

ZHONGGUO HAIYU DE HEXIALEI

中国海域的 褐虾类

韩庆喜 李新正 著



 海洋出版社

中国海域的褐虾类

韩庆喜 李新正 著

海洋出版社

2017年·北京

图书在版编目 (CIP) 数据

中国海域的褐虾类/韩庆喜, 李新正著. —北京: 海洋出版社, 2017. 10

ISBN 978-7-5027-9956-4

I. ①中… II. ①韩… ②李… III. ①褐虾科-介绍-中国 IV. ①Q959.223

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2017) 第 252629 号

责任编辑: 杨传霞 林峰竹

责任印制: 赵麟苏

海洋出版社 出版发行

[http: //www. oceanpress. com. cn](http://www.oceanpress.com.cn)

北京市海淀区大慧寺路 8 号 邮编: 100081

北京朝阳印刷厂有限责任公司印刷 新华书店发行所经销

2017 年 12 月第 1 版 2017 年 12 月北京第 1 次印刷

开本: 787mm×1092mm 1/16 印张: 10.75

字数: 229 千字 定价: 75.00 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



序

褐虾总科作为甲壳动物真虾下目内的主要类群，也是海洋底栖生态系统物质循环和能量流动中的关键类群，对其开展分类学和生态学研究具有重要的科学意义。虽然在我国已出版的许多甲壳动物分类学著作中有所提及，但记述的褐虾种类却寥寥无几，使得生态和分类学者在实践中对该门类样品的鉴定并不准确，常常张冠李戴。《中国海域的褐虾类》一书共记述了中国海域分布的真虾下目褐虾总科 46 种，对每一物种均提供了异名录、鉴别特征、体色和地理分布，并附有详细的检索表和精美的线条图，部分种类还提供了彩色照片，体现出作者对褐虾类的热爱和深厚的分类学功底。

中国科学院海洋研究所的海洋生物标本馆馆藏异常丰富，但很多门类的标本缺少专门的分类学者，多年来无人问津，与灰尘相伴。本书作者专注褐虾类分类学研究多年，投入了相当多的时间和精力，为解决这一门类的分类学问题付出甚多。海洋生物分类学历史悠久，是海洋生物学和海洋生态学的基础和重要组成部分。我很高兴地看到年轻人投入海洋生物分类学的研究中，期待未来有更多的人加入这个队伍，有更多相关专著出版，填补完成我国海洋生物分类的每一片拼图。在海洋生物分类学研究中，每一个类群深入的分类学研究都将推动我国海洋生物学、生物多样性和生态学的发展，每一位投身我国海洋生物分类学研究的学者都值得尊敬。

本书语言准确简洁、线条图清晰、内容丰富，是研究真虾类动物不可缺少的一部参考书，对中国海域的海洋生态学和海洋生物资源研究具有重要的科学意义和参考价值。

李少甫

前 言

褐虾总科包括褐虾科和镰虾科，隶属甲壳动物十足目真虾下目，其第一对步足呈亚螯状或执握状，可与真虾类其他总科区别。该总科世界性分布，营底栖生活，从潮间带到深海都有分布，是重要的海洋底栖甲壳类，在海洋底栖生态系统特别是软底质的生物群落食物链中具有重要地位。许多褐虾种是经济种，例如黄渤海的经济种日本褐虾 *Crangon hakodatei* Rathbun, 1902 和黄海褐虾 *Crangon uritai* Kim & Hayashi, 1999。另外，污泥疣褐虾 *Pontocaris pennata* (Bate, 1888) 和拉氏爱琴虾 *Aegaeon lacazei* (Gourret, 1887) 在南海和东海的底栖拖网时也很常见。

本书所依据的标本大多数收藏于中国科学院海洋研究所海洋生物标本馆，标本来自包括全国海洋综合调查（1958—1960 年）、中越北部湾海洋综合调查（1959—1960 年，1962 年）、黄海污染调查（1975—1976 年）、黄海中韩联合调查（1992 年）、南沙群岛海洋综合调查（1985—1990 年）等大型综合性考察以及多年来在中国各海域的采集，还有部分标本参考了我国台湾省的部分馆藏。除此之外，也参考了日本、新加坡、澳大利亚等地的部分馆藏。

本书记述了中国海域的褐虾总科的 2 科 12 属 46 种。所有的物种均附有详细的背面整体图和侧面整体图以及附肢等的局部形态图，并对各种进行了中文名称的考订，附有分属和分种的检索表。另外，还对褐虾总科的采集地点作了总结，阐述了我国褐虾总科的地理分布特点。

在本书的研究和写作过程中，得到了中国科学院海洋研究所的张宝琳、王洪法、王金宝、王少青、帅莲梅、王永强、马林、王晓晨、董超、董栋，中国科学院烟台海岸带研究所的李宝泉，山东省潍坊市海洋环境监测中心站的刘伟，中国水产科学研究院东海水产研究所的周进等众多专家和学者的支持和帮助。本书在出版过程中得到了宁波大学海洋学院的资助，在此一并致谢。

本书对褐虾总科的分类鉴定以及资源保护和开发利用具有科学参考价值，可供大专院校生物系、有关研究单位和从事渔业生产、海洋生态学研究的人员阅读参考。由于作者水平有限，加之时间仓促，错误和不妥之处在所难免，敬请读者和专家批评指正。

韩庆喜

2017 年 10 月于宁波大学

目 录

第一章 褐虾总科的介绍	(1)
第一节 褐虾总科的分类学地位	(1)
第二节 褐虾总科的形态特征	(3)
第三节 褐虾总科的地理分布	(7)
第四节 褐虾总科的经济意义	(11)
第二章 中国海域的褐虾总科种类	(13)
爱琴虾属 <i>Aegaeon</i> Agassiz, 1846	(16)
褐虾属 <i>Crangon</i> Fabricius, 1798	(24)
后褐虾属 <i>Metacrangon</i> Zarenkov, 1965	(36)
新褐虾属 <i>Neocrangon</i> Zarenkov, 1965	(38)
拟褐虾属 <i>Paracrangon</i> Dana, 1852	(42)
拟疣褐虾属 <i>Parapontocaris</i> Alcock, 1901	(48)
拟海褐虾属 <i>Parapontophilus</i> Christoffersen, 1988	(53)
扁眼褐虾属 <i>Placopsicrangon</i> Komai & Chan, 2009	(64)
南褐虾属 <i>Philocheras</i> Stebbing, 1900	(68)
疣褐虾属 <i>Pontocaris</i> Bate, 1888	(86)
合褐虾属 <i>Syncrangon</i> Kim & Hayashi, 2003	(101)
镰虾属 <i>Glyphocrangon</i> Milne-Edwards, 1881	(105)
参考文献	(143)
图版	(156)

