

著 者 Dall, W. 等

译 者 陈楠生等

校 者 张伟权等

对 虾 生 物 学

THE BIOLOGY
OF THE



ENAEIDAE

青島海洋大学出版社

责任编辑/陈万青

封面设计/周海鸥

THE BIOLOGY
OF THE



ISBN 7-81026-359-5/2.15

定 价: 12.90元

10

对虾生物学

编著

W. Dall, B. J. Hill,

P. C. Rothlisberg, D. J. Sharples

译者

陈楠生 李新正 刘 恒 杨雪梅

李富花 张海岩 林 林 林国明

校者

张伟权 李冠国 李光友 孙海宝

蔡难儿 施莫族

青岛海洋大学出版社

资源
分享
PDG

鲁新登字 15 号

The Biology of the Penaeidae
W. Dall, B. J. Hill,
P. C. Rothlisberg, D. J. Sharples

*

对 虾 生 物 学

*

陈楠生等 译

*

青岛海洋大学出版社出版
青岛市鱼山路 5 号
邮政编码 266003
新华书店经销
青岛新华印刷厂印刷

*

1992 年 2 月第 1 版 1992 年 2 月第 1 次印刷

32 开本(850×1168 毫米) 16 印张 400 千字

印数 1—2000

ISBN 7-81026—359-5/2.15

定价:12.90 元

数字图书馆
PDG

中译本序

《对虾生物学》(The Biology of the Peaeidae)一书,原著出版于1990年,由澳大利亚CSIRO海洋实验室的W. Dall, B. J. Hill, P. C. Rothlisberg和D. J. Starples四位专家撰写。他们的实验室长期从事对虾生物学研究,工作系统、深入,经验丰富,学识渊博,并且独具见解。本书凝聚了他们的研究成果,以及它们对世界范围内本领域研究成果的入木三分的评价。他们的努力使本书成为迄今最系统、全面和权威的综述对虾最新成果的专著。我们能拥有这样一本专著,并且如此迅速地译成了中文出版,无疑是件值得庆贺的事。

对虾生物学是一门蓬勃发展的综合新学科,是从事对虾研究和对虾增养殖必须掌握的基本知识。该书系统地论述了对虾生物学的各个方面,如形态学、分类学、动物地理学和进化、生理学、蜕皮和生长、繁殖、生活史、饵料和摄食行为、对环境的行为反应、对虾的捕食、寄生虫等。无论是对从事对虾生物学基础研究的人员,还是对从事对虾增养殖事业的科技人员(包括养殖专业户),以至高等院校的师生都是一本不可多得的重要参考书和教材。

在我国,以中国对虾为主的对虾养殖业因为其工厂化育苗技术、人工配合饵料的生产技术等的突破获得了迅猛发展,创造了惊人的效益。然而,随着养殖面积的扩大,各种问题也层出不穷,诸如营养问题、病害问题以及养殖水体的污染问题等,极大地限制了进一步的发展。水产养殖业已迫切要求对对虾的基础生物学及各种养殖技术进行深入探讨。目前,我国还没有一本这方面具有指导意义的专著,由此,我们组织并支持了《对虾生物学》一书的翻译出版工作。

该书的译者大部分是正在攻读博士学位的研究生和博士学位

获得者(其中陈楠生做了很好的组织工作)。他们的才华和不辞劳苦使这本译著得以迅速出版。此书的出版使我们感到我们的研究生教育工作取得了实效,我们的事业后继有人。

本书能够顺利出版,得益于多方面的大力支持。张伟权、李冠国、李光友、蔡难儿、孙海宝、施莫族等专家悉心、认真地审校了有关章节。他们的工作态度和敬业精神保证了本书的质量,更为重要的是为青年学者树立了楷模。《海洋科学》(中、英文版)编辑部为本书的打字、排版付出了时间、精力、耐心和热情。均此一并志谢!

