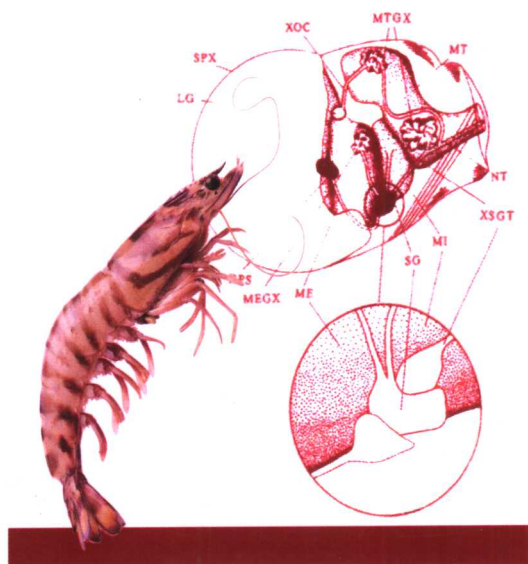


宁黔冀 编著

甲壳动物激素及其应用



Chemical Industry Press



化学工业出版社

现代生物技术与医药科技出版中心

甲壳动物激素及其应用

宁黔冀 编著



化学工业出版社

现代生物技术与医药科技出版中心

· 北 京 ·

近些年来,随着化学分析手段的改进以及分子生物学技术的不断发展,甲壳动物激素分泌和调控的研究及应用有了质的飞跃。本书结合作者的研究工作详述了甲壳动物的基本特征和经济价值、激素分泌器官的组织形态和功能、激素的种类和化学性质,以及其对甲壳动物生理活动的调控和作用机制等内容;在本书最后一章,作者结合多年来激素研究的成功范例,阐述了激素调控在虾、蟹等甲壳动物水产养殖中的应用状况和实例分析。书后附有参考文献及缩略语中-英文对照的内容,可方便读者深入借鉴和学习。

本书可供水产学院及生物系的师生、从事水产养殖的科研和生产技术人员参考。

图书在版编目(CIP)数据

甲壳动物激素及其应用/宁黔冀编著. —北京:化学工业出版社, 2006. 6
ISBN 7-5025-8980-5

I. 甲… II. 宁… III. 甲壳纲-激素-研究
IV. Q959.223

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2006) 第 071073 号

甲壳动物激素及其应用

宁黔冀 编著

责任编辑:郎红旗 梁静丽

责任校对:李 林

封面设计:关 飞

*

化 学 工 业 出 版 社
现代生物技术与医药科技出版中心 出版发行
(北京市朝阳区惠新里 3 号 邮政编码 100029)

购书咨询:(010)64982530

(010)64918013

购书传真:(010)64982630

<http://www.cip.com.cn>

*

新华书店北京发行所经销

北京市彩桥印刷有限责任公司印装

开本 850mm×1168mm 1/32 印张 6 1/2 字数 153 千字

2006 年 8 月第 1 版 2006 年 8 月北京第 1 次印刷

ISBN 7-5025-8980-5

定 价: 25.00 元

版权所有 违者必究

该书如有缺页、倒页、脱页者,本社发行部负责退换

前 言

关于甲壳动物内分泌学的研究历史虽然较长，但进展最快却是近二三十年的事，主要表现在三个方面：一是发现激素的来源并不局限于内分泌细胞比较集中的腺体，还来自散在的内分泌细胞，因此激素的种类日益增多，作用越来越复杂，许多激素的功能有待于进一步研究；二是随着化学分析手段的改进以及分子生物学技术的不断发展，激素作用机理的研究逐步深入，进入了分子内分泌学时代，为揭示甲壳动物活动的奥秘开拓了一个新的领域；三是越来越多的研究集中于甲壳动物的生长与繁殖，直接与养殖生产结合，从理论走向实践，指导生产，从而使内分泌学的研究进入到一个崭新的阶段。

这些新的进展在一般的有关甲壳动物学的教材中因篇幅所限难以深入介绍，而这些内容在科研实际工作中又是十分需要的。近十年来，作者在内分泌学应用于甲壳动物增养殖方面做了一些工作，学习、积累了不少经验，因此不揣冒昧，编写了这本书。希望本书相关内容的介绍，能为从事甲壳动物水产养殖的科研和生产单位的专业人员提供有价值的、实用的方法和信息。