第一章 褐虾总科的介绍

第一节 褐虾总科的分类学地位

褐虾总科隶属节肢动物门 Arthropoda、甲壳动物亚门 Crustacea、软甲纲 Malacostraca、真软甲亚纲 Eumalacostraca、真虾总目 Eucarida、十足目 Decapoda、腹胚亚目 Pleocyemata、真虾下目 Caridea。褐虾总科 Crangonoidea 包括褐虾科 Crangonidae 和镰虾科 Glyphocrangonidae (堵南山, 1993; Holthuis, 1993; Martin & Davis, 2001; 刘瑞玉, 2003; 李新正等, 2007)。褐虾总科的分类学地位如下:

甲壳动物亚门 Phylum Crustacea Brünnich, 1772

软甲纲 Class Malacostraca Latreille, 1802

真软甲亚纲 Subclass Eumalacostraca Grobben, 1892

真虾总目 Superorder Eucarida Calman, 1904

十足目 Order Decapoda Latreille, 1802

腹胚亚目 Suborder Pleocyemata Burkenroad, 1963

真虾下目 Infraorder Caridea Dana, 1852

褐虾总科 Superfamily Crangonoidea Haworth, 1825

褐虾科 Family Crangonidae Haworth, 1825

镰虾科 Family Glyphocrangonidae Smith, 1884

本书只针对褐虾科和镰虾科进行针对性介绍, 而详细的真虾下目系统学地位和分类系统可参见李新正 (2007) 的长臂虾总科动物志。褐虾总科和褐虾科的出现要早于真虾类 Caridea 的概念, 褐虾总科和褐虾科最早由 Haworth 发表于 1825 年, 而真虾类的概念则是由 Dana (1852) 最早提出并得以沿用的。镰虾科的发现略晚, 由 Smith 于 1884 年发现。Dana (1852) 提出的真虾类 Caridea 最开始由 4 个科组成, 即褐虾科 (包括褐虾亚科 Crangoninae、Lysmatinae 和叶颚虾亚科 Gnathophyllinae), 匙指虾科 Atyidae (包括匙指虾亚科 Atyinae 和 Ephyrinae), 长臂虾科 Palaemonidae (包括鼓虾亚科 Alpheinae、异腕虾亚科 Pandalinae、长臂虾亚科 Palaemoninae 和刺虾亚科 Oplophorinae) 和玻璃虾科 Pasiphaeidae。在他的分类系统中所提及的亚科, 基本与现在的科相吻合。后来, Bate (1888) 将典型叶鳃类 Phyllobranchiata Normalia [与 Dana (1852) 的真虾类 Caridea 完全吻合] 分为 4 个族, 这些族包括褐虾族 Crangonoidea (包括褐虾科), 多

节腕族 Polycarpidea (包括异指虾科 Processidae、鼓虾科 Alpheidae、藻虾科 Hippolytidae、长额虾科 Pandalidae), 单节腕族 Monocarpidea (包括小海虾科 Thalassocarididae、匙指虾科、隐虾科 Pontoniidae、Caricyphidae、棘虾科 Acanthephyridae、长臂虾科、线足虾科 Nematocarcinidae、热带虾科 Tropiocaridae、棒指虾科 Stylodactylidae、玻璃虾科和 Oodeopidae, 其中最后一科现在被置于小海虾科之下) 以及 “Haplopodea 族”, 但是镰虾属 *Glyphocrangon* Milne-Edwards, 1881 并不包含在褐虾族中, 而是置于多节腕族下的异指虾科中。Ortmann (1890) 将真虾类分为 13 个科, 把长额虾科、小海虾科及褐虾科置于其中。而略晚的 Borradaile (1907) 将真虾下目分为 7 个总科, 其中的褐虾总科包括 4 个科, 即叶颚虾科 Gnathophyllidae、异指虾科、褐虾科和镰虾科。Balss (1927) 将拟贝隐虾科 Anchistoididae 也置于褐虾总科之下。Holthuis (1955) 的褐虾总科中则只包括褐虾科和镰虾科。Balss (1957) 根据 Borradaile (1907) 的系统, 加入了一些新的成果, 将 4 科置于褐虾总科之中, 即叶颚虾科、异指虾科、褐虾科和镰虾科。真虾系统学研究的权威专家 Chace 和 Holthuis 则一致倾向于在褐虾总科内只保留镰虾科和褐虾科, 而将拟贝隐虾科、叶颚虾科和异指虾科移到其他总科, 并且在随后 Martin 和 Davis (2001) 的甲壳动物分类系统中获得沿用, 于是现在褐虾总科只包括褐虾科和镰虾科 (Chace, 1992; Holthuis, 1993; 刘瑞玉, 2003)。Christoffersen (1989) 曾试图将鼓虾类 Alpheoids、褐虾类 Crangonoids 和长额虾类 Pandaloids 这三大类作为单一起源的群, 但并未获得主流科学界的认可, 因为尽管这 3 个科具有相似的共源性状, 即第二对步足之腕节分多节, 但该特殊构造仅为此类甲壳动物身体表面清洁之专用, 而这 3 个类群的动物在第二对步足成亚节之前, 均明显长于其他甲壳类动物 (Martin & Davis, 2001)。