陈楠生和李新正对全书进行了反复认真的校对。

为了方便读者,将本书中出现的科学名称汇编成附录 I《科学名称拉汉对照》和附录 II《科学名称汉拉对照》。

由于本书系多人翻译,多人审校,加上成书仓促,肯定会存在不妥甚至错误,敬请批评指正。

中国科学院海洋研究所研究生部

主任:戴敏英

1991. 12. 25

新华书店
PDG

目 录

中译本序	戴敏英(1)
第一章 导言	杨雪梅译,李冠国校(1)
第二章 形态学	李新正译,蔡难儿校(7)
第一节 外部形态和附肢	(7)
第二节 体壁	(19)
第三节 肌肉系统	(22)
第四节 消化系统	(23)
第五节 循环系统	(31)
第六节 呼吸系统	(35)
第七节 触角腺	(40)
第八节 神经系统	(41)
第九节 内分泌系统	(42)
第十节 生殖系统	(45)
第十一节 幼体阶段	(49)
第三章 分类学	李新正、刘 恒译,张伟权校(60)
第一节 简介	(60)
第二节 对虾科成体的分类	(65)
第三节 幼体、仔虾和稚虾的分类学	(110)
第四章 动物地理学与进化	
林国明、刘 恒译,李冠国校	(136)
第一节 导论	(136)
第二节 印度—西太平洋区	(138)
第三节 东太平洋区	(146)
第四节 西大西洋区	(147)

第五节	东大西洋区·····	(148)
第六节	区和亚区的种类分布·····	(150)
第七节	对虾科的动物地理学、化石记录和古地理学 ·····	(159)
第五章	生理学 ····· 陈楠生译,孙海宝校	(171)
第一节	消化和吸收·····	(171)
第二节	营养·····	(175)
第三节	血液组成和运输·····	(186)
第四节	新陈代谢·····	(191)
第五节	神经整合·····	(199)
第六节	内分泌系统·····	(211)
第七节	渗透压和离子调控·····	(219)
第六章	蜕皮和生长 ····· 李富花译,李光友校	(229)
第一节	蜕皮·····	(229)
第二节	生长·····	(238)
第七章	繁殖 ····· 张海岩译,李光友校	(272)
第一节	形态学·····	(272)
第二节	配子发生·····	(272)
第三节	生殖力·····	(277)
第四节	交配行为·····	(278)
第五节	产卵·····	(283)
第六节	受精·····	(285)
第七节	胚胎学·····	(289)
第八章	生活史 ····· 陈楠生译,张伟权校	(304)
第一节	生活史类型·····	(304)
第二节	生活史的季节性变化·····	(310)
第三节	洄游·····	(320)
第九章	饵料与摄食 ····· 林 林译,施奠族校	(339)

第一节	饵料·····	(339)
第二节	摄食行为·····	(348)
第三节	饵料的多样性·····	(353)
第十章	对环境的行为反应 ····· 陈楠生译,李冠国校	(358)
第一节	潜底、浮现及活动·····	(358)
第二节	光·····	(361)
第三节	潮汐、水流和水深·····	(364)
第四节	底质·····	(367)
第五节	温度·····	(376)
第六节	盐度·····	(378)
第七节	氧·····	(379)
第八节	内源性节律·····	(380)
第十一章	对虾的捕食 ····· 陈楠生译,李冠国校	(384)
第一节	对虾科作为捕食对象·····	(384)
第二节	对虾的捕食者·····	(386)
第三节	对捕食者的防御·····	(401)
第十二章	寄生虫 ····· 杨雪梅译,张伟权校	(406)
第一节	病毒·····	(407)
第二节	细菌·····	(409)
第三节	真菌·····	(410)
第四节	原生动物·····	(410)
第五节	扁形动物·····	(412)
第六节	线虫·····	(415)
第七节	甲壳动物·····	(415)
第八节	寄生虫引起的行为改变·····	(417)
第九节	寄生虫可作为生物标志·····	(417)
参考文献 ·····		(418)
附录 I	科学名称拉汉对照	

第一章 导 言

人们很早就认识到对虾是可供食用的许多类长尾类十足目甲壳动物中与众不同的一类。渔民对捕获的对虾的命名常常使得一个种有几个名字(Holthuis, 1980)。如在泰国,斑节对虾就有两个常用名:Kung Kula-dam 和 Kung Lai-suo。某些名字有其历史根源。正如所猜想的那样,最早的对虾记录出自中国(Sakou, 1985)。公元前八世纪至二世纪的古代诗歌总集《诗经》已能区分毛虾、龙虾和对虾。日本食用对虾的历史也很悠久,在日语中对虾称为 ebi。公元 730 年的《出去风土记》(出去地方志)首次提到 ebi,说明当时至少日本人已能区分对虾和沼虾等米虾类。公元 1194 年,京都的下鸭神社要求当地居民在年祭时贡奉淡水虾。一些年后(确切日期不详)这种虾被记录为车虾(*Penaeus japonicus*, 即日本对虾),今天在日本仍叫这个名字。

