

几种虾蛄生物学特性和繁殖生物学研究进展

赵 旺, 杨其彬, 陈 旭, 陈明强, 温为庚

(中国水产科学研究院 南海水产研究所 农业农村部南海渔业资源开发利用重点实验室, 广东 广州 510300)

摘要: 虾蛄(Squillaidae)是重要的水产增养殖品种。目前针对虾蛄类的研究主要集中在其基础生物学和繁殖生物学方面, 其中在虾蛄的纳精结构、性腺发育和幼体发育等研究方面还存在诸多分歧。作者综述了几种虾蛄类, 如口虾蛄(*Oratosquilla oratoria*)、黑斑口虾蛄(*O. kempfi*)、猛虾蛄(*Harpisquilla harpax*)和棘突猛虾蛄(*H. raphidea*)的资源分布、生活习性、亲本、性腺和幼体发育等研究成果, 以期对虾蛄繁殖生物学和人工育苗的深入研究提供参考。

关键词: 虾蛄(Squillaidae); 生物学特征; 繁殖生物学

中图分类号: S968 文献标识码: A 文章编号: 1000-3096(2019)04-0105-10

DOI: 10.11759/hyxx20180830002

虾蛄(Squillaidae)俗称螳螂虾、濼尿虾、富贵虾、虾爬子等, 隶属甲壳纲(Crustacea)、口足目(Stomatopoda)、虾蛄科。虾蛄肌肉细嫩, 味道鲜美, 可以和龙虾(Palineridae)相媲美^[1], 是群众喜爱的优质水产品。其中猛虾蛄(*Harpisquilla*)是体型最大的种类, 棘突猛虾蛄(*H. raphidea*)体长超过 300 mm^[2]。作者在抽样调查中发现, 猛虾蛄最大个体体长 220 mm, 体质量 102 g。猛虾蛄以其个体大、可食用部分多、出肉率达 35%^[3], 而成为市场的佼佼者。随着生活水平的提高, 开发利用虾蛄资源的经济意义越来越大。

为防止资源枯竭及虾蛄资源的可持续利用, 对虾蛄进行人工驯养、人工育苗、人工养殖和增殖放流是十分必要。从 20 世纪 80 年代开始, 国内外学者就对虾蛄的生物学特性和繁殖生物学进行了大量研究。作者对这些研究成果进行综述, 以期对虾蛄繁殖生物学和人工育苗的深入研究提供参考。

1 资源

1.1 分布

虾蛄是大型底栖海洋甲壳类, 生活区域的基质是泥底或沙泥底。广泛分布于热带、亚热带海区。中国沿海^[2, 4]、日本^[5]、印度^[1]及印尼^[6, 7]等东南亚各国附近海域、墨西哥湾^[8]和地中海沿岸^[9]都有虾蛄分布。从潮间带到 1 500 m 水深都可发现其行踪^[10]。虾蛄种类繁多, 目前全世界报道虾蛄种类超过 450 种^[10], 中国报道有 97 种^[2, 11]。在中国东海海域口虾蛄是优势种类^[12], 而北部湾主要为猛虾蛄^[13]。

1.2 生活习性

自然海区中, 雌雄虾蛄的比例会发生变化, 不同季节、不同海区这一数值有差异。秋季南海北部湾的雌猛虾蛄个体数几乎是雄虾蛄的 2 倍^[4], 11 月份印度尼西亚近海棘突猛虾蛄群体中雌虾蛄数量也占优势^[7]。2~10 月份, 马来西亚附近海区雌性猛虾蛄在群体中的比例, 月平均值呈波浪变化, 4 月份和 10 月份处于最低值, 总体上雄虾蛄略占优势, 雌雄比例为 0.83 : 1^[14]。万丹湾(Banten Bay)棘突猛虾蛄雌雄比例为 1.3 : 1, 猛虾蛄则为 1 : 1^[15]。这种性别比例的不平衡, 依据海区、捕捞时间而有变化^[6]。是否与捕捞方式和虾蛄生活习性有关, 需要更多实验数据支持。

虾蛄大部分时间在潮间带生活, 喜欢挖掘洞穴, 也可能由于这种习性, 导致虾蛄富集重金属, 曾经被用作重金属污染的标记生物^[16]; 而且, 这种习性容易导致虾蛄感染真菌^[17]。这些是利用自然海区的虾蛄作为亲本进行人工繁殖时应该考虑的不利因素。

收稿日期: 2018-08-30; 修回日期: 2018-12-18

基金项目: 海南省重点研发计划项目(ZDYF2018096); 三亚市农业科技创新项目(2017NK01)

[Foundation: Key Research and Development Program in Hainan, No. ZDYF2018096; Agricultural Science and Technology Innovation Program of Sanya, No.2017NK01]

作者简介: 赵旺(1987-), 男, 湖南湘潭人, 硕士, 主要从事甲壳类贝类繁殖生物学研究, 电话: 0898-83361232, E-mail: zhaowang522@163.com; 温为庚, 通信作者, 电话: 0898-83361232, E-mail: wenweigeng@163.com

虾蛄生命力顽强,其呼吸器官能利用空气中的氧气,在阴凉处,离水 24 h 仍可存活^[18]。稚虾蛄存活盐度范围为 14~36,最适范围为 18~30;存活水温为 14~35℃,最适水温为 24~33℃;存活 pH 值范围为 7.0~9.0,极限值为 5.0~10.0^[19]。不同生长发育阶段的黑斑口虾蛄(*Oratosquilla kempii*)幼体对环境盐度要求有差异:第 II 时相幼体最适盐度为 17.0~24.0,最适温度为 20.0~28.0℃;仔虾蛄最适盐度为 12.0~29.0,最适温度为 18.0~30.0℃。极限盐度为 3.0(或 36.0)时,1 h 内第 II 时相幼体全部死亡;极限盐度为 1.3(或 39.2)时,48 h 仔虾蛄死亡 60%^[20]。盐度为 21~33 时,口虾蛄(*O. oratoria*)仔虾蛄摄食活跃,低于 18 或高于 42 基本不摄食^[21]。盐度和温度作为重要的非生物因子,对虾蛄个体的生命活动产生重要的影响。而有关猛虾蛄和棘突猛虾蛄在温度、盐度方面的研究报道极少,有待加强。

