

DOI:10.14188/j.ajsh.2022.04.002

海洋活化石——鲎的研究进展

黄文静¹, 张敬^{2,4}, 崔林青^{2,3}, 赵辉^{1*}

- (1. 广东海洋大学 化学与环境学院, 广东 湛江 524088;
2. 南方海洋科学与工程广东省实验室(广州), 广东 广州 511458;
3. 中国科学院南海海洋研究所 中国科学院热带海洋生物资源与生态重点实验室, 广东 广州 510301;
4. 中国科学院南海海洋研究所 海洋环境工程中心, 广东 广州 510301)

摘要: 海洋活化石——鲎(hòu)是十分宝贵的自然资源,在科研、经济、生态等方面都有着不可估量的价值。鲎作为古老的海洋底栖动物被过度捕捞,现已到了枯竭的程度,2021年2月,我国《国家重点保护野生动物名录》正式更新和发布,我国海域的中国鲎和圆尾鲎被列为国家二级保护动物。为推动鲎研究和有效制定实施鲎资源的保护措施,本文主要从鲎的生物学研究、资源利用和生态保护三个方面入手,瞄准鲎的分类学问题、鲎的生物学前沿问题包括神经系统、视觉系统、消化系统、循环系统、生殖与发育和共附生微生物等、生态保护现状以及存在的问题等方面国内外的研究进展进行综述,明确研究重点和难点的同时,扩大对鲎的认知。

关键词: 鲎;生物学研究;资源利用;生态保护

中图分类号: Q95

文献标志码: A

文章编号: 2096-3491(2022)04-0344-11

Advances in the study of marine living fossil-horseshoe crab

HUANG Wenjing¹, ZHANG Jing^{2,4}, CUI Linqing^{2,3}, ZHAO Hui^{1*}

- (1. College of Chemistry and Environment, Guangdong Ocean University, Zhanjiang 524088, Guangdong, China;
2. Southern Marine Science and Engineering Guangdong Laboratory (Guangzhou), Guangzhou 511458, Guangdong, China; 3. Key Laboratory of Tropical Marine Bio-resources and Ecology, South China Sea Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510301, Guangdong, China; 4. Marine Environmental Engineering Center, South China Sea Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510301, Guangdong, China)

Abstract: Horseshoe crab is one of the precious natural bioresources with inestimable value in scientific research, economy, ecology and so on. As an ancient marine benthic animal, the horseshoe crab is now an overfished, endangered biological resource. In February 2021, the “List of Key Protected Wild Animals in China” was officially updated and announced, and *Tachypleus tridentatus* and *Carcinoscorpius rotundicauda* in China’s waters were listed as the national second-class protected animals. In order to promote research on the horseshoe crab and effectively formulate and implement conservation measures for the resource, this paper reviews the research progress of horseshoe crab from three aspects: biology research, resource utilization and ecological protection, and focuses on the taxonomic opinions, the nervous system, visual system, digestive system, circulatory system, reproduction and development, symbiotic microorganisms, and the current status and problems of resource use and ecological conservation. The paper also intends to expand people’s understanding of horseshoe crab.

收稿日期: 2022-04-08 修回日期: 2022-06-29 接受日期: 2022-07-30

作者简介: 黄文静(1996-),女,硕士生,研究方向为海洋生物资源与生态。E-mail: huangwenjing1215@foxmail.com

* 通讯联系人: 赵辉(1978-),男,现主要从事海洋生态学研究。E-mail: huizhao1978@163.com

基金项目: 南方海洋科学与工程广东省实验室(广州)人才团队引进重大专项(GML2019ZD0402)

引用格式: 黄文静, 张敬, 崔林青, 等. 海洋活化石——鲎的研究进展[J]. 生物资源, 2022, 44(4): 344-354.

Huang W J, Zhang J, Cui L Q, et al. Advances in the study of marine living fossil-horseshoe crab [J]. Biotic Resources, 2022, 44(4): 344-354.

Key words: horseshoe crab; biology research; resource utilization; ecological protection

0 引言

鲎(hòu)是古老的海洋底栖动物,其最早的化石记录可追溯至4亿多年前的奥陶纪^[1],在地球的出现早于恐龙,其形态在几亿年间变化不大,是研究生物进化的重要材料。鲎眼的侧抑制现象和鲎甲良好的力学性能吸引了不少的仿生设计者^[2]和材料研究人员^[3],侧抑制现象被广泛应用于遥感图像和红外图像的增强等,而鲎甲的力学性能则被开发成鲎式轻质堤坝技术应用于软弱地基筑堤。鲎血遇热原即凝集,具有灵敏度高、效率高等特点,在药品检验、医疗设备制造、生物工业、食品检测等领域有广泛的应用^[4]。鲎在美洲一度被用作肥料、牲畜饲料和吸引美洲鳗鱼和海螺的商业诱饵^[5],但在亚洲地区,主要是作为食材被消费利用,为沿海地区作出了重要的经济贡献,仅有个别国家将其用作渔业诱饵或猪饲料等。鲎卵具有丰富的营养,是海滨候鸟迁徙途中重要的能量补给。

