

甲壳动物生物学

戴爱云

(中国科学院动物研究所,北京 100080)

节肢动物门中甲壳类是一个资源丰富、经济意义可观、与人们关系极为密切的较大的类群。其中不少种类可直接作为食品,如虾、蟹、虾蛄等,它们是渔业的捕捞对象。有些种类是水产养殖业中的珍品,如对虾、沼虾、青蟹、毛蟹等。不少甲壳类是水域食物链中重要的一环。尚有一些陆生等足类,它们在土壤中的作用还不甚了解。内陆水域中大量的端足类,尚未得到应有的开发利用和重视。因而对甲壳类一般生物学的了解,是兼有实际和理论意义的。作者今就甲壳动物的取食、运动和呼吸,他们的生长与发育以及血液循环及颜色分别予以介绍,以供在甲壳类的资源开发利用中作参考。

一、取食、运动及呼吸

甲壳动物取食的最原始的形式是滤食性,进一步发展成掠食性,有些类别却又兼具两种取食方式,尚有一些类群特化为寄生性,在此不作讨论。

无甲类(Anostraca)和背甲类(Notostraca)均为滤食性,它们的取食和运动往往是联系在一起的。前类如卤虫(*Artemia*)主要的食物是有机物碎屑、细菌、一些藻类特别是硅藻,以及小型纤毛虫和轮虫。它们依胸肢的击打产生水流,水流不停的在两列附肢之间的中央沟向前流动形成食物流,当前、后附肢轮流击打时,使两个相继附肢间的空间扩大和缩小,不断地进水和出水。附肢内缘的细刚毛向后伸在中央沟和附肢间的空间形成滤器,过滤并聚集了水中的食物粒。再经附肢不停的击打,运动,水流的冲刷,刚毛的梳理使食物沿中央沟向前移动直至第二小颚,被唇部的腺体分泌物将食物粒

粘包成食物团,经小颚推入口中。

背甲类如蚤虫(*Triops*)可用胸肢末端将水搅动,然后过滤其中的有机物碎屑为食。后面的附肢可粉碎食物,因此他们可食取较大的颗粒,粉碎后小的食物粒可依附肢有刺的基部将其向前传送,抵达口部,有时前面的附肢将食物团经第一小颚将食物送入口部,它们没有无甲类那样典型的食物流和过滤刚毛。有些种类可啃食较大的或活的有机体如蚯蚓、软体动物及死的蝌蚪,也可取食青蛙的卵。

介甲类(Conchostraca)和枝角类(Cladocera)的取食和运动已分开,它们的附肢已包围在头胸甲内,运动是依赖分枝发达的第二触角的摆动。介甲类取食的基本特征与无甲类相似,但后面的附肢不作滤器,他们的基部内侧有壮刺,可作颚用,将大的食物粒粉碎,粉碎的食物粒可随水流到达前面的过滤附肢,过滤后借内侧附肢空隙中的水流送到口部。

大部分的枝角类是食取有机物碎屑、细菌、酵母、藻类特别是矽藻、蓝绿藻及原生动物等。它们的附肢较介甲类为少,仅保留了前面附肢的过滤活动,但没有助粉碎的附肢。少数类群如盘肠蚤(*Chydorus*)不是从水流中过滤食物粒,而是用附肢贴近植物的表面刮取颗粒。又如薄皮蚤可行活跃的掠食生活,它们的附肢失去了过滤的机能,而变成执握肢,捕食轮虫和其他小型甲壳动物。

颚足类的呼吸主要是通过身体的表面,但上肢或苞叶较身体其他部位更易于气体变换,特别是苞叶的表面有恒定的水流可供呼吸用。

多数蔓足类(Cirripedia)为滤食性,摄食浮游生物及有机物碎屑。少数茗荷儿(*Apus*)

兼有掠食性,可吞食小鱼及小水母。蔓足类的胸肢是分枝的触毛,具细刚毛,向前卷曲,伸出在外套膜的开口处,当向前伸时,卷毛网广泛散开,而向下运动时则紧密相连,水中的食物颗粒便被收入口中。当紧张取食时,胸部在外套膜中上下运动,水流不停循环,有利于呼吸。如卷毛不向外伸出,胸部的运动则单纯是行呼吸作用。

在甲壳类其他滤食性的类群中,滤器常位于一定的附肢上,越靠近口部的则越重要。如介形类(Ostracoda)中有的种类滤器在第一小颚,有的类别则在大颚上,从水流中滤取食物。还有一些类别则是掠食者,可捕获桡足类甚至是糠虾。