在本书的编著过程中，杨洪、许晓军、和俊涛、魏凯和徐存拴在资料的收集、图表的绘制、书稿的审阅等方面给予了无私的帮助，并提出了宝贵的意见，在此向他们表示诚挚的感谢。

由于编者水平有限，缺点和错误在所难免，敬请专家和读者不吝指正。

编者

2006 年 7 月

目 录

第一章 绪论	1
第一节 概述	1
一、甲壳动物与国民经济的关系	1
二、甲壳动物的发育特征	4
三、甲壳动物的生殖特征	9
四、甲壳动物的颜色	10
第二节 甲壳动物激素的分类与作用机制	12
一、激素的分类	12
二、激素作用机制	15
第三节 激素鉴定	31
一、摘除和移植实验	31
二、激素的纯化与人工合成	31
三、体液中激素浓度的测定	31
第二章 甲壳动物的激素分泌系统	36
第一节 X-器官-窦腺复合体	36
第二节 Y-器官	36
第三节 大颚器官	37
一、形态学及组织学	37
二、甲基法呢醇的合成、代谢及运输	39
三、甲基法呢醇的生理功能	41
四、甲基法呢醇的作用机制	41
五、甲基法呢醇合成和分泌的调控	42
第四节 雄腺	43
一、雄腺的形态学与组织学	43
二、雄腺激素的化学性质	47

三、雄腺的生理机能	47
四、雄腺的起源	48
第三章 甲壳动物激素分泌的调节——神经介质和	
神经分泌	49
第一节 乙酰胆碱	51
一、甲壳动物存在乙酰胆碱系统的证据	51
二、乙酰胆碱的功能	54
第二节 胺	58
第三节 因子 1	58
第四节 神经分泌系统	59
一、X-器官-窦腺复合体	60
二、后联结器官和围心器官	65
第五节 神经分泌物质	66
一、神经分泌物质的多样性及其化学性质	66
二、甲壳动物的神经肽	70
第六节 神经分泌物质的储存和释放	81
一、神经分泌物质的储存	81
二、神经分泌物质的释放	82
第四章 甲壳动物的蜕皮与激素调节	84
第一节 蜕皮周期	84
一、概述	84
二、蜕皮周期的启动	85
三、蜕皮前期	90
四、蜕皮	96
五、蜕皮后期	98
第二节 蜕皮周期的控制	100
一、蜕皮前期的启动	100
二、蜕皮激素调控实验技术	101
三、蜕皮激素与靶器官的相互作用	102
四、与蜕皮有关的其他生理活动变化	111

五、蜕皮激素对非蜕皮活性的控制	117
第三节 甲壳动物幼体的蜕皮及其调控	118
一、Y-器官和蜕皮激素	119
二、X-器官-窦腺复合体及其对蜕皮的调控	120
三、其他内源因子对蜕皮的调控	123
第五章 软甲亚纲动物繁殖与激素分泌调控	125
第一节 雌性生殖及激素分泌调控	125
一、卵原细胞和生发带	125
二、卵子发生的初级阶段	127
三、卵子发生后期或次级卵黄发生	128
四、卵黄原蛋白和卵黄磷蛋白	130
五、卵黄发生的神经-体液调节	137
六、卵黄中的脂类和糖类	141
第二节 雄性生殖及激素分泌调控	142
一、睾丸的形态学发生及生殖带的形成和结构	143
二、精原细胞的分化	144
三、精原细胞分化的维持	144
四、初级精原细胞生精活性的控制	145
五、脑激素在维持初级精原细胞中的作用	146
六、甲基法呢醇对雄性交配行为的调节	147
七、软甲亚纲精子学研究现状	148
第六章 甲壳动物的性别决定与激素	158
第一节 甲壳动物的繁殖方式	159
第二节 遗传的性别决定	160
一、性染色体	160
二、无性生殖	162
三、多倍体与性别决定	163
四、外界因子与性别决定	164
第三节 性别分化	167
一、性二型	167

二、寄生去势	169
三、雄性的激素控制	170
四、雌性的激素控制	177
五、外界因素的影响	179
第四节 雌雄兼性	180
第五节 X-器官-窦腺复合体和 Y-器官的作用	181
第七章 经济甲壳动物的增养殖与激素	183
第一节 虾(蟹)的养殖现状及存在问题	183
第二节 激素调控在经济甲壳动物增养殖中的应用	184
一、催熟与同步产卵	184
二、促进蜕皮	188
三、促进生长	190
参考文献	199
缩略语	202