科研人员对鲎的研究一直在不断地深入,从古至今大致可分为以下几个重要阶段。早至19世纪上半叶,对鲎的科学研究主要是完成对鲎的命名与数量统计^[6];19世纪下半叶以美国、日本为主的几个国家开始了鲎形态与结构方面的研究^[7]。20世纪中叶鲎血液变形细胞裂解物与细菌内毒素可发生凝集作用被报道后,才掀起了国内外学者对鲎研究的浪潮^[8];20世纪下半叶鲎素的发现再一次提升了鲎研究的深度和广度。此后几十年间,国内外对鲎免疫功能的研究热情有增无减,同时鲎的医疗功能造成社会对鲎的需求大幅增加^[9]。21世纪前后,因过度捕捞和栖息地消失^[5]等原因,全球鲎的数量急剧下降,人们开始关注鲎的生态保护,在鲎的种群结构、养殖保育、鲎资源管理和区域保护等方面做了许多研究^[10]。美洲鲎的研究和管理较为系统化,但亚洲海域的鲎研究因历史文化、地理距离和经济水平等原因较为缓慢,甚至有不少报道的内容相矛盾,如中国海域鲎的种类数,这不利于亚洲海域鲎研究的顺利开展。本文通过对鲎的研究进行系统综述,希望能为鲎领域生物学研究、有效制定及实施鲎保护措施提供重要参考。

1 鲎的分类地位与种群

鲎因其马蹄形背甲,故又俗称为马蹄蟹(horseshoe crab),但与螃蟹相比,马蹄蟹与蝎子和蜘蛛的

亲缘关系更密切。鲎属节肢动物门(Arthropoda)肢口纲(Merostomata)剑尾目(Xiphosura)鲎科(Limulidae)。通过对已有标本和现存的种进行严格比较和鉴定,现存的鲎有四个种,后来又被分为2亚科3属。美洲鲎亚科(Limulinae)仅美洲鲎(*Limulus polyphemus*)1属1种;鲎亚科(Tachypleinae)由蝎鲎属(*Carcinoscorpius*)的圆尾鲎(*Carcinoscorpius rotundicauda*)和鲎属(*Tachypleus*)的中国鲎(*Tachypleus tridentatus*)(又称为东方鲎、日本鲎或三刺鲎)与南方鲎(*Tachypleus gigas*)(又称为巨鲎)构成。鲎体分为头胸部、腹部和剑尾三个部分(图1),三部分中间由类关节构造相连,体外包被硬甲壳。头胸部腹面有六对胸部附肢,头胸部背面前端有一对单眼,两端有一对复眼;腹部腹面有六对板状附肢,腹甲两侧有棘刺;剑尾部细长、坚硬。美洲鲎与其他三种鲎的最大区别在于美洲鲎的剑尾长度短于头胸部加上腹部的长度;圆尾鲎的独特之处在于它(成鲎)的体型是四种鲎中最小的^[11],并且它的剑尾横截面不是同其他三种鲎的三角形,而是近似圆形^[12];中国鲎是四者中体型(成鲎)最大的,且雌鲎腹甲后沿仅有三个突刺,因而又被称为三刺鲎^[13];南方鲎腹甲背面无小刺^[13](表1)。

鲎的甲壳结构为特殊的正交各向异性结构,有三个正交轴的特性,由三层结构组成:外壳无矿物质,呈层状结构,起防水保护作用;外壳下是由约2~3 μm宽的垂直于背腹轴的几丁质纤维构成的中间层,蜕皮后新甲壳形成过程中起物质运输和营养作用;内部核心是多孔隙的泡沫结构,中间为中空,内部核心结构轻巧、机械强度大、吸收能力高、具有热稳定性。甲壳蜕皮时发生的硬化过程还可以稳定角质层基质蛋白,使其硬度、难溶性和耐降解性更强^[14]。

鲎被称为“活化石”^[15],从形态上不易区分四种鲎,根据基因组学技术,已测得美洲鲎、圆尾鲎、中国鲎和南方鲎的基因组大小分别为1.5 Gb、1.9 Gb、2.3 Gb和2.0 Gb^[16],对基因组特征的分析比较是精确区分4个物种的最有效方式。在基因组层面的鲎种群分布研究中发现多个区域的鲎存在种内遗传变异,推断美洲鲎在其分布范围内存在一系列的遗传不连续可能与地理距离有关^[17,18]。对马来半岛圆尾鲎的种群研究中也发现东西部样本比西部样本存在更高的遗传变异,即马来半岛东西海岸的种群有所不同,认为南部海岸充当陆地屏障^[19]。2021年揭示



图 1 四种鲎的形态构造^[15]
Fig. 1 Morphological structure of four species adults of horseshoe crab^[15]

表 1 四种鲎的形态特征比较^[11-15]

Table 1 Comparison of morphological characteristics between four species of horseshoe crab ^[11-15]											
物种	性别	体型	成体甲壳颜色	头胸甲形态	有无腹甲背面小刺	腹甲后缘棘突数	剑尾截面形态	有无剑尾脊部棘刺	第三步足形态	生殖盖板形态	生殖孔形态
美洲鲎	雌鲎	较大	绿褐色或褐色	背面:凸起较高,内凹较深;前缘:圆弧状	无	1	三角形	有	钳状	中叶长于侧叶	扁平
	雄鲎	较大	绿褐色或褐色	背面:凸起较高,内凹较深;前缘:圆弧状	无	1	三角形	有	钳状	中叶长于侧叶	凸起
圆尾鲎	雌鲎	小	黑绿或绿褐色	背面:凸起较低,内凹较浅;前缘:圆弧状	有	1	椭圆形	无	钳状	中叶等于侧叶	扁平
	雄鲎	小	黑绿或绿褐色	背面:凸起较低,内凹较浅;前缘:圆弧状	有	1	椭圆形	无	钳状	中叶等于侧叶	凸起
中国鲎	雌鲎	大	绿灰色	背面:凸起高,内凹深;前缘:圆弧状	有	3	三角形	有	钳状	中叶短于侧叶	扁平
	雄鲎	大	绿灰色	背面:凸起高,内凹深;前缘:两处凹陷	有	3	三角形	有	钩状	中叶短于侧叶	凸起
南方鲎	雌鲎	较小	绿灰色	背面:凸起低,内凹浅;前缘:圆弧状	无	1	三角形	有	钳状	中叶短于侧叶	扁平
	雄鲎	较小	绿灰色	背面:凸起低,内凹浅;前缘:圆弧状	无	1	三角形	有	钩状	中叶短于侧叶	凸起