桡足类(Copepoda)中,大部哲水蚤(Calanoida)是滤食性,其滤器生在第二小颚上,第一小颚上的刚毛将食物颗粒清理后传入口中。但其中有的种却兼有掠食机制,如飞马哲水蚤(*Calanus finmarchicus*)的食物中包括大量经滤食而获取的矽藻,也有用掠食方式捕食的小型甲壳类。猛水蚤(Harpacticoida)在水底沙粒间爬行,大都食取有机物碎屑或藻类。而剑水蚤(*Cyclops*)则有些是掠食性,如白色大剑水蚤(*Macrocyclus albidus*)可用它们的第一触角捕捉掠物,如轮虫、枝角类、水蚯蚓等。也有许多种类,如锯齿真剑水蚤(*Eucyclops serrulatus*)是取食矽藻或小型的丝状藻类。

须虾类(Mystacocarida)生活在底层沙粒间也是滤食者,滤器是在第二小颚上。

软甲类(Malacostraca)原始的取食机制也是滤食性,在第二小颚内侧有一滤器,依靠小颚的振动水流可通过滤器,再依第一胸足基部的刷状刚毛将食物推送至第一小颚,然后经大颚进入口中。如糠虾(*Mysids*)中的颚糠虾属(*Gnathophusia*)和半糠虾属(*Hemimysis*)便是这类原始代表。它们并非单滤食小颗粒,需要时也可吃大的颗粒,如可用胸足的内肢执握并传送至大颚时,将其嚼碎后进入食道。

真软甲类(Eumalacostraca)的取食则更为复杂。从糠虾类向等足类进化的过程中,异

足目(Tanaidacea)是一个过渡型,它们有些虽保有小颚上的滤器,但却是次要的,而多是取食大的颗粒。大部分的等足类是取食有机物碎屑,有些是取食植物性食物,包括一些食水的类群。它们和端足类(Amphipoda)均有可咀嚼的口器,第一小颚常有壮而锐的刺,可粉碎食物,第一、二对步足近螯形,可将已扯碎的食物执握送入口中。但有些端足类又返回滤食性,它们生活在沙粒间隙中,虽然第二小颚上有滤器,但却是用一系列筛状刚毛过滤食物。端足类和等足类的胸足已成为真正的步足,而游泳是用腹部的腹肢来完成。在等足类中腹肢也是呼吸器官,在端足类中胸肢内侧有特殊的叶片,可用于呼吸。

到了十足类(Decapoda),前三对胸足变成了水流进行呼吸。

甲壳动物取食机制的历史演变,伴随着运动和呼吸的变化,是个复杂的过程。交替的失去又重返过滤性食,这种反复性并非进化路线上的不定型的倾向性,而是显示了辐射适应力,可用多种取食机制而获取环境中所提供的各种物质。

二、生长及发育

生长意味着个体长度和体重的增加。所有甲壳类的生长都是跳跃式的。因为在它们的体外包被一层几丁质的硬壳,蜕皮一次才能长大一畴。一般生长的过程可分4个阶段。

蜕皮前期 从外骨骼中吸收钙质,使血液中的钙增加,在老壳下生长新壳,亦见有新刚毛的形成。

蜕皮期 即真正蜕皮的过程,身体吸收水分而长大,蜕掉老壳。

蜕皮后期 新壳钙化变硬,较大的甲壳类如蟹和螯蛄等,多隐蔽不吃不动。

蜕皮间期 即平时其硬壳的正常阶段。蜕颚足,口部尚有第一、二对小颚及一对大颚,第一对步足呈螯状可捕食掠物送入口中,再靠上述口器的附肢粉碎而进入食道。但也并非都是掠食性。有些也是滤食性,特别是一些异尾类

如螻蛄蝦 (*Upogebia*) 生活在穴中, 用腹肢击打产生水流, 经第一胸足上的滤器将食物过滤后被第三颚足梳下, 再被第二颚足清理后送入口中。长角瓷蟹 (*Porcellana longicornis*) 第三颚足上饰有羽状刚毛, 形成匙形勺, 伸展摆动再收回上面粘附的颗粒, 经第二颚足刷下传送入口。有些蟹类如招潮 *Uca* 可用小螯刮沙送入口中, 第一、二颚有大量硬刚毛有些像匙, 可用来刮下沙粒上的有机物, 再将沙吐出。

