



锦绣龙虾 生物学和 人工养殖技术研究

梁华芳 何建国 著

*JINXIU LONGXIA
SHENGWUXUE HE
RENGONG YANGZHI
JISHU YANJIU*



海洋出版社

锦绣龙虾生物学和 人工养殖技术研究

梁华芳 何建国 著

海洋出版社

2012年·北京

图书在版编目 (CIP) 数据

锦绣龙虾生物学和人工养殖技术研究/梁华芳, 何建国著. —北京: 海洋出版社, 2012. 1

ISBN 978 - 7 - 5027 - 8183 - 5

I. ①锦… II. ①梁… ②何… III. ①龙虾 - 水生动物学 - 研究 ②龙虾 - 人工养殖 - 研究 IV. ①S966. 12

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2011) 第 277938 号

策划编辑: 郑珂

责任编辑: 常青青

责任印制: 赵麟苏

海洋出版社 出版发行

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

北京市海淀区大慧寺路 8 号 邮编: 100081

北京盛兰兄弟印刷装订有限公司印刷 新华书店发行所经销

2012 年 1 月第 1 版 2012 年 1 月北京第 1 次印刷

开本: 787mm × 1092mm 1/16 印张: 9

字数: 192 千字 定价: 50.00 元

发行部: 62132549 邮购部: 68038093 总编室: 62114335

海洋版图书印、装错误可随时退换

前　言

龙虾是驰名世界的海产品，其营养丰富、口味鲜美、色泽鲜艳，有“虾中之王”，甚至“海中之王”的美称，在世界各地都被视为海中珍品，价格高昂。在我国，因为龙虾外观体型大，步足粗壮，并带有两条长而密布棘刺的触角，行动起来气派非凡，活像神话中的龙，在古代便被称为龙虾，是帝王将相的美食佳肴，目前也是高级宴席上的“贵族”。据报道，全球每年捕获的龙虾大约有 77 000 t，产值大约 5 亿美元；1996—2002 年全世界龙虾类（龙虾次目）年捕捞量为 77 000 ~ 83 000 t。2002 年为 78 000 t，其中龙虾科的种类为 74 695 t，龙虾属（*Panulirus*）约 61 771 t，岩龙虾属（*Jasus*）约 10 655 t，为主要渔业捕捞类群。龙虾属中主要产于加勒比海诸国的眼斑龙虾（美洲龙虾，*Panulirus argus*）总产量最大，年产量近 40 000 t；其次是产于澳大利亚的天鹅龙虾（*P. cygnus*），年产量 10 000 t 上下；其他各种龙虾产量都不太大，但具有较高的经济价值。

我国海产龙虾属龙虾有 8 种，产量最大的是中国龙虾，其次是波纹龙虾和锦绣龙虾，这 3 种龙虾也是我国养殖的主要品种。锦绣龙虾是龙虾属中个体最大的，最大个体重达 12 kg，其生长速度快，1 年可长到 400 g，2 年可长到 1 kg。锦绣龙虾是 8 种龙虾中价格最贵的，售价高达 600 元/kg。但由于过度捕捞和近海污染，使得锦绣龙虾的资源量急剧下降，甚至已到了无龙虾可捕的境地。为了保护这一重要的海产资源，锦绣龙虾已被列为广东省二级水生保护动物，福建省重点保护水生野生动物，广东和福建等省建立了锦绣龙虾保护区。

锦绣龙虾的生物学和人工养殖技术在国内鲜有报道，我们从 2005 年开始对其主要生物学和人工繁殖、养殖技术进行了研究，希望能通过我们的一些工作，对保护和利用这一宝贵资源有所帮助。

本著作的研究工作得到中山大学翁少萍、吕玲、徐晓鹏、黄志坚和广东海洋大学杜国平、温崇庆、杨奇慧、刘楚吾等教师及参与相关研究的学生的大力支持和帮助；部分研究工作在广东海洋大学海洋生物研究基地进行，对此我们表示衷心感谢！

在本书编写中我们参考和引用了有关专家、学者的宝贵资料和文献，在此表示衷心感谢。

由于水平所限，错误与不足之处在所难免，敬请各位专家和读者批评指正。

著　者
2011 年 6 月

目 录

第一章 概述	(1)
第一节 龙虾简介	(1)
第二节 龙虾的资源和分布	(2)
第三节 龙虾生活史	(4)
第四节 龙虾生物学和人工繁殖研究概况	(4)
第五节 世界龙虾养殖概况	(15)
第二章 锦绣龙虾形态构造	(16)
第一节 锦绣龙虾的外部形态	(16)
第二节 锦绣龙虾的内部构造	(17)
第三章 龙虾的分类	(24)
第一节 锦绣龙虾的系统分类地位	(24)
第二节 锦绣龙虾的分子分类	(28)
第四章 锦绣龙虾的种质	(35)
第一节 锦绣龙虾的 β -actin 基因	(35)
第二节 锦绣龙虾线粒体全序列分析	(37)
第五章 锦绣龙虾的生活习性	(59)
第一节 锦绣龙虾栖息习性	(59)
第二节 锦绣龙虾的食性与摄食行为	(59)
第三节 锦绣龙虾对环境的适应	(60)
第六章 锦绣龙虾的繁殖生物学	(63)
第一节 锦绣龙虾的繁殖期及性腺发育	(63)
第二节 锦绣龙虾胚胎发育	(65)
第三节 锦绣龙虾幼体发育	(68)
第七章 锦绣龙虾的生长	(76)
第一节 锦绣龙虾的蜕皮和蜕壳	(76)
第二节 附肢的再生	(77)
第三节 锦绣龙虾生长	(78)
第八章 锦绣龙虾生理学研究	(84)
第一节 锦绣龙虾消化酶活力	(84)
第二节 锦绣龙虾耗氧率和窒息点的研究	(90)