虾蛄是肉食性种类,以贝类、甲壳类、小型鱼类、环节虫和动物尸体为食。不同生长阶段的虾蛄分布具有明显的特点。Ohtomi 等^[22]报道东京湾近海有大量口虾蛄 III 期幼体,谷德贤等^[23]报道渤海湾口虾蛄假蚤状幼体丰富,Veena 等^[24]报道印度东部海区 10 m~12 m 水深区域猛虾蛄幼虾丰富,这些区域都处于潮间带的浅水区。而潮间带的深水区是体长 25 mm~233 mm、处于生长阶段的棘突猛虾蛄占优势^[14]。潮下带是体长 160 mm~366 mm 的成年棘突猛虾蛄占优势^[25]。由此推测:虾蛄具有洄游习性,在潮间带产卵、孵化、生长,而随着虾蛄的生长,逐步向深海扩展,这可能与虾蛄的食性有关。潮间带滩涂处于海陆过渡地带,是海洋生态系统中生产力较高的区域,生物多样性十分丰富,这里生活着藻类、桡足类、腔肠动物、扁形动物、环节虫、星虫、软体动物、甲壳类、棘皮动物和鱼类等^[26-28]。此外,潮间带有机颗粒丰富。这些都是虾蛄幼体发育、幼虾蛄生长必需的饵料^[29],但成年虾蛄向深海扩展,这种习性的机理还不清楚,是否与繁殖(性腺发育)有关有待深入研究。

2 繁殖生物学

2.1 亲本

不同种类的虾蛄个体大小差异显著,性成熟生物学最小型差异也显著。黑斑口虾蛄性成熟雌体体长 83 mm,雄体体长 80 mm^[30];大连海域口虾蛄 1 龄

即可性成熟^[31],雌体体长 70 mm,雄体体长 50 mm^[32],每年产卵 1 次^[31];棘突猛虾蛄雌体体长 199 mm,雄体体长 230 mm^[6];在北部湾,全年都可见性成熟的雌猛虾蛄,最小型体长 132 mm,半数以上 202 mm^[4]。不同海区、不同种类虾蛄繁殖季节差异显著。6 月份大连海区口虾蛄性腺指数(GSI)达到峰值(图 1)^[31],也有报道 5 月份口虾蛄性腺指数已达到峰值^[33],夏季是北部湾猛虾蛄产卵高峰期,性腺指数达到峰值,此时海平面水温也达到峰值 29.7℃^[4]。提示性腺发育与温度密切相关。

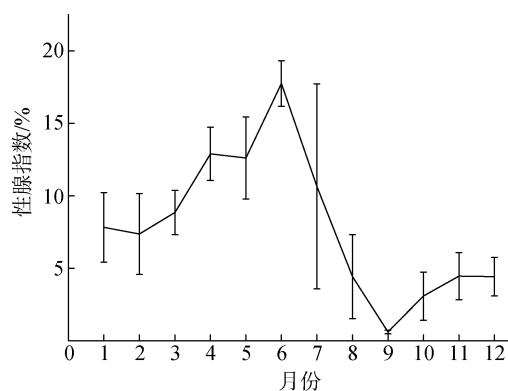


图 1 大连沿海口虾蛄卵巢性腺指数的周年变化^[31]
Fig. 1 Annual changes in the gonadosomatic index of ovaries in mantis shrimp in coastal Dalian

雌雄虾蛄间的个体大小差异不显著。学者收集了大量自然海区的虾蛄,对黑斑口虾蛄^[34]、口虾蛄^[35-36]、棘突猛虾蛄^[14, 37, 38]和猛虾蛄^[39]的头胸甲长、体长、全长、体质量等进行了测定,并统计分析各长度与体质量以及各长度之间的生长关系,结果显示雌雄个体间生长的差异均不显著($P>0.05$),体质量与体长呈幂函数关系。但有趣的是雌猛虾蛄掌节较雄猛虾蛄强壮^[35],这可能便于雌虾蛄在卵巢发育时捕捉更多食物,有利于卵巢发育。

虾蛄雌雄异体,第 3 对步足雌雄异形(图 2)。雄猛虾蛄第 3 对步足基部着生 1 对长约 15 mm 交接棒(图 3),雌猛虾蛄第 6、7、8 胸节腹面具 3 条平行带状结构。该结构中空,表面甲壳质,是储存精子、受精、产卵、分泌黏液的结构,称外生殖器(图 4)。又被称作黏液腺,能分泌黏液,把受精卵黏成片状(这显著不同于虾类——受精卵离散状)。黏液腺的发育与卵巢发育同步,大致分 3 个阶段:腺体未发育,看不到带状结构;腺体开始发育,带状结构清晰,浑浊;腺体发育成熟,带状结构更清晰,充满稠密的分泌

物, 乳白色。不同雌性个体, 该结构表观特征颜色显著不同: 由透明无色、浅白色浑浊到乳白色。关于这一结构, 学者争论较多。有学者认为是胶质腺^[40], 或是贮精沟^[41], 或是黏合腺^[42], 也有学者根据涂片、组织切片、超薄切片的观察研究, 认为该结构是腺体^[43, 44]。

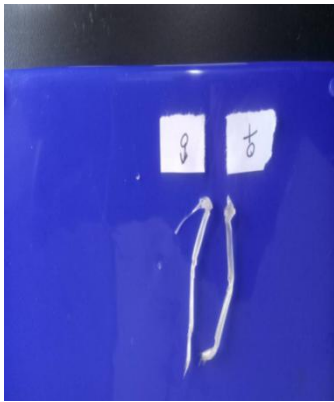


图 2 雌雄猛虾特征附肢

Fig. 2 Characteristic of the appendage of *H. harpax*, male and female



图 3 雄猛虾交接棒

Fig. 3 Penis of *H. harpax*, male



图 4 雌猛虾外生殖器

Fig. 4 External genitals of *H. harpax*, female

2.2 卵巢发育及产卵

雌虾生殖系统包括: 卵巢、输卵管、受精囊, 有学者认为还有黏液腺。1 对对称的卵巢, 通过卵巢壁黏连在一起, 位于围心窦和消化道之间, 始于头胸甲后部, 延伸至尾尖^[44-45]。研究卵巢发育及分期, 是虾繁殖生物学的重要内容, 争论较多。

