

甲壳动物学

(下 册)

堵南山 编著

科学出版社

甲壳动物学

(下册)

堵南山 编著

科学出版社

1993

(京)新登字 092 号

内 容 简 介

本书为我国第一部全面而系统地论述甲壳动物的专著,分上、下两册,上册已于1987年出版。下册专门论述软甲亚纲,这一亚纲在甲壳动物中种类最多,经济意义特大。本册按目详细阐述其形态、生殖、发育、营养、行为、地理分布、演化以及分类等,并配以大量精确的插图。这对我国当前广泛开展的虾蟹养殖事业将会起到积极的理论指导作用,同时对高等院校有关学科的教材建设与更新也有很大意义。

本书可供动物学、水生生物学、环境科学、水产、博物馆等科研工作者以及有关大专院校的教师、学生、研究生参考,也可作为研究生有关专业课程的教材。

甲 壳 动 物 学

(下 册)

堵南山 编著

责任编辑 何伟华 姜朋遑

科 学 出 版 社 出 版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1993年12月第 一 版

开本:787×1092 1/16

1993年12月第一次印刷

印张:42

印数:1—800

字数:981 000

ISBN 7-03-003264-0/Q·422

定价:58.00 元

目 录

第九章 软甲亚纲.....	343
第一节 概论.....	343
一、外部形态	343
二、内部结构	345
三、分类	349
第二节 叶虾目.....	351
一、形态	351
二、生物学	357
三、演化与分类	359
第三节 山虾目.....	359
一、形态	361
二、生物学	365
三、演化与分类	367
第四节 地虾目.....	368
一、形态	368
二、生物学	372
三、分类	373
第五节 口足目.....	374
一、形态	374
二、生殖与发育	386
三、栖居	389
四、摄食	389
五、地理分布	390
六、分类	390
第六节 温泉虾目.....	398
一、形态	398
二、生物学	402
三、演化与分类	403
第七节 洞虾目.....	403
一、形态	403
二、演化与分类	406
第八节 糠虾目.....	407
一、形态	407
二、生殖	421
三、发育	421

四、栖居	422
五、摄食	423
六、地理分布	424
七、分类	425
第九节 涟虫目	432
一、形态	433
二、生殖与发育	445
三、栖居	449
四、运动	451
五、摄食	451
六、地理分布	452
七、演化	452
八、分类	453
第十节 异足目	464
一、形态	465
二、生殖与发育	474
三、栖居	475
四、分类	475
第十一节 等足目	488
一、形态	488
二、生殖	506
三、发育	507
四、生长	511
五、栖居	511
六、摄食	515
七、地理分布	517
八、演化	517
九、分类	519
第十二节 端足目	555
一、形态	555
二、生殖	568
三、发育	569
四、栖居	570
五、运动	572
六、摄食	573
七、地理分布	574
八、演化	574
九、分类	575
第十三节 磷虾目	640
一、形态	640
二、生殖	656
三、发育	658

四、栖居	663
五、摄食	666
六、地理分布	669
七、演化	670
八、分类	671
第十四节 十足目	675
一、形态	676
二、生殖	718
三、发育	723
四、生长	734
五、栖居	736
六、洄游	741
七、运动	742
八、摄食	743
九、敌害与防御	745
十、共栖与共生	751
十一、地理分布	752
十二、分类与演化	759
参考文献	915
中名索引	946
拉丁名索引	973
后记	1004

第九章 软甲亚纲

本亚纲结构的发达与机能的复杂在甲壳动物中首屈一指。身体平均大小远远超过其余各亚纲,有些种类特别大,最大的种:许氏岩龙虾(*Jasus huegeli*),体长达600毫米。体外被坚硬的甲壳,尤其头胸甲,特别发达,包被头部以及全部或部分胸节。体节数目恒定,大多20节,少数21节,计头部6节,胸部8节,腹部6或7节。每节几乎都有1对附肢,共计19对。生殖孔位置一定,雌性在第六胸节(第十二体节),雄性在第八胸节(第十四体节)。复眼为柄眼,着生在眼柄上。第二触角外肢呈鳞片状。

第一节 概 论

一、外部形态

体节数目一定,除尾节外,大多20节,少数种类21节。计头部6节(包括触角前节),胸部8节,腹部绝大多数种类6节,但叶虾目与疣背糠虾亚目却分7节;此外原虾总目中弯爪虾属(*Gamponychus*)与泡虾属(*Gasocaris*)等化石种类腹部也分7节。腹部只有6节的种类,其第六腹节的神经节较大,从组织上可以明显地看出由2对神经节愈合而成。同时少数种类在胚胎发育时期腹部也分7节。总之软甲亚纲尽管绝大多数种类的腹部只有6节,但原先却有7节。

腹部最后1节即末端的尾节,不是真正的体节;尾节的附属物,尾叉,也不是真正的附肢。在软甲亚纲中,地虾目、温泉虾目、异足目、等足目以及一小部分口足目尾节与第六腹节愈合成为腹尾节,而其余类群尾节游离。至于尾叉,在软甲亚纲中只见于幼体以及叶虾目的成体,而其余种类的成体却都已完全丧失这种附属物。

头胸甲为甲壳动物形态上的一个重要特征,它与头胸部的形成密切联系,头部与胸节愈合成头胸部的过程中,头胸甲也参与作用。叶虾目头部不与胸节愈合,其头胸甲虽然发达,不仅包被全部胸节,还向后伸展到第五腹节,但除头部后端第二小颚节的头胸甲发出处外,与身体完全分离,这样的头胸甲近似于枝角类的壳瓣。其他类群头部与胸节愈合成头胸部,头胸甲也同时与之愈合。十足目与磷虾目愈合程度最大,头部与8个胸节全部愈合,头胸甲也与全部胸节愈合。糠虾目前1—3个胸节与头部愈合,其头胸甲与前4个胸节愈合,而与后4个胸节分离。温泉虾目只第一胸节与头部愈合,头胸甲虽然向后伸展到第四胸节,但也只与第一胸节愈合,而与第二、三、四胸节分离。