十足甲壳类的运动; 在成体虾类, 腹肢可游泳, 蟹类可用步足爬行, 有些游泳蟹类可靠末对步足游泳, 依其余胸足亦可步行。十足类在头胸甲与身体之两侧的鳃腔中有鳃, 依第二小颚外肢的颚舟片的击打而引起水流, 经步足基部的小孔流入鳃腔, 行呼吸作用后经第一触角基部的小孔流出。有些蟹类还可利用倒行皮后期和下一轮的蜕皮前期之间的间歇时间长, 则称“蜕皮休止期”; 如间歇时间短, 则称“蜕皮间歇期”。有些甲壳类在经过数次蜕皮则不再蜕皮, 则称“蜕皮末期”。

在甲壳动物的饲养过程中, 他们是否能顺利的完成蜕皮, 是个很关键的问题, 因此要特别注意掌握蜕皮时应具备的条件。

蜕皮的过程是受不同腺体分泌的激素所控制。如将螻蛄的眼柄切除, 则提早蜕皮, 说明眼柄中存在促蜕皮激素。如将窦腺植入螻蛄体内则推迟蜕皮。显然窦腺中具蜕皮抑制激素, 另外试验证明脑中也存在这种激素。

有趣的是在虾类如锯齿瘦虾 *Leander serratus* 中, 对蜕皮的控制激素也因地而异, 如有的地区将该虾切除眼柄, 则增加了蜕皮的速度, 有的地区切除眼柄后则减少了蜕皮的速度。可见不同地区的种群, 激素所起的作用是不同的。可能由于身体其他部分产生蜕皮控制激素的速度是不同的。

位于头部的 Y-器官也控制蜕皮, 所产生的激素是蜕皮前真正的刺激素。促蜕皮激素和抑制激素作用于 Y-器官。如在蟹类, Y-器官的作用与末次蜕皮有关。不再蜕皮有两种可能性, 一是 Y-器官衰退不再产生促蜕皮激素, 另一解

释是 Y-器官并未衰退而是受过量的蜕皮抑制激素的抑制。

激素系统对蜕皮的控制脱离不开环境, 蜕皮可受到各种不良条件的抑制, 如长期饥饿, 高温、甚至由于没有合适的洞穴而不能很好地完成蜕皮。这表明激素系统可受理化因子的影响。

当老壳蜕掉后, 身体因吸水而肿胀, 这一过程也受激素的控制, 当蟹 (*Carcinus*) 的眼柄在蜕皮前切除, 手术后的蟹比未经手术的蟹肿胀为大。蜕皮后肿胀的速度因种类而异, 如螻蛄约在 6 小时内完成身体的胀大, 而小型甲壳类如蚤只需 1 分钟。

藤壶的生长与其他甲壳类不同。坚硬的壳并不脱掉, 而是逐步从基部增加直径和高度, 而壳内覆盖附肢和身体的薄壳, 则有规律间歇性的蜕换。如新固着的雪白纹藤壶 (*Balanus amphitrite niveus*) 多在固着后第 4 天蜕皮, 接着是第 6、8、10 天蜕掉。固着后 47 天后蜕皮 19 次。外壳的生长速率和蜕皮的周期之间似乎无任何联系。和所有甲壳类一样, 藤壶的生长是受不同环境因子影响的。最重要的是潮水覆盖时间的长短, 全部浸在潮水里是最理想的状态, 暴露在空气中时, 则生长速度减小, 愈是高潮处, 生长越慢。冲刷藤壶的水流速度也影响其生长。水流时速为 1.5 哩时, 则增加生长的速度, 可能由于带来更多的食物。更快的水流则使生长速率降低, 并冲掉幼小的藤壶。因此船只在港口停泊时间短, 开动时小的藤壶被冲掉, 则污损较少。

生长一般发生在蜕皮期, 即老壳蜕去, 新壳没有变硬之前。少数类别的皮壳多少有伸缩性, 在蜕皮间期也可少量增长。影响生长的因素如下:

1. 成熟期 达到性成熟时则生长显著变慢, 如蚤、粗腿厚纹蟹 (*Pachygrapsus crassipes*) 在成熟后的生长, 甚至明显减少, 并且延长蜕皮间期的时间。有些种类, 性别对蜕皮后的增大并无影响。有的种类蜕皮后的增大, 雌性比雄性为小。

2. 食物的供应 食物的量或质贫乏时则降

低蜕皮生长。有时适量减少食物供应,并不减少生长,却延长蜕皮间期,但毕竟食物的短缺仍会使生长减退。

3. 光线 在试验中尚未发现光线对增长和蜕皮间期有明显的影响。但有时光线会缩短一些种类的蜕皮间期。

4. 盐度 一般影响蜕皮增长的盐度有一个较大的范围,这个范围因种而异。如肉球近方蟹 (*Hemigrapsus sanguineus*) 可适应4—35‰的盐度。中华绒螯蟹 (*Eriacheir sinensis*) 在淡水中蜕皮间期比在咸水中为短。