根据卵巢外观特征^[6], 大致分 3 期^[45]或 4 期^[6], 但欠准确^[6]。这种方法方便、快捷, 适用于生产实践。在科学研究中, 根据核仁、核膜、卵黄形成等与卵子发育相关的组织学特征进行分期。这种方法较准确, 但比较复杂。刘海映等^[31]根据组织学特征把口虾卵巢发育分为 4 期(图 5): 卵原细胞期(I 期), 外观透明, 线状, 无色素分布; 卵黄形成前期(II 期), 外观灰黄色至浅黄色, 带状, 并向两侧扩展; 卵黄形成期(III 期), 外观由浅黄色向橙黄色转变, 卵粒清晰可见; 成熟期(IV 期), 外观极度膨大, 卵子在卵巢内成离散状。黑斑口虾^[36, 43]和棘突猛虾^[6]卵巢发育分期结果与此相似。也有把口虾卵巢发育分 5 期^[46]、6 期^[9]、8 期^[47]和 10 期^[38]的报道。另外, 卵巢发育过程中, 性腺指数差异显著^[48], 也是卵巢分期的参数之一。在其他甲壳类卵巢发育研究中, 学者把斑节对虾(*Penaeus monodon*)^[49, 50]、哈氏仿对虾(*Parapenaeopsis hardwickii*)^[51]、凡纳滨对虾(*Litopenaeus vannamei*)^[52]和锯缘青蟹(*Scylla serrata*)^[53]的卵巢发育均分为 6 期。卵巢发育是个连续过程, 没有明显的界线。为了工作方便, 学者对不同发育时期的卵巢给予不同的标称, 不会影响研究结果, 仅与学者的切入点和划分标准有关。生产实践中, 掌握雌虾即将产卵的表观特征至关重要。

虾通常以腹部背面和腹足外肢靠着洞壁仰卧产卵, 每次产卵持续 3 h 左右。刚产出的卵块形状不规则, 雌虾 1 h 内用颚足把它整理成圆盘状或球状。这个过程在产卵后 24 h 内完成。棘突猛虾产卵量 2.4 万粒~7.6 万粒, 卵子直径 510 μm ~670 μm ^[33]; 黑斑口虾产卵量 1.4 万粒~3.1 万粒, 卵子直径 550 μm ~670 μm ^[36]; 口虾产卵量 3.0 万粒~5.0 万粒, 卵子直径 440 μm ~470 μm ^[54]。

最新研究报道: 口虾性腺发育期间卵巢的脂肪含量增加^[55], 这表明脂肪与繁殖密切相关。另外, 刘海映等^[56]研究了口虾卵黄蛋白原基因, Hongwei 等^[57]研究了口虾卵巢转录组, 获得大量分子标记。这些研究报道提供了新的研究方向, 有助于对虾卵巢发育分子调控机理进行深入研究, 为虾卵巢人工诱导发育和全人工繁殖提供理论基础。

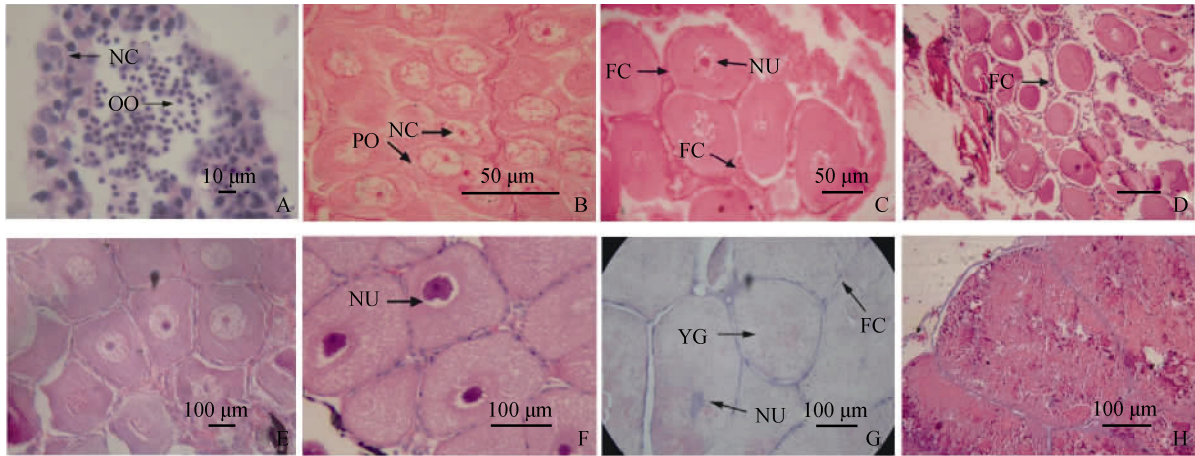


图 5 口虾蛄卵子生成^[31]

Fig. 5 Oogenesis of *O. oratoria*

A. 卵原细胞(I期); B、C、D. 卵黄形成期的卵母细胞(II期); E、F. 卵黄形成后的卵母细胞(III期); G、H. 成熟期的卵母细胞,核膜消失(IV期); OO. 卵原细胞; NC. 营养细胞; PO. 初级卵母细胞; NU. 细胞核; SO. 次级卵母细胞; YG. 卵黄颗粒; FC. 滤泡细胞
A. Oogonium stage (stage I); B, C, D. Vitellogenesis of oocyte (stage II); E, F. Oocyte after vitellogenesis (stage III); G, H. Mature oocyte, nuclear membrane disappeared (stage IV); OO. oogonium; NC. nutritive cell; PO. primary oocyte; NU. nucleus; SO. secondary oocyte; YG. yolk globules; FC. follicle cell

2.3 精巢发育及授精

雄虾蛄生殖系统由精巢、输精管、雄性副腺、副腺管和交接棒组成。精巢 1 对,位于围心窝和中肠腺之间,始于第 3 腹节,终于尾节。精巢呈管状,末段较直,前段弯曲,在第七、八胸节处盘曲成耳状。精巢在第 3 腹节内,左右精巢各发出 1 条曲折的输精管,管壁有一层上皮细胞,但无肌细胞。雄虾蛄生殖系统具 1 对细丝状副腺,位于胸部的围心窝下方,末端具副腺管,与同侧的输精管延伸入交接棒中。雄虾蛄具交接棒 1 对,着生于第 3 对步足基部,长约 15 mm,左右交接棒大小差异显著。交接棒内具 2 条管,游离端具 2 孔:圆形的雄性副腺管孔直径约 40 μm,椭圆形的输精管孔直径约 86 μm(图 6)^[44]。精子的发生过程分为:精原细胞、精母细胞和精子。由精巢、输精管到交接棒,精细胞逐渐趋向成熟。黑斑口虾蛄成熟的精细胞(精子)呈卵圆形,外被厚膜,大小约 8.5 μm×7.0 μm,无鞭毛,未发现顶体结构^[58]。有学者研究口虾蛄精巢发育,将口虾蛄精巢发育分为 5 个时期^[37]:精原细胞期、初级精母细胞期、次级精母细胞期、精细胞期和精子期。也有分为 4 个时期^[47]:精原细胞期、精母细胞期、早期精子期和精子期。鲜见猛虾蛄精巢发育研究报道。