早在 Ortmann (1895) 时, 褐虾科内就包括了 7 属, 即褐虾属 *Crangon* Fabricius, 1798, 泳褐虾属 *Nectocrangon* Brandt, 1851 (即 *Argis* Krøyer, 1843), 拟褐虾属 *Paracrangon* Dana, 1852, 锯褐虾属 *Prionocrangon* Wood Mason & Alcock, 1891, 疣褐虾属 *Pontocaris* Bate, 1888, 海褐虾属 *Pontophilus* Leach, 1817 和萨比虾属 *Sabinea* Ross, 1835。海褐虾属发现较早, 后来因与南褐虾属 *Philocheras* Stebbing, 1900 的相似性, 两者曾经纠缠不清。南褐虾属 *Philocheras* 最早由 Stebbing (1900) 发现, 并在 1906 年以前得到了 Kemp (1906) 等的沿用, 但是 Kemp 后来检查了收藏在印度博物馆的标本并发现了多个新种后, 发现两属间的界限变得模糊, 于是将此两属合并为一个属, 即海褐虾属 *Pontophilus* (Kemp, 1911, 1916)。直至 1984 年, Chace (1984) 根据菲律宾及邻近海区的标本再次将南褐虾属和海褐虾属分开, 确定了两属的鉴别特征, 确立了南褐虾属的有效性, 重新划分了两属中包括的种。Christoffersen (1988) 的支序分析结果也支持南褐虾属作为一个独立属, 于是海褐虾属和南褐虾属均获得认可。Holthuis (1955) 在他的书中列出了褐虾科当时的 10 属, 比 Ortmann (1895) 多了背褐虾属 *Notocrangon* Coutière, 1900, 硬褐虾属 *Sclerocrangon* Sars, 1883 和佛柯虾属 *Vercoia* Baker, 1904, 共 3 属。Zarenkov (1965) 根据褐虾科 58 个种的头胸甲、腹部、雄性第二腹足、

鳃结构的比较,建立了中褐虾属 *Mesocrangon* Zarenkov, 1965, 后褐虾属 *Metacrangon* Zarenkov, 1965 和角褐虾属 *Rhynocrangon* Zarenkov, 1965, 共 3 个新属, 并把褐虾属 *Crangon* 分成两个亚属——褐虾亚属 *Crangon* Fabricius, 1798 和新褐虾亚属 *Neocrangon* Zarenkov, 1965, 同时支持背褐虾属 *Notocrangon*、硬褐虾属 *Sclerocrangon* 和泳褐虾属 *Argis* Krøyer, 1842 分别为独立的属的观点, 他的观点得到后来学者的普遍认同。Dard-eau 和 Heard (1983) 承认了 Zarenkov (1965) 建立的上述属以及 Kuris 和 Carlton (1977) 建立的光滑褐虾属 *Lissocrangon* Kuris and Carlton, 1977, 并将其列入褐虾科的检索表。Christoffersen (1988) 将海褐虾属 *Pontophilus* 分为海褐虾属 *Pontophilus* 和拟海褐虾属 *Parapontophilus* Christoffersen, 1988 新建了光滑萨比虾属 *Lissosabineia* Christoffersen, 1988, 并得到了多数学者的认可, 他同时统计了褐虾科在世界范围内分布的种, 在当时约有 150 种, 分隶 17 个属。在 Holthuis (1993) 的分类系统中, 用 *Aegaeon* 来替换爱琴虾属以前曾用的 *Egeon*。Kim 和 Hayashi (2003) 建立了合褐虾属 *Syncrangon* Kim & Hayashi, 2003。Komai (2004a) 报道了新属伪海褐虾属 *Pseudopontophilus* Komai, 2004, Komai 和 Chan (2009) 报道了新属扁眼褐虾属 *Placopsicrangon* Komai & Chan, 2009。迄今, 褐虾科共包括 23 个属, 200 余种, 其中南褐虾属是最大的一属, 有 57 种。

镰虾科仅有镰虾属 *Glyphocrangon* Milne-Edwards, 1881, 世界性分布, 多数生活于热带、亚热带的深海, 截至 2017 年, 世界范围内共报道有 98 种 (数据来源于 <http://www.marinespecies.org>), 在中国东海和南海迄今有报道的共 15 种 (Chace, 1984; Komai, 2004b; Komai, 2006a; Han & Li, 2007; Han & Li, 2014)。

第二节 褐虾总科的形态特征

褐虾总科隶属于真虾下目, 该下目的特征总结如下。

一、体形

真虾下目的身体共由 20 节构成, 分别是头部 5 节, 胸部 8 节, 腹部 7 节。身体呈虾形, 分头胸部与腹部两部分。真虾下目侧面结构模式如图 1-1 所示。

真虾下目头胸部由全部头节与胸节愈合而成, 头胸部各节不能自由活动, 绝大部分种类的头胸甲较长, 略呈圆筒形, 左右侧扁。褐虾总科很多种类的头胸甲具有发达的脊或沟。头胸甲两侧部分的鳃盖向下延伸, 形成狭窄而垂直的鳃室, 鳃完全被头胸甲包被, 不裸露体外。头胸甲前端中央突出, 形成额角, 在游泳运动时额角有稳定身体的作用, 因为在以爬行为主要运动方式的短尾下目中, 额角逐渐退化, 甚至完全无额角。

真虾下目腹部长而左右侧扁, 腹部包括尾节在内, 共有 7 节。腹部附肢发达, 各节能自由活动。各腹节侧甲发达, 而第二腹节的侧甲尤其发达, 覆盖第一腹节的侧甲后缘与第三腹节侧甲的前缘 (堵南山, 1993)。头胸甲和腹甲表面有凹陷和突起, 凹陷

特称为沟 (grooves), 而突起可分为叶 (lobe)、脊 (carinae) 与刺 (spine) 3 种, 叶是低矮的丘疹状突起, 脊是隆起的屋脊状突起, 常与沟平行相依, 刺则是比较尖锐的突起。