软甲亚纲中有些类群头胸甲退化,口足目前4个胸节与头部愈合,后4个胸节游离,头胸甲只保存与前4个胸节愈合的前端部分,而游离的后端部分退化。涟虫目前3个或4个胸节与头部愈合,其头胸甲也只保留与这几个胸节愈合的部分,而后端部分退化。异足目前2个胸节与头部愈合,头胸甲也只出现于这2个胸节,并与之愈合。等足目多数种类只前1个胸节,少数前2个胸节与头部愈合,头胸甲完全退化,而只出现于胚胎时期。端

足目前 1 个或 2 个胸节与头部愈合,头胸甲则已完全退化。山虾目与地虾目胸节全部不与头部愈合,都无头胸甲。头胸甲是甲壳动物固有的结构,在古生代寒武纪最早出现的甲壳动物就已具备这种结构,没有头胸甲的种类是头胸甲退化形成的。

叶虾目、口足目、疣背糠虾亚目、磷虾目以及十足目头胸甲前端突出,形成额剑;其中叶虾目、口足目以及十足目中两个原始的属在额剑与头胸甲本身相连处有关节,额剑可以活动。至于软甲亚纲其余类群额剑多已完全退化。

软甲亚纲的身体如上所述,原分 20 节或 21 节,除前端的触角前节外,各有 1 对附肢;但身体有 21 节的种类,其末一节并无附肢,因此不论身体分 20 或 21 节,而附肢始终为 19 对。这 19 对附肢原先都双枝型,原肢 3 节,具有内叶与上肢;外肢多节,呈鞭状;内肢 5 节,较强壮。由于对各种不同机能的适应,附肢发生了相应的特化,因而据此来分辨各类群的亲疏,意义不大。

第一触角是否是附肢,也还值得怀疑,即使在胚胎时期,这对触角始终无外肢。第一触角的柄部大多 3 节,柄部末端有 2 条多节的节鞭,切甲类各亚纲都只有 1 条节鞭。内外鞭并非是内外肢,同时口足目与一小部分十足目,外鞭又分出 1 鞭,因此共有 3 鞭。

第二触角双枝型,原肢大多只 2 节,因亚基节与头部或与基节愈合。内肢多节。至于外肢,在山虾目、口足目、糠虾目、磷虾目与十足目中只 1 节,同时大多变成一鳞片,而软甲亚纲其余类群则外肢退化或完全消失,第二触角从而变为单枝型附肢。

大颚左右不对称,单枝型,无外肢,只山虾目可能出现退化的外肢。内肢也就是大颚须,一般种类都有,但口足目、涟虫目、端足目以及异足目中的异足虫科(Tanaidae)却无。原肢有一内叶,这内叶形成典型的门齿突与臼齿突。在温泉虾目以及囊甲总目中,门齿突与臼齿突之间还出现一活动齿(lacinia mobilis);活动齿基部有关节,可以活动。

第一小颚原肢 3 节,但亚基节大多退化,无内叶,基节与底节却各有一内叶;糠虾目与磷虾目的基节并且有一叶状上肢。缺外肢,而内肢通常存在,仅等足目以及除颚糠虾属(*Gnathophausia*)外的糠虾目其余种类无内肢。

第二小颚原肢大多 3 节,其中基节与底节各有 1 片内叶,而亚基节绝对无内叶。内肢通常存在,外肢多数类群无,但叶虾目、糠虾目与十足目有外肢;十足目的外肢且特别发达,形成颚舟叶,有激起呼吸水流的功能。

8 个胸节各有 1 对附肢。胸肢原肢通常只分两节,无亚基节而只有基节与底节,但异足目的长尾虫科(Apseudidae)、口足目、糠虾目以及磷虾目却有退化的亚基节。另一方面,有些种类不仅亚基节,就连基节也与身体愈合,这样原肢就只保留 1 节。一小部分种类原肢具有上肢,用来呼吸。囊甲总目的所有胸肢或一部分胸肢,原肢基节具备由上肢演变而成的抱卵板,这些抱卵板与胸部的腹面共同形成抱卵囊,以孵育卵子。内肢发达,通常 5 节,但各节可能再分节,也可能相互愈合。末两节有时形成捉握器官,捉握器官的形成由于附节末端延长,趾节旋转一定角度而使然。如果附节末端的延长部分发达,大大超过附节与趾节间的关节而达到趾节末端,那就形成真正的钳,反之,延长部分不发达,那就成为半钳。外肢在游泳种类中一般都存在,常由一较长的柄节以及后续多毛而分为数节的节鞭构成,但叶虾目 8 对结构相同的胸肢,其外肢却均呈叶片状。由游泳种类演变成爬行种类,外肢相应退化,甚至完全消失;外肢的退化程度往往与内肢的长度相反。异足目少数原始种类胸肢外肢退化,等足目与端足目两者的胸肢则完全无外肢。在十足目中,随

着运动方式由游泳改变为爬行,外肢也逐渐退化,游泳亚目的原始种类有外肢,而爬行亚目却无外肢;自然胸肢中的前几对,即颚足,仍可能保留外肢,用来激起呼吸水流以及抹去鳃面的污杂物。

8 对胸肢结构决不完全相同,前几对用来碎化食物,称为颚足。颚足的主要特点是内叶发达,而其余部分退化,特别是外肢,因此颚足颇似小颚。第一对胸肢变成的颚足是真正的颚足,后续的几对特化程度较小,特称拟颚足(gnathoped)。颚足的对数因种类不同而有多少,一般3对,温泉虾目与囊甲总目却只有1对。涟虫目虽也有3对,但颚足无内叶,几乎没有碎化食物的功能,与后续两对胸肢并无多大区别,都用来挖掘洞穴。口足目前5对胸肢习惯上也都称为颚足,但只用来捕捉食物,无磨碎食物的功能,因此宜称为捉握足。除颚足外,后续数对用来爬行的胸肢就是步足(walking leg)。