虾蛄在产卵前数月交配,口虾蛄交配时间约在 9 月~11 月^[59]。口虾蛄交配时,雌雄个体互相追逐、伴游。雄性从其后沿着雌性腹部背面前进,用第 1 胸肢

擦触雌性,然后用第 1~5 胸肢将雌性翻过来,将其交接棒插入雌性第 6 胸节腹侧正中央的纳精囊内。精子通过交接棒的输精孔,雄性副腺分泌物通过副腺孔,组成精子束^[44],注入雌虾蛄纳精囊并储存,待产卵时进行授精。

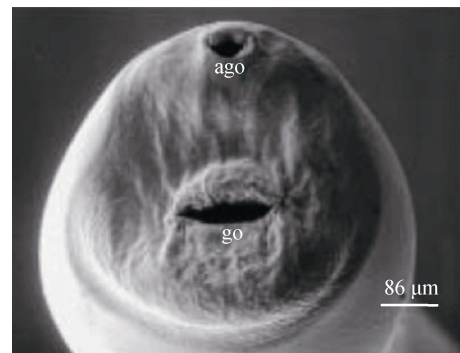


图 6 雄虾蛄交接棒远端电镜扫描^[44]

Fig. 6 SEM of the distal end of male penis of *Squilla empusa*

ago. 副腺孔; go. 生殖孔

Ago. accessory gland orifice; go. genital orifice

2.4 幼体发育

虾蛄的幼体发育包括胚胎发育和胚后发育,前者指从受精卵发育到膜内溞状幼体的过程,后者指从膜内溞状幼体出壳后发育到仔虾蛄的过程。口虾蛄的胚胎发育经过受精卵、囊胚、原肠胚、膜内无节幼体、膜内溞状幼体等发育阶段(图 7)^[60]。水温为(21±1)°C 时,受精卵经过 18 d 孵化为 I 期假溞状幼体^[60]。

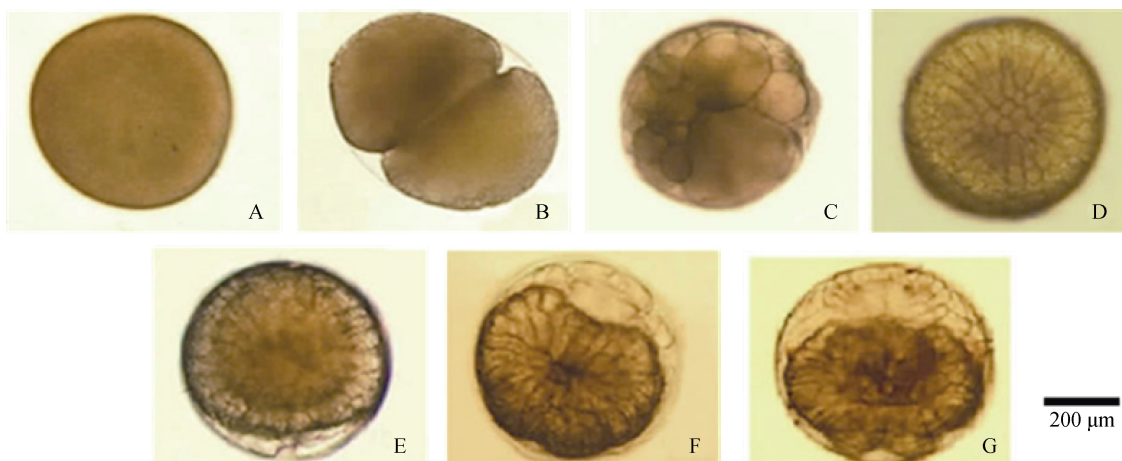


图7 口虾蛄胚胎发育的形态特征^[60]

Fig. 7 Morphological features of embryonic development in *O. oratoria*

A. 受精卵; B、C. 卵裂; D. 囊胚期; E. 原肠胚期; F. 膜内无节幼体期; G. 膜内溞状幼体期
A. fertilized egg; B, C. cleavage; D. blastula; E. gastrula; F. egg-nauplius; G. egg zoea

虾蛄胚后发育过程中,外形特征和个体大小都发生显著变化。王波等^[54]依据外形特征,把口虾蛄这阶段的幼体发育分为11个时期。这种分期方法太复杂,需要解剖镜和显微镜观察,不利于生产实践中应用。Haug等^[61]则分为4个时相:第一时相假溞状幼体(antizoea),第二时相假溞状幼体(pseudozoea),第三时相假溞状幼体(alima)和第四时相假溞状幼体(erichthus)。为了在生产实践中便于观察,蒋霞敏等^[62]将黑斑口虾蛄的假溞状幼体分为3大期(称相)。其特点是:

第1相(卵黄营养阶段)平均体长1.8 mm~2.2 mm,以卵黄作营养,不摄食。主要在底部活动,复眼为柄眼,身体柔软,仅具第1、2胸肢。

第2相(浮游阶段)平均体长2.5 mm~11.5 mm,开口摄食小型浮游动物,营浮游生活,趋光性强,后期活动能力增强,能翻转及倒立。

第3相(底栖阶段)平均体长14.0 mm~17.5 mm,以大型浮游动物为食,活动在水层的中下部,活动能力很强。尾扇明显且分节,头胸甲侧刺坚硬,手握有针刺感。

在水温24~29℃条件下,从第I期假溞状幼体(Z1)发育至第XI期假溞状幼体(Z11)历时24 d~27 d;第XI期假溞状幼体(Z11)发育至第I期仔虾蛄历时4 d~7 d。

此外,许多学者通过投喂饵料,研究虾蛄胚后幼体的生长、发育,即人工育苗^[59, 63-65]。用鱼油和酵母强化的卤虫(*Artemia salina*)无节幼体投喂黑斑口虾蛄幼体,能显著提高幼体的成活率、变态率与发育

速度^[66]。王春琳等^[67]还分析了黑斑口虾蛄胚胎和幼体不同发育时期脂类及脂肪酸组成。刘海映等^[68]研究了口虾蛄幼体消化酶活力。这些研究结果为提高虾蛄人工育苗成活率提供参考。