早在 1759 年即有对虾的科学记录。在阿姆斯特丹,Seba 把一种北美洲对虾命名为“*Astacus fluviatilis, Americanus*”,并绘制了模式图,这说明当时在北美洲对虾很常见。1767 年,林奈参照 Seba 的图,将该虾命名为 *Cancer setiferus* (现为 *Penaeus setiferus*)。但林奈仅说“栖息于 Indiis”,所以在这个种的分布问题上产生了混乱,由于 Seba 的命名中有“*Americanus*”,所以通常认为它是指西印度。18 世纪,生物学家对对虾的兴趣并不仅限于美国种。1765 年 Osbeck 描述了中国对虾 *Cancer chinensis* (现为 *Penaeus chinensis*); 1775 年 Forskal 命名地中海对虾为 *Cancer kerathurus* (现为 *Penaeus kerathurus*)。1798 年丹麦东印度洋舰队的 Dagobert Carl de 上尉在印度洋的 Coromandel 海岸采到一个标本, Fabricius 据之建立 *Penaeus* 属,这是

对虾属 *Penaeus* 的由来(Holthuis, 1949)。Fabricius 命名该种为斑节对虾 *Penaeus monodon*, 这是这一属和科的模式。

1815 年, Rafinesque 认为对虾 (penaeid) 是虾形十足目中独特的一类, 故命名为 Penedia (1955 年国际动物命名委员会改为 Penaeidae, 对虾总科)。不过直到 Bate (1888) 的“挑战者报告” (Challenger Report) 发表后才把这个类群确定地定为科, 并逐渐为人们接受。在 19 世纪, 确定的对虾 (含化石) 种数迅速上升, 开始为 3 种, 世纪末为 100 种以上 (Alcock, 1906)。当时各种各样的海洋科学远洋考察是数量剧增的主要原因, Bate (1888) 的“挑战者报告”是对虾分类工作划时代的文献。当时美国生物学家也很活跃 (见 Perez Farfante 编纂的目录, 1969)。这些工作奠定了今天对虾分类学的基础, 某些 20 世纪初的专著, 如 Alcock (1906) 和 Deman (1911) 的专题研究报告, 目前仍是标准参考书。

当然生物学家的工作并非仅限于分类学。在 19 世纪中叶, Müller (1864) 对于对虾的幼体发育作了一些精明的推论; Brooks 在 1882 年报导了他的观察结果, 他写到“..... 发现十足目的对虾要经过一个无节幼虫时期” (见 Dakin 的综述, 1938)。到 Calman 撰写论文时, 幼体的不同发育阶段就已经很清楚了 (1909)。19 世纪末, 许多国家的商业性捕虾大规模兴起 (Barret 和 Gillespie, 1973), 进一步拓宽了对虾生物学知识领域。30 年代有许多学者独立研究了对虾的繁殖和发育, 其中 Heldt (1938) 和 Hudinaga (1942) 的现代经典专著最为卓越。然而生物学其它方面的知识仍很有限。始于 1950 年的外海拖网啊捕虾极大地促进了对虾的研究, 其成果是本书的主要基础。

对虾隶属于十足目枝鳃亚目, 与真虾类和十足目其它种类的区别在于鳃的结构不同, 腹足不抱卵孵化 (见第 3 章, 形态学)。在这一亚目中, 对虾科是对虾总科中数量最多且最为人熟悉的一科。对虾总科的其它三个科, 须虾科 Aristaezidae 和管鞭虾科

Solenoceridae 多为深水种或深海种,单肢虾科 Sicyonidae 则个体小,仅分布在很少几个地方。因此,鉴于上述因素,并且因为它们的经济价值很小,至今对其生物学知识仍所知甚少,本书不作介绍。

对虾的两个常用名 shrimps 和 prawns,用法随地域(如美国称 shrimp,英属地称 prawn)和大小(小虾称 shrimp,大的种类或大的个体称 prawn)而异(Wickins, 1976)。两个名子均没有历史渊源。尽管美国用法日渐广泛(FAO 接受),本书仍采用 prawns。