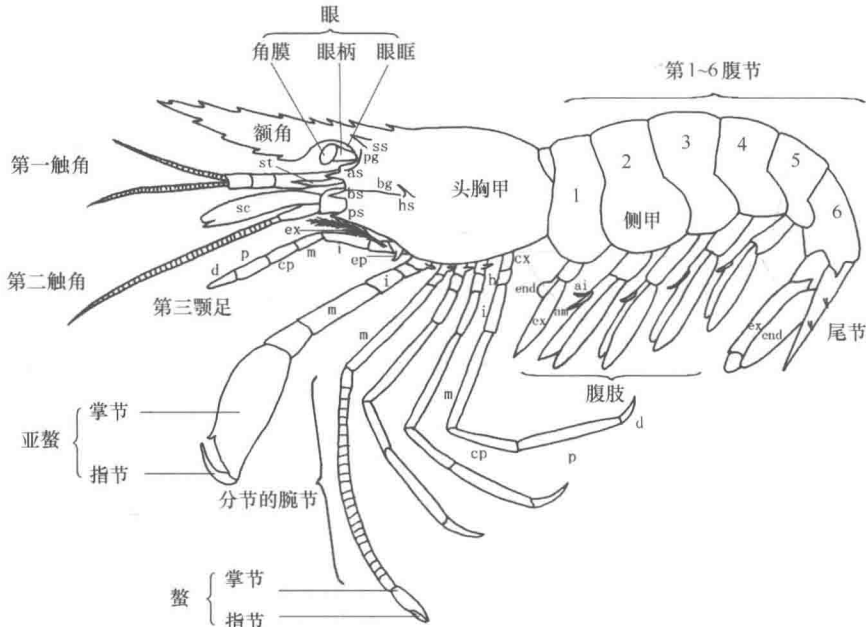


图 1-1 真虾下目侧面结构模式

ai. appendix interna, 内附肢; am. appendix masculina, 雄性附肢; as. antennal spine, 触角刺; b. basis, 基节; bg. branchiostegal groove, 鳃甲沟; bs. branchiostegal spine, 鳃甲刺; cp. carpus, 腕节; cx. coxa, 底节; d. dactylus, 指节; end. endopod, 内肢; ex. exopod, 外肢; hs. hepatic spine, 肝刺; i. ischium, 座节; m. merus, 长节; p. propodus, 掌节; pg. postorbital groove, 眼后沟; ps. pterygostomian spine, 颊刺; sc. scaphocerites, 第二触角鳞片; ss. supraorbital spine, 眼上刺; st. stylocerite, 柄刺; 第一触角. antennule; 第二触角. antenna; 第三颚足. third maxilliped; 亚螯. subchela; 分节的腕节. subdivided carpus; 螯. chela; 腹肢. pleopods; 尾肢. uropod; 尾节. telson; 腹肢. abdominal somites; eye (眼) = orbital (眼眶) + eyestalk (眼柄) + cornea (角膜); 额角. rostrum; 头胸甲. carapace; 侧甲. pleura

(仿 Holthuis, 1993)

二、附肢与鳃

真虾下目的附肢基本上都由 3 部分构成, 即基肢 (Protopodite)、内肢 (endopod) 和外肢 (exopod), 但附肢的形状随功能变化而有所改变。形成口器的附肢, 因功能在于抱持或咀嚼食物, 基肢发达, 内、外肢退化。胸部附肢为捕食爬行器官, 内肢发达 (图 1-2)。腹部附肢主要功能为游泳, 内、外肢皆发达。头部附肢包括第一触角 (antennule)、第二触角 (antenna)、大颚 (mandible)、第一小颚 (maxillulle) 和第二小颚 (maxilla)。胸部前 3 对附肢形成颚足 (maxillipeds), 辅助口器完成抱持和传送食物的作用, 内肢发达; 后 5 对附肢形成步足 (pereiopod) (拟褐虾属第二对步足退化, 只有 4 对步足), 即第一对至第五对步足, 主要功能是爬行。

步足通常呈单枝形，内肢（endopod）发达，共由 7 节构成，由基部至端部分别是底节（coxa）、基节（basis）、坐节（ischium）、长节（merus）、腕节（carpus）、掌节（propodus）和指节（dactylus）。有的步足特化为捕食和攻防的器官，其掌节生有 1 个突起，与指节相对，构成螯（chela）。螯按形态分为螯与亚螯（subchela）两种，其区别主要在于掌节突起的发达程度。螯的掌节突起很长，顶端达到或超过指节末端，而亚螯的掌节突起短，顶端不与指节末端齐平（堵南山，1993）。

腹部腹肢 6 对，第一至第五腹节各具腹肢（pleopod）1 对，第六腹节腹肢称为尾肢，第七腹节称为尾节。尾肢的内、外肢与尾节形成尾扇（tail fan 或 rhipidura），游泳时控制体躯的升降，紧急情况下其快速屈伸可使身体急剧后退，以逃避敌害等。

真虾下目主要呼吸器官是鳃（branchia），根据着生位置不同分为 4 种（图 1-2），即侧鳃（pleurobranch）、关节鳃（arthrobranchia）、足鳃（podobranchia）及肢鳃（又称鞭鳃，mastigobranchia）。真虾下目的鳃均为叶状鳃（phyllobranchia）（李定安，吴继伦，2006）。

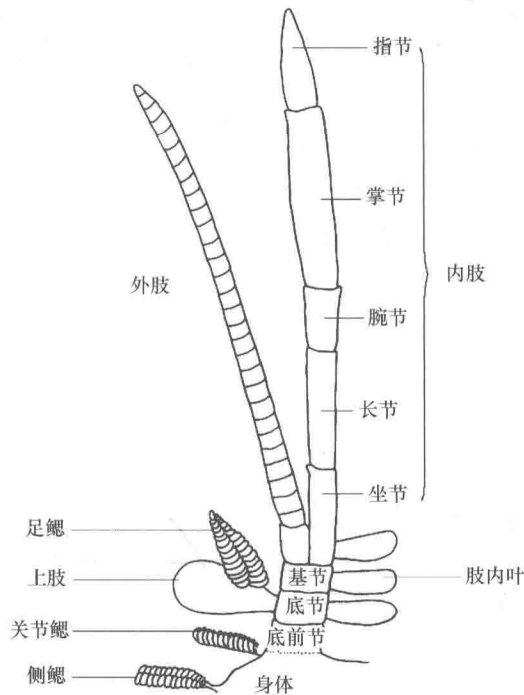


图 1-2 真虾下目胸肢模式

(仿 Holthuis, 1993)

三、生殖、生长发育及自我保护

真虾下目的生殖过程可分为 4 个阶段，包括交配、排卵、抱卵、孵化。真虾下目雄体有雄性附肢（appendix masculina），雌体有体外纳精器。雌雄生殖孔位置不同，雌

