结果表明:(1)不同Ca²⁺浓度的人工海水对凡纳滨对虾的存活率影响显著,R₁组虾的存活率最低,为81.25%,显著低于R₂、R₃和R₄的存活率;(2)5个Ca²⁺浓度下凡纳滨对虾生长速度不同,其特定生长率(SGR_d)的大小顺序为:R₃>R₂>R₁>R₄>R₅,其中R₃的特定生长率(SGR_d)显著高于其它4组,而R₅的特定生长率(SGR_d)显著低于其它4组;(3)各个处理组虾的摄食率(FI_d)与特定生长率(SGR_d)的趋势相反,表现为R₅>R₁>R₂>R₄>R₃,其中R₅的摄食率显著高于R₂、R₁和R₃的摄食率;(4)不同Ca²⁺浓度对对虾的食物转化率(FCE)影响显著。Ca²⁺浓度最大的R₅组虾的食物转化率显著低于其它各组,而R₃组虾的食物转化率显著高于其它各组;(5)各组虾的生长能、呼吸能和排泄能占摄食能的比例受不同Ca²⁺浓度的影响显著。本实验的结果表明,Ca²⁺浓度是通过影响凡纳滨对虾摄食和代谢率实现对其生长能积累影响的。在对虾养殖生产中,适当提高养殖水体的Ca²⁺浓度,可提高养殖效果。

关键词:凡纳滨对虾;Ca²⁺浓度;生长

中图分类号:S917

文献标识码:A

The effect of Ca²⁺ concentration on the growth of juvenile *Litopenaeus vannamei*

DONG Shao-shuai, DONG Shuang-lin, WANG Fang, MU Ying-chun, ZHU Chang-bo, HUANG Guo-qiang

(The key Laboratory of Mariculture, Ministry of Education, Ocean University of China, Qingdao 266003, China)

Abstract: The effect of Ca²⁺ concentration on the growth of juvenile *Litopenaeus vannamei* was investigated. Salinity (S = 15) and the concentration of other ions of the experimental water were kept constant. Five treatments were set: R₁, R₂, R₃, R₄ and R₅, the Ca²⁺ concentration was 60, 180, 750, 3750 and 7500 (mg·L⁻¹), respectively. After a 35-day feeding experiment, the results were as follows: 1. The Ca²⁺ concentration affected the survival of the shrimp significantly. The survival of treatment R₁ was 81.25%, which was significantly lower than that of R₂, R₃, R₄ (P < 0.05). 2. The special growth rates (SGR_d) of the five treatments were as follows: R₃ > R₂ > R₁ > R₄ > R₅, and the SGR_d of R₃ was significantly higher than those under the other four treatments (P < 0.05), and the SGR_d of R₅ was significantly lower than those under the other four treatments (P < 0.05). 3. The feed intake (FI) of the five treatments showed a declining gradient of R₅ > R₁ > R₂ > R₄ > R₃, and there was significant difference between R₅ and R₁, R₂, R₃ (P < 0.05). 4. The feed conversion efficiencies (FCE) exhibited the similar trend as the SGR_d. 5. In the experiment, the percentages of energy deposited for growth (G), energy lost for respiration (R), energy lost in exuviae (E) to the energy consumed in food (C) were affected by the different Ca²⁺ concentration in seawater significantly. Therefore, the Ca²⁺ concentration affected the growth of the shrimp by affecting the feed intake and the metabolism. In shrimp culture, improving the Ca²⁺ concentration may properly increase the production.

Key words: *Litopenaeus vannamei*; Ca²⁺ concentration; growth

收稿日期:2004-03-23

资助项目:国家重点规划项目(G1999012011);国家十五科技攻关课题(2001BA505B);国家863课题(2002AA648010)

作者简介:董少帅(1979-),男,山东莱西人,硕士研究生, E-mail: dongss@mail.ouc.edu.cn

通讯作者:董双林, Tel: 0532-2032827, E-mail: dongsl@mail.ouc.edu.cn

近年来,随着滨海地区对虾病毒病的流行和内陆盐碱地的渔业利用,低盐度水或盐碱地渗水养殖凡纳滨对虾(*Litopenaeus vannamei*)模式被广泛采用。由于低盐水体或内陆盐碱地池塘渗水与海水的离子组成差异较大,常导致养殖对虾大量死亡现象,因此研究一些重要盐离子对凡纳滨对虾生长的影响就显得十分迫切。