腹部只本亚纲有附肢;一般6对,前5对为游泳足,也称腹肢,末1对为尾肢。腹部分为7节的叶虾目在胚胎时期虽有7对结构相同的附肢,但后来第六对退化消失,第七对变为尾肢。

腹肢双枝型,原肢3节,可能亚基节消失而只保留2节。内外肢扁平,呈叶片状,多刚毛,只山虾目内肢退化。腹肢用来游泳,每对腹肢左右常以钩刺(vetinaacula)相互连接,游泳时左右肢同步划水。这种钩刺着生在原肢或内肢的内缘,也可能着生在独特的突起上,这突起称为内附肢(appendix interna — lobus auxiliaris — stylamblys)。除游泳外,等足目的腹肢形态独特,内肢成为呼吸器官。此外山虾目、口足目、等足目、磷虾目以及十足目雄体前1—2对腹肢则变成生殖肢。

尾肢原肢1节,内外肢各1—3节,各部分都宽扁。尾肢与尾节共同组成尾扇。端足目腹部6对附肢的前3对为游泳足,后3对为跳跃足,也称尾肢,这与本亚纲其余种类的尾肢无论在形态上或功能上都截然不同。

二、内部结构

软甲亚纲的肠道与其他甲壳动物一样,也分前肠、中肠与后肠三部分;前肠又分食道与胃两部分。食道一般较短,最具特征性的是胃,内有几丁质结构,可进一步研磨已由口器初步咀嚼过的食物。这种胃特称磨胃,为甲壳动物中软甲亚纲所特有。磨胃结构复杂,但复杂的程度因种类不同而异。叶虾目与山虾目的磨胃最简单,无贲门胃和幽门胃之分。一部分端足目的磨胃也很简单,但另一部分端足目的却较复杂,前端部分用来磨碎食物,具有两块多齿的侧脊板,后端部分用来过滤食物,有上生刚毛的横脊板。此外,磨胃内腹侧正中线上还有一纵脊板,板上列生4行刚毛。十足目等多数类群的磨胃分为贲门胃与幽门胃两部分,前者细化食物,而后者过滤食物。软甲亚纲前肠壁内部有纵走的突起,称为纵突,纵突之间有纵沟,纵沟也称滤沟。纵突上有坚硬的几丁质齿与几丁质板,此外还有刚毛。食道内纵突共4条,即背突1条、腹突1条与左右侧突各1条。背突由前向后延伸,在食道与贲门胃之间形成食道瓣(oesophageal valve),在贲门胃与幽门胃之间形成上贲幽门瓣(upper cardiopyloric valve),这两个活瓣都有阻止食物倒流的功能。贲门胃的背突特称钩板(hookplate);背突到上贲幽门瓣就终止,幽门胃内无背突。腹突由食道向后延伸到贲门胃与幽门胃之间也中断,形成下贲幽门瓣(under cardiopyloric

valve), 与上贲幽门瓣上下相对。腹突虽然中断,但在幽门胃内再度出现;幽门胃的腹突特称中央突 (pyloric midfold)。中央突在幽门胃末端,与胃壁分离,形成一片舌状突 (tongue-shaped process); 舌状突可阻止未消化的食物块窜入中肠腺。左右侧突向后延伸到胃部后各分为上下两部分,即上侧突 (lateral superior fold) 与下侧突 (lateral inferior fold)。幽门胃的上侧突有时称为幽门背突 (pyloric dorsal fold), 而下侧突称为幽门侧突 (pyloric lateral fold)。上下侧突末端在幽门胃后部都游离而各形成上下侧组 (lateral spangle)。幽门胃虽然无背突,但不少种类在幽门胃的末端背侧胃壁突起,形成末突 (rest fold); 末突的末端游离而伸入中肠,称为背组 (dorsal spangle)。背组与舌状突相应,有保护肠背盲囊的功能。绝大多数种类的背组,左右两侧的上下侧组以及舌状突共同组成一漏斗,将食物残渣直接送入后肠而不与中肠壁接触(图 367)。

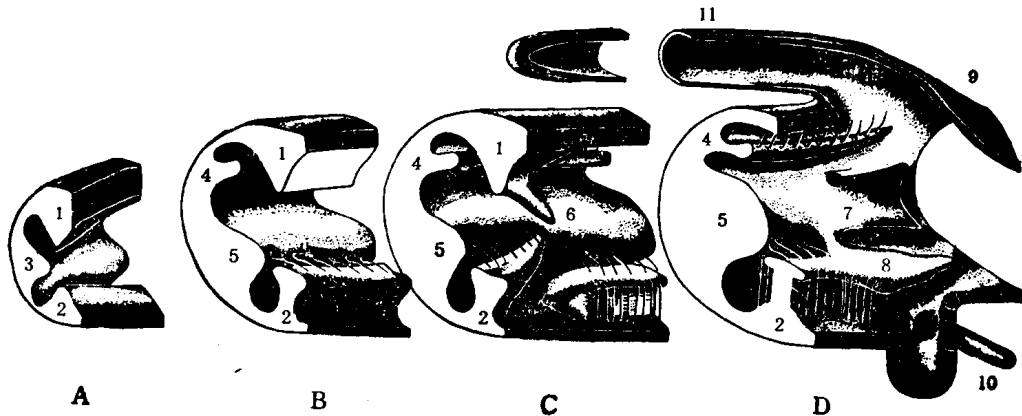


图 367 软甲亚纲前肠模式图(仿 Kaestner)