第九章 锦绣龙虾人工繁殖技术	(95)
第一节 锦绣龙虾亲虾培育技术的研究	(95)
第二节 叶状幼体培育	(98)
第十章 锦绣龙虾人工养殖技术	(105)
第一节 锦绣龙虾工厂化养殖技术	(105)
第二节 锦绣龙虾网箱养殖技术	(111)
参考文献	(118)

第一章 概 述

第一节 龙虾简介

龙虾有“虾中之王”，甚至“海中之王”的美称，自古以来在世界各地都被视为海中珍品，价格高昂。龙虾是虾类中最大和最美丽的虾种。它躯体粗壮，呈扁圆形，壳色鲜艳，有美丽的斑纹，腹较短，头胸甲坚硬，且多棘刺，触角发达，两条长而带有棘刺的第2触角和5对粗壮的步足，伸展起来很像神话里的龙，早在远古时期便被称为龙虾，过去是帝王将相的美食佳肴，在世界各国都是传统的高级海鲜，现在也是高级宴席常见的品种。

在动物学中，汉语“龙虾”与英文的“lobster”范围不同，前者是指龙虾下目的种类，包括多螯虾（Polychelidae）、龙虾（Palinuridae）和蝉虾（Scyllaridae），而不包括西方称为lobster的螯虾下目Astacidea的螯虾和螯龙虾。亚洲地区所称之龙虾则是指无螯足的龙虾（spiny lobster），隶属龙虾科（Palinuridae）的种类，是大型名贵爬行虾类。以前，由于东西方文化的差异，龙虾的表示较为混乱，现在比较统一的认识是以“lobster”或“clawed lobster”表示海产螯虾，“crayfish”表示淡水螯虾，“spiny lobster”则为东方国家所称的龙虾，然而所有这些龙虾次目（Palinuridea）的种类都可统称为“lobster”。本文所指龙虾类属于龙虾科的种类。

龙虾的身体由头胸部、腹部和附肢组成。龙虾属的种类其身体前端不具额角，仅有触角板，无眼眶，有眼上刺；第1触角柄部细长，分3节，末端生出内外两肢；第2触角柄部粗壮，亦分3节，具大棘，末端生着一长鞭，柄部第1节基部内凹，与触角板侧缘之隆脊构成特殊的响器。5对步足形状相似，末端呈爪状，唯雌性第5步足末端形成假螯；腹部较短小，腹肢十分退化，两性皆不具第1腹肢，第2至第5腹肢呈叶片状，雄性单肢，无内肢，雌性双肢，内外肢均发达；尾肢宽阔，与宽大尾节形成强大的尾扇。

龙虾一般生活在温暖的海底中，喜在岸边爬行，行动缓慢，不善游泳，生性畏强光，白天潜伏在礁缝隙中，夜出觅食，以小鱼、小贝类、蟹类、海胆、藤壶、多毛类和海藻为饵料。龙虾食量大，耐饥饿能力强，一周不进食也不会饿死。

龙虾一般栖息于高盐的海区中，栖于几米到数十米不等深度的岩礁缝隙、石洞、珊瑚礁中，有群栖习性，不同种类的龙虾可以和平共处，但在饥饿时会相互残食，刚蜕壳的龙虾常成为被攻击的对象。龙虾喜厮斗，并由响器发出“吱吱”声用以惊吓对方，遇到敌害或环境恶劣时也会发出声音。

龙虾耐低氧能力强，离水一段时间也不会死亡。因而运输方便，可用水车运输，也可以干运。在控制温度和氧气的条件下，干运 10 h 成活率可达 100%。

龙虾营养价值高，味道鲜美。一只龙虾可食部分占体质量的 60%，经初步分析，中国龙虾成分（食用部分）100 g 中的含量如下：水分 76 g、蛋白质 19.37 g、脂肪 1.6 g、碳水化合物 0.7 g、灰分 1.8 g、钙 41.95 mg、磷 266.7 mg。

龙虾的壳也能充分利用。由于龙虾有 1 对超出体长的触角、1 对尖锐的眼上刺、5 对粗壮的步足、宽大的尾扇，加上诱人的体色和斑纹，显得威武好看，所以，由龙虾壳制成的标本和工艺品，也深受人们欢迎。龙虾的壳较大、较厚，是提取甲壳素的好原料，甲壳素在医药、生物防护、保鲜剂制作等方面的应用前景广阔。