钙是低盐水体或内陆盐碱地池塘渗水中变化较大的离子。以往的研究表明,除了构成虾壳外,钙还参与肌肉活动,神经传递和渗透压调节,所以对对虾的生长起十分重要的作用^[1]。王慧等^[2]曾研究了 Ca^{2+} 浓度对中国对虾(*Fenneropenaeus chinensis*)生存的影响,董双林等^[3]和徐国成等^[4]也分别就 Ca^{2+} 浓度对日本沼虾(*Macrobrachium nipponense*)和长毛对虾(*Fenneropenaeus penicillatus*)生长和育苗的影响等作了一些研究。但目前低盐或盐碱水域迅速推广养殖的凡纳滨对虾对 Ca^{2+} 的适应范围及对 Ca^{2+} 变化的生理生态学反应仍知之甚少,这妨碍了一些地区的正常养殖生产。本实验研究了 Ca^{2+} 浓度对凡纳滨对虾的生长和能量收支的影响,以期对凡纳滨对虾在内陆水域养殖的技术提高提供理论依据。

1 材料与方 法

1.1 实验虾的来源

实验于2003年9月至10月进行。凡纳滨对虾取自青岛崂山养虾场,均为健康活泼个体,体长4~6 cm。对虾运回后,先在盐度14~16自然海水中暂养10 d,连续冲气,每天两次(8:00和18:00)投喂沙蚕(*Neathes japonica*)(74.18%水分,63.73%粗蛋白,16.32%脂肪,6.89%灰分)。

1.2 实验设计

为了排除其他离子成分不平衡的干扰,实验用水用海水素和充分曝气的自来水配制。海水素由中国海洋大学海水素厂专门设计和生产的无钙海水素,保持其它离子的浓度基本恒定和离子平衡, Ca^{2+} 浓度是通过添加分析纯的 $\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ 获得的,调配好的人工海水盐度为15,pH 7.8~8.2。根据预先急性毒性实验得知,凡纳滨对虾在 Ca^{2+} 浓度为60~7 500 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 范围内96 h的成活率大于90%,故本实验共设了5个 Ca^{2+} 浓度梯度处理,即 R_1 、 R_2 、 R_3 、 R_4 和 R_5 ,其 Ca^{2+} 浓度分别是60、180、750、3 750和7 500 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 。其中 R_2 值根据

标准海水 Ca^{2+} 浓度的而设,作为对照。离子浓度用等离子发射光谱 CCD simultaneous ICP-OES (VARIAN)测定。

1.3 实验虾的驯化

将已适应实验室条件的160尾初始体重为2.675~3.382 g的对虾,分别移入20个水族箱(45 cm×25 cm×30 cm,盛水30 L)内,进行为期7 d的驯化。驯化 Ca^{2+} 浓度即为实验设计的5个浓度梯度,每个处理设4个重复,每个水族箱放虾6~8尾。驯化期间,每天定时投喂沙蚕两次,连续冲气,每两天换1次水,每次换水2/3左右,水温控制在 25.0 ± 0.5 °C,光照周期为14L:10D。实验前一天停食。

将已驯化好的对虾逐尾称重。方法是先用吸水纸擦干虾体表水分,然后用电子天平称量,精确至0.001 g。每个水族箱留体重相近(3.00 ± 0.02 g)的虾5尾。同时另随机抽取每一 Ca^{2+} 浓度下的对虾8尾,称重后在65 °C下烘干至恒重,用力能粉碎机粉碎,保存在-20 °C,用于估算实验开始时虾体各部分的生化组成。实验期间的饲养条件与驯化阶段的相同。饲养与观察期为35 d。

1.4 样品的收集和测定

每次投喂2.5 h后,将残饵、粪便吸出,65 °C下烘干保存。发现对虾蜕皮后,及时将所蜕的皮捞出,烘干保存,并记录蜕皮时间。每3 d换水一次,每次换水4/5。实验用水为每次换水前一天配制,并连续冲气1 d以充分曝气。实验期间 $\text{DO} \geq 6.0$ $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$, $\text{pH} = 7.8 \pm 0.2$, $\text{T}_{\text{NH}_4\text{-N}} \leq 0.24$ $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$, $\text{T} = 25.0 \pm 0.5$ °C。