A. 食道; B. 贲门胃; C. 贲门胃与幽门胃间的部分; D. 幽门胃。

1. 背突; 2. 腹突; 3. 侧突; 4. 上侧突; 5. 下侧突; 6. 上、下贲幽门瓣; 7. 侧钮; 8. 舌状突;
9. 中肠; 10. 中肠腺; 11. 前肠背盲囊。

磨胃内腹突与下侧突间形成左右 2 条腹滤沟 (ventral filter groove); 在贲门胃内的腹滤沟称为贲门滤沟 (cardiac groove), 而在幽门胃内的腹滤沟则称为幽门滤沟 (pyloric groove)。左右 2 条腹滤沟末端与 1 对中肠腺的输出管都开口于中肠腹侧的膨大部分内。由下侧突横向腹突背侧水平发出多数平行刚毛, 构成初级滤器 (primary filter), 将腹滤沟与磨胃内腔本身隔开。同时幽门腹突左右两侧向内凹入, 上下侧缘之间垂直列生多数平行刚毛, 构成次级滤器 (secondary filter)。次级滤器随着幽门腹突末部上下侧缘弯曲而延伸, 横向的将腹沟与中肠腺入口处隔开。背突与上侧突也形成左右 2 条背滤沟 (dorsal filter groove), 背滤沟与胃的内腔本身之间也有从上侧突发出的多数平行排列的刚毛将二者隔开。背滤沟末端在中肠与肠背盲囊会合处开口。背滤沟只输送肠背盲囊分泌的消化液到贲门胃, 而腹滤沟除输送中肠腺分泌的消化液到贲门胃外, 同时又将食糜输送到中肠腺贮藏。胃壁上附着强壮的肌肉; 由于肌肉的牵引, 贲门胃纵突上坚硬的几丁质结构相互研磨挤压, 将口器咀嚼过的食物进一步研细, 同时由中肠腺与肠背盲囊分泌的消化液在贲门胃内与食物混合而使之分解。食物在贲门胃内这样细化以后, 就通过初级滤器, 进入腹滤沟, 而未磨碎的较粗的食物颗粒以及食物残渣则仍留在贲门胃本身的内腔中。大块的残渣如贝壳与鱼骨等, 由于上、下贲幽门瓣的存在以及下侧突的发达, 贲门胃与幽门胃之间的通路狭隘, 不能通过而进入幽门胃, 仍由口吐出。细化的食物进入幽门

胃后还可继续细化,但幽门胃主要是强化过滤,在腹滤沟内已通过初级滤器过滤的食物在这里再经次级滤器过滤,方可进入中肠腺贮藏。至于留在胃本身内腔中较小的食物残渣则通过漏斗而入中肠,但中肠一般颇短,漏斗一直伸入后肠内,食物残渣也就不与中肠接触,直接到达后肠而由肛门排出。

软甲亚纲的中肠一般虽然颇短,但也有一些类群如山虾目等中肠却相当长。中肠具有十分发达的突出物,这也可以说是软甲亚纲消化系统的第二大特点。由中肠背侧发出的突出物称为肠背盲囊(*dorsal coeca*),分为前肠背盲囊(*coeca anteriora dorsalia*)与后肠背盲囊(*coeca posteriora dorsalia*)两种。由中肠腹侧也发出两种突出物,即前肠腹盲囊(*coeca anteriora ventralia*)以及中肠腺;前者也简称肠腹盲囊(*ventral coeca*),后者为盲管状,十分发达。

软甲亚纲在甲壳动物中具有最完整的循环系统。心脏呈管状,叶虾目、山虾目与口足目心脏都特别长,延伸在胸部以及前4个或5个腹节内,而其他类群则较短,尤其涟虫目、磷虾目与十足目甚至于呈囊状。这种较短的心脏只位于胸部内,但等足目的心脏从后数个胸节开始,一直延伸到腹部中部。心脏的长短显然与呼吸器官的所在部位有关,呼吸器官在胸部,心脏也只位于胸部内,呼吸器官在腹部,心脏就从胸部一直延伸到腹部。但叶虾目与山虾目呼吸器官在胸部,而心脏却仍延伸到腹部,这可视作心脏由背血管演化而来的过渡类型。

心孔绝大多数种类位于心脏左右两侧,也可能位于背侧或腹侧,原按节成对排列,但由于相互愈合或退化萎缩而对数减少。在软甲亚纲中,口足目最多,还保存13对心孔,计胸部6对,腹部7对。此外,叶虾目心孔也较多,共7对。其他类群心孔都较少,十足目以及绝大多数端足目3对,糠虾目2—3对,磷虾目与异足目2对,绝大多数等足目1—2对,山虾目、温泉虾目与涟虫目1对。

动脉发达,从心脏前后端各发出1条大动脉,前一条称为前大动脉、头大动脉(*aorta cephalica*)或眼动脉(*arteria ophthalmica*—*ophthalmic artery*),向前达到头部,分布在脑、眼与第一触角等部分内。在胃的上方,前大动脉常膨大而形成额心(*cor frontale*)。额心也称副心(*accessory booster heart*)或前跳动器(*propulsive apparatus*),可以伸缩,有增强血液流动的功能。额心周壁本身虽无肌肉,但具有横贯内腔或着生于外表的肌肉,这些肌肉能使额心伸缩。从心脏后端发出的1条动脉称为后大动脉、背大动脉(*aorta dorsalis*)、腹大动脉(*abdominal aorta*)或腹上动脉(*dorsal abdominal artery*)。从心脏后端一般只发出1条动脉,但涟虫目、异足目与等足目却发出1对后大动脉。后大动脉将血液输送到腹部的背侧部分;在陆栖蟹类中,后大动脉还发出分支分布到鳃盖内。心脏除发出前后大动脉外,还从左右两侧发出成对的侧动脉。侧动脉的对数因类群不同而异,口足目最多,除1对头侧动脉外,还有14对侧动脉,叶虾目共有12对侧动脉,疣背糠虾亚目共有9对,山虾目共有7对,而其他类群侧动脉或退化萎缩,或相互愈合,对数都较少,其中十足目最少,只有3对。侧动脉的退化减少与心脏的变短有关。每条侧动脉都分为两支,即侧枝(*lateral branch*)与中央枝(*medial branch*)。侧枝也称脏枝(*visceral branch*),分布在肠道、中肠腺以及生殖腺中,也常分布腹神经链内。中央枝也称足枝(*podial branch*),伸入附肢内。