第二节 龙虾的资源和分布

据报道，全球每年捕获的龙虾大约有 77 000 t，产值大约 5 亿美元。1996—2002 年全世界龙虾类（龙虾次目）捕捞量约 7.7 万~8.3 万 t，2002 年为 7.8 万 t，其中龙虾 74 695 t，蝉虾类 3 619 t。龙虾类中的龙虾属 (*Panulirus*) 约 61 771 t，岩龙虾属 (*Jasus*) 约 10 655 t，为主要渔业捕捞类群。龙虾属中主要产于加勒比海诸国的眼斑龙虾（亦称美洲龙虾，*Panulirus argus*）总产量最大，年产量近 4 万 t；其次是产于澳大利亚的天鹅龙虾 (*P. cygnus*)，年产量 1 万 t 上下；其他龙虾属种类产量都不太大，但具有较高的经济价值，多为混合捕捞中的重要产物，分检出后常可卖出高价。龙虾生活在平软底质（泥质或沙质）的可用拖网捕获，但多数龙虾是通过虾笼或其他陷阱类网具捕获的。我国从 20 世纪 90 年代较多消费海产龙虾以来，全国大中城市市场上的龙虾大部分都是进口产品。据报道，1998 年上海、北京、广州等城市进口活龙虾的总量不少于 1.5 万 t。2002 年以来，仅广州的黄沙水产批发市场进口的龙虾就超过了 2 000 t。

龙虾在我国福建南部、台湾和广东近海是受重视的渔业资源之一。福建省晋江的围头，龙海的浯屿，东山沿海诸岛；广东陆丰的甲子、湖东、砧石，海丰的遮浪，惠阳的澳头，台山的上、下川岛，阳江的沙扒，电白的南海，湛江的硇洲岛等都是龙虾的产地。海南岛的文昌、琼海、万宁、陵水、崖县沿海地区皆有龙虾分布，尤其是我国的西沙群岛盛产多种龙虾（纪成林，1976 a）。其中产量较大的是中国龙虾 (*Panulirus stimpsoni*)，波纹龙虾 (*P. homarus* Linnaeus, 1758) 和锦绣龙虾 (*P. ornatus* Fabricius, 1798)。

龙虾属的种类全世界共有 19 种（表 1-1），在印度—西太平洋区有 10 种，我国分布的龙虾有 8 种，包括中国龙虾、波纹龙虾、日本龙虾、长足龙虾、锦绣龙虾、密毛龙虾、黄斑龙虾和杂色龙虾。由于过度的捕捞和环境污染等原因，资源量已较少，中国沿海地区如广东、福建和海南等，都把锦绣龙虾列入二级保护水生动物或重点保护水生野生动物。

表 1-1 龙虾属种类及分布 (来源: FAO's Species Catalogue No. 13)

种类/拉丁文学名	地理分布
中国龙虾 (<i>Panulirus stimponi</i>)	印度 - 西太平洋地区: 中国的南部沿海上海至汕头之间、台湾、香港, 泰国
锦绣龙虾 (<i>Panulirus ornatus</i>)	印度 - 西太平洋地区: 从红海和非洲东部至日本南部、澳大利亚、斐济群岛和所罗门群岛
波纹龙虾 (<i>Panulirus homarus</i>)	印度 - 西太平洋地区: 东非到日本、印度尼西亚、澳大利亚、新喀里多尼亞和玛贵斯群岛
日本龙虾 (<i>Panulirus japonicus</i>)	仅分布于西太平洋的日本, 韩国, 中国东海近海、厦门和台湾
杂色龙虾 (<i>Panulirus versicolor</i>)	印度 - 西太平洋地区: 整个红海和非洲东岸到日本南部、密克罗尼西亚、美拉尼西亚、澳大利亚和波利尼西亚
黄斑龙虾 (<i>Panulirus polyphagus</i>)	印度 - 西太平洋地区: 从巴基斯坦和印度到越南、菲律宾、印度尼西亚、中国、澳大利亚北部和巴布亚海
长足龙虾 (<i>Panulirus longipes</i>)	印度 - 西太平洋地区: 从非洲东部到日本和波利尼西亚。亚种 <i>P. l. longipes</i> 从非洲东部到泰国、台湾、菲律宾和印度尼西亚, <i>P. l. femoristriga</i> 分布在日本、印度尼西亚、新几内亚、澳大利亚等
密毛龙虾 (<i>Panulirus penicillatus</i>)	印度 - 西太平洋和东太平洋地区: 自红海、非洲东岸到日本、中国、夏威夷、美国西岸的 Clipperton 岛, 有些分布在墨西哥海岸
断沟龙虾 (<i>Panulirus interruptus</i>)	东太平洋地区: 加利福尼亚湾及下加利福尼亚半岛的太平洋海岸, 北至加利福尼亚州的圣路易斯奥比斯波
眼斑龙虾 (<i>Panulirus argus</i>)	西大西洋区: 百慕大群岛、美国北卡罗来纳州到里约热内卢、巴西
天鹅龙虾 (<i>Panulirus cygnus</i>)	印度 - 西太平洋地区: 限于澳大利亚西部的亚热带海域 (21°48'S ~ 34°30'S)
棘刺龙虾 (<i>Panulirus echinatus</i>)	巴西东北部和大西洋群岛
<i>Panulirus gracilis</i>	西太平洋地区: 从加利福尼亚半岛 (墨西哥) 到秘鲁派塔和加拉帕戈斯群岛 (厄瓜多尔)
斑点龙虾 (<i>Panulirus guttatus</i>)	西大西洋地区: 百慕大群岛、巴哈马群岛、南弗罗里达、伯利兹、加勒比海
<i>Panulirus inflatus</i>	东太平洋地区: 主要分布在墨西哥西海岸
滑尾龙虾 (<i>Panulirus laevicauda</i>)	西大西洋地区: 百慕大群岛和弗罗里达到巴西
<i>Panulirus marginatus</i>	夏威夷群岛
<i>Panulirus pascuensis</i>	南太平洋地区: 智利的复活节岛和皮特克恩岛
华贵龙虾 (<i>Panulirus regius</i>)	东大西洋地区: 非洲西岸, 介于摩洛哥和地中海西岸 (西班牙东岸、法国南岸)