的位于第六胸节,雄的位于第八胸节。雌雄两性的身体大小不同,真虾下目种类几乎都是雌体大于雄体。两性体色和形态也互不相同,通常雄体较为鲜艳,有更强大的螯,用作交配时抱握雌体或作为性饰或性择标记。雌体所抱的卵因种类不同而数量不同,通常沿岸种类抱卵数特别大,而深海种类、冷水性种类以及淡水种类较少。幼体孵出后,通常离开母体独立生活,但少数种类如褐虾科的凶猛硬褐虾 *Sclerocrangon ferox* (Sars, 1877) 有育雏的习惯(堵南山, 1993)。

真虾下目大部分种类胚后发育简单一致,有下列 3 个发育阶段: 溞状幼体→糠虾形幼体→十足幼体。生长则如其他甲壳动物一样,间隔一定时间后,必须蜕皮,身体方可获得间歇性生长,它们不仅在未成熟阶段可以蜕皮,成熟以后仍能继续生长与脱壳,但次数减少,并且所有蜕皮都发生在温暖的季节(堵南山, 1993)。

十足类动物是保护色的专家,尤其很多真虾类都能模拟周围的生物环境或非生物环境。如长臂虾科 Palaemonidae (共生虾属 *Laomenes*, 海葵虾属 *Periclimenes*, 拟隐虾属 *Pontonides*, 尖腹虾属 *Dasycaris*, *Izucaris* 等属), 叶颚虾科 Gnathophyllidae (光滑虾属 *Levicaris*, 小拟叶颚虾属 *Gnathophylloides* 等属), 长额虾科 Pandalidae (鞭角虾属 *Miro-pandalus*), 藻虾科 Hippolytidae (藻虾属 *Hippolyte*, 船形虾属 *Tozeuma*, 憨虾属 *Gelastocaris* 等属) 以及鼓虾科 Alpheidae (*Arete* 属) 等均可与生活环境周围的海草或海藻呈现完美的一致性。其中以藻虾科(藻虾属 *Hippolyte*, 宽额虾属 *Latreutes*, 七腕虾属 *Heptacarpus*, 船形虾属 *Tozeuma* 等属) 和部分长臂虾科(瘦虾属 *Leander*) 为最,当其栖息于树叶、根或者藻类表面时,几乎能完美地融入背景之中(Anker, 2010)。还有部分真虾类动物能模仿周围的沙石等非生物环境,这些种类多数出自于褐虾科(褐虾属 *Crangon*, 南褐虾属 *Philocheras*, 海褐虾属 *Pontophilus*, 佛柯虾属 *Vercoia* 等属) 和藻虾科(弯虾属 *Spirontocaris*, 厚背虾属 *Trachycaris* 等属)。其中,褐虾类种类都具有很薄的甲壳,能借助色素细胞的数量和分布来变换体色,使其与周围环境的色泽相仿,如普通褐虾 *Crangon crangon* Linnaeus, 1758 通过变换体色,可与黑、白、灰、黄、红各种色泽的底质相适应,模仿所生活的环境的底质颜色,以达到防御敌害的目的;日本褐虾 *Crangon hakodatei* Rathbun, 1902 也有此特性(刘瑞玉, 1955; 堵南山, 1993)。佛柯虾属更为奇特,这个在全世界只有 4 种的属,主要分布于印度西太平洋,以及从西澳大利亚(未发表研究)到日本的广泛海域,但全世界发现的标本也不过几十只,这与其强大的模拟能力是分不开的。例如佛柯虾 *Vercoia interrupta* Kim & Fujita, 2004 从背面看起来就像是一片石头,由于它的尾扇通常裹于身体之下,因此很多时候它看起来像极了一只被寄居蟹占据的蟹守螺,容易被捕食者所忽略(Anker, 2010)。除此之外,这些警觉的褐虾还能在育雏时,迅速将身体的大部埋藏于沙或泥中,只留有身体前部的眼和甲壳及腹部的背面部分在泥沙之上。

四、褐虾总科的分类学特征

褐虾总科主要特征: 第一对步足(pereiopod)呈亚螯状(subchela)或执握状

(prehensile), 其他各科第一对步足简单或呈螯状 (chela), 可以明显区分。而褐虾科和镰虾科的主要区别在于褐虾科第一对步足呈亚螯状, 第二对步足腕节不分节或第二对步足缺失; 镰虾科第一对步足呈执握状, 第二对步足腕节分为多个小节。

褐虾科主要特征: 头胸甲 (carapace) 有时带不明显的雕刻纹; 额角 (rostrum) 短, 刺状; 眼 (eye) 常发达; 大颚 (mandible) 无切齿突 (incisor process), 大颚须 (mandibular palp) 常无; 第二颚足 (second maxilliped) 指节 (dactylus) 小, 斜接于掌节 (propodus) 顶端; 第三颚足 (third maxilliped) 具外肢 (exopod), 上肢 (epipod) 有或无; 步足 (pereiopod) 除第一对有时有外肢外, 其他步足无上肢和外肢, 第一对步足强壮, 有亚螯 (subchela), 第二对短而纤细, 腕节 (carpus) 不分节, 第三对细, 末两对较粗, 指节有时膨大; 鳃 (branchia) 大多 8 对。

镰虾科主要特征: 体坚硬, 表面粗糙, 有明显的雕刻纹; 额角长, 背面扁平, 侧面有刺 (spine); 大颚无切齿突, 无大颚须; 第二颚足掌节与指节斜接; 第三颚足粗, 呈步足状, 有外肢而无上肢; 步足全部无外肢与上肢, 第一对粗, 适合抓握, 第二对有小钳, 腕节分为数小节; 各腹节 (abdominal somite) 间的关节僵硬不灵活, 尾节 (telson) 强壮, 呈刺状; 鳃 11 对或 9 对; 卵 (egg) 少而大。