软甲亚纲中不少类群有1条平行于腹神经链的纵走动脉。山虾目纵走动脉位于胸部

腹神经链上方,称为神经上动脉(*arteria supraneuralis*),发出分枝,营养附肢。口足目、等足目的绝大部分、糠虾目、磷虾目以及十足目纵走动脉位于腹神经下方,称为神经下动脉。口足目与等足目的神经下动脉从头部开始,通过胸部,直达腹部,顺次发出微血管网,包围腹神经链而营养这一部分的中枢神经系统。神经下动脉与侧动脉的足枝相连,这种足枝特称连枝动脉(*rami communicantes*)。连枝动脉每个体节1对,但也常退化而只保留1条,且不经常位于一侧。糠虾目、磷虾目以及十足目的神经下动脉只与最后1对侧动脉的左侧或右侧1条脏枝相连,这条侧动脉特称下行动脉(*aorta descendens*)或胸直动脉(*sternal artery = arteria sternalis*)。下行动脉由心脏发出,垂直向下,绕过肠道,在生殖腺与中肠腺的内侧下行,或先分为前后两支而穿过腹神经链(糠虾目与磷虾目),或穿过腹神经链而再分为前后两支(十足目),前一支较长,沿腹神经链腹侧向前,称为胸下动脉(*ventral thoracic artery*),后一支较短,沿腹神经链腹侧向后,称为腹下动脉(*ventral abdominal artery = arteria ventralis = arteria abdominalis inferior*)。胸下动脉与腹下动脉都是神经下动脉。磷虾目与十足目从头部开始,通过胸部,直到腹部,都有神经下动脉,而糠虾目腹部却无神经下动脉。这三类甲壳动物的神经下动脉按节发出侧枝,营养附肢,显然不同于口足目和等足目(图 368)。

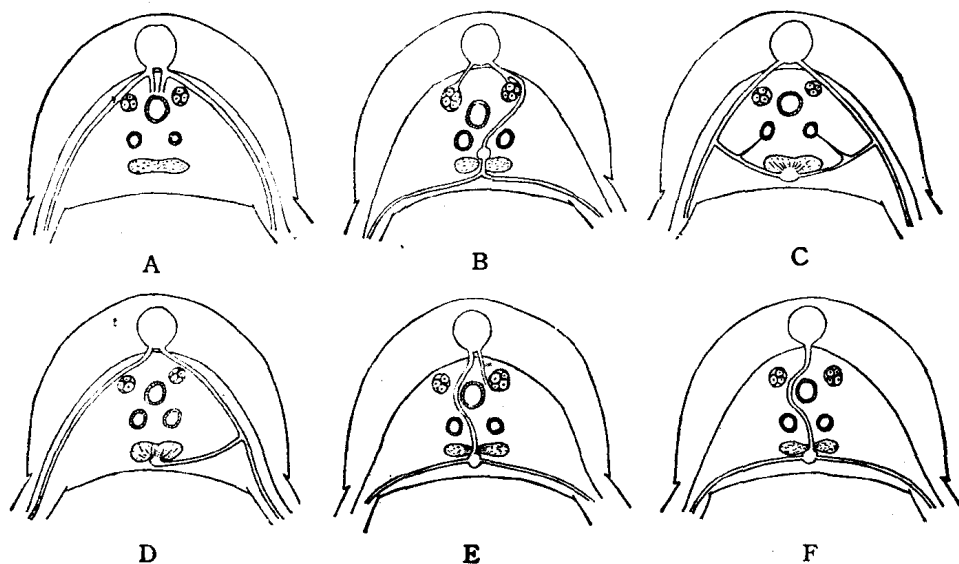


图 368 软甲亚纲各目胸部横切模式图,示循环系统(据 Siewing 修改)

A. 叶虾目,无神经上动脉与神经下动脉; B. 山虾目,有神经上动脉; C. 等足目与口足目; D. 等足目; E. 疣背糠虾亚目; F. 十足目,有各种类型的神经下动脉。

软甲亚纲和其他甲壳动物一样,有两种主要呼吸器官,即鳃室内壁与上肢鳃。口足目的绝大多数附肢都有上肢鳃,软甲亚纲其他类群只限于胸部附肢具备上肢鳃。鳃的多少因类群不同而异,口足目 12—15 对,叶虾目、疣背糠虾亚目与磷虾目 8 对,山虾目与十足目最多 7 对,端足目 2—6 对,涟虫目只 1 对。

除上述两种主要呼吸器官外,等足目与异足目利用腹肢,特别是其内肢,进行呼吸。软甲亚纲中的一些陆生种类还另有特殊的呼吸器官,以适应空气呼吸。

软甲亚纲的排泄器官也和其他甲壳动物一样,分为两种,即触角腺与小颚腺。但成长个体同时具备两种排泄器官的只是少数类群,绝大多数成体只有一种排泄器官,或为小颚

腺,或为触角腺,因类群不同而异,这与切甲类成体只有小顎腺不同。

软甲亚纲很少具有典型的梯形神经系统,左右神经干相互靠拢,同对的神经节左右愈合,其间游离的横连神经消失,再加前后对神经节的合并,形成一个食道神经节与一条腹神经链,两者以围食道神经相连。食道上神经节也就是脑,各类群的脑结构基本相同,口足目与十足目的最复杂,涟虫目、异足目、等足目与端足目的则次生性地变得较为简单。无论哪一类群,脑都具有发达的柄体和3对视神经团,这是软甲亚纲脑的共同特点。腹神经链共有17对神经节,前3对为口肢神经节,通常愈合成食道下神经节,后续8对为胸神经节,6对为腹神经节。第六对腹神经节较大,由末2对腹神经节愈合而成。至于叶虾目与糠虾目则在胚胎时期就有7对腹神经节。这些腹神经链上的神经节在多数类群中都有纵向集中愈合的现象,这是动物高度发展的标志。