了马来半岛鲎遗传断裂的实际位置位于马六甲海峡^[20]。类似的种内遗传变异在南方鲎^[21]和中国鲎^[22]中也被观察到,均体现了鲎对环境变化的响应。然而,中国海域内9个采样点的中国鲎无种内遗传变异^[23],这可能主要由人为运输和不合理的放流活动引起,但同时启示我们,可将鲎引入其历史上栖息过的海域,以促进鲎资源的恢复。目前尚未发现中国海域内的圆尾鲎无种内遗传变异的报道。

2 鲎的栖息地与地理分布

鲎的分布并不均匀。在美洲,美国大西洋中部沿岸的鲎群数量最为丰富,并且整体上美洲的鲎群

数量随纬度增加而减少。亚洲鲎(中国鲎、圆尾鲎和南方鲎的合称)也呈现出类似的纬度梯度分布,其中中国鲎分布于亚洲的多个国家,95%的中国鲎分布于中国海域,且主要分布于中国南部^[13]。美洲鲎仅分布于北美洲美国和墨西哥的东部沿岸,而其他三种鲎则分布于亚洲的东南沿岸,即从印度到日本的水域,包括了东印度群岛以及菲律宾的水域^[24~26]。

鲎生活史大多需要高潮线滩地、浅水区和深水区三种类型栖息地^[27],对应着成鲎产卵和卵孵化、幼鲎生长发育以及亚成鲎蛰居这几个生活阶段,鲎产卵和卵孵化地点选择的主要因素是海拔、海滩坡度、沉积物特性和足够振幅的半日潮汐^[28,29]。美洲鲎成

体在繁殖季节前往河口附近的高潮线滩地产卵,胚胎发育也在此,11龄以前的生活在浅水区,并且随着体型的增大和捕食能力的增强,它们活动的范围逐渐扩大,美洲鲎11龄以后往深水区迁移。中国鲎成体的繁殖地点和受精卵的孵化与美洲鲎相同,但对于幼鲎生长发育时期的栖息地存在争议。早期中国鲎幼体也生活在潮间带和浅水区,同年水温下降至一定温度时,就会迁移至深水区,来年水温升高至18℃以上时,则从深水区迁移至浅水区觅食^[30]。也有报道描述中国鲎幼体孵出后留于巢穴过冬,来年水温升高后在附近海滩生活^[31]。描述南方鲎和圆尾鲎迁移和栖息地选择的文献较少,现有研究倾向于两种鲎产卵地点土壤粒度的差异。南方鲎和圆尾鲎的分布区有部分重叠,但南方鲎更倾向于沙滩,圆尾鲎则更喜欢在红树林边缘的泥滩^[32],且其幼体和亚成体生活在沉积物表面,成体则通常生活在沉积物2~3 cm深处^[33]。

3 鲎的生理与生殖

3.1 鲎的生理学

鲎神经系统的基础研究包括了光传导现象、侧抑制现象、呼吸功能的神经控制、心脏功能的神经抑制、感觉器官的控制等。19世纪80年代开始研究鲎的中枢神经系统,建立鲎的中枢神经系统图谱是必要的,但样本选择和技术手段等原因使这些研究结果模棱两可。20世纪80年代,绘制了美洲鲎的脑图谱^[34],并基于解剖学观察和综合他人研究对鲎脑进行区域划分和命名,许多研究认为螯肢亚门动物的中脑是退化的,因此将鲎脑分为前脑和后脑两个部分,这对于当时的学术研究具有重要意义^[34]。直到2003年的研究为螯肢动物中脑的存在提供了形态学证据^[35]。鲎脑分为前脑、中脑和后脑三个部分,分别含有神经一对、一对和五对^[13]。然而,同年在进行中国鲎脑神经节的组织形态结构观察时,未发现典型的中脑结构(即神经纤维网和嗅叶),而发现鲎中枢神经系统中的后五对神经对应着鲎的五对步足^[36]。因此,认为鲎脑分为前脑和后脑两部分。但在2021年关于晚石炭纪鲎化石中保存完好的鲎的中枢神经系统的描述,标本显示中枢神经系统的七对神经对应于前脑(视神经)、中脑(螯肢)和大型步足^[38]。21世纪关于鲎神经系统的研究揭示了美洲鲎的中枢神经系统是光敏器官^[38]。此外,鲎的神经递质类型和神经激素及其相关功能也受到关注,如中间复合体的神经递质类型^[39]、脑神经节中的神经递质与激素的分布^[40]、昼夜节律所需神经递质^[41]、脑