3 总结与展望

有关虾蛄的研究报道始于20世纪80年代,其中以口虾蛄和黑斑口虾蛄研究较多,而猛虾蛄和棘突猛虾蛄等的研究报道比较少,有待加强。口虾蛄类的繁殖生物学研究报道很多,但对纳精结构、卵巢发育分期、精子卵子发生、幼体发育分期等分歧较大。总之,从生产实践考虑,分期标准要简单、实用、容易掌握;从科学研究角度,要慎密、严谨。这些争论是由于学者的标准不同而造成的,不影响结果。另外,许多学者对如何提高虾蛄幼体变态率和成苗率做了大量工作,但对亲本成活率、卵子孵化率研究不多,并且这些亲本都是海区卵巢已发育的虾蛄。人工诱导虾蛄卵巢发育研究尚属空白。可喜的是,已有学者开展了卵巢发育分子层面的研究,有助于深入了解虾蛄卵巢发育调控机理,为人工诱导虾蛄卵巢发育提供借鉴。这些研究报道提供了新的研究方向,为虾蛄规模化人工育苗直至全人工繁殖,提供理论基础。

参考文献:

- [1] Prasad D R, Rao P Y. Seasonal changes in the muscle biochemical composition of *Harpisquilla harpax* (de Haan, 1844) (Stomatopoda: Crustacea) represented in trawl net by-catches off Visakhapatnam, east coast of

- India[J]. Journal of Chemical, Biological and Physical Sciences, 2017, 7(1): 292-303.
- [2] 刘瑞玉, 王永良. 南海虾蛄科及猛虾蛄科(甲壳动物口足目)二新种[J]. 海洋与湖沼, 1998, 29(6): 588-596. Liu Ruiyu, Wang Yongliang. On two new species of the Squillidae and Harpiosquillidae (Crustacea Stomatopoda) from the South China Sea[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 1998, 29(6): 588-596.
- [3] Yedukondala R P, Rajendra P D, Rukmini S I, et al. Meat yield studies in *Harpiosquilla harpax* (de Haan, 1844) and *Oratosquilla anomala* (Tweedie, 1935) (Crustacea: Stomatopoda) represented in the shrimp trawl net by-catches off Visakhapatnam, east coast of India[J]. European Journal of Experimental Biology, 2015, 5(5): 6-11.
- [4] Yan Y R, Zhang Y Y, Wu G R, et al. Seasonal feeding habits, reproduction, and distribution of *Harpiosquilla harpax*(Stomatopoda: Harpiosquilla) in the beibu gulf, South China Sea[J]. Journal of Crustacean Biology, 2015, 35(6): 776-784.
- [5] Kodama K, Shimizu T, Yamakawa T, et al. Changes in reproductive patterns in relation to decline in stock abundance of the Japanese mantis shrimp *Oratosquilla oratoria* in Tokyo Bay[J]. Fisheries Science, 2006, 72(3): 568-577.
- [6] Mulyono M, Patria M, Abinawanto M P, et al. The development of gonad mantis shrimp *Harpiosquilla raphidea* Fabricius, 1798 in Banten Bay, Indonesia[J]. International Journal of Aquatic Science, 2017, 8(1): 26-33.
- [7] Wardiatno Y, Mashar A. Biological information on the mantis shrimp, *Harpiosquilla raphidea* (Fabricius 1798) (Stomatopoda, Crustacea) in Indonesia with a highlight of its reproductive aspects[J]. Journal of Tropical Biology & Conservation, 2010, 7: 65-73.
- [8] Bauer R T, Martin J W. Crustacean sexual biology[M]. New York: Columbia University Press, 1991: 67-90.
- [9] El-sherif S S, El-khodary G M, Ghonim A Z. Ovarian cycle and scanning electron micrographs of the spawned egg of female mantis shrimp *Oratosquilla massavensis* (Alexandria, Egypt)[J]. The Journal of Basic & Applied Zoology, 2012, 65(2): 116-124.
- [10] Lui K K Y, Ng J S S, Leung K M Y. Spatio-temporal variations in the diversity and abundance of commercially important decapoda and stomatopoda in subtropical Hong Kong waters[J]. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2007, 72(4): 635-647.
- [11] 冯玉爱, 张珍兰. 广东湛江沿海口足类的初步报告[J]. 湛江水产学院学报, 1995, 15(1): 21-32. Feng Yuai, Zhang Zhenlan. A report on mantis shrimp (stomatopods) of Zhanjiang coast[J]. Journal of Zhanjiang Fisheries College, 1995, 15(1): 21-32.
- [12] 董聿茂, 陈永寿, 黄立强. 中国东海口足类(甲壳纲)报告[J]. 东海海洋, 1983, 4(2): 92-98. Dong Yumao, Chen Yongshou, Huang Liqiang. A report of Crustacean from the East China sea [J]. Donghai Marine Science, 1983, 4(2): 92-98.
- [13] 吴桂荣, 颜云榕, 卢伙胜, 等. 北部湾猛虾蛄生物学特性与渔业资源时空分布[C]//中国水产学会学术年会论文摘要集. 郑州: 中国水产学会, 2012: 215. Wu Guirong, Yan Yunrong, Lu Huosheng, et al. Biological characteristics and spatial-temporal resource distribution of Robber harpiosquillid mantis shrimp, *Harpiosquilla harpax* in the Beibu Gulf, South China Sea[C]//Summary of Papers at the Academic Annual Meeting of China Society of Fisheries. Zhengzhou: China Society of Fisheries, 2012: 215.
- [14] Arshad A, Sofea T, Zamri Z, et al. Population dynamics of mantis shrimp, *Harpiosquilla harpax* in the coastal waters of Pantai Remis, Perak, Peninsular Malaysia[J]. Iranian Journal of Fisheries Sciences, 2015, 14(1): 15-26.
- [15] Mulyono M, Patria M P. Growth aspects of giant mantis shrimp *Harpiosquilla raphidea* Fabricius, 1798 Banten Bay Waters, Banten Province[J]. International Journal of Marine Science, 2016, 6(32): 1-14.
- [16] Ng J S S, Lui K K Y, Lai C H, et al. *Harpiosquilla harpax* (Crustacea, Stomatopoda) as a biomonitor of trace metal contamination in benthic sediments in Hong Kong waters[J]. Marine Pollution Bulletin, 2007, 54(9): 1523-1558.
- [17] Duc P M, Hatai K, Kurata O, et al. Fungal infection of mantis shrimp (*Oratosquilla oratoria*) caused by two anamorphic fungi found in Japan[J]. Mycopathologia, 2009, 167: 229-247.
- [18] 宋盛宪. 海洋清道夫-虾蛄[J]. 水产科技, 1998, 1: 34. Song Shengxian. Mantis shrimp, marine scavenger[J]. Aquatic Science and Technology, 1998, 1: 34.
- [19] 吴耀华, 赵延霞. 黑斑口虾蛄对水温、盐度和 pH 的耐受性研究[J]. 水产科学, 2015, 34(8): 502-505. Wu Yaohua, Zhao Yanxia. Tolerance of mantis shrimp *Oratosquilla kempfi* to water temperature, salinity and pH[J]. Fisheries Science, 2015, 34(8): 502-505.
- [20] 尹飞, 王春琳, 周帅, 等. 黑斑口虾蛄幼体不同发育阶段的温度、盐度耐受性研究[J]. 水产科学, 2005, 24(11): 4-6. Yin Fei, Wang Chunlin, Zhou Shuai, et al. Optimal Salinities and temperature for different phases of mantis shrimp (*Oratosquilla kempfi*) larvae[J]. Fisheries Science, 2005, 24(11): 4-6.
- [21] 刘海映, 张嵩, 邢坤, 等. 盐度对口虾蛄仔虾摄食、存活和掘穴的影响[J]. 海洋科学, 2016, 40(11):