软甲亚纲的感觉器官与切甲类比较,并没有什么重要的区别可言,只是在一部分软甲亚纲中出现了一种特化的触觉器官——平衡囊。山虾目与十足目平衡囊位于第一触角的第1柄节内,而糠虾目则位于尾肢的内肢内。山虾目的平衡囊无平衡石,而绝大多数十足目与糠虾目的却都有平衡石;平衡石通常由外界物体形成,但多数无平衡囊的短尾类中有平衡囊的种类,其平衡石却由平衡囊本身囊壁的分泌物形成。

节肢动物由环节动物演化而来,环节动物的生殖器官按节分布,全部或部分体节各有一套生殖器;节肢动物的长管状生殖腺就由环节动物各节的生殖腺愈合而成,因此生殖腺愈长的种类也就愈原始。在软甲亚纲中,叶虾目、口足目与山虾目生殖腺都长,都较原始。但软甲亚纲无论哪一类群,生殖腺都位于肠道背侧,且生殖孔位置一定,雌性生殖孔位于第六胸节,雄性生殖孔位于第八胸节。

在绪论一章中,已经提到软甲亚纲的前2对腹肢形成生殖肢,用来授精。这2对生殖肢的内肢特化而成交配器,特称雄性交配器(*petasma*=*andricum*=*curtain*)。山虾目、口足目、等足目、磷虾目与十足目等都有雄性交配器,其中山虾目与十足目第一腹肢内肢皱褶而形成一纵沟;有的种类纵沟封闭而成一管。第二腹肢内肢则形成一细长的突起,特称雄性突(*processus masculinus*),又名雄性附肢(*appendix masculina*),伸入第一腹肢内肢的沟或管内,共同组成交配器。但口足目的雄性交配器只由第一腹肢的内肢形成,而绝大多数等足目的则只由第二腹肢的内肢形成。交配器的形状与结构常是种与亚种这些低级分类阶元分类的依据。

三、分 类

本亚纲在甲壳动物中种类最多,共约18200种,占甲壳动物总种数的70%。分为2组,即薄甲组(*Leptostraca*)与真软甲组(*Eumalacostraca*),前者有7腹节,胸肢为叶足,全部同型,不特化。只1总目:叶甲总目(*Phyllocarida*),1目:叶虾目(*Nebaliacea*)。真软甲组只有6腹节,且常相互愈合而节数减少;绝大多数种类胸肢呈圆柱形,不同型,前1对或数对常特化成顎足。包括5总目,即原虾总目(*Syncarida*)、棘甲总目(*Hoplocarida*)、全甲总目(*Pancarida*)、囊甲总目(*Peracarida*)与真甲总目(*Eucarida*)。

原虾总目体小,结构简单,为典型冰川时期前的残遗动物,是活的化石。第一胸节游离或与头部愈合,其余体节几乎都呈圆筒形,完全没有分化。无头胸甲。胸肢特化程度

低,除末1—2对外,均双枝型。腹肢内肢退化或完全消失,但山虾目有2对腹肢有内肢,形成交配器。本总目分为2目,即山虾目(Anaspidacea)与地虾目(Bathynellacea)。

棘甲总目体大,前4个胸节与头部愈合。头胸甲短,虽向后伸展,覆盖在第三与第四胸节上,但只与前2个胸节愈合。大颚无活动齿。胸肢第一对为修饰足,第二至第五对为捉握足,有半钳,其中第二对最发达;这前5对胸肢均单枝型,无外肢。后3对为步足,双枝型,有外肢。腹部十分发达,5对腹肢也有上肢鳃。本总目只1目,即口足目(Stomatopoda)。

全甲总目体小,只第一胸节与头部愈合。头胸甲短,向后只达到第四胸节;雌体头胸甲形成孵育囊。大颚有活动齿。胸肢共8对,或末2个胸节无附肢而只有6对。第一对为颚足,双枝型,除内外肢外,还有内叶与上肢。后续各对均为步足,大多双枝型。腹部只前两节有附肢,单枝型,小而不分节。本总目也只1目:温泉虾目(Thermosbaenacea)。

囊甲总目只第一胸节或前数个胸节与头部愈合。头胸甲在原始的类群中正常,在高等的类群中则退化以至完全消失。大颚有活动齿。雌体胸肢具有抱卵板。本总目包括6目,即洞虾目(Spelaegriphacea)、糠虾目(Mysidacea)、涟虫目(Cumacea)、异足目(Anisopoda=Tanaidacea)、等足目(Isopoda)与端足目(Amphipoda)。其中糠虾目是本总目的基源类群,这个目与真甲总目的磷虾目有不少近似之处,另一方面,这目的古老类群疣背糠虾亚目却具有一系列的原始特征:出现第七腹节;心脏长形,发出多对按节排列的动脉;成体有触角腺与小颚腺两种排泄器官。由这古老的糠虾类群朝两个方向发展,一面发展成涟虫目、异足目与等足目。这3个目的排泄器官都是小颚腺,胚胎腹面均凸出,缺肢幼体无第八对胸肢。从涟虫目到等足目循序演化很明显,头胸甲与呼吸器官逐渐退化,到等足目甚至完全消失,以腹肢代行呼吸;第六腹节与尾节逐渐愈合;多核融合体的肠上皮逐渐形成;触角腺逐渐萎缩等。由古老的糠虾类群向另一方面发展成端足目,这一目与上述3目显然不同:排泄器官保留触角腺;胚胎腹面内凹;缺肢幼体有第八对胸肢。至于洞虾目,形态尚未研究清楚,其亲缘关系也就难以论述。