第三节 龙虾生活史

龙虾 (*Panulirus*) 的受精卵经过 22~90 d, 甚至更长时间的胚胎发育期 (不同种类和不同水温条件决定孵化时间), 初孵出的幼体为龙虾叶状幼体 (Naupliosoma), 是生命周期的开始, 1 h 后变为叶状幼体期 (Phyllosoma), 叶状幼体营浮游生活, 浮游时间长短依种类不同而有差异, 有的种类只需要 3 个多月 (如 *Palinurus elephas*), 有的种类要半年甚至更长的时间 (如日本龙虾), 经过 10~11 期的变态, 变成游龙幼体 (Puerulus), 从游龙幼体开始转入底栖生活, 再变态成幼龙虾 (Juvenile)。幼龙虾经过多次蜕壳, 逐渐长大, 小规格龙虾 (<10 g) 蜕壳周期约为 10~15 d, 并随长大蜕壳周期变长。大规格的龙虾 (>500 g) 蜕壳周期 2~3 个月。当龙虾长到成体后便可达到生理成熟。达到生理成熟的龙虾其大小因种而异, 中国龙虾大小为头胸甲长 5.0~6.0 cm, 年龄为 15 个月, 体质量达 250 g; 波纹龙虾繁殖月龄为 15 个月, 体质量达 250~400 g; 锦绣龙虾繁殖月龄为 28~29 个月, 体质量达 950~1 000 g。具有繁殖能力的龙虾, 在适宜的温度和盐度等生态条件下, 性腺逐步发育成熟。龙虾交配后的 1~30 d 才产卵, 产出的卵黏附在腹部附肢上, 并在腹肢上完成整个胚胎发育周期。

第四节 龙虾生物学和人工繁殖研究概况

一、龙虾生活习性

(一) 龙虾栖息习性

龙虾的叶状幼体营浮游生活, 幼龙虾和成龙虾营底栖生活。生活在水深 8~200 m, 多分布在 20~30 m 的浅海里; 常栖息于礁石缝隙、乱石堆、珊瑚丛中。龙虾昼伏夜出, 白天多隐匿于岩礁石洞中, 头部和触角露于外, 仅显露两对触角和头部, 第 2 触鞭常向前摆动或呈“V”字形分开, 用以感触外部动向; 夜间龙虾外出觅食, 经过养殖驯化的龙虾, 白天也外出觅食; 遇到恶劣的环境时会逃离洞穴。

龙虾依靠步足爬行, 不善游泳, 行动较迟缓, 但触角反应较灵敏, 遇有敌害就转动第 2 触角, 由摩擦发音器发出“吱吱”声响, 用以惊吓对方。受惊时, 龙虾常屈腹弹跳, 引体向后, 被捕后便用尾扇频频拍打胸部挣扎摆脱。龙虾喜撕斗, 常以俯冲方式攻击对方。

龙虾有群栖习性, 虾群区域性明显, 常因季节水温变化和索饵、生殖等因素发生迁移。通常, 夏季栖于浅水处, 秋冬移向较深海区, 繁殖时又回到浅海处。

(二) 龙虾的食性

龙虾以摄食动物性饵料为主, 也摄食植物性饵料。凡能得到的小鱼、虾、蟹类、

小贝类、海胆、藤壶、多毛类等均可为食，在它们的胃中也常可见到藻叶碎片。人工投饲中，喜食鱼类、贝类、虾蟹类等，也食对虾人工配合饲料。龙虾食量大，耐饥饿能力强，食物缺乏时，7~10天不进食也不致饿死。

二、龙虾繁殖生物学

(一) 龙虾繁殖期及繁殖次数

不同龙虾繁殖期不同，如中国龙虾2—10月为繁殖期，多为3—9月，6—9月为抱卵高峰期，一年可抱卵1~3次。波纹龙虾的生殖期为5—9月，盛期为7—8月，一年可抱卵3次，间隔为15~20 d。Chittleborough (1976) 报道长足龙虾 (*P. longipes cygnus*) 在天然海区1年繁殖1~2次，在室内提供丰足饵料和高温条件下，1年繁殖多达6次。Kittaka (1989) 等报道日本龙虾1年繁殖1次。

(二) 龙虾性腺发育

1. 雄性生殖系统及性腺发育

龙虾的雄性生殖系统由精巢、输精管、精囊和雄性生殖孔组成。精巢为一对棒状体，其横切面由胶原纤维索、网状结缔组织和曲细精管组成。精囊位于两边输精管的末端，起源于邻近的输精管，由高度进化的管状结构组成，包含精子群和凝胶组织，且组织学观察显示，精囊的管壁由中性黏多糖组成，而精子群和凝胶组织中含有丰富的酸性黏多糖。

关于精子发生的研究报道较少，韦受庆 (1985) 认为中国龙虾的精子发生经过精原细胞、初级精母细胞、次级精母细胞、精细胞阶段，然后变态为精子；精原细胞近基膜，核常分叶，核仁位于核中央，染色很深；一部分精原细胞长大成为初级精母细胞。精细胞变态过程初步可分5个时期：早期精细胞期、顶体颗粒细胞期、顶体囊期、顶体分化期、成熟精子期。