第三节 褐虾总科的地理分布

一、褐虾总科各属的世界分布

褐虾科种类常被称为沙虾或黑尾虾, 共 23 属 200 余种, 世界性分布, 底栖生活, 大多栖息于沙质、泥质或混合型底质的海底, 从近岸浅水到深海都有分布, 已有记录中深水拟海褐虾 *Parapontophilus abyssi* (Smith, 1884) (原文中写作 *Pontophilus gracilis abyssi*) 分布最深, 超过 5 852 m (Chace, 1984)。褐虾科大多数属种生活于温带或寒带的海洋中, 一部分生活于热带近岸区或热带深海海域。主要生活于热带的属包括爱琴虾属 *Aegaeon*、光滑褐虾属 *Lissocrangon*、光滑萨比虾属 *Lissosabineia*、疣褐虾属 *Pontocaris*、拟疣褐虾属 *Parapontocaris*、拟海褐虾属 *Parapontophilus*、南褐虾属 *Philocheras*、海褐虾属 *Pontophilus*、锯褐虾属 *Prionocrangon*、伪海褐虾属 *Pseudopontophilus*、佛柯虾属 *Vercoia*、扁眼褐虾属 *Placopsicrangon*, 其中爱琴虾属、拟疣褐虾属和疣褐虾属生活于热带海洋较浅的海区, 我国及周边海域亦有分布, 如爱琴虾属在我国东海和南海分布有 3 种, 拟疣褐虾属在我国台湾附近水域分布有两种 (Chan, 1996), 疣褐虾属在南海、日本海域有 4 种 (Chan, 1996; Han & Li, 2008), 还有几种在印度尼西亚和马来西亚海域被发现 (Ortmann, 1895; Chan, 1996)。南褐虾属出现在温带、亚热带和热带水域, 从近岸区到半深海地带都有分布, 但多数仍在 50 m 深度以内生活, 在世界范围内有 57 种, 是褐虾科内种数最多的属, 生活在印度—西太平洋海域的有 19 种, 在东亚水域中有 9 种 (Komai, 2001, 2004a)。光滑褐虾属到目前为止只有 1 种尖额光滑褐虾 *Lis-*

socrangon stylirostris (Holmes, 1900), 生活于热带大西洋 (Kuris & Carlton, 1977)。光滑萨比虾属是 Christoffersen (1988) 从萨比虾属 *Sabinea* 中分出来的属, 含有 8 个种, 生活于墨西哥湾东南海域和印度—西太平洋海域 (Pequegant, 1970; Chace, 1984; Christoffersen, 1988; Taylor & Collins, 2009)。海褐虾属生活于热带深水, 本来是一大属, 南褐虾属和拟海褐虾属曾经被归入该属。后来, Chace (1984) 将南褐虾属与海褐虾属区分开来, 并且 Christoffersen (1988) 又从中分出拟海褐虾属, 因此现在的海褐虾属所含种数已经不多, 该属的种类未来可能在我国南海水域会有发现。锯褐虾属多栖息于热带印度洋深海 (Ortmann, 1895)。伪海褐虾属到目前只有 1 种锯齿伪海褐虾 *Pseudopontophilus serratus* Komai, 2004, 生活于西南太平洋的热带海区 (Komai, 2004b)。佛柯虾属有 4 种, 生活于印度—西太平洋的浅水海域 (Kim & Fujita, 2004; Anker, 2010)。扁眼褐虾属栖息于热带深海。

褐虾科的其他属多数种类生活于温带、寒带海区。泳褐虾属 *Argis* 主要存在于北太平洋海区, 其中有几种对当地的经济渔业非常重要 (Komai, 1997b)。褐虾属 *Crangon* 主要分布在北半球寒带或温带较冷海区, 包括北太平洋和北大西洋, 多出现于近岸地区, 在东亚水域中报道了 12 种 (Hayashi & Kim, 1999)。后褐虾属 *Metacrangon* 在西北太平洋有两种 (Komai, 1997a)。新褐虾属 *Neocrangon* 内有 5 种, 主要生活于北太平洋较冷水域 (Rathbun, 1902; Zarenkov, 1965; Christoffersen, 1988; Wicksten, 1996)。背褐虾属 *Notocrangon* 内只有 1 种南极背褐虾 *Notocrangon antarcticus* (Pfeffer, 1887), 生活在南极附近的寒带海域 (Christoffersen, 1988; Holthuis, 1993)。拟褐虾属 *Paracrangon* 是褐虾科里面的一个小的群体, 共 7 种, 从日本到秘鲁沿北太平洋亚寒带水域分布 (Takeda & Hanamura, 1999; Komai & Kim, 2004)。角褐虾属 *Rhynocrangon* 只有 3 种, 均分布于北太平洋寒带水域 (Ortmann, 1895; Rathbun, 1902; Zarenkov, 1965; Komai & Komatsu, 2008)。萨比虾属 *Sabinea* 中的 3 种均分布于北大西洋 (Chace, 1984; Christoffersen, 1988; Holthuis, 1993)。硬褐虾属 *Sclerocrangon* 有 10 种, 分布于北太平洋、北大西洋的寒带和温带海区, 垂直分布则从大陆架一直延伸到深海超过 3 000 m (Komai & Amaoka, 1991), 在日本水域有记录的共 6 种 (Komai & Amaoka, 1989; Komai & Matsuzaki, 2016)。合褐虾属 *Syncrangon* 内有两种, 主要生活于东亚水域 (Kim & Hayashi, 2003)。

镰虾科仅 1 属, 约 98 种, 全部为深海种, 约 2/3 的种类分布在热带印度—西太平洋海区, 大西洋分布较少 (堵南山, 1993)。已有记录中大西洋镰虾 *Glyphocrangon atlantica chacei*, 1939 的分布最深, 达到 6 364 m (Chace, 1984)。

二、褐虾种类在我国海域的分布情况

我国褐虾总科的研究始于 Stimpson (1860) 和瓜田友卫 (1926) 等国外学者进行的一些采集鉴定。新中国成立后, 刘瑞玉 (1955) 对我国北方海域的经济虾类进行报道时记录了褐虾属分布在中国北方海域的 3 种体型较大、成体体长多在 30 mm 以上、