真甲总目8个胸节完全与头部愈合。头胸甲大,也与全部胸节愈合。大颚无活动齿。胸肢特化的程度因类群而不同。腹肢发达,双枝型。本总目包括2目,即磷虾目(Euphausiacea)与十足目(Decapoda)。

组、总目与目的检索表

- 1(2) 有明显的第七腹节..... 薄甲组
 - 只1总目..... 叶甲总目
 - 只1目..... 叶虾目
- 2(1) 无第七腹节,少数种类有第七腹节而不明显..... 真软甲组
- 3(6) 头部与8个胸节全部愈合而成头胸部;头胸甲发达,与头胸部完全愈合..... 真甲总目
- 4(5) 胸肢全部双枝型,不特化成颚足..... 磷虾目
- 5(4) 胸肢前3对特化成颚足,双枝型,后5对为步足,单枝型..... 十足目
- 6(3) 头部或不与胸节愈合,或只与前1个或几个胸节愈合而成头胸部;头胸甲大多不发达或完全退化。
- 7(18) 雌体胸肢有抱卵板..... 囊甲总目
- 8(15) 有头胸甲。

9(10) 体形独特,头胸部膨大,而腹部细长	涟虫目
10(9) 体形一般。	
11(12) 第二胸肢形成十分发达的螯足	异足目
12(11) 第二胸肢不形成螯足。	
13(14) 头胸甲长,覆盖整个胸部或其大部分	糠虾目
14(13) 头胸甲短,向后只达到第二胸节	洞虾目
15(8) 无头胸甲。	
16(17) 体背腹扁平。第一触角只有 1 鞭	等足类
17(16) 体左右侧扁。第一触角有 2 鞭	端足类
18(7) 雌体胸肢无抱卵板。	
19(22) 无头胸甲	原虾总目
20(21) 第一胸节与头部愈合而成头胸部。末一腹节不与尾节愈合	山虾目
21(20) 第一胸节不与头部愈合。末一腹节与尾节愈合	地虾目
22(19) 有头胸甲。	
23(24) 体小。雌体头胸甲形成孵育囊	全甲总目
只 1 目	温泉虾目
24(25) 体大。雌体头胸甲不形成孵育囊	棘甲总目
只 1 目	口足目

第二节 叶 虾 目

为软甲亚纲中最原始的类群。头胸甲大,形成壳瓣,呈囊状,左右弓起,包被头部、胸部以一部分腹部,但除头部外,头胸甲不与身体其余部分愈合。8 个胸节都游离。胸肢为叶足,各对都不特化。腹部细长,有 7 腹节和 1 尾节;尾节末端有 1 对长的尾叉。

一、形 态

外部形态

体小,绝大多数种类体长只数毫米,但伪叶虾属 (*Nebaliella*) 与双足叶虾 (*Nebalia bipes*) 体长却达 10 多毫米。最大的要算大叶虾 (*Nebaliopsis typica*), 体长达到 40 毫米。

头部不与胸部愈合,8 个胸节全部游离,各节都短。腹部细长,分为 7 个腹节和 1 个尾节;前 4 个腹节粗短,后 3 个腹节较长。尾节末端有 1 对通常细长的尾叉。在软甲亚纲中只本目有明显的第七腹节,同时也只本目与地虾目二者成体具备尾叉。

头胸甲很大,形成壳瓣,包被身体,向后一直达到第五腹节,但从头部后端第二小颚节发出后,完全游离,不与身体愈合。壳瓣两半部的前缘和腹缘都左右分开,而背缘前一大部分却左右愈合,后一小部分,实则是后缘,则又相互分开;愈合部分并无铰链结构。壳瓣左右部分间,在头部两侧有 1 对横走的闭壳肌。这对闭壳肌外端着生在壳瓣内面,而内端则在头部内以一肌腱左右相互连接。闭壳肌收缩时,能使壳瓣左右两半部分紧闭。壳瓣背侧前端中央突出,形成一额剑。额剑卵圆形,前端尖,基部有关节,借头部、眼柄以及第