龙虾精子的结构包括以下几个部分：1个细胞核、1个板层区 (lamellar region) 和顶体。核位于中央，占据精子的绝大部分，细胞核内有不凝固的染色质被核膜包围，成熟的精子为非典型精子，没有鞭毛，不能运动。

2. 雌性生殖系统及性腺发育

龙虾的雌性生殖系统由卵巢、输卵管和雌性生殖孔组成。龙虾卵巢有一对，中间溢细成H状，位于心脏背侧下方，通过横肌与心脏附近肌层相连。卵巢下接输卵管，以生殖孔开口于第三步足基部。随着性腺的发育，卵巢颜色依次为透明状、乳白色、浅黄色、橘黄色和橘红色，这主要由卵黄积累引起。

中国龙虾卵巢的发育可分为6个时期。

I期：卵巢极细透明，肉眼不易观察，无色素。

II期：卵巢宽度小，半透明，卵巢内具有大量处于活跃增殖的卵原细胞，卵原细胞向卵巢中央迁移，形成增殖中心，一些卵原细胞分化形成卵母细胞。

III期：卵巢长度、宽度增加，卵巢内主要为卵母细胞，且开始积累卵黄。

IV期：卵巢继续增大，由浅黄色变成橘黄色，卵母细胞大量积累卵黄粒，体积迅

速增大，核膜、核仁清晰。

V期：卵巢体积达最大值，呈橘红色，细胞内充满卵黄。

VI期：卵巢排卵后萎缩，呈半透明管状，卵巢内具有少量卵原细胞，与发育早期相似。

中国龙虾卵子的发生分为以下几个时期：增殖期、生长期（包括小生长期和大生长期）、成熟期。在繁殖季节中，卵原细胞多次分裂而增加数量，其中一部分卵原细胞进入生长期成为卵母细胞，随卵黄增加并经成熟分裂而成次级卵母细胞，最终发育为成熟卵子。卵子的发生分期如下。

(1) 增殖期：经过多次有丝分裂数量增加，卵原细胞位于卵巢中央，没有滤泡细胞包围，核位于中部，一个核仁靠在核膜上，染色很深。随后，一部分卵原细胞进入生长期，变为初级卵母细胞，外面被一层滤泡细胞包围。

(2) 生长期：该期又可分为小生长期和大生长期。在小生长期，初级卵母细胞的细胞质和细胞核都增大，核仁明显，卵黄颗粒的出现标志进入大生长期，此时初级卵母细胞的细胞质中卵黄增加，卵黄颗粒变大。

(3) 成熟期：细胞质中充满卵黄，细胞核不明显，细胞外仍有一层液泡包围。

(三) 龙虾怀卵量

中国龙虾平均怀卵量188~319粒，最多224~282粒。锦绣龙虾产卵量50万~100万粒，可多次抱卵。

(四) 环境因子对性腺发育的影响

研究发现不同的光周期和温度影响日本龙虾卵巢发育和抱卵，即在水温25℃时，不同的光周期(10L、11.25L、12.5L和14L)下饲养成熟雌性日本龙虾，结果发现光周期14L的实验组卵巢发育顺利，而其他3组卵巢发育被抑制；在相同的光周期(14L)下，水温分别为13℃、19℃和25℃时，发现温度高的实验组发育较快，到实验结束时，19℃组卵巢发育接近产卵临界点，而25℃组全部抱卵。

温度对龙虾的性腺发育影响较大，如断沟龙虾在繁殖时，雌虾一般在水温15~24℃时抱卵，14~19℃为高峰期。中国龙虾性腺发育水温在18~30℃，过高或过低都不利于龙虾的性腺发育。

(五) 交配及胚胎发育

龙虾在春夏之际开始交配。交配时，雌、雄龙虾相对紧贴，雄虾从第5步足基部突起的生殖孔排出精液，黏附在雌虾第4、第5步足间的腹甲上，不久黏液表层硬化而成黑色团块。龙虾的产卵时间因不同种类而有所区别，中国龙虾的雌虾交配后10~30d两性进行产卵，而波纹龙虾则是在交配后几个小时至4天左右产卵。产卵时雌虾用第5步足分叉的爪抓破精块释放出精子，卵从第3步足基部生殖孔产出，并用第5步足挪动卵子移向腹部，同时拉开团块释出精子使卵受精。随卵产出的胶状物接触海水后凝结成卵带，系卵于第2腹肢内侧及第3至5腹肢两侧，卵小、球形、橙红色，抱卵量因个体大小而异，一般几十万粒至一百多万粒，由卵带串成葡萄状，整个卵群在水中随着腹肢不断煽动而舒张摆动，有利于卵子发育。刚产出的卵，呈鲜艳的橘红色，随

着胚胎的不断发育，由深至浅逐渐变化。胚胎发育到后期卵内卵黄已大量消耗，卵色浅淡而至透明。

中国龙虾和波纹龙虾均为中黄卵，卵黄丰富，且在水温 $27\sim29^{\circ}\text{C}$ 下，胚胎发育均为 $26\sim34\text{ d}$ 。龙虾的胚胎发育都非常相似，但由于划分的标准不同，所以分期也不完全一致。陈昌生等（2003）将波纹龙虾胚胎发生划分为卵裂期、囊胚期（囊胚为表面囊胚）、原肠期（原肠形成以内陷为主）、无节幼虫期、7对附肢期、9对附肢期、11对附肢期、复眼色素形成期、膜内幼体期和叶状幼体形成期等10个时期。韦受庆（1985）对中国龙虾胚胎发生的划分与上述波纹龙虾的胚胎分期基本一致，只是将最后两个时期合称为准备孵化期。