实验结束后将各处理组的对虾称重,并在65 °C下烘干48 h,称其干重,并用于能量和蛋白质含量的测定。

1.5 能量测定和收支计算

对虾摄食的饲料、虾体、蜕壳和粪便的能值均在65 °C下烘干至恒重后用氧弹仪(Parr 1281型氧弹热量计)测定,根据测定值计算出各自的能值。

甲壳动物的能量收支式: $C = G + F + U + E + R$ ^[5]

其中,C为摄食饵料的能量,G为生长能,F为排粪能,U为排泄能,R为呼吸能,E为蜕壳能。

$$U = (C_N - G_N - F_N - E_N) \times 24 \ 830^{[6,7]}$$

式中, C_N 为摄食食物中所含的氮, G_N 为对虾体中积累的氮, F_N 为粪便中损失的氮, E_N 为对虾蜕壳

损失的氮, 24 830 为每克氮氮的能值($J \cdot g^{-1}$)。

饲料、虾体、粪便和蜕壳中的氮用凯式定氮法测定。

$$R = C - G - F - U - E$$

1.6 数据分析

相对增重率(WG)、蜕皮周期(IP)、特定生长率(SGR)、摄食量(FI)和食物转化效率(FCE)分别按下列公式计算:

$$WG(\%) = 100 \times (W_1 - W_0) / W_0$$

$$IP(d) = T / (N_m \times N_s)$$

$$SGR_d(\% \cdot d^{-1}) = 100 \times (\ln W_2 - \ln W_1) / T$$

$$FI_d(\% B \cdot W \cdot d^{-1}) = 100 \times F / [T \times (W_2 + W_1) / 2]$$

$$FCE_d(\%) = 100 \times (W_2 - W_1) / F$$

式中: W_1 、 W_0 是结束和初始时对虾的湿重, W_2 、 W_1 是结束和初始时对虾的干重, T 为实验持续的时间, F 为摄食量(干重), N_m 为蜕皮次数, N_s 为

每箱养虾数。同时以蛋白质和能量的形式计算以上 3 个指标, 分别以 SGR_p 、 FI_p 、 FCE_p 和 SGR_e 、 FI_e 、 FCE_e 表示。所得数据采用单因子方差分析及 Duncan 多重比较进行分析处理, 以 $P < 0.05$ 作为差异显著水平。

2 结果

2.1 成活率和蜕皮

实验结束后, 对虾的成活率和蜕皮结果见表 1。从表 1 中可以看出, R_1 组各水族箱的虾在实验进行 30 d 后开始出现死亡现象, 实验期间存活率为 81.25%; R_5 组的存活率在 87.5%; 其余 3 组的存活率均为 100%, 这表明这 3 组的水环境对该虾的胁迫作用不大。

单因子方差分析(one way ANOVA)显示各组虾的蜕皮周期差异不显著($P > 0.05$)。

表 1 不同 Ca²⁺ 浓度对凡纳滨对虾稚虾蜕皮和生长的影响
Tab.1 The weight gain, survival and intermolt period of juvenile *L. vannamei* at different Ca²⁺ concentrations during the experiment

组别 treatments	初始湿体重(g) initial wet weight	末湿体重(g) final wet weight	相对增重率(%) weight gain	存活率(%) survival	蜕皮周期(d) intermolt period
R_1	2.995 ± 0.014	6.926 ± 0.199 ^b	131.2 ± 5.8 ^b	81.25 ± 6.3 ^a	11.8 ± 0.8
R_2	2.998 ± 0.007	7.561 ± 0.358 ^b	152.20 ± 11.91 ^b	100.00 ± 0.00 ^b	10.9 ± 0.8
R_3	3.010 ± 0.008	8.482 ± 0.180 ^a	181.80 ± 5.89 ^a	100.00 ± 0.00 ^b	11.9 ± 1.4
R_4	2.995 ± 0.007	6.936 ± 0.106 ^b	131.62 ± 3.62 ^b	100.00 ± 0.00 ^b	12.0 ± 1.2
R_5	2.994 ± 0.019	5.573 ± 0.267 ^a	86.05 ± 8.40 ^a	87.50 ± 7.21 ^{ab}	11.6 ± 2.1

注: 右上角标不同字母的表示组间差异显著($P < 0.05$)

Notes: values with different letters in the same row are significantly different from each other ($P < 0.05$)

2.2 生长

不同 Ca²⁺ 浓度下凡纳滨对虾湿体重的变化如表 1 所示, 在实验结束时, 处理 R_3 的湿体重最高, 显著高于处理 R_1 、 R_2 和 R_4 的湿体重, 处理 R_5 的虾的湿体重显著低于其他 4 个处理(表 1), 处理 R_1 、 R_2 和 R_4 之间差异不显著。而各处理在相对增重率方面也表现出了和湿体重相似的趋势。