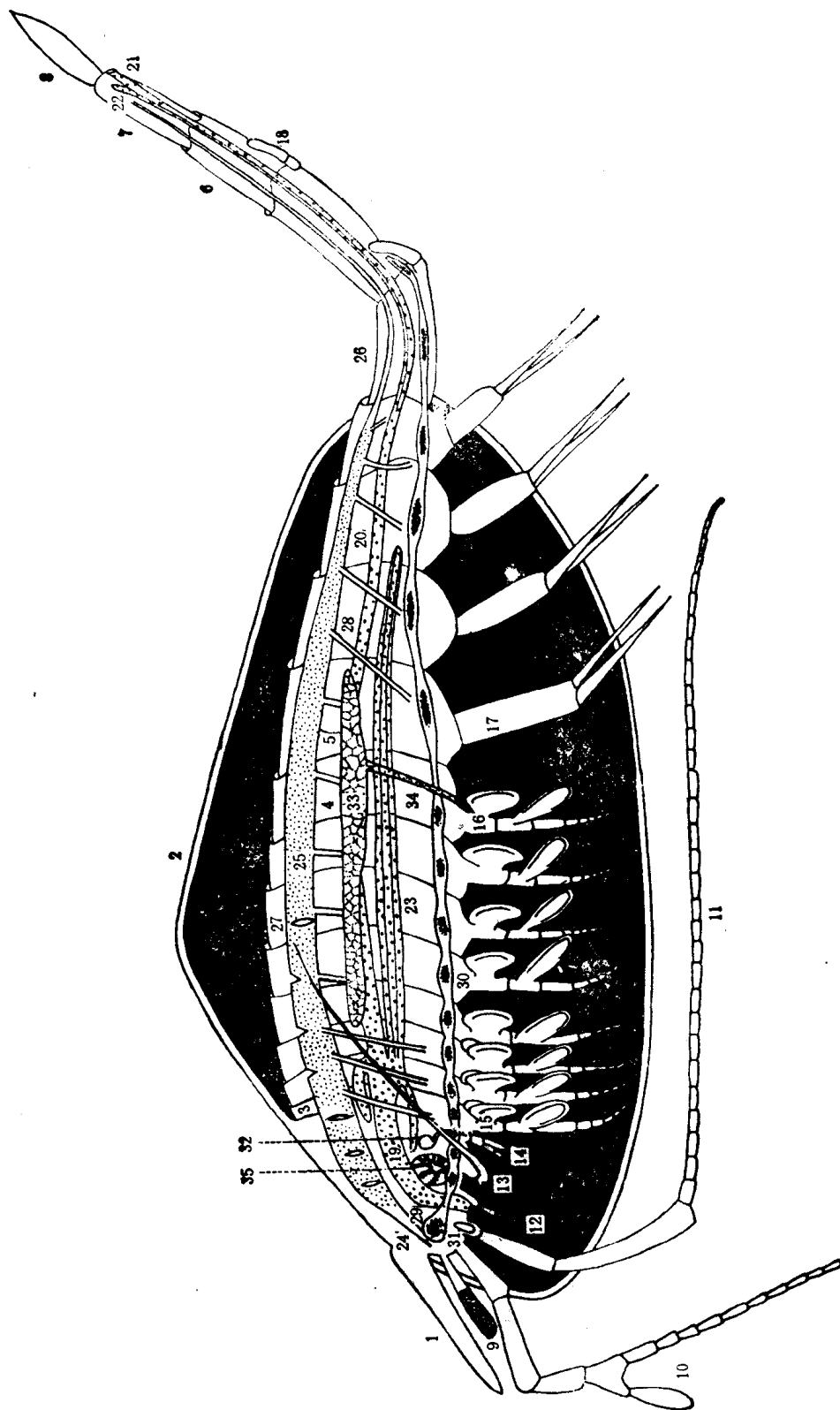


图 369 叶虾目有机结构模式图(据 Remane 与 Siewing 修改)

1. 额剑; 2. 壳; 3. 第一胸节; 4. 第二胸节; 5. 第一腹节; 6. 第七腹节; 7. 尾节; 8. 尾叉; 9. 复眼; 10. 第一触角; 11. 第二触角; 12. 大颚; 13. 第一小颚; 14. 第二小颚; 15. 第一胸节; 16. 第一腹节; 17. 第一腹肢; 18. 第六腹肢; 19. 复眼; 20. 中肠; 21. 后肠; 22. 直肠盲囊; 23. 中肠腺; 24. 前大动脉; 25. 心脏; 26. 后大动脉; 27. 第七心孔; 28. 第九侧动脉; 29. 脑; 30. 腹神经链; 31. 触角腺; 32. 小颚腺; 33. 精巢; 34. 输精管; 35. 闭壳肌。

一触角等不少肌肉的间接牵引而能活动(图 369)。

第一触角发达,着生于头部眼柄之后。单枝型,柄部 4 节,最后一节末端扩大,有一条节鞭以及一个位于节鞭之前的圆轴状或叶状突起。节鞭多节,一般长于柄部;其节数与长度随龄期而增加。第二触角很长,尤其雄体特别长。这对触角与一般甲壳动物不同,单枝型,无外肢,柄部叶虾属与拟叶虾属 (*Paranebalia*) 3 节;伪叶虾属与大叶虾属 (*Nebaliopsis*) 4 节;第二与第三节间大多弯曲呈膝状。节鞭的节数多少因种类不同而异,叶虾属与伪叶虾属节数多,而拟叶虾属与大叶虾属却较少。口器除一片上唇与一片游离缘中

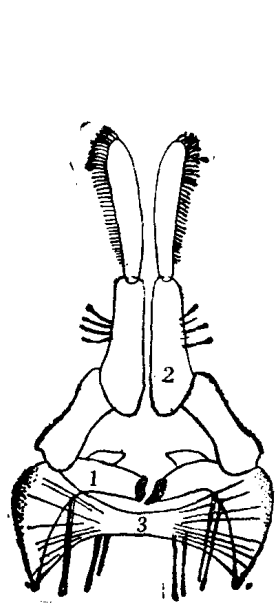


图 370 双足叶虾 (*Nebalia bipes*) 的大颚(仿 Sars)
1.咀嚼突; 2.大颚须; 3.大颚肌。

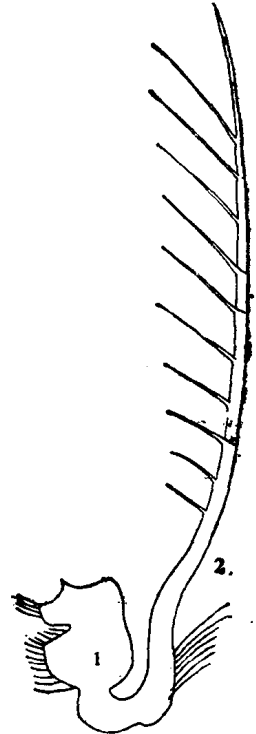


图 371 双足叶虾的第一小颚(仿 Sars)
1.基部; 2.鞭状体。

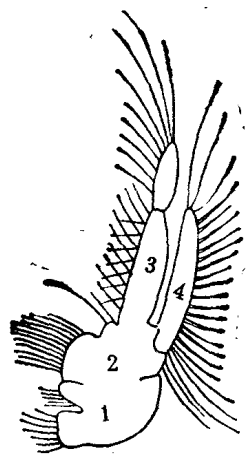


图 372 双足叶虾的第二小颚(仿 Sars)
1.基节; 2.底节; 3.内肢; 4.外肢。