在复眼色素形成期内，心脏原基业已形成。复眼色素区域不断增大，可占视叶直径的一半，从这期开始已可见胚体腹部的伸缩运动，胸肢伸长也很快，到期末时已全部向背弯曲，伸至胚体背面。随着卵黄进一步缩小，卵的透明度也逐渐增大。发育至膜内幼体期，其胸部和腹部分界明显，此时卵黄耗尽、卵膜变脆，稍触即破，幼体便破膜而出。

胚胎发育在盐度 $20\sim25$ 、pH值为 $7.8\sim8.5$ 、水温为 $24\sim27^{\circ}\text{C}$ 时，约需 $22\sim25\text{ d}$ 即可完成，在发育过程中，需维持溶解氧在 $6\sim8\text{ mg/L}$ 。多数龙虾可一次孵化完毕，但也有龙虾分批孵出幼体的现象，龙虾孵化完成后，时隔 $10\sim15\text{ d}$ ，雌虾还可再次抱卵并孵出幼体，可见龙虾繁殖能力是很强的。

（六）幼体发育

出膜后的幼体，两眼细长，身体极度扁平，头胸部宽大，腹部短小，附肢十分纤细，形似压扁了的蜘蛛，因其体薄如叶片，故称之为叶状幼体（*phyllosoma larva*）。它靠第3颚足及第1、第2步足的羽状外肢来运动，运动方式特殊，常以退为进，时常头部朝下，身体翻转，趋光性很强，在海区叶状幼体能借助洋流漂泊到很远海区，这也是龙虾分布范围广泛的主要原因。

龙虾幼体发育适宜的水温为 $23\sim28^{\circ}\text{C}$ ，海水相对密度为 $1.023\sim1.025$ ，除对溶氧要求较高外，随着发育进展尚需有波浪条件，因此，要在人工育苗条件下完成幼体发育全过程，难度较大。日本的井上正昭花了十几年时间第一个完成了日本龙虾的幼体发育，培育 253 d ，使叶状幼体变态至第11期，完成幼体变态全过程（yanakawa, 1989）。长足龙虾的叶状幼体完成变态的时间最短，只需 132 d 。下面是长足龙虾各期叶状幼体的分类检索表。

- | | |
|--------------|-----------|
| 1. 眼柄不分节 | Stage I |
| 眼柄分节 | 2 |
| 2. 第3步足外肢无刚毛 | Stage II |
| 第3步足外肢具有刚毛 | 3 |
| 3. 第4步足不分节 | Stage III |
| 第4步足分2节或更多节 | 4 |
| 4. 第4步足外肢无刚毛 | Stage IV |
| 第4步足外肢有刚毛 | 5 |

5. 第1触角3节 Stage V
 第1触角4节 6
6. 尾肢叶芽状，不分离 VI
 尾肢分离或分成2叶 7
7. 腹肢叶芽状，不分离 Stage VII
 腹肢二叉状或分成2叶 8
8. 第2颚足外肢芽状无刚毛 Stage VIII
 第2颚足外肢有刚毛 9
9. 鳃肢芽没有出现或仅出现原基或呈乳头状 Stage IX
 第1至第4步足基节上有二叉形的鳃 Stage X

表1-2给出了长足龙虾各期幼体不同部位的长度。

表1-2 长足龙虾各期幼体不同部位的长度 (Hiro Kazu, 2000)

身体大小 (mm)	叶状幼体期									
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
体长	平均	1.775	2.448	30.571	5.228	6.566	9.749	14.384	20.425	28.175
	最小	1.76	2.34	2.73	5.04	6.15	7.48	12.00	19.45	25.00
	最大	1.79	2.54	3.62	5.53	6.95	11.85	17.35	21.40	31.00
头胸甲长	平均	1.015	1.54	2.442	3.766	4.878	7.370	10.809	14.675	18.125
	最小	1.00	1.47	1.75	3.60	4.53	5.58	9.10	14.10	16.50
	最大	1.03	1.61	2.48	4.00	5.25	9.00	12.60	15.25	19.00
头胸甲长	平均	0.865	1.128	1.532	2.614	2.720	4.093	6.241	8.575	11.100
	最小	0.84	1.06	1.23	2.08	2.50	3.05	5.10	8.15	10.20
	最大	0.88	1.16	1.57	2.25	2.85	5.00	7.35	9.00	12.30
腹部长度 (AL)	平均	0.265	0.280	0.376	0.434	0.496	0.640	1.018	2.300	5.700
	最小	0.26	0.27	0.34	0.40	0.45	0.53	0.75	2.10	4.70
	最大	0.28	0.29	0.40	0.45	0.55	0.80	1.70	2.50	6.40

三、龙虾的蜕壳与生长

(一) 龙虾的蜕壳

在自然海区，叶状幼体营浮游生活，经3~5个月的漂泊生活，约蜕皮十几次才开始底栖生活，此时体长约1.5~2.2 cm，再蜕一次皮就成为体长2.5 cm左右的稚龙虾，此后又蜕皮2~3次，体表色素加深，呈现出美丽的花纹色彩，开始逐渐移向深水区，藏匿于岩礁缝隙中生活。