神经中三种离子通道的分布^[42]等,但研究尚未系统化,且现有圆尾鲎和南方鲎的神经系统研究报道不多,四个物种间的神经系统差异也是一个值得探究的问题。

鲎视觉系统是视觉研究的典型模型。鲎有两对眼睛,一对单眼位于头胸甲前端,用以感知亮度,对紫外光最敏感;一对复眼位于头胸甲两侧,是鲎主要的视觉器官。每只复眼内有800~1 000只小眼,小眼感受器大到肉眼可见,且每只小眼都是一个独立的视觉功能单位。鲎复眼的侧抑制现象是指鲎的每只小眼都能抑制周围小眼对光的响应的现象,且两只小眼间的距离越近,相互抑制作用越强,此现象最初由在研究鲎眼视觉机制时发现的,当只给一只小眼光刺激时,仅此一只小眼有放电反应而周围的小眼并无放电反应;当保持单位面积光照强度不变而光照面积扩大,此小眼周围的小眼也开始有放电反应,并且原本接受光刺激的那只小眼的放电频率下降了。侧抑制现象可以突出边缘、加大反差,还可以拟合图像细微间断处和作为高通滤波器,被广泛应用于工程设备和软件应用程序^[43]。

鲎消化系统研究多集中于美洲鲎、中国鲎和圆尾鲎,对南方鲎的消化系统进行的研究很少。依据划分方法,鲎的消化系统可分为消化道和中肠腺两大部分^[13]。鲎消化道主要包括食道、胃、中肠、直肠,各部分基础结构相似,即由几丁质层、黏膜层、黏膜下层、肌肉层和浆膜组成。鲎食道的肌肉发达、黏膜褶皱丰富、几丁质层极厚,为食物的物理消化提供了可靠的结构基础和屏障;胃发达的肌肉和黏膜褶皱促使食物的进一步消化;中肠具有发达的黏膜褶皱和微绒毛,使吸收面积大大增加;直肠中的黏膜褶皱主要进行水分和无机盐的回收。中肠具有特殊的中肠腺结构,主要由中肠盲囊和黄色结缔组织组成,中肠腺具有营养消化、吸收、贮存和再利用的功能,其中的黄色结缔组织被称为营养贮存库,主要由营养细胞构成,是鲎耐饥饿的关键所在。黄色结缔组织除具营养功能外,还因其间充质细胞或干细胞可分化成造血组织而具有强大的造血功能。鲎消化道结构与鲎杂食性紧密相关。刚孵化出的幼鲎以卵黄为食,即营养需求为内源营养,2龄幼鲎的消化道基本发育完善,2龄和3龄幼鲎的食物主要来自底栖生物和悬浮颗粒有机物,包括浮游植物、大型藻类和米草,在3龄幼鲎后续的成长中,甲壳类、多毛类和软体动物等在食物中的比重逐渐加大,这与猎物大小和鲎自身粉碎猎物的能力相适应^[44]。

鲎循环系统与其他节肢动物一样,属于开放式

循环系统,可分为两个独立的系统——由心脏和动脉组成的血淋巴血管系统与由腔隙和窦腔组成的血淋巴腔隙系统。鲨的血液因富含铜原子呈蓝色,血淋巴中的血细胞以大颗粒细胞、小颗粒细胞和透明细胞为主,除血细胞外,还含有丰富的生物活性物质。由于鲨进化地位不高,未具有适应性免疫系统,鲨一直凭借优越的先天性免疫系统通过凝集作用、补体激活、抗菌作用、活化氧的形成和吞噬作用等抵御病原体的侵袭,其中的凝集作用和生物活性功能备受关注。较新的研究指出,鲨体参与先天免疫的基因家族,已经历了广泛的串联复制,这些扩大的基因家族或许是鲨先天性免疫系统的重要组成部分^[45]。鲨的颗粒细胞又被称为变形细胞,其细胞裂解物遇到细菌内毒素即产生凝集作用,其灵敏度和效率远胜于传统的家兔热原检查法,因而被开发成鲨试剂并已在多个领域取得瞩目的成就。人们也对鲨试剂制备的副产物抗菌肽鲨素进行了深入的研究。鲨素主要有 TP-I、TP-II、TP-III 和美洲鲨素 I (polyphemusin I) 和美洲鲨素 II (polyphemusin II) 五种,且均具有分子质量小、同源性好、生物活性多样、应用前景可观的特点,但制备工艺复杂和不成熟、成本费用昂贵、体内试验缺乏、稳定性不高等因素限制了鲨素的应用^[46]。

3.2 鲨的生殖和发育

当天气变暖,水温上升,雌鲨与雄鲨前往潮间带交配,不同物种对沙质的偏好有所不同,这在前文已阐述。据报道,美洲鲨的生殖行为与亚洲物种不同。在亚洲,雄鲨用钩状步足钩住雌鲨腹甲边缘,使雌鲨将其驮行至潮间带高潮线附近。雌鲨用第六对步足基部花瓣突起物作钻沙挖穴工具,在沙滩上挖穴并产卵,随后雄鲨在卵堆上排精,而卵堆由涨潮时上涌的泥沙覆盖和孵化,雌鲨在一穴产卵后便移动至 20 厘米远再次挖穴和产卵,重复十几次。高潮线附近埋卵堆,既能在高潮水涨时更换卵堆内的水分并保持卵堆的湿度,又能在潮水退去时使卵堆吸收足够的太阳光热量以保证受精卵的发育。鲨受精卵通常要经过 50~60 d 才能孵化出幼虫,雌鲨需经多次蜕皮才能达到性成熟以成为成体,孵化到成熟的周期需要 8~13 年^[31]。美洲鲨并非总是成对前往沙滩。据了解,雄鲨先抵达沙滩,并在水体中释放激素以吸引雌鲨,当发现雌鲨向沙滩移动时,雄鲨才会附在雌鲨背部。那些落单的、未能附着在雌鲨身上的雄鲨会在配对成功的鲨产卵排精后围绕在卵堆周围排精。亲子关系分析结果显示,这些落单的雄鲨使雌鲨产下的许多卵受精。由于当鲨胚胎孵化成幼体以