对虾大多生活在热带和亚热带沿岸浅水域(例外者见第四章《动物地理学》)。目前对比较常见、有经济价值的对虾的生活史有所了解,其共性摘录如下(详尽的生活史介绍见第八章):精英植入(雄交接器)和接受(体外纳精器)等第二性器官发育良好。对虾一般在浅于 50m 的开放水体中产卵,怀卵量很高,一条虾可产卵 50000—1300000 个。象大多数枝鳃亚目的种类一样,受精卵直接排入水中,一天后孵出无节幼虫,然后是三个前蚤状幼虫期和三个糠虾期。在水温为 25~33℃ 的热带,仔虾在孵化两周后进入沿岸水域,居于水底,生境的选择因种而异,例如红树林围绕的河口泥滩、海藻床或砂质珊瑚碎石等。有些种类在孵化后 6 个月内即达性成熟。在温带,冬季生长缓慢,越冬的虾可能要在 12~15 个月后方能性成熟。不论何地,虾的生活史通常不超过 2 年。性成熟时虾的大小变化很大,所有的虾都是雌雄异形,雌性大得多。多数雌虾性成熟时为 25~30g,也有一些虾在 40~50g 时才发育完全。最大的对虾——斑节对虾的雌体重量可超过 200g,有史记载最大的一尾重量为 450g,全长(从额剑尖至尾节尖的距离)为 336mm。其它属性成熟时重量一般小于对虾(例如较大的、有重要经济价值的刀额新对虾 *Metapenaeus ensis*、中型新对虾 *M. intermedius* 和 *M. endeavouri* 为 10~15g)、某些赤虾 *Metapenaeopsis* 重为 2g,全长大约为 50mm,是最小的种类。

渔获物中对虾科的成份很高,世界上每年捕获大约 700000 吨

(Garcia, 1988), 其中大型对虾的经济价值最大, 因而大多数科学研究以它为对象, 不过虽然文献很多, 水平却相差悬殊。如对经济种群的生态学了解得很清楚, 但对幼虾和仔虾的生态学所知甚少。过去 10 年中养殖业的迅猛发展促使在本领域有大量论文发表, 但净结果是加剧了这一不平衡。故有关人工饵料方面的论文很多, 但对自然食物成份却了解很少; 切除眼柄诱导排卵的方法已广泛应用, 但对性成熟的内、外调控机制却几乎一无所知。这种不平衡在本书也不可避免地反映出来, 使章节长短不一, 论述繁简迥异。

第二章《形态学》, 大量运用图表和描述, 研究了幼体和成虾的形态, 偶尔也涉及到对功能的简单述叙。功能主要是在第五章《生理学》中介绍。形态结构知识对透彻理解以后的许多章节, 特别是分类学、生理学、性成熟和繁殖至关重要, 所以首先介绍。第三章《分类学》, 包括幼体和成体。根据分类图表鉴定了世界上 160 多种对虾成体, 并依据实验室养殖的对虾, 尝试绘制了幼虾的属的检索图表。成虾、幼体和仔虾的鉴定是一个专门的领域, 本章仅作指导和介绍文献, 以求抛砖引玉。第四章《动物地理学和进化》, 介绍对虾的分布, 表明了对虾的生物地理学区域、亚区域, 讨论了对虾的进化以及与目前分布的关系。第五章《生理》, 包括营养机能(消化、吸收、营养、血液循环、新陈代谢和排泄)和整合功能(神经整合、内分泌功能、水盐调节), 主要缺陷是神经生物学方面的资料不足。第六章《蜕皮和生长》, 介绍蜕皮期和蜕皮分期的标准、蜕皮生理学、蜕皮期的行为、生长过程、形态测量和生长模型。第七章《繁殖》包括精英的形成和植入、生殖腺成熟、繁殖行为、受精、产卵和胚胎发育。第八章《生活史》, 介绍各种虾的生活史、繁殖的季节性、资源补充动力学及幼体期、仔虾期、成虾期和产卵期的迁移。第九章《饵料和摄食》, 讨论了已知的各种虾的饵料生物的作用; 捕食行为所占篇幅很大, 包括肠排空时间和食物组成变化的原因等(但不包括人工饵料), 还介绍了与蜕皮、摄食和繁殖有关的行为。行为与