不同 Ca²⁺ 浓度对凡纳滨对虾的特定生长率(SGR_d)的影响结果见图 1。从图 1 中可以看出, 不同 Ca²⁺ 浓度对凡纳滨对虾的特定生长率 SGR_d 的影响不同, 其生长速度的大小顺序为 $R_3 > R_2 > R_1 > R_4 > R_5$, 经检验 R_5 的 SGR_d 显著低于其他 4 个处理($P < 0.05$), R_3 的 SGR_d 显著高于处理 R_1 、 R_2 和 R_4 的 SGR_d ($P < 0.05$)。以其他形式表示的特定生长率(SGR_p 、 SGR_e)亦呈相似的结果。

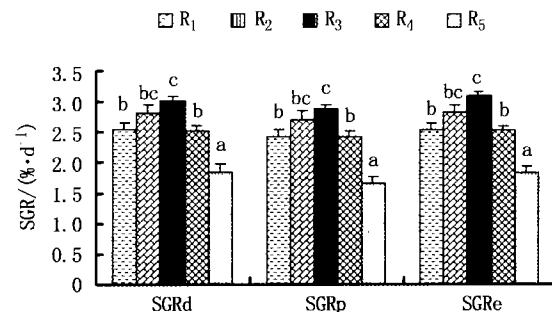


图 1 不同 Ca²⁺ 浓度下凡纳滨对虾的 SGR_d 、 SGR_p 、 SGR_e

Fig. 1 Specific growth rates (SGR_d 、 SGR_p 、 SGR_e) of *L. vannamei* during the 35d experiment

Means ($n = 5$) with different letters are significantly different ($P < 0.05$), and bars represent standard errors of the means

2.3 摄食率(FI)

不同Ca²⁺浓度海水中凡纳滨对虾的摄食率见图2。从图2中可以看出,其摄食率(FI_d)大小顺序为:R₅>R₁>R₂>R₁>R₃。单因子方差分析显示,R₅的摄食率与R₁、R₂和R₃的摄食率之间差异显著(P<0.05)。以其他形式表示的摄食率(FI_p、FI_e)亦呈相似的结果。

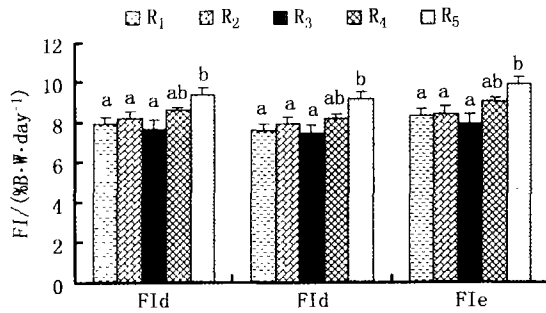


图2 不同Ca²⁺浓度下凡纳滨对虾稚虾的FI_d、FI_p、FI_e
Fig.2 Feed intakes (FI_d, FI_p, FI_e) of *L. vannamei* during the 35d experiment
Means (n=5) with different letters are significantly different (P<0.05), and bars represent standard errors of the means

2.4 食物转化率(FCE)

各处理的凡纳滨对虾在食物转化率各方面(FCE_d、FCE_p、FCE_e)均表现出了相同的趋势,即Ca²⁺浓度最大的R₅组虾的FCE值显著低于其它各组,而R₃组虾的FCE值显著高于其它各组,R₁、R₁和R₂介于上两者之间,其中R₄的FCE值显著低于R₂的FCE值。

2.5 能量收支

实验中各组虾的能量分配见表2。可以看出,除粪便能(F_c)和蜕皮能(E_c)以外,不同的实验处理对凡纳滨对虾的生长能(G_c)、呼吸能(R_c)、排泄能(U_c)的分配影响都很显著。其中,R₅组的生长能分配比例显著低于其它各组,其呼吸能和排泄能所占比例显著高于其它组,与R₅组相反,R₃组的生长能分配比例显著高于其它各组,而呼吸能和排泄能所占比例显著低于其他组。其它三组中,R₂组的生长能分配显著高于R₄组,但是呼吸能分配比例显著低于R₄组,R₁、R₂和R₄在排泄能的分配上均没有显著差异。