后,幼体在生长过程中逐渐向深水区移动,这不利于种群数量的统计,因此幼鲨在产卵地的数量、体型变化、生长速率和死亡率等成为估量鲨的年度补充量、预测野生鲨种群数量和生境是否被破坏的重要基线数据^[47]。关于鲨的发育,研究方向侧重于环境条件对鲨发育的影响。人类活动造成的石油污染、重金属污染、农药污染等化学污染是主要的威胁,已有研究证实暴露在一定浓度的上述污染环境中的鲨,体内均出现相应污染物的富集并表现出不同的毒性作用^[48~50]。以人类活动为主引发的全球变暖所导致海平面上升同样引起鲨研究人员的注意,用生态位模型预测 2050 年的气候变化情景,推断未来东南亚的鲨在适宜栖息地的范围和分布上不会发生重大变化^[26]。根据 PSMC 分析结果提出,目前属海平面较高的间冰期,是鲨补充其遗传多样性的关键时期。因此,非急剧的海平面上升本身或并不会导致鲨的种群规模下降,反而是有利于种群数量的增加,但沿海基础设施的开发等严重破坏鲨栖息地的行为只会导致其种群数量进一步下降^[45]。

4 鲨的共附生微生物

海洋无脊椎动物依赖自身强大的化学防御机制,在竞争异常激烈的海洋生境中经久不息,许多海洋天然产物在结构上与微生物天然产物极为相似,被认为是由其共附生微生物产生的,而鲨作为生物进化的重要材料,其共附生微生物的研究也具有特殊的意义。

基于 Springer、ResearchGate、ScienceDirect、中国知网、万方和百度学术等多个数据库的检索结果,发现关于鲨共附生微生物的报道很少。鲨的共附生微生物研究一开始是集中于病原微生物的发现和鲨的常见疾病,科研人员从鲨外部病变中分离到了类似贝氏硫细菌属 (*Beggiatoa*) 的菌,以及亮发菌属 (*Leucothrix*)、弧菌属 (*Vibrio*)、黄杆菌属 (*Flavobacterium*)、假单胞菌属 (*Pseudomonas*)、巴氏杆菌属 (*Pasteurella*)、镰刀菌属 (*Fusarium*) 和颤藻属 (*Oscillatoria*),并提出甲壳感染、皮肤溃疡、支气管炎和眼炎是鲨的常见疾病^[51~54]。近年来,鲨的共附生微生物研究则主要集中于微生物与鲨的共生关系上,如从鲨嘴和鲨书鳃取样并分离鉴定出 32 株细菌,并推断假交替单胞菌属 (*Pseudoalteromonas*)、弧菌属和发光菌属 (*Photobacterium*) 与鲨可能为互惠共生关系^[55];2020 年以后分别开展了鲨肠道微生物的研究。利用鲨肠道样品进行 16S rRNA 基因扩增子测序,并比较了初始摄食和蜕皮对中国鲨肠道

微生物区系的影响以及环境对肠道微生物区系变化的影响,Alpha多样性分析结果表明幼鲨肠道微生物主要类群是变形菌门(Proteobacteria)和拟杆菌门(Bacteroidetes),肠道微生物的多样性和丰富度在鲨初次蜕皮后显著降低,但是经PICRUSt工具预测的菌群功能显示幼鲨肠道微生物区系主要受内部机制的调节^[56];对北部湾中国鲨和圆尾鲨肠道微生物进行16S rRNA基因扩增子测序,分析表明两种鲨肠道微生物均以软壁菌门(Tenericutes)、变形菌门和拟杆菌门为主,不过丰度有所不同,并得出中国鲨和圆尾鲨肠道微生物群落多样性、组成和功能无明显差异,同时解释这可能是样品量不足和个体间存在差异导致的^[57];在进行香港海域中国鲨和圆尾鲨的血淋巴蛋白质组学和肠道微生物区系研究时,基于16S rRNA基因进行扩增子测序发现,中国鲨肠道微生物的主要类群有厚壁菌门(Firmicutes)、变形菌门、软壁菌门和梭杆菌门;圆尾鲨肠道微生物的主要类群为变形菌门、软壁菌门和梭杆菌门。因圆尾鲨体内存在河豚毒素,人类误食会引起中毒,还研究了圆尾鲨共生微生物生产河豚毒素的潜力,他们在中国鲨和圆尾鲨肠道微生物中均发现了极低比例的可产生河豚毒素的哈维氏弧菌(*Vibrio harveyi*),推测该菌不是圆尾鲨河豚毒素的主要来源^[58],并根据河豚的皮肤粘液和肾脏中也可以分离出产河豚毒素菌株这一结果猜想^[59]产生河豚毒素的微生物可能存在于圆尾鲨身体的其他部位。

当前的鲨共附生微生物研究处于初始阶段,以上报道已提供了数据基础,其中利用PICRUSt工具预测菌群功能,初探了鲨肠道微生物的功能活性,但因传统纯培养、扩增子测序和PICRUSt工具具有一定的局限性,鲨共附生微生物群体更深层次的生物信息和功能未能被系统挖掘。后续研究中若结合其他现代生物学技术,如宏基因组测序技术或许有新发现。

5 鲨的资源利用

美洲鲨最早被用作诱饵、工具、土壤肥料和牲畜饲料,在19世纪70年代到20世纪中叶期间,每年美洲鲨被用于化肥产业的捕捞量超过100万只^[60],致使美洲鲨数量急剧减少。在20世纪90年代以后,人们发现雌鲨散发的气味能吸引鳗鱼、鲈鱼和海螺等水产动物,以鲨为诱饵的商业渔业需求呈爆炸式增长,1998年的报告中提到^[61],在新泽西州,4个捕捞鲈鱼/鳕鱼的渔民每年平均需要4 125只鲨作饵料,

同时被广泛应用。尽管美洲以穿刺法为标准采血,并在采血后放生鲨,但是以血为代价的应用和不合理的管理仍增加了鲨的死亡率,据估计放血后的鲨死亡率可高达20%^[62]。之后,鲨素被发现,鲨血的研究吸引了更多人的关注。相较之下,以候鸟与美洲鲨卵为基础关系形成的生态旅游对美洲鲨而言是最温和的商业利用方式,然而鲨卵受到诸如重金属等的污染,在候鸟体内形成生物富集,近年来此类候鸟数量的下降可能与鲨卵受到污染有关^[63]。亚洲鲨的商业利用与美洲鲨并不完全一致。长久以来,亚洲鲨最主要的商业利用是餐桌上的美食,这普遍存在于泰国、孟加拉国、马来西亚、印度尼西亚、中国等多个国家,其中的大部分国家还会将鲨作为出口商品出售。除食用外,亚洲鲨也被用作壮阳等用途的药物和装饰性工艺品,这导致20世纪70年代中国海域的鲨数量下降了80%~90%^[64]。在中国香港等部分地区,亚洲鲨被用于放生仪式,尽管人们的初衷是善意的,但不同的栖息地或许对被放生的鲨形成潜在威胁。在鲨血和鲨素的功能研究方面,亚洲多采用杀死鲨体以采集全部血液的方式。此外,非法或合法地出口鲨等均加剧了鲨资源的枯竭。

6 鲨的生态保护

正如上文所提到的,过度捕捞和开发造成的数量减少引起人们对鲨资源的担忧。除此之外,鲨栖息地的丧失这一威胁也不可小觑。2007年6月,第一个以鲨保护为主题的国际研讨会在纽约举办,印度、中国、美国和墨西哥的代表均指出栖息地的破坏和丧失是各自国家鲨资源管理面临的主要问题,并表示人类活动对栖息地的不良影响、全球气候变化引起的自然灾害是鲨栖息地破坏和丧失的重要原因^[65],特别是工业污染和水产养殖污染引起的重金属含量超标等水质恶化、沿海围垦、海滩垃圾、垂钓和休闲划船活动以及采砂和码头建设,以及海洋酸化、海平面上升、台风和海啸等。面对鲨资源全球性枯竭这一现状,相关国家的政府机构和研究人员等纷纷采取措施或提出保护设想(表2)。在长期的统一管理下,美国海域的鲨数量总体上已有所回升,但需要注意的是区域间的鲨种群具有种内生态位差异,对美洲鲨的保护不能一刀切^[66]。墨西哥海域的鲨数量统计缺乏数据,还需持续关注和进行积极的管理^[67]。相较于美洲鲨的系统性管理,亚洲鲨的管理因地区法律的复杂、执法力度的低下、管理资金的不足和管理方法的不同等显得十分困难。东南亚地区的发展中国家较多,其中不少国家的政府在鲨的

生态重要性和鲎的可观经济效益两者间更看重后者,故在鲎管理上有所妥协,扭转此局面才能推动鲎保护工作。亚洲鲎的分布范围很广,亟需通过划定标准的统计方法获得亚洲鲎的种群分布情况和基础数据来制定有效的保护方案。2019年3月,中国鲎在世界自然保护联盟(IUCN)红色名录里的等级从原本的数据缺乏(DD)更新为濒危(EN)。我国2021年2月将鲎升级为国家二级保护动物^[68]。从此,我国鲎资源的保护进入到新的历史阶段。

7 总结与展望

本文从鲎的生物学研究、商业利用和生态保护三个方面总结了国内外鲎研究现状。在鲎的生物学研究中,神经系统的结构尚未明确,各部分的作用和功能仍是研究重点,四个物种间的神经系统是否存在差异也需要关注;视觉系统的研究较深入且已实现广泛仿生应用;循环系统的研究使鲎试剂在实际应用中取得瞩目成就,但因当前鲎资源愈发稀缺,亟需推动重组因子C法的使用;鲎生殖和发育过程大致已明确,充分利用生殖与发育的规律,可以为其创造更加有力的繁育和生长的条件与环境,鲎发育的影响因素可为鲎资源保护提供指导;消化系统的结构与鲎体各阶段偏好的食物已明确,但肠道菌群的相关研究尚处于初步阶段,鲎共附生微生物研究深

度不足,挖掘到的生物信息较少,若通过宏基因组测序和传统纯培养相结合的方法进行研究,或可为鲎的病理学研究和鲎的生理学研究提供丰富且十分有效的基础数据,鲎作为生态通才,其共附生微生物或具有其独特性,研究鲎共附生微生物或可有效拓展海洋微生物资源库,基于肠道菌群对宿主的重要性,肠道菌群的深入研究将在鲎资源的人工繁育和后期的资源保护中起重要推动作用;商业利用多为鲎资源的消耗性利用,推动替代物的使用是关键;亚洲鲎资源拥有国和墨西哥或可参考美国发展以候鸟红腹滨鹬(*Calidris canutus*)和中国鲎鲎卵为基础关系与以红树林和圆尾鲎为基础关系形成的生态旅游。

基于当前的保护现状,本文从法律法规与管理体制、公众意识和利益冲突、种群与栖息地、养殖保育四个角度提出了保护建议,第一,加强法律法规与管理体制监督和惩罚力度,建立自上而下的管理体制,明确鲎资源的管理权限^[69]。第二,加强公众保护意识宣传,推动重组因子C法^[70,71]的使用和通过鲎共附生微生物探索鲎体药用来源。第三,加强鲎种群动态监测和栖息地保护,监督沿海排污,构建生态廊道,减少对现有鲎产卵地的破坏,合理增殖放流^[72]。第四,加强养殖保育,完善鲎的养殖模式,开发适合鲎的专用饲^[73,74],建设疫病防控体系。

鲎资源恢复无快速的解决方法,应做好打“持久

表2 现有的鲎保护措施
Table 2 Existing protection measures for horseshoe crab

对象	国家/地区	保护措施
美洲鲎	美国	1. 实行大西洋海洋渔业委员会管理计划;进行鲎产卵调查和鲎捕捞量报告、商业渔业上实施捕捞配额限制和季节性限制、建立保护区、生物医药产业中合理发放豁免捕捞证并要求持证人提供捕捞数量和形态测量等数据等
		2. 使用饵袋及合成新型引诱剂
		3. 增殖放流
		4. 禁止进口和使用亚洲马蹄蟹作为诱饵
		5. 生境保护
		6. 成立观鸟和自然保育组织
		7. 积极寻找和开发鲎试剂替代品
		8. 进行科普宣传,促进以社区为基础的保护工作和提高公众意识
		9. 发展鲎的水产养殖技术
	墨西哥	1. 在墨西哥湾东北部地区,规范鲎的商业用途,相关法规与佛罗里达州的法规相同 ^[67]
		2. 在墨西哥尤卡塔地区,明文禁止鲎的捕捞,除非按相关要求提供证明 ^[67]
亚洲鲎	亚洲东南沿岸	1. 立法保护:将鲎列为保护物种 ^[68] 、禁止非法捕捞或出口等 ^[25]
		2. 科学合理地增殖放流 ^[72]
		3. 生境改善和保护 ^[65]
		4. 积极寻找和开发鲎试剂替代品 ^[71]
		5. 进行科普宣传,促进以社区为基础的保护工作和提高公众意识
		6. 发展鲎的水产养殖技术 ^[70,73]
		7. 建立国际合作 ^[65]

战”的准备和建设海洋强国的决心。现代生物技术的发展大大增强了我国海域鲎资源恢复的可行性,相信我国鲎资源将会恢复如初。

参考文献

- [1] 胡世学, 张启跃, Rodney, *et al.* 保存附肢及软体的云南三叠纪鲎化石[C]//中国古生物学会第十二次全国会员代表大会暨第29届学术年会, 2018: 77-78.
Hu S X, Zhang Q Y, Rodney, *et al.* Triassic horseshoe crab fossils from Yunnan with appendages and mollusks preserved[C]//Abstract Volume of Joint Meetings on the 12th National Congress of the Palaeontological Society of China (PSC) and the 29th Annual Conference of PSC, 2018: 77-78.
- [2] 张阵. 红外与微光图像彩色融合仿生算法的研究与实现[D]. 武汉: 武汉理工大学, 2018.
Zhang Z. Research and implementation of bionic algorithm for color fusion of infrared and low light level image [D]. Wuhan: Wuhan University of Technology, 2018.
- [3] Gadghey K K, Bahekar A. Investigation of mechanical properties of crab shell: a review [J]. International Journal of Latest Trends in Engineering and Technology, 2017, 8(1): 268-281.
- [4] 颜明艳, 王月, 顾华鑫, 等. 鲎试剂产业在中国的发展现状及相关建议[J]. 生物学杂志, 2018, 35(2): 88-91.
Yan M Y, Wang Y, Gu H X, *et al.* Current situation of *Tachypleus* amoebocyte lysate industry in China and relevant suggestions [J]. Journal of Biology, 2018, 35(2): 88-91.
- [5] Krisfalusi-Gannon J, Ali W, Dellinger K, *et al.* The role of horseshoe crabs in the biomedical industry and recent trends impacting species sustainability [J]. Frontiers in Marine Science, 2018, 5: 185.
- [6] Van der Hoeven J, (Leiden) L S E J. Recherches sur l'histoire naturelle et l'anatomie des limules [M]. Leyde: Chez S. & J. Luchtmans, 1838.
- [7] Conant F S, Clark H L. On the accelerator and inhibitory nerves to the crab's heart [J]. The Journal of Experimental Medicine, 1896, 1(2): 341-347.
- [8] Nachum R, Watson S W, Sullivan Jr J D, *et al.* Antimicrobial defense mechanisms in the horseshoe crab, *Limulus polyphemus*: preliminary observations with heat-derived extracts of *Limulus* amoebocyte lysate [J]. Journal of Invertebrate Pathology, 1979, 33(3): 290-299.
- [9] Desch C E, O'Hara P, Harlan J M. Antilipopolysaccharide factor from horseshoe crab, *Tachypleus tridentatus*, inhibits lipopolysaccharide activation of cultured human endothelial cells [J]. Infection and Immunity, 1989, 57(5): 1612-1614.
- [10] Luo Z, Miao F, Hu M, *et al.* Research development on horseshoe crab: a 30-year bibliometric analysis [J]. Frontiers in Marine Science, 2020, 7: 41.
- [11] Brockmann H J, Smith M D. Reproductive competition and sexual selection in horseshoe crabs [C]//Biology and conservation of horseshoe crabs. Boston, MA: Springer US, 2009: 199-221.
- [12] Sekiguchi K, Nakamura K. Ecology of the extant horseshoe crabs [J]. Progress in Clinical and Biological Research, 1979, 29: 37-45.
- [13] 洪水根. 中国鲎生物学研究[M]. 厦门: 厦门大学出版社, 2011.
Hong S G. Biology of horseshoe crabs, *Tachypleus tridentatus* [M]. Xiamen: Xiamen University Press, 2011.
- [14] Wardiatno Y, Riyanto B, Iskandar N A, *et al.* A new marine biomaterial: the shell of mangrove horseshoe crabs, *Carcinoscorpius rotundicauda* (Latreille, 1802) emphasizing its physico-chemical characteristics [J]. Frontiers in Marine Science, 2021, 8: 612016.
- [15] Bicknell R D C, Pates S. Pictorial atlas of fossil and extant horseshoe crabs, with focus on Xiphosurida [J]. Frontiers in Earth Science, 2020, 8: 98.
- [16] Shingate P, Ravi V, Prasad A, *et al.* Chromosome-level genome assembly of the coastal horseshoe crab (*Tachypleus gigas*) [J]. Molecular Ecology Resources, 2020, 20(6): 1748-1760.
- [17] King T L, Eackles M S, Spidle A P, *et al.* Regional differentiation and sex-biased dispersal among populations of the horseshoe crab *Limulus polyphemus* [J]. Transactions of the American Fisheries Society, 2005, 134(2): 441-465.
- [18] King T L, Eackles M S, Aunins A W, *et al.* Conservation genetics of the american horseshoe crab (*Limulus polyphemus*): allelic diversity, zones of genetic discontinuity, and regional differentiation [C]//Changing global perspectives on horseshoe crab biology, conservation and management. Switzerland: Springer, 2015: 65-96.
- [19] Adibah A B, Ng W L, Tan S G. The Malay Peninsula as a barrier to gene flow in an Asian horseshoe crab species, *Carcinoscorpius rotundicauda* Latreille [J]. Biochemical Systematics and Ecology, 2015, 60: 204-210.
- [20] Fairuz-Fozi N, Triest L, Mat Zauki N A, *et al.* Mangrove horseshoe crab (*Carcinoscorpius rotundicauda* Latreille, 1802) populations reveal genetic break in Strait of Malacca, with connectivity along southern coasts of Peninsular Malaysia [J]. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems, 2021, 31(7): 1559-1569.
- [21] Tudu S, Gupta S K, Dash B P. COI gene-based mito-

- chondrial DNA variation of horseshoe crab (*Tachypleus gigas*) reveals high genetic variation and occurrence of distinct populations in the Bay of Bengal, India, and its comparison with other populations [J]. *Marine Ecology*, 2022, 43(2): e12701.
- [22] Nishida S, Koike H. Genetic Structure of Japanese Populations of *Tachypleus tridentatus* by mtDNA AT-rich region sequence analysis [C]// *Biology and conservation of horseshoe crabs*. Boston, MA: Springer US, 2009: 183-196.
- [23] 翁朝红, 谢仰杰, 肖志群, 等. 中国鲎(*Tachypleus tridentatus*)微卫星标记筛选及种群遗传多样性和遗传结构分析[J]. *海洋与湖沼*, 2020, 51(2): 345-353.
- Weng Z H, Xie Y J, Xiao Z Q, *et al.* Isolation of microsatellite markers in *Tachypleus tridentatus* and analysis of their genetic polymorphism and genetic structure [J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2020, 51(2): 345-353.
- [24] Sekiguchi K, Shuster C N. Limits on the global distribution of horseshoe crabs (Limulacea): lessons learned from two lifetimes of observations: Asia and America [C]//*Biology and conservation of horseshoe crabs*. Boston, MA: Springer US, 2009: 5-24.
- [25] John B A, Nelson B R, Sheikh H I, *et al.* A review on fisheries and conservation status of Asian horseshoe crabs [J]. *Biodiversity and Conservation*, 2018, 27(14): 3573-3598.
- [26] Vestbo S, Obst M, Quevedo Fernandez F J, *et al.* Present and potential future distributions of Asian horseshoe crabs determine areas for conservation [J]. *Frontiers in Marine Science*, 2018, 5: 164.
- [27] 翁朝红, 陈章波, 李裕红, 等. 海峡两岸中国鲎保育之研究与推动 [C]// *海峡两岸海洋渔业资源养护和共同开发青年科学家研讨会论文摘要集*, 2013: 55.
- Weng Z H, Chen Z B, Li Y H, *et al.* Research and promotion on conservation of Chinese horseshoe crab on both sides of the Taiwan Strait [C]//*Abstract Volume of Young Scientists Symposium on Conservation and Joint Development of Marine Fishery Resources