光、潮汐、水流、温度、盐度、溶解氧及内在节律的关系在第十章《对环境的行为反应》中介绍。第十一章《对虾的捕食》介绍对虾的各种捕食者——特别是鱼的作用以及对虾对捕食者的抵御。对虾的寄生虫疾病很常见,随着对虾养殖业的发展,对虾的病害也越来越引起人们的关注。一系列的寄生啊虫,从病毒到甲壳动物的发生率、症状、影响和传播方式在第十二章《寄生虫》中介绍。各章的作者(括号内为名字首字母)如下:1. 导言(WD);2. 形态学(WD,PR);3. 分类学(WD,PR);4. 动物地理学及进化(WD);5. 生理学(WD);6. 蜕皮和生长(WD,BH,DS);7. 繁殖(WD,BH,PR);8. 生活史(WD,BH,PR,DS);9. 食物与摄食(BH);10. 对环境的行为反应(BH);11. 对虾的捕食者(BH);12. 寄生虫(BH)。

只有广泛深入地研究对虾的基础生物学,才能合理开发和养殖,这是1974年在Cleveland的(Brisbane附近)CSIRO海洋实验室建立热带对虾研究(Tropical Prawn Research Project)的根本宗旨,随后证明有成效。本书的许多内容就是这些研究的深入。本书不专门研究对虾的捕捞、管理和养殖,但包含与之相关的基本内容。本书的目的是对虾生物学的全面总结,而不是详尽完备的手册,也不试图成为与各章节相关的所有文献的堆砌。原则是尽可能包括主要文献,特别是对进一步研究有良好指导作用的最新文献。

虽然本书没有单列出渔业、渔业管理和水产养殖,但它们与生物学知识息息相关,所以有大量篇幅介绍这方面的内容。Garcia和Le Reste(1981)、Garcia(1985,1988)曾发表有关对虾渔业、种群动力学和管理的综述。Gulland和Rothschild(1984)综述了世界各国的渔业,并讨论了种群动力学和管理。FAO数据库有对虾产量和市场数据资料,FAO市场文摘INFOFISH定期出版GLOBEFISH和摘要。首届国际对虾养殖讨论会纪要汇编总结了养殖业的最新进展(Taki等,1985)。

本书是许多作者共同劳动的结晶,并有许多其他人做出了贡

献。我们深知在许多领域知识有限,因此对世界各地慷慨为我们审阅某些章节的同仁们表示由衷的感谢:C. Alexander, D. Anderson, S. Blaber, W. Clark, P. Crocos, S. Garcia, F. Griffin, R. Hartnoll, L. Holthuis, B. Kensley, R. Lester, T. Minello, A. Naylor, M. New, L. Owens, V. Paulinose, I. Perez; Farfante, N. Preston, A. Robertson, F. Schram, P. Sheridan, I. Somers, O. Williamson, 他们提出了许多建设的意见,并纠正了我们的错误,对此我们非常感激。当然,本书的任何错误均由我们负责。在此还要特别感谢 V. Mawson 女士自愿对文章不遗余力的修饰和润色。在过去 15 年中 CSIRO 海洋实验室的同事们的工作直接或间接为本书提供了巨大帮助,对此我们谨致最诚挚的谢意。

(杨雪梅译,李冠国校)



第二章 形态学

对虾类的形态学研究目前已有一些精辟的著作,但所涉及的方面是不平衡的,在外部形态构造,特别是摄食附肢及其肌肉系统、消化、生殖和内分泌系统等方面已有很详细的描述,而循环、呼吸、神经系统则知之甚少。Young(1959)关于对虾属(*Penaeus*)的解剖学是迄今最全面的研究著作。该文对外部形态构造及其肌肉系统的描述很详尽,但对其它系统的描写则相对简略。Tirmizi 和 Khan(1970)的形态学著作则欠详细,较适于学生使用。McLaughlin(1980,1983)关于甲壳纲(Crustacea)的比较形态学讨论和 Ikeda 和 Inaba(1971)的动物解剖学图解均包括对虾科(Penaeidae)的内容。Bell 和 Lightner(1988)出版了一本期待已久的极详细的对虾科组织学手册。还有一些作者,或研究了某一系统,或描述了某一部分,大多结合其功能做研究。本章中,我们将配合大量图解来描述对虾类的构造,并在适当的地方描述各构造的功能。图解用对虾属或新对虾属(*Metapenaeus*)的种类为例。在对虾科中,外部形态上有属间差异,而内部构造则较为一致。组织学和显微解剖学也将在适当的地方加以描述。在无脊椎动物学中不常见的名词术语将在文中加以定义。本章第一节描述的是成体的构造,幼体形态学在第十一节中讨论。