第一章 绪 论

第一节 概 述

甲壳动物学 (Carcinology) 是近半个世纪来在动物学中发展较为迅速的一个分支学科, 它以节肢动物门的甲壳纲为研究对象。甲壳纲在节肢动物门中仅次于昆虫纲和蛛形纲, 分 8 个亚纲、35 个目、370 余科约 27000 种。8 个亚纲中软甲亚纲包含的种几乎占总数的 70%, 而其中绝大多数种只隶属于等足目、端足目和十足目。

一、甲壳动物与国民经济的关系

甲壳类动物资源丰富, 经济意义可观且与人们关系极为密切, 其中不少种类可直接作为食物。如大型的蔓足类动物, 虽然其体外被有坚厚的壳板, 但内部柔软的身体却是鲜美可口的食物。再如, 东方人自古就有食用糠虾的传统习惯, 中国江苏北部沿海居民捕捞糠虾后将其制成虾酱。磷虾是多种经济鱼类以及鲸类、海豹等动物的天然饵料, 华丽磷虾 (*Euphausia superba*) 也可作为人类的食物。但主要的可食用的甲壳动物都属于十足目 (Decapoda), 以及分布在热带与亚热带浅海的对虾科 (Penaeidae) 也有不少重要的食用种类, 例如日本的日本对虾 (*Penaeus japonicus*)、印度的龙头对虾 (*P. carinatus*)、法国的三勾对虾 (*P. trisulcatus*) 以及美国的多毛对虾 (*P. setiferus*) 与巴西对虾 (*P. brasiliensis*) 等。在中国产量最

大、分布最广的要算中国对虾 (*P. chinensis*)，也称明虾。此外，长毛对虾 (*P. penicillatus*) 与墨吉对虾 (*P. merguiensis*) 在中国南方沿海产量也不小。龙虾科 (*Palinuridae*) 多数种类体型大，世界各国都视为珍品。中国广东与福建等东南沿海出产多种龙虾，其中以中国龙虾 (*Panulirus stimpsoni*) 产量为最大。除虾类外，十足目中还有许多蟹类也可食用，但产量高的种类不及虾类那样多。石蟹科 (*Lithodidae*) 中经济价值很高的堪察加拟石蟹 (*Paralithodes camtschatica*) 体型大，雄蟹头胸甲宽达 27cm，足长 50cm，体重约 8kg，雌蟹大小只有雄蟹的 1/5，通常不捕捞，产于太平洋北部，日本产量最高，美国次之。梭子蟹科 (*Portunidae*) 是十分重要的经济蟹类。其中普通滨蟹 (*Carcinus maenas*) 分布很广，欧洲大西洋沿岸尤其普遍。锯缘青蟹 (*Scylla serrata*) 雄体头胸甲长 9.8cm、宽 20cm，重达 1.5kg，日本、印度与中国产量最大。食用十足类不仅滋味鲜美，同时营养价值又高。特别是虾类资源，通过不断的开发与利用，加之人工养殖面积的增加，其产量逐年上升，20 世纪 50 年代全世界虾类年产量不到 50 万吨，60 年代为 67 万吨，而到 70 年代就突破了 100 万吨。目前，全球对虾年需求量约 120 万吨左右，贸易额达 70 多亿美元。

甲壳动物在渔业上的意义不仅由于其一部分种类为渔捞对象，可供人类食用，而更重要的是多数甲壳动物可作为经济鱼类的饵料。中国渔民自古以来就称枝角类 (*Cladocera*) 为鱼虫，是金鱼等观赏鱼类以及鳊、鲢、鲤、鲫等多种淡水经济鱼类的天然饵料。卤虫 (*Artemia salina*) 也可作为活饵料。这种动物在中国沿海各省的盐场中均有分布，但以辽宁、河北与山东三省为最多。卤虫产出的冬卵采集以后，经过处理即可随时放在盐水中孵出无节幼体，以供培养鱼类与虾、蟹等动物的幼体之用。中国出产的卤虫卵质量比丹麦、德国和美国的好，

孵化率达到 75%~90%。再如糠虾，它不仅是淡水鱼类，也是海洋鱼类的重要天然饵料。端足类（Amphipoda）中也有不少种类是经济鱼、蟹与鲸类的重要饵料。

池塘、湖泊、水库、江河与海洋等各种不同类型的水域都具有一定的自动调节能力，如果污染不超过生态系统的负载能力，进入水域的污染物可以通过物理的、化学的和生物的作用而得到净化。在水域自然净化的生物学过程中，一类小型甲壳动物——枝角类就起着十分重要的作用，这种作用在污水处理厂的氧化塘内特别明显。夏季氧化塘里枝角类动物大量繁殖，无疑提供了多套活的过滤与充气设备。通过枝角类强大的滤食作用，可除去水中细菌、微型藻类以及有机腐屑等悬浮物达 99% 以上。枝角类对食物的大量需求决定了其高度的氧气需求，这类动物不停浮游与滤食，大触角与胸腔频繁搏击，促进水域的充气作用，借以补偿大量氧气。据研究，如果每升水里含有枝角类动物 50 只，水体净增的氧气量几乎达到 100%。