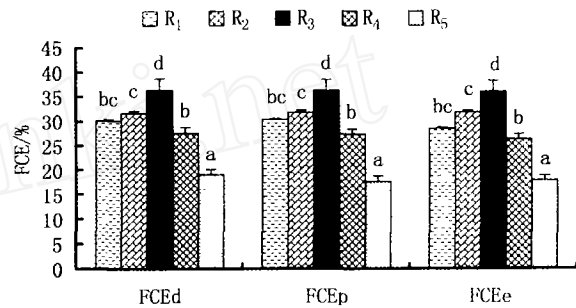


图3 不同Ca²⁺浓度下凡纳滨对虾稚虾的FCE_d、FCE_p、FCE_e
Fig.3 Food conversion efficiencies (FCE_d, FCE_p, FCE_e) of *L. vannamei* during the 35d experiment
Means (n=5) with different letters are significantly different (P<0.05), and bars represent standard errors of the means

表2 不同Ca²⁺浓度下凡纳滨对虾稚虾摄食能的分配
Tab. 2 The distribution of ingested diet energy in juvenile *Litopenaeus vannamei* at different Ca²⁺ concentrations during the experiment

处理	G _c (%·C _c ⁻¹)	R _c (%·C _c ⁻¹)	F _c (%·C _c ⁻¹)	U _c (%·C _c ⁻¹)	E _c (%·C _c ⁻¹)
R ₁	28.62±0.24 ^{bc}	56.25±0.91 ^{bc}	4.59±0.49 ^a	8.34±0.12 ^b	2.20±0.41 ^d
R ₂	31.89±0.43 ^c	53.58±0.36 ^b	4.41±0.28 ^a	8.19±0.04 ^b	1.94±0.29 ^d
R ₃	36.11±2.26 ^d	49.27±2.12 ^a	5.26±0.31 ^a	7.50±0.32 ^a	1.81±0.15 ^d
R ₄	26.43±1.08 ^b	58.23±1.00 ^c	4.65±0.22 ^a	8.76±0.26 ^b	1.92±0.11 ^d
R ₅	13.04±1.05 ^a	65.14±0.98 ^d	4.66±0.15 ^a	9.92±0.16 ^c	2.24±0.25 ^d

注:(1)%·C_c⁻¹表示各组能量消耗占总能量消耗的百分比;(2)同一族中标有不同字母的柱相互之间存在显著差异(P<0.05)
Notes:(1)%·C_c⁻¹: percentage to the energy consumption of the group;(2) values with different letters in the same column are significantly different from each other (P<0.05)

3 讨论

3.1 对凡纳滨对虾存活率和生长的影响

实验表明,Ca²⁺浓度对凡纳滨对虾存活率和

生长具有明显的影响。低浓度的R₁处理的Ca²⁺浓度为60 mg·L⁻¹,为正常海水的1/3,并在30、33和34 d分别出现死虾现象,存活率为81.25%。王慧等^[2]和朱春华^[8]也发现,中国对虾和凡纳滨对

虾在 Ca²⁺ 浓度低于正常海水中的耐受力较弱,蜕皮后表皮钙化困难,导致蜕皮间期延长。

甲壳动物可以从食物中或水中吸收钙,并且血钙水平比外部介质的水平高,因而没有必要存在钙的储存机制^[9,10]。本实验以灰份量很少的沙蚕投喂凡纳滨对虾,所以水环境的钙对凡纳滨对虾显得较为重要。当较长时间投喂这种低钙饵料,水环境中 Ca²⁺ 浓度又较低时,则虾蜕皮后表皮钙化困难,甚至死亡。正象本实验 R₁ 处理在 30~34 d 出现死亡现象一样。因此,养殖实践中投喂低钙饵料时,可适当提高水中的 Ca²⁺ 浓度。但是过高的 Ca²⁺ 浓度也会对对虾产生胁迫作用,如本实验中的 R₅ 组虾的存活率也仅为 87.5%。

本实验中,不同 Ca²⁺ 浓度的人工海水对于凡纳滨对虾的生长有显著的影响。R₃ 组虾的终体重和增重率都显著优于其他各组,并且 SGR_d 值最高。以 SGR_d 和 Ca²⁺ 浓度(X)作曲线回归可得二者之间关系为:

$$SGR_d = 2.7788 + 2.1E - 05X - 2.E - 08X^2$$

($P < 0.001$, $R^2 = 0.689$)