- 121-128.
Liu Haiying, Zhang Song, Xing Kun, et al. The effect of salinity on survival, food intake, and burrowing behavior in post-settlement mantis shrimp, *Oratosquilla oratoria*[J]. Marine Sciences, 2016, 40(11): 121-128.
- [22] Ohtomi J, Kawazoe H, Furota T. Larval stage composition and morphological change during larval development of the Japanese mantis shrimp, *Oratosquilla oratoria* (De Haan, 1844) (Stomatopoda, Squillidae) in Tokyo Bay, Japan[J]. Crustaceana, 2005, 78(11): 1325-1337.
- [23] 谷德贤, 王婷, 王娜. 渤海湾口虾蛄假蚤状幼体的密度分布及影响因素研究[J]. 大连海洋大学学报, 2018, 33(1): 65-71.
Gu Dexian, Wang Ting, Wang Na. Distribution and affecting factors of pseudozoaea density of mantis shrimp *Oratosquilla oratoria* in Bohai Bay[J]. Journal of Dalian Ocean University, 2018, 33(1): 65-71.
- [24] Veena S, Kaladharan P. Mantis shrimp larvae from the inshore waters of Visakhapatnam, India[J]. Marine Biodiversity Records, 2010, 3: 1-5.
- [25] Wardiatno Y, Mashar A. Population dynamics of the Indonesian mantis shrimp, *Harpisquilla raphidea* (Fabricius 1798) (Crustacea: Stomatopoda) collected from a mud flat in Kuala Tungkal, Jambi Province, Sumatera Island[J]. Ilmu Kelautan, 2011, 16 (2): 111-118.
- [26] 陆继红, 殷浩文, 周忠良. 潮间带生物多样性与生境的相关性调查[J]. 上海环境科学, 1992, 11(1): 41-46.
Lu Jihong, Yin Haowen, Zhou Zhongliang. Survey on correlation of community diversity with habitat in intertidal zone[J]. Shanghai Environmental Sciences, 1992, 11(1): 41-46.
- [27] 梁超愉, 张汉华, 吴进锋. 大亚湾潮间带生物种类组成、数量分布及生物多样性研究[J]. 南方水产, 2005, 1(3): 42-46.
Liang Chaoyu, Zhang Hanhua, Wu Jinfeng. Study on species composition, quantity distribution and biodiversity of intertidal benthos in Daya Bay[J]. South China Fisheries Science, 2005, 1(3): 42-46.
- [28] 黄雅琴, 李荣冠, 王建军, 等. 湄洲湾潮间带底栖生物多样性[J]. 生物多样性, 2010, 18(2): 161-167.
Huang Yaqin, Li Rongguan, Wang Jianjun, et al. Intertidal benthos diversity in the Meizhou Bay, Fujian province[J]. Biodiversity Science, 2010, 18(2): 161-167.
- [29] Rajendra P D, Yedukondala R P. Studies on food and feeding habits of *Harpisquilla harpax* (de Haan, 1844) (Crustacea: Stomatopoda) represented in the shrimp trawl net by-catches off Visakhapatnam, east coast of India[J]. International Journal of Advanced Research, 2015, 3(7): 1578-1584.
- [30] 蒋霞敏, 王春琳, 赵青松, 等. 黑斑口虾蛄繁殖生物学研究[J]. 华东师范大学学报(自然科学版), 2000, 12: 18-22.
Jiang Xiamin, Wang Chunlin, Zhao Qingsong, et al. Studies on the reproductive biology of *Oratosquilla kempfi*[J]. Journal of East China Normal University (Natural Science), 2000, 12: 18-22.
- [31] 刘海映, 谷德贤, 姜玉声, 等. 口虾蛄繁殖周期及生殖细胞发育的研究[J]. 大连海洋大学学报, 2013, 28(3): 269-272.
Liu Haiying, Gu Dexian, Jiang Yusheng, et al. Annual reproductive cycle and germ cell development in mantis shrimp *Oratosquilla oratoria*[J]. Journal of Dalian Ocean University, 2013, 28(3): 269-272.
- [32] Kodama K, Shiraishi H, Morita M, et al. Reproductive biology of the Japanese mantis shrimp *Oratosquilla oratoria* (Crustacea Stomatopoda): Annual cycle of gonadal development and copulation[J]. Marine Biology Research, 2009, 5(5): 415-426.
- [33] Kim S E, Kim H J, Bae H J, et al. Growth and reproduction of the Japanese mantis shrimp, *Oratosquilla oratoria* (De Haan 1844) in the coastal area of Tongyeong, Korea[J]. Ocean Science Journal, 2017, 52(2): 257-265.
- [34] 蒋霞敏, 赵青松, 王春琳. 黑斑口虾蛄的形态参数关系的分析[J]. 中山大学学报(自然科学版), 2000, 39(SI): 268-270.
Jiang Xiamin, Zhao Qingsong, Wang Chunlin. Analysis on morphological parameters of *Oratosquilla kempfi*[J]. Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni, 2000, 39(SI): 268-270.
- [35] 林月娇, 刘海映, 徐海龙, 等. 大连近海口虾蛄形态参数关系的研究[J]. 大连水产学院学报, 2008, 23(3): 215-217.
Lin Yuejiao, Liu Haiying, Xu Hailong, et al. Morphometry of mantis shrimp *Oratosquilla oratoria* in Dalian coast[J]. Journal of Dalian Fisheries University, 2008, 23(3): 215-217.
- [36] 徐海龙, 张桂芬, 乔秀亭, 等. 黄海北部口虾蛄体长及体质量关系研究[J]. 水产科学, 2010, 29(8): 451-454.
Xu Hailong, Zhang Guifen, Qiao Xiuting, et al. Relationship between body length and body weight in mantis shrimp *Oratosquilla oratoria* in Northern Yellow Sea[J]. Fisheries Science, 2010, 29(8): 451-454.
- [37] Mulyono M, Patriai M P, Abinawanto A, et al. Length-weight relationship and condition factor in giant harpionid mantis shrimp, *Harpisquilla raphidea* (Crustacea: Stomatopoda) in Banten Bay waters, Indonesia[J]. Int J Aquat Biol, 2013, 1(4): 185-187.
- [38] Antony P J, Rahman M M, Rajkumar M, et al. Relative growth of *Harpisquilla raphidea* (Fabricius, 1798)