可以制作虾米的褐虾,即普通褐虾 *Crangon crangon* Linnaeus, 1758 (现被定为黄海褐虾 *Crangon uritai* Hayashi and Kim, 1999)、脊腹褐虾 *C. affinis* De Haan, 1849 (现被定为日本褐虾 *C. hakodatei* Rathbun, 1902) 和圆腹褐虾 *C. cassiope* De Man, 1906, 均为我国北部海域的习见种类。刘瑞玉 (1963) 又统计了在我国黄海、东海出现的褐虾科 5 属 9 种。董聿茂 (1988) 描述了在我国海域发现的镰虾科镰虾属两种, 即戟尾镰虾 *Glyphocrangon hastacauda* Bate, 1888 (东海、南海陆坡, 水深 510~840 m) 和粗镰虾 *G. regalis* Bate, 1888 (东海、南海陆坡, 水深 560~740 m, 现为迷惑镰虾 *G. confusa* Komai, 2004)。魏崇德、陈永寿 (1991) 编的《浙江动物志》中描述了在浙江省沿海舟山和嵊泗列岛海域有分布的褐虾属 *Crangon* 内两种, 对此两种褐虾的描述遵从了刘瑞玉 (1955) 的研究, 这两种褐虾为普通褐虾 (现被定为黄海褐虾) 和脊腹褐虾 (现被定为日本褐虾)。刘瑞玉和钟振如 (1994) 列出了我国水域从黄海、东海到南海的褐虾总科名录, 共计 7 属 17 种。宋海棠等 (2006) 在进行东海经济虾蟹类研究时, 列入了经济种类脊腹褐虾 (现被定为日本褐虾)。

渤海是一个半封闭性的内海, 深入内陆, 具有海湾的特性, 因此曾被称为渤海湾 (Bohai Gulf)。渤海平均水深只有 18 m, 最大水深 86 m, 水深小于 10 m 的极浅海水域约占总面积的 26%。渤海只有渤海海峡与黄海相通, 环境条件 (尤其是水温) 变化剧烈, 底层水温的年变化幅度可达 20℃, 冬季在大陆季风的影响下, 辽东湾、莱州湾、渤海湾在多数年份均有海冰形成, 环境条件比较恶劣。在渤海有分布的褐虾包括 2 属 4 种, 即褐虾属的圆腹褐虾、日本褐虾和黄海褐虾, 后褐虾属的中华后褐虾 *Metacrangon sinensis* Fujino and Miyake, 1970, 这些种在黄海都有分布, 因此, 渤海从褐虾的分布区系上, 可以看作是黄海褐虾区系的简化 (刘瑞玉, 1963)。

黄海位于中国大陆与朝鲜半岛之间, 是一个南北长、东西窄的半封闭矩形浅海。黄海在夏季其中部和北部的较深水域有冷水团存在, 超过 40~50 m 的深水区底层水温常年保持在 4~8℃, 南部及边缘区水温为 2~12℃。黄海的环流冬季主要由北上的黄海暖流及其余脉, 以及南下的黄海沿岸流和西朝鲜沿岸流组成, 此外, 东海的台湾暖流和长江冲淡水也将影响黄海南部局部水域的水环境。因此, 在黄海分布的褐虾主要为温带种, 但也包括部分暖水种。黄海分布的褐虾包括 6 属 9 种, 即爱琴虾属 *Aegaeon* 的拉氏爱琴虾 *Aegaeon lacazei* (Gourret, 1887), 褐虾属 *Crangon* 的脊腹褐虾 *Crangon affinis*、圆腹褐虾 *Crangon cassiope*、日本褐虾 *Crangon hakodatei* 和黄海褐虾 *Crangon uritai*, 后褐虾属 *Metacrangon* 的中华后褐虾 *Metacrangon sinensis*, 拟褐虾属 *Paracrangon* 的日本拟褐虾 *Paracrangon abei* Kubo, 1937, 南褐虾属 *Philocheras* 的双刺南褐虾 *Philocheras bidentatus* (De Haan, 1849) 以及合褐虾属 *Syncrangon* 的窄尾合褐虾 *Syncrangon angusticauda* (De Haan, 1849)。在黄海的虾类区系中包含两种不同来源的成分, 一部分是来源于北方海域 (如日本海, 鄂霍次克海等) 的冷水性种类; 另一部分则是起源于南方的暖水种 (刘瑞玉, 1963)。在黄海分布的这些属种之中, 爱琴虾属和南褐虾属是明显的暖水属, 这两属内的大部分种都分布于热带海洋。拉氏爱琴虾广泛分布于世界各热

带海洋,而双刺南褐虾和窄尾合褐虾则只分布于黄海和东海,是典型的中国和日本特有地方种。热带暖水种拉氏爱琴虾在黄海南部的分布,应该与黄海暖流密切相关。总结渤海和黄海的褐虾动物地理学特点,可以将此两个海区合并成为黄渤海,这一海区以温带性种类为主,黄海南端分布有少量的暖水性广布种以及少量的黄东海特有种(刘瑞玉,1963)。

东海的北线为长江口附近的苏北咀到济州岛,南线为东山岛到鹅銮鼻。影响该海域的海流主要包括黑潮、台湾暖流、东海暖流、东南沿岸流和黄海沿岸流,其中影响最大的当数黑潮,东海的主体在黑潮的影响下,热带性成分极为丰富和明显,特别是深度超过 50~60 m 的外海区,由于底层水温经年保持在 14℃ 以上,盐度也较稳定(约 33~34),所以从南方海域输送来的暖水性属种占了绝对的优势(刘瑞玉,1963)。由于黄海沿岸流和长江冲淡水的影响,东海暖流和台湾暖流在 31°N 左右急折向东,因此在水温、盐度等性质上,东海北部与黄海南部比较特殊,既区别于受黑潮影响明显的东海大部,也区别于基本不受暖流影响的黄海主体部分,温水种和暖水种在此海域均有可能捕获。在东海分布的褐虾有 11 属 26 种,包括:爱琴虾属的拉氏爱琴虾、东方爱琴虾 *Aegaeon orientalis* Henderson, 1893 和芮氏爱琴虾 *A. rathbuni* De Man, 1918; 褐虾属的脊腹褐虾、圆腹褐虾、日本褐虾和黄海褐虾;后褐虾属的中华后褐虾;新褐虾属的相模新褐虾 *Neocrangon sagamiensis* Balss, 1913; 拟褐虾属的伊藤拟褐虾 *Paracrangon okutanii* Ohé and Takeda, 1986; 拟疣褐虾属的粗糙拟疣褐虾 *Parapontocaris aspera* Chace, 1984 和光滑拟疣褐虾 *P. levigata* Chace, 1984; 拟海褐虾属的困难拟海褐虾 *Parapontophilus difficilis* Komai, 2008、孪生拟海褐虾 *P. geminus* Komai, 2008、灯心拟海褐虾 *P. junceus* (Bate, 1888)、长额拟海褐虾 *P. longirostris* Komai, 2008 和小拟海褐虾 *P. psyllus* Komai, 2008; 南褐虾属 *Philocheras* 的双刺南褐虾、藤野南褐虾 *P. fujinoi* Kim & Hayashi, 2000、缺刻南褐虾 *P. incisus* (Kemp, 1916)、日本南褐虾 *P. japonicus* (Doflein, 1902) 和小额南褐虾 *P. parvirostris* (Kemp, 1916); 疣褐虾属 *Pontocaris* 的污泥疣褐虾 *Pontocaris pennata* Bate, 1888 和东方疣褐虾 *P. sibogae* (De Man, 1918); 合褐虾属的窄尾合褐虾; 扁眼褐虾属的台湾扁眼褐虾 *Placopsicrangon formosa* Komai & Chan, 2009。东海北部有少量来自北方的温带广布种,主要包括 4 属 7 种,即褐虾属的脊腹褐虾、圆腹褐虾、日本褐虾和黄海褐虾,后褐虾属的中华后褐虾,南褐虾属的双刺南褐虾以及合褐虾属的窄尾合褐虾。受长江冲淡水、台湾暖流以及东海暖流的影响,来自北方的温带广布种向南分布不超过舟山群岛,亦即 31°N,绝大多数更局限于 33°N 或 34°N。在东海北部,南方的暖水种和北方的冷水种互相混杂,交替分布着。在东海分布的褐虾,除上述温带种之外,还包括黄东海的特有种双刺南褐虾和窄尾合褐虾。