根据回归方程可知,在盐度为 15 时,当 Ca²⁺ 浓度为 632.7 mg·L⁻¹时,SGR_d 最大,凡纳滨对虾生长最快,这个值显著高于正常海水此盐度下的 Ca²⁺ 浓度(180 mg·L⁻¹)。考虑到养殖成本和饲料的钙含量等问题,建议养殖水体的 Ca²⁺ 浓度控制在 180~633 mg·L⁻¹为宜,特别是在投喂低钙饲料时应适当取高 Ca²⁺ 浓度。

近些年,低盐水或盐碱池塘养殖凡纳滨对虾的生产活动发展很快,这些水域池塘缺钙的现象普遍存在^[11],因此,这些水域养殖生产中应将钙作为日常施肥的成分之一。

3.2 对凡纳滨对虾生长影响的机制

在本实验中,Ca²⁺ 浓度对摄食率(FI)和食物转化率(FCE)都有显著影响,Ca²⁺ 浓度最高的 R₅ 组虾的摄食率最高,但食物的转化率最低,生长也最差;而 R₃ 组虾的摄食率最低,食物的转化率最高,生长最好。在本实验摄食能的分配结果(表 2)表明,R₃ 组凡纳滨对虾的摄食能用于代谢的比

例最低,分配给生长的比例最高;相反,R₅ 组的代谢能分配比例最高,导致生长能分配比例最低。

代谢能在多数十足目甲壳动物的能量分配中占最大的比例,因此代谢能的变化决定着生长能的积累^[3,12,13]。实验结果表明,Ca²⁺ 浓度是通过影响凡纳滨对虾摄食、代谢率实现对其生长能积累影响的。养殖水体的钙浓度过低时,对虾蜕壳困难,代谢率增加,生长能积累减少,甚至导致死亡。钙浓度过高时,对虾的摄食率增加,但同时可能胁迫效应出现,代谢率增加更明显,生长能积累也减少。只有在适宜的钙浓度范围内,对虾摄食量和代谢率都处于正常范围,生长能积累较多。

参考文献:

- [1] 李爱杰. 水产动物营养与饲料学[M]. 北京:农业出版社, 1994. 56-57
- [2] 王慧,房文红,来琦芳. 水环境中 Ca²⁺、Mg²⁺ 对中国对虾生存及生长的影响[J]. 中国水产科学, 2000, 7(1): 82-86.
- [3] 董双林,堵南山,赖伟. pH值和 Ca²⁺ 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.
- [4] 徐国成,李庭吉,李士虎,等. Ca²⁺、Mg²⁺ 对长毛对虾仔虾生长和成活率的影响[J]. 现代渔业信息, 2002, 17(4): 18-19.
- [5] Petruszewicz K, Macfadyen A. Productivity of Terrestrial Animals; Principles and Methods[M]. (IBP Handbook no. 13) Blackwell, Oxford, 1970. 199.
- [6] Levine D M, Sulkin S D. Partitioning and utilization of energy during the larval development of the xanthid crab, *Rithropanopeus harrisi* (Gould)[J]. J Exp Mar Biol and Ecol, 1979, 40: 247-257.
- [7] Lemos D, Phan V N. Energy partitioning into growth, respiration, excretion and exuvia during larval development of the shrimp *Farfantepenaeus paulensis*[J]. Aquac, 2001, 199: 131-143.
- [8] 朱春华. 盐度对南美白对虾生长性能的影响[J]. 水产科技情报, 2002, 29(4): 166-168.
- [9] Dall W, Smith D M. Ionic regulation of four species of penaeid prawn[J]. J Exp Mar Biol and Ecol, 1981, 55: 219-232.
- [10] Greenway P. Calcium balance and moulting in the Crustacea[J]. Biology Review, 1985, 60: 425-454.
- [11] 董双林. 干旱及内陆盐碱地区的水产养殖、可持续发展的战略和选择[A]. 世界水产养殖技术大趋势—2002年世界水产养殖大会论文综述[C]. 北京:海洋出版社, 2003. 21-25.
- [12] 施正峰,宋卫红,罗其智,等. 日本沼虾能量收支和利用效率的初步研究[J]. 水产学报, 1994, 18(3): 191-197.
- [13] Paul A J, Akira F. Bioenergetics of the Alaskan Crab *Chionoecetes bairdi* (Decapoda: majidae) [J]. Journal of Crustacean Biology, 1989, 9(1): 25-36.