在甲壳动物中，有些种类可供药用。陆栖的寻常平甲虫（*Armadillidium vulgare*）俗称西瓜虫，自古以来就用来治病。全虫沸水烫死晒干或鲜用，有平喘、通经、利尿、解毒的作用，主治哮喘、血淋、小便不利、疮肿等。龙虾不仅是名贵的食品，还可用来治病，虾肉配伍其他中药可治阳痿，虾壳治扁桃腺炎与过敏症。蟹类也有清热、散血、滋补以及消肿的药用价值。

甲壳动物有一部分种类本身就是寄生虫。甲壳动物 8 个亚纲中除头虾亚纲、鳃足亚纲与须虾亚纲外，其余 5 个亚纲或多或少都有一些寄生种类。寄生甲壳动物的宿主包括各种水生动物，尤其是鱼类常因甲壳动物的寄生而引起疾病以至死亡，造成渔业上很大的损失。寄生甲壳类通常寄生在鱼类的鳍条、体表和鳃上，个别种类也寄生在体内。如寄生桡足类引起的鱼类

铁锚虫病，会引起鱼类大量死亡。贝类养殖常遭受甲壳动物的侵害，其中对经济贝类危害最严重的甲壳动物是藤壶，贻贝壳上密生藤壶以后，其生长就受影响。春季藤壶的腺介幼体大量附着在珍珠贝的介壳上，引起珍珠贝的死亡。

二、甲壳动物的发育特征

甲壳动物个体发育的全部历程同一般动物一样，也分为胚胎时期（embryonal epoche）与胚后时期（postembryonal epoche）两个阶段。这两个阶段的发育变化十分复杂，尤其胚后时期。

（一）胚胎时期

胚胎时期从受精卵初次卵裂开始，到幼形动物孵化适应于独立生活为止。这一时期包括三个过程：卵裂、原肠胚形成以及中胚层发生。

1. 卵裂

甲壳动物的卵呈圆形，椭圆形很少。精子形状很多，常包于精荚内。受精卵像其他节肢动物一样，行典型的表面卵裂。但不少类群，如鳃足类、介形类、桡足类、蔓足类、山虾类、磷虾类以及萤虾属等少数十足类的卵却是均等或不等的完全卵裂。完全卵裂是甲壳动物所保留的原始特征之一，无论卵黄少而随后间接发育的卵还是卵黄多而随后直接发育的卵都行完全卵裂。这种多卵黄卵的完全卵裂既有大多数节肢动物表面卵裂的特点，也有环节动物完全卵裂的倾向。

2. 原肠胚形成

甲壳动物除蔓足类外，几乎都以内陷（emboly）方式形成原肠胚。内胚层细胞、中胚层细胞以及生殖细胞都陷入在囊胚腔内。十足类中多卵黄而表面卵裂的卵子本来并不适宜于以这种方式形成原肠胚，但由于其远祖具有卵黄少而完全卵裂的

卵子，因此仍然保持以内陷形成原肠胚。

3. 中胚层产生

甲壳动物的幼体与成体二者中胚层的来源不同。山虾属、对虾属、半糠虾属以及多种十足类在无节幼体发育过程中，先在胚盘形成之后，一部分囊胚层细胞随着内胚层细胞与生殖细胞落入胚内，并向前移动，在外胚层之下排列成“V”字形并不分节的成对中胚层带。无节幼体的这些中胚层随后都形成体腔囊。

成体大颚节之后诸体节的中胚层由肛前出芽生殖带逐渐形成，而非同时产生。肛门出芽生殖带又名肛前形成带，由一列横排的外胚层细胞与中胚层细胞组成，其中胚层细胞特称端细胞（teloblast）。甲壳动物各属中端细胞的数目是一定的，山虾属、对虾属、新糠虾属、鼠妇属、海蟑螂属以及钩虾属等以8个端细胞为最常见。端细胞通过一次不等分裂，前一系列直接为大颚节之后的较小子细胞，再通过多次迅速分裂形成第一小颚节的全部中胚层细胞；而后一系列较大的子细胞则成为第二小颚节的端细胞，然后端细胞再进行不等分裂。这样自前而后，逐节形成中胚层。