龙虾通过一次次蜕壳增大身体，蜕壳前，硬壳之下的软壳已经形成，蜕壳时，头胸甲后端向上耸起，在头胸甲与腹部交界处的背面产生裂缝，随着裂缝增大，新体就从裂缝中退出旧壳。在蜕去旧壳的同时，龙虾的鳃、胃、后肠也一一脱旧更新。蜕壳后的龙虾需3~5 d才能使软壳硬化。龙虾的一生伴随着多次蜕壳，每一次蜕壳，身体

可增大 5% ~ 15%。龙虾寿命较长，一般在 4 年以上。

实验表明，稚龙虾和性腺尚未发育成熟的龙虾，几乎每月都要蜕壳。个体越大，蜕壳的周期越长，大小 3 g 以下的小龙虾平均 10 d 蜕壳一次，随着长大，蜕壳周期逐渐延长。龙虾蜕壳周期长短与水温及其他环境条件有关，在水温高的夏季在营养充足时，蜕壳一次体型可增大 5% ~ 8%，成熟前的龙虾生长快速，成熟后的雄虾仍然保持较快的生长率，而雌虾则由于消耗较大能量用于产卵、抱卵孵化而生长较慢。人工养成头胸甲长为 8 cm 的龙虾，大约需两年时间。

(二) 龙虾生长的研究

甲壳动物的生长是阶梯式的，体长和体质量的快速增加都是在每次蜕壳之后，养殖的龙虾不如在自然环境条件下生长速度快。不同种类龙虾生长的速度不相同，在养殖条件下，眼斑龙虾 (*P. argus*) 从游龙幼体养殖到头胸甲长度 CL 为 76.3 mm 需要 5 ~ 6 年的时间；天鹅龙虾 (*P. cygnus*) 在水温 25℃ 条件下，从 35 mm CL (42 g) 养殖到 76 mm CL (378 g) 需要 68 周；黄斑龙虾 (*P. polyphagus*) 从游龙幼体生长到 300 g 需要 2.5 年的时间。表 1-3 和图 1-1 对波纹龙虾、锦绣龙虾和黄斑龙虾生长情况作了比较，从图、表中可以看出，除锦绣龙虾外，其他龙虾从游龙幼体到 80 g 的幼龙虾的时间接近或超过 400 d，且要达到 380 g 的商品规格还需要接近 400 d 的时间。

表 1-3 4 种龙虾生长的比较

种类	生长时间 (d)		文献
	游龙虾幼体 (<i>puerulii</i>) (0.25 g)	幼龙虾 (80 g) → →幼龙虾 (<i>juvenile</i>) (80 g)	
<i>P. homarus</i>	380	365	Radhakrishnan, Vijayakumaran (1992)
<i>P. polyphagus</i>	480	365	Radhakrishnan, Devarajan (1986)
<i>P. ornatus</i>	250	365	Radhakrishnan, Vijayakumaran (1992)
<i>P. longipes cygnus</i>	455	425	Chittleborough (1974, 1976)

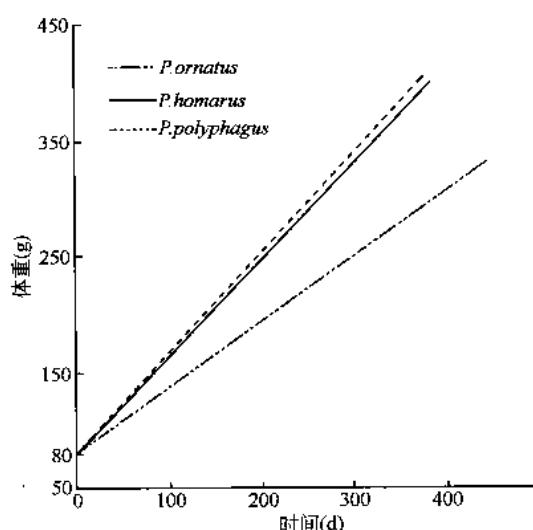


图 1-1 3 种龙虾生长的比较 (Radhakrishnan, 1992)

四、龙虾亲虾培育的研究

韦受庆等（1999）较早开展了中国龙虾亲虾的培育试验，使用20尾雌虾，经培育后，有6尾抱卵并孵化出叶状幼体。陈昌生等（2003）开展了中国龙虾和波纹龙虾亲虾培育的研究，培育出中国龙虾9尾雌虾抱卵16尾次，孵化出叶状幼体460万只，培育的波纹龙虾获得30万只叶状幼体。国外对长足龙虾（Chittleborough, 1976）、日本对龙虾亲虾培育的研究，尤其对日本龙虾的研究较多（Chubb, 1994）。

（一）培育设施

龙虾亲虾培育分为两个阶段，在非繁殖季节在 $3\text{ m} \times 3\text{ m} \times 3\text{ m}$ 的海区网箱培育，繁殖季节移入室内培育池中进行强化培育，投放人工掩体，池面覆以黑色薄膜。

（二）培育密度

龙虾亲虾培育密度在 $1\sim3\text{ 尾}/\text{m}^2$ ，中国龙虾 $3\text{ 尾}/\text{m}^2$ ，波纹龙虾为 $1\text{ 尾}/\text{m}^2$ ；有些是将已抱卵的中国龙虾亲虾买回来暂养培育的，密度为 $1.0\sim1.5\text{ 尾}/\text{m}^2$ ，雌雄比为2:1。