第一节 外部形态和附肢

对虾科体制基本上与软甲类(Malacostraca)模式一致(图 2.1),两侧略扁,长形,腹部发达适于游泳,每一体节包括一背板和一

腹板,每节侧面体壁通常称为侧板,但 Young(1959)认为对虾科无真正的侧板,我们在下文中仍称此部位为侧板。

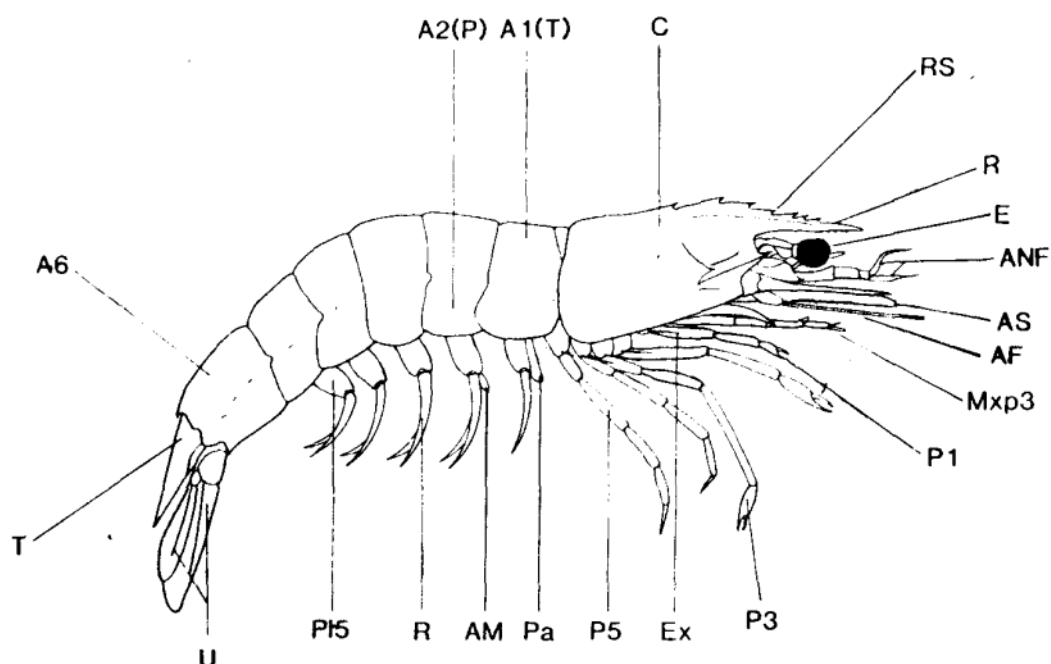


图 2.1 对虾属的外部形态

A1(T):第一腹节背板;A2(P):第二腹节侧板;A6:第六腹节;AF:第二触角鞭;AM:雄性附肢;ANF:第一触角鞭;AS:第二触角鳞片;C:头胸甲;E:复眼;EX:步足外肢;MXP3:第三小颚;P1,P3,P5:步足 1、3、5;Pa:雄性交接器;P15:啊第五对腹肢;R:额角;RS:额角刺;T:尾节;U:尾肢。

对虾科头部的 5 节和胸部的 8 节愈合形成头胸部 (cephalothorax), 并完全为头胸甲 (carapace) 所覆盖。头胸部各节侧板形成鳃盖 (branchiostegite)。头胸甲表面的脊和沟的特征在分类上很重要, 将在第三章详细描述。额角隆起呈刀片状, 背面具齿, 某些属腹面亦具齿。复眼具柄, 可向侧面摆动。头部各节所具附肢从前向后依次为: 一对第一触角 (antennule), 一对第二触角 (antenna), 一对大颚 (mandible), 一对第一小颚 (maxinule), 一对第