5. 温度 每种都有一个适温范围,如矮小剑水蚤为10—30℃,长肢龙虾为20—29℃,如超过适温范围则生长减退。温度对蜕皮间期也有影响,如中华绒螯蟹在15—20℃时则缩短蜕皮间期。

6. 寄生物 许多甲壳类常被蟹奴寄生,如蟹奴仅在宿主体内时,宿主并不停止生长蜕皮,如蟹奴生出体外,宿主则停止蜕皮。如口足类被外寄生的贝类侵袭,则蜕皮率低于正常个体的1/3。

关于甲壳动物的生殖,大部分的甲壳类均为雌雄异体,行有性生殖,但鳃足类中有些类别则为雌雄同体,或行孤雌生殖。如头虾类中 *Hutchinsoniella* 系雌雄同体,但卵巢和精巢完全分开,一般产卵两枚在卵囊中,悬挂在腹部的前面,背甲类中疣额鲎 (*Triaps cancrigornis*) 和美鲎 (*Lepicurus*) 中的一些种类是雌雄同体,卵巢中有分散的精子,可自体受精而产卵。其余种类则为雌雄异体,雌体具孵育囊,可携卵,卵从囊中排出,外面包有一粘层,从而附在草根和其他物体上。无甲类则将卵携带在腹部前下方,如盐卤虫 (*Artemia salina*) 在优越的环境中则从孵育囊中孵出幼体,但在不良的情况下,卵可形成冬卵休眠一段时间,甚至长达数年,这种卵可抗干燥,耐高温、低温等不良条件,但放入海水中,很快便可孵化。一般枝角类的种群里只有雌体,行无性生殖,雌体所产的卵不受精产生下代。在不适宜的条件下,子代中便出现雄体,卵子受精后产冬卵或休眠卵。介

形类也携带卵在身体和头胸甲之间,直到孵化,但更常见的是将卵产于水中,附在植物或石头上。蔓足类则保留卵在外套腔中进化孵化。桡足类并不将卵排到水中,而是在卵囊中,悬挂在腹部左右或背、腹面。十足类中如对虾将受精卵直接产于水中。但大多数是携卵在腹肢上,如褐虾 (*Crangon*), 螯蛄及各种蟹类。

关于幼体发育,有些甲壳类从卵孵出的幼体不经变态与成体十分相似,称直接发育,如枝角类、叶虾类 (*Phyllocarida*)、合虾类 (*Syncarida*)、全虾类 (*Pancarida*)、囊虾类 (*Peracarida*) 及一些淡水和陆生甲壳类。但多数类群必须是通过一系列的幼体变态阶段才能抵达成体的样子,称间接发育。大部分从卵孵出后是无节幼体,身体不分节,具第一、二触角及一对大颚。身体进一步变长分节时则变成无节幼体。如背甲类、无甲类、介甲类、桡足类、蔓足类、磷虾类和对虾类等均有无节幼体和后无节幼体期。无节幼体之后的阶段,不同类群是不同的,如背甲类和无甲类,通过数次蜕皮到成体仅有渐变。如桡足类的无节幼体经5次蜕皮,变成桡足幼体 (*Copepodid*) 和成体相似,仅附肢未充分发育,未达性成熟。蔓足类在无节幼体之后是腺介虫 (*cypris*) 表面上看很像介形类,当其附在固体物上,则变成成体。磷虾类经后无节幼体,躯干变长,形成一个短眼柄幼体 (*calyplopsis*), 有一对不能自由活动的眼,但逐渐变成有柄可动,腹肢发达,成为带叉幼体 (*furcilia*), 然后渐接近成体,称带鞭幼体 (*cyrtopia*)。对虾类的幼体发育期和磷虾类基本上是一致的,经后无节幼体期进入原蚤状幼体期 (*protozoa*) 即短眼柄幼体期,通过蚤状幼体 (*zoea*) 即带叉幼体及幼体后期 (*postlarval stage*) 即带鞭幼体。各期的特点主要是根据附肢的发育及他们在运动中的作用,如无节幼体和原蚤状幼体游泳是依靠第二触角,蚤状幼体则用胸肢游泳,幼体后期则用腹肢,和成体一样。龙虾类 (*Palinura*) 具特殊的叶状幼体 (*phyllosoma*) 呈扁平的叶状,有时需经十多期叶状幼体,才能变成小的龙虾状。口足类 (*stomatopoda*) 的幼体期有许多更