- (Crustacea: Stomatopoda) male and female populations[J]. Sains Malaysiana, 2014, 43(9): 1305-1310.
- [39] Iftitah D, Wardhana W. Morphometric study of mantis shrimp *Harpisquilla harpax* (De Haan, 1844) (Crustacea: Stomatopoda) in Pelabuhan Ratu and Cirebon waters, Indonesia, based on length-weight relationship and condition factor[C]//AIP Conference Proceedings 1862. America: American Institute of Physics, 2017.
- [40] 山崎诚, 富士昭. シヤコ *Oratosquilla oratoria* (De Huan)の生殖周期の研究[J]. 西海区水产研究报告, 1988, 57: 86-98.
Yamazaki Makoto, Fuji Akira. Research of reproductive cycle of *Oratosquilla oratoria* (De Huan) in Shikayako[J]. Saikai - ku Fisheries Research Report, 1988, 57: 86-98.
- [41] 邓景耀, 程济生. 渤海虾蛄渔业生物学研究[M]. 中国甲壳动物学会. 甲壳动物学论文集(第三集), 青岛: 青岛海洋大学出版社, 1992: 36-44.
Deng Jingyao, Cheng Jisheng. Study on fishery biology of shrimp in Bohai sea[M]. Chinese Crustacean Society. Collected Papers on Crustacean Zoology (3th), Qingdao: Qingdao Ocean University Press, 1992: 36-44.
- [42] 堵南山. 甲壳动物学(下册)[M]. 北京: 科学出版社, 1993: 384-386.
Du Nanshan. Crustacean Zoology (Volume 2)[M]. Beijing: Science Press, 1993: 384-386.
- [43] 王春琳, 蒋霞敏, 赵青松, 等. 黑斑口虾蛄的卵巢组织学研究[J]. 动物学杂志, 2001, 36(4): 6-9.
Wang Chunlin, Jiang Xiamin, Zhao Qingsong, et al. Studies on the ovarian histology of *Oratosquilla kempfi*[J]. Chinese Journal of Zoology, 2001, 36(4): 6-9.
- [44] Wortham-neal J L. Reproductive morphology and biology of male and female mantis shrimp (Stomatopoda: Squillidae)[J]. Journal of Crustacean Biology, 2002, 4(22): 728-741.
- [45] Yusli W, Ali M. Biological information on the mantis shrimp, *Harpisquilla raphidea* (Fabricius, 1798) (Stomatopoda, Crustacea) in Indonesia with a highlight of its reproductive aspects[J]. Journal of Tropical Biology and Conservation, 2010, 7: 65-73.
- [46] 徐善良, 王春琳, 梅文骧, 等. 浙江北部海区口虾蛄繁殖和摄食习性的初步研究[J]. 浙江水产学院学报, 1996, 15(1): 30-35.
Xu Shanliang, Wang Chunlin, Mei Wenxiang, et al. Preliminary studies on propagation and feeding habits of *Oratosquilla oratoria* in northern Zhejiang sea areas[J]. Journal of Zhejiang College of Fisheries, 1996, 15(1): 30-35.
- [47] 薛梅, 闫红伟, 刘海映, 等. 大连市皮口海域口虾蛄群体繁殖生物学特征初步研究[J]. 大连海洋大学学报, 2016, 31(3): 237-245.
Xue Mei, Yan Hongwei, Liu Haiying, et al. Reproductive biology of mantis shrimp *Oratosquilla oratoria* in Pikou Bay in coastal Dalian[J]. Journal of Dalian Ocean University, 2016, 31(3): 237-245.
- [48] Reddy H R V, Shanbhogue S L. Biochemical changes in different tissues of the mantis shrimp, *Oratosquilla neap* (Stomatopoda) during reproductive cycle[J]. Indian Journal of Marine Sciences, 1994, 23: 247-249.
- [49] 黄建华, 马之明, 周发林, 等. 南海北部野生斑节对虾卵巢解剖结构及组织学的研究[J]. 南方水产, 2005, 1(3): 49-53.
Huang Jianhua, Ma Zhiming, Zhou Falin, et al. Study on anatomy structure and histology of the ovary of wild *Penaeus monodon* (Fabricius) from the north of South China Sea[J]. South China Fisheries Science, 2005, 1(3): 49-53.
- [50] 黄建华, 周发林, 马之明, 等. 南海北部斑节对虾卵巢发育的形态及组织学观察[J]. 热带海洋学报, 2006, 25(3): 47-52.
Huang Jianhua, Zhou Falin, Ma Zhiming, et al. Morphological and histological observation on ovary development of *Penaeus monodon* from northern South China Sea[J]. Journal of Tropical Oceanography, 2006, 25(3): 47-52.
- [51] 郑忠明, 李祥云. 哈氏仿对虾卵巢发育的形态学与组织学观察[J]. 水产学报, 2002, 26(2): 105-110.
Zheng Zhongming, Li Mingyun. Morphological and histological studies on the ovary development in *Parapenaeopsis hardwickii*[J]. Journal of Fisheries of China, 2002, 26(2): 105-110.
- [52] 颜素芬, 姜永华. 南美白对虾卵巢结构及发育的组织学研究[J]. 海洋湖沼通报, 2004, 2: 52-58.
Yan Sufen, Jiang Yonghua. Histology of the ovarian structure and development of *Penaeus vannamei*[J]. Transactions of Oceanology and Limnology, 2004, 2: 52-58.
- [53] 上官步敏, 刘正琮, 李少菁. 锯缘青蟹卵巢发育的组织学观察[J]. 水产学报, 1991, 25(2): 96-103.
Shangguan Bumun, Liu Zhengcong, Li Shaojing. Histological studies on ovarian development in *Scylla serrata*[J]. Journal of Fisheries of China, 1991, 25(2): 96-103.
- [54] 王波, 张锡烈, 孙丕喜. 口虾蛄的生物学特征及其人工苗种生产技术[J]. 黄渤海海洋, 1998, 16(2): 64-73.
Wang Bo, Zhang Xilie, Sun Peixi. On biological characters and artificial seedling-rearing techniques of mantis shrimp (*Oratosquilla oratoria*)[J]. Journal of Oceanography of Huanghai & Bohai Seas, 1998, 16(2): 64-73.
- [55] Hongwei Y, Mei X, Haiying L, et al. Energy reserves and gonad steroid levels during the reproductive cycle of the Japanese mantis shrimp *Oratosquilla oratoria* De Haan, 1844 (Stomatopoda: Squillidae) in Pikou Bay,