（三）培育的环境要求

1. 光照

亲虾培育的光照要求还不是很清楚。Hirokazu等（2002）试验结果表明，光周期14L:10d对龙虾的卵巢发育最有利。但也有在室内，将亲虾培育池面用黑色遮阳网适当遮光进行培育的。

2. 水温

水温是影响龙虾性腺发育的重要因子，在适温范围内，水温越高，其发育速度越快。中国龙虾适宜水温为 $26\sim29^\circ\text{C}$ ，波纹龙虾适宜培育水温为 $28\sim32^\circ\text{C}$ 。

3. 盐度

龙虾在高盐度的环境中才能成熟繁殖。例如，有用盐度为 $30\sim33$ 和 $30\sim35$ 培育中国龙虾和波纹龙虾的报道。

4. 饵料及投喂

龙虾主要摄食动物性饵料，尤其喜食活饵料。用虾（活日本对虾、活刀额新对虾）、鱼（活弹涂鱼、活小公鱼、活黄鳝）和贝类（活偏顶蛤、活鸭嘴蛤、开口毛蚶、开口文蛤）等同时投喂中国龙虾，发现其先吃活饵，后吃鲜饵（指同种饵料），先食虾类，后食鱼类和贝类（韦受庆，1999）。培育龙虾亲虾的主要饵料有沙蚕、枪乌贼、牡蛎和贻贝等，同时投喂牡蛎肉和小杂鱼。只晚上投喂一次，白天一般不投饵。

5. 病害防治

在培育中国龙虾过程中经常发现亲虾因患病而死亡的情况，主要病害有：一是褐斑病，甲壳溃疡，形成黑色斑块，病虾静卧不动，停止摄食，几天后死亡；二是胀气病，症状为甲壳变红，反应迟钝，停止摄食，肉色变暗红，慢慢胀气，最后胸腹部肌

肉松弛而死。采取的主要措施是：用 30×10^{-6} 的漂白粉消毒海水，用 100×10^{-6} 的漂白粉浸泡饵料 10 min，用孔雀石绿 0.06×10^{-6} 消毒海水，杀真菌和原生动物；投放光合细菌改善水质等，可取得一定的效果。

(四) 产卵和孵化

1. 交配和产卵

中国龙虾经过一段时间的培育，性腺发育成熟时交配并产卵。据陈昌生观察，培育水温为 $27.0 \sim 28.7^{\circ}\text{C}$ ，盐度为 30 ~ 33，中国龙虾雌雄发生交配行为时雌虾并不蜕壳，交配在夜间进行，雌雄虾相抱，雄虾射精于雌虾的第 3 至 5 步足间的胸板上，雌虾立即分泌黑色胶状物，形成“精包”，然后“精包”逐渐硬化，交配后数十分钟至数小时雌虾开始产卵，与此同时，雌虾以步足搔动“精包”，使精子排出，与卵受精。受精卵如葡萄状附着于腹肢的刚毛上，呈球形，大小为 $360 \sim 380 \mu\text{m}$ ，鲜橙红色。

据韦受庆等（1999）报道，培育水温升到 18°C 以上，中国龙虾雌雄拥抱交配，雄虾匐伏在雌虾的背上，用步足抱住雌虾，并对其他雄虾产生敌意，不让其他雄虾靠近，或抱住雌虾到处走动，拥抱 3 天后进行交配， 20°C 以上开始产卵。

龙虾有多次抱卵的现象，中国龙虾和波纹龙虾一年可 3 次抱卵，抱卵的间隔为 15 ~ 20 d。

2. 孵化

中国龙虾和波纹龙虾受精卵发育过程中颜色变化过程是：鲜橘红色→深橙红色→绛红色→绛紫色→灰白色→近透明→孵化。中国龙虾胚胎发育的适宜水温为 $23 \sim 30^{\circ}\text{C}$ ，高于 31°C 孵化率低，孵出的叶状幼体活力差。 23°C 时，胚胎发育经过 $26 \sim 34$ d 孵化出幼体。波纹龙虾在 $27 \sim 30^{\circ}\text{C}$ 时胚胎发育时间为 $20 \sim 25$ d。

五、叶状幼体培育的研究

(一) 研究概况

龙虾幼体的分期没有一致标准，一般分为叶状幼体和游龙虾幼体两个时期。目前，关于龙虾幼体培育的报道较多，但是由于叶状幼体期经历时间长，一般为半年甚至一年，对生态环境和营养需求也复杂，故叶状幼体培育仍然是世界难题，至今还没有任何一种龙虾可以进行批量人工育苗。从 20 世纪初以来，国内外学者一直致力于叶状幼体的实验室培养，并取得了一定的进展。

Oshima 于 20 世纪 30 年代就开始了龙虾的幼体饲养研究。

Inoue 和 Nonaka 于 1958—1961 年于静水式循环系统中投喂卤虫 (*Artemia saline*) 的无节幼体和成虫培养日本龙虾的叶状幼体，成功地将刚孵化的叶状幼体经 $40 \sim 48$ d 培养至第Ⅶ期。

1972 年，Dexter 用 114 d 时间把断沟龙虾 (*P. interruptus*) 的叶状幼体达到第Ⅵ期。使用复杂的封闭式循环培养系统，首次明确地分 3 种方式培养龙虾叶状幼体：单体培养 (individual culture)、多体培养 (multiple culture) 和群体培养 (massculture)。

1978 年 Inoue 改用水平环流式循环系统继续培养日本龙虾的叶状幼体，历时 253 d，