南海北靠我国的广东和广西,西接中南半岛和马来半岛,东临菲律宾群岛,南接大巽他群岛,是一个较完整的深海盆地。南海地处热带、亚热带地区,水产资源和海洋生物多样性十分丰富。在南海分布的褐虾有 5 属 20 种,包括:爱琴虾属的拉氏爱琴虾,东方爱琴虾和芮氏爱琴虾;拟疣褐虾属的粗糙拟疣褐虾和光滑拟疣褐虾;拟海褐

虾属的困难拟海褐虾、孪生拟海褐虾、灯心拟海褐虾、长额拟海褐虾、小拟海褐虾；南褐虾属的窄额南褐虾 *Philocheras angustirostris* (De Man, 1918)、藤野南褐虾 *Philocheras fujinoi* Kim & Hayashi, 2000、缺刻南褐虾、娄氏南褐虾 *P. lowisi* (Kemp, 1916)、日本南褐虾和小额南褐虾；疣褐虾属的快乐疣褐虾 *Pontocaris hilarula* (De Man, 1918)、大疣褐虾 *Pontocaris major* Chan, 1996、污泥疣褐虾和东方疣褐虾。这些种类多数都在印度—西太平洋海区有分布，是典型的暖水种。在南海分布的褐虾中，有 5 属 16 种在东海也有分布，部分种为暖水广布种，广泛分布于热带印度—西太平洋海区，甚至印度洋，包括爱琴虾属的拉氏爱琴虾、东方爱琴虾和芮氏爱琴虾，拟疣褐虾属的粗糙拟疣褐虾和光滑拟疣褐虾，拟海褐虾属的困难拟海褐虾、孪生拟海褐虾、灯心拟海褐虾、长额拟海褐虾、小拟海褐虾，南褐虾属的藤野南褐虾、日本南褐虾、缺刻南褐虾和小额南褐虾，疣褐虾属的污泥疣褐虾和东方疣褐虾。

镰虾科内的唯一的镰虾属，其成员均为热带深水种，渤海和黄海由于水温较低，而且深度较浅，未发现该属在此海域的分布，本书所记录的镰虾均分布于东海和南海较深的海底，多数都为地方特有种，分布海区较狭窄。其中，东海分布有 9 种，包括孤独镰虾 *Glyphocrangon singularis* Han & Li, 2014、台湾镰虾 *Glyphocrangon formosana* Komai, 2004、戟尾镰虾、低脊镰虾 *Glyphocrangon humilis* Komai, 2006、巨镰虾 *Glyphocrangon megalophthalma* De Man, 1918、迷茫镰虾 *Glyphocrangon perplexa* Komai, 2004、粗镰虾、锯齿镰虾 *Glyphocrangon runcinata* Komai, 2004、窄小镰虾 *Glyphocrangon stenolepis* Chace, 1984；南海到现在为止发现有 9 种，它们是阿巴镰虾 *Glyphocrangon albatrossae* Komai, 2004、颗粒镰虾 *Glyphocrangon granulosis* Bate, 1888、低脊镰虾、近刺镰虾 *Glyphocrangon juxtaculeata* Chace, 1984、凶猛镰虾 *Glyphocrangon pugnax* De Man, 1918、粗镰虾、粗壮镰虾 *Glyphocrangon robusta* Komai, 2004、窄小镰虾、爪镰虾 *Glyphocrangon unguiculata* Wood-Mason and Alcock, 1891。在东海和南海均有分布的镰虾有 3 种，即低脊镰虾、粗镰虾和窄小镰虾，广布种较少，这也说明了镰虾科的地方特有种较多，物种多样性较高。

第四节 褐虾总科的经济意义

褐虾总科是甲壳动物真虾下目内一个比较重要的类群，全部为海洋种类，世界性分布，从潮间带到深海均有发现，是海洋底栖生物的重要类群，在海洋软底质群落食物链中发挥着重要作用。在北大西洋和北太平洋，一些种产量巨大，具有重要的经济价值和生态学价值。刘瑞玉（1955）在对北方的经济虾类所作的记述中，就包括 3 种褐虾，它们分别是：普通褐虾（现被定为黄海褐虾）、脊腹褐虾（现被定为日本褐虾）和圆腹褐虾。这 3 种褐虾尤其以日本褐虾最为常见，在黄海、渤海的底拖网渔获物中极为常见，甚至抓斗式采泥器在采泥时也能够采到。日本褐虾尽管是冷水性虾类，但在黄海冷水团占据或影响范围之内的东海北部也大量分布，因此也