为复杂的名子,各类群并不统一。有的如蝟虾蛄 (*Coronida*),从卵孵出后为早期口足幼体期 (antizoea),而虾蛄 (*Squilla*)从卵孵出为伪蚤状幼体 (pseudozoea),从结构来看较早期口足幼体为进化。绝大多数的十足类没有无节幼体期,孵出后为蚤状幼体,头胸甲上有各种不同的刺,蟹的蚤状幼体变成大眼幼体后很像小蟹,具一可伸屈的尾部。在寄居蟹,这一阶段称寄居蟹后期幼体 (glaucothoe)。

每个类群均有他自己的特殊生长繁殖周期,并受环境变化如温度、盐度、光照等的不同影响。如蚤一年内可繁殖数代,主要受食物和种群密度的影响。褐虾、毛蟹具生殖迴游,受温度和盐度的影响。在甲壳动物的培养繁育中应注意掌握关键的环境因子。

三、血液循环及颜色

甲壳类的血液中主要含有两种色素,即血清蛋白及血红蛋白,但两者从不集中在同一种体内。如十足类和口足类的血液中有血清蛋白,而一些鳃足类、桡足类及介形类和一些寄生蔓足类的血液中有血红蛋白。

甲壳类血液循环的机制是不同的,有些甲壳动物(如猛水蚤)没有心脏,当附肢运动时,血液便可充分流动。有些类别当有心脏时,一般是在身体的背方,外骨骼的下面,呈长形或球囊形,外被一围心腔。血液从围心腔进入心脏,有小的活瓣或心孔,让血液流入,心脏收缩时血则流出。如蚤类心脏的前面有一出孔,接着有一很短的主动脉,在十足类及等足类则有较复杂的动脉系统,从心脏通向全身各处。静脉系统则有一些不甚显著的窦隙。一般在肠下有一个大的胸窦,与鳃腔和附肢相交叉,从鳃发出一系列的管道向上到达围心腔,有些种类如蝟蛄,此管道狭窄、明显,为鳃一心静脉。

心脏收缩时,它的体积缩小,围心腔中的压力降低,使血流入腔内。继收缩之后又膨胀,依心脏的弹性使其恢复正常大小,此外心脏有弹性纤维与体壳相连。当心脏收缩,这些纤维便

伸展,当弹性纤维收缩时,心脏又恢复原来的形状并充满血液,动脉开始处有活瓣,阻止血液倒流入心脏。甲壳类的心跳有显著不同,随种而异,且同种之间亦因环境因子,个体大小而不同。在一些透明的甲壳类,心跳随光线的强度而增快,光线减弱心跳变缓。随温度增加,心跳亦加快,增加 10°C,往往心跳增加一倍。甲壳动物的心跳不仅受外界因子影响,亦受内部机制的影响。

许多甲壳动物均有与他们的背景相适应的颜色。如常见的平背蝟 (*Gaeticte depressa*) 颜色与它的生境底质沙石的颜色相协调,变化多端。有时颜色特别适应特殊有限的环境,如异形藻片蟹 (*Huenia proseus*) 体形和颜色好像含钙绿海藻的一部分。暴蟹 (*Halimade*) 的颜色与藻类配合相近,很难被发觉。角眼沙蟹 (*Ocyropode ceratophthalmus*) 常在沙滩上奔跑,颜色与沙相近,受惊时立即停下,身体俯贴沙上,便不易被发觉了。除了与环境相似的保护色外,有时具鲜明醒目的颜色,用来警告捕食者。如我国多种相手蟹 (*Sesarma*) 其鲜红色的大螯,挥动警戒恐吓敌人。

绝大多数的颜色是由于一种色素的化学物质,在白光下吸收某些颜色,并反射其他颜色。在甲壳类中最丰富的是 β -胡萝卜素。另一类丰富的类胡萝卜素,即虾青素,与红色有关的一种色素,与虾蟹中的蓝色也有关;当虾青素与特殊的蛋白质相连接时则形成蓝色。煮沸后由于蛋白质的变性,以及与类胡萝卜素连接的破坏而呈红色。黑色是基于两种不同类型的色素即黑色素 (melanins) 和眼色素 (ommochromes),前者仅发现在蟹类中,它与相当浓的核黄素结合在一起,后一种色素特别集中在甲壳类的眼睛里,身上也有。如褐虾的颜色便是眼色素。

在甲壳类中还有一些其他的色素,但我们了解不多,如一种介形类和无甲类中的绿色色素,加碱则转成棕色,但在酸中则又返回呈绿色,加还原剂则无色,在通气的水中又恢复了颜色。