（二）胚后时期

胚后时期从幼形动物营独立生活开始，直到个体成熟为止。在甲壳动物学中，胚后时期的发育往往称为幼体发育。

1. 变态与蜕皮

在甲壳动物胚后发育的过程中，前后相继要经过几个幼体期；从一个幼体期变成另一个幼体期必须蜕皮一次，同时各期幼体本身又需通过几次蜕皮，蜕皮的次数因属或种的不同而异。蜕皮一次，幼体就增加一龄。蜕皮前后幼体主要在外部形态上发生显著的变化，而内部器官大多变化不大。由卵中孵出

而尚未蜕皮的幼体称为第一龄幼体，蜕皮一次后称为第二龄幼体，余类推。前后两次蜕皮之间的时期称为龄期。在一定龄期中，动物的体态称为龄，幼体的称为幼龄，成体的称为成龄。每个幼体都有几个幼龄（instar）与幼龄期，一龄幼体在第一幼龄期末蜕第一次皮，蜕皮后的幼龄即为第二幼龄，以后终末幼龄蜕皮一次后，就变为成体。

关于幼体发育，有些甲壳类从卵孵出的幼体不经变态就与成体十分相似，称直接发育，如枝角类（Cladocera）、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。但与此相反，多数类群必须通过一系列的幼体变态阶段才能转变为成体的样子，称间接发育。大部分甲壳类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后无节幼体。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。无节幼体之后的发育阶段在不同类群中是不同的，如背甲类和无甲类通过数次蜕皮到成体却是一个渐变的过程。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期，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的眼，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一致，经后无节幼体期进入原蚤状幼体期（protozoaea，即短眼柄幼体期），通过蚤状幼体（zoaea，即带叉幼体）进入幼体后期（postlarval stage，即带鞭幼体）。各期的特点主要与附肢的发育及它们在运动中的作用有关，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字，各类群并不统一。有的如蜉虾蛄（*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*），从结构看较早期口足幼体进化。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。对寄居蟹而言，这一阶段称寄居蟹后期幼体（*glaucothoe*）。

2. 生长与发育

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壳多糖（*chitin*，又名甲壳素）硬壳，蜕皮一次才能长大一些。一般其生长过程可分4个阶段。

① 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。

② 蜕皮期。即真正蜕皮的过程，身体吸收水分而长大，蜕掉老壳。

③ 蜕皮后期。新壳钙化变硬，较大的甲壳类如蟹和蜉蛄等，此阶段多隐蔽不吃不动。

④ 蜕皮间期。即平时其硬壳的正常阶段。蜕颚足其口部尚有第一、二对小颚及一对大颚，第一对步足呈鳌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螯蛄虾（*Upogebia*），它们生活在穴中，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黏附的颗粒, 经第二颚足刷下传入口。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。

蜕皮的过程受不同腺体分泌的激素所控制。如将螯蛄的眼柄切除, 则提早蜕皮, 说明眼柄中存在抑制蜕皮激素。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, 这可能是由于身体其他部分产生蜕皮控制激素的速度不同, 有关这部分的详细内容见第四章。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, 动物身体因吸水而肿胀, 这一过程也受激素的控制, 当蟹 (*Carcinus*) 的眼柄在蜕皮前被切除后, 要比未经手术的蟹肿胀得大。蜕皮后肿胀的速度因种类而异, 如螯蛄约在 6h 内完成身体的胀大, 而小型甲壳类如蚤只需 1min。

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 4d 蜕皮, 接着是第 6、8、10d 蜕掉, 固着 47d 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, 生长速度则

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。水流速度为 2.77km/h 时，生长速度增加，这可能是由于水流带来了更多的食物所致。更快的水流则可使生长速率降低，并冲掉幼小的藤壶。

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。影响生长的因素有：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*）在成熟后的生长明显减少，并且蜕皮间期的时间延长。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。在实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 0.4%~3.5% 的盐度，中华绒螯蟹（*Eriacheir sinensis*）在淡水中蜕皮间期比在咸水中的短。⑤温度。每种都有一个适温范围，超过适温范围则生长减退。如矮小剑水蚤为 10~30℃，长肢龙虾为 20~29℃。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。许多甲壳类常有蟹奴寄生，如蟹奴仅在宿主体内时，宿主并不停止生长蜕皮，但蟹奴生出体外，宿主则停止蜕皮。如口足类被外寄生的贝类侵袭时，蜕皮率比正常个体的 1/3 还低。

三、甲壳动物的生殖特征

大部分甲壳类均为雌雄异体，行有性生殖；但鳃足类中有