- Dalian, China[J]. *Journal of Crustacean Biology*, 2017, 37(1): 99-108.
- [56] 刘海映, 张娜, 闫红伟, 等. 口虾蛄卵黄蛋白原(Vg)基因的初步研究[J]. *大连海洋大学学报*, 2016, 31(2): 131-139.
- Liu Haiying, Zhang Na, Yan Hongwei, et al. Vitellogenin (Vg) gene in mantis shrimp *Oratosquilla oratoria*[J]. *Journal of Dalian Ocean University*, 2016, 31(2): 131-139.
- [57] Hongwei Y, Xin C, Xufang S, et al. De novo transcriptome analysis and differentially expressed genes in the ovary and testis of the Japanese mantis shrimp *Oratosquilla oratoria* by RNA-Seq[J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part D: Genomics and Proteomics*, 2018, 26: 69-78.
- [58] 王春琳, 朱冬发, 蒋霞敏, 等. 黑斑口虾蛄雄性生殖系统的组织学与超微结构[J]. *水产学报*, 2002, 26(5): 403-410.
- Wang Chunlin, Zhu Dongfa, Jiang Xiamin, et al. Histology and ultrastructure of male reproductive system of *Oratosquilla kempfi*[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2002, 26(5): 403-410.
- [59] 王波, 张锡烈. 口虾蛄人工育苗生产技术[J]. *齐鲁渔业*, 1998, 15(6): 14-16.
- Wang Bo, Zhang Xilie. Studies on technique for artificial seed-rearing of mantis shrimp (*Oratosquilla oratoria*)[J]. *Shandong Fisheries*, 1998, 15(6): 14-16.
- [60] 刘海映, 秦玉雪, 姜玉声, 等. 口虾蛄胚胎发育的研究[J]. *大连海洋大学学报*, 2011, 26(5): 437-441.
- Liu Haiying, Qin Yuxue, Jiang Yusheng, et al. Embryonic development of the mantis shrimp *Oratosquilla oratoria*[J]. *Journal of Dalian Ocean University*, 2011, 26(5): 437-441.
- [61] Haug C, Ah Yong S T, Wiethase J H, et al. Extreme morphologies of mantis shrimp larvae[J]. *Nauplius*, 2016, 24: 1-15.
- [62] 蒋霞敏, 王春琳. 黑斑口虾蛄幼体的发育[J]. *中国水产科学*, 2003, 10(1): 19-25.
- Jiang Xiamin, Wang Chunlin. Larval development of *Oratosquilla kempfi*[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2003, 10(1): 19-25.
- [63] 王春琳, 郑春静, 蒋霞敏, 等. 黑斑口虾蛄人工育苗技术研究[J]. *中国水产科学*, 2000, 7(3): 67-70.
- Wang Chunlin, Zheng Chunjing, Jiang Xiamin, et al. Studies on the production techniques of seed stock of *Oratosquilla kempfi*[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2000, 7(3): 67-70.
- [64] 王春琳, 徐君超, 李敦岳, 等. 黑斑口虾蛄土池育苗与中间培育技术的研究[J]. *水产科学*, 2004, 23(2): 22-25.
- Wang Chunlin, Xu Junchao, Li Dunyue, et al. Study on techniques of breeding in earthen ponds and intermediate rearing of *Oratosquilla kempfi*[J]. *Fisheries Science*, 2004, 23(2): 22-25.
- [65] 付鑫, 马师荟, 谷德贤. 口虾蛄人工育苗技术的研究[J]. *河北渔业*, 2010, 10: 30-32.
- Fu Xin, Ma Shihui, Gu Dexian. Artificial breeding technology in mantis shrimp *Oratosquilla oratoria*[J]. *Hebei Fisheries*, 2010, 10: 30-32.
- [66] 王春琳, 尹飞, 宋微微, 等. 卤虫无节幼体的营养强化对黑斑口虾蛄(*Oratosquilla kempfi*)幼体发育的影响[J]. *海洋与湖沼*, 2006, 37(5): 406-411.
- Wang Chunlin, Yin Fei, Song Weiwei, et al. Influence of nutrition-enriched artemia naupliion development of *Oratosquilla kempfi* larvae[J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2006, 37(5): 406-411.
- [67] 王春琳, 尹飞, 宋微微. 黑斑口虾蛄胚胎和幼体不同发育时期脂类及脂肪酸组成分析[J]. *浙江大学学报(理学版)*, 2007, 34(2): 223-227.
- Wang Chunlin, Yin Fei, Song Weiwei. Analysis of lipid and fatty acid composition during embryonic and larval development of *Oratosquilla kempfi*[J]. *Journal of Zhejiang University (Science Edition)*, 2007, 34(2): 223-227.
- [68] 刘海映, 周元雪, 邢坤, 等. 口虾蛄假溞状幼体和仔虾消化酶活力的变化[J]. *大连海洋大学学报*, 2015, 30(1): 48-51.
- Liu Haiying, Zhou Yuanxue, Xing Kun, et al. Activities of digestive enzymes in pseudozoea and postlarvae of mantis shrimp *Oratosquilla oratoria*[J]. *Journal of Dalian Ocean University*, 2015, 30(1): 48-51.

A review of research on the biological properties and reproductive biology of some mantis shrimps

ZHAO Wang, YANG Qi-bin, CHEN Xu, CHEN Ming-qiang, WEN Wei-geng

(Key Lab. of South China Sea Fishery Resources Exploitation & Utilization, Ministry of Agriculture and Rural Affairs; South China Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Science, Guangzhou China 510300)

Received: Aug., 30, 2018

Key words: mantis shrimp; biological characteristics; reproductive biology

Abstract: Animals belonging to the family Squillidae are known as mantis shrimp and comprise a species important for aquaculture and proliferation. Current research on mantis shrimp has been primarily focusing on their basic and reproductive biology. Scholars involved in the research on the development of the thelycum, the gonads, and the larvae of mantis shrimp have several differing viewpoints. Herein, the authors summarize the research results on geographical distribution, living habitats, stocks, gonadal development, and larval development of some mantis shrimps, including *Oratosquilla oratoria*, *O. kemp*i, *Harpiosquilla harpax*, and *H. raphidea* that will be beneficial for further research on the reproductive biology and artificial breeding of mantis shrimp.

(本文编辑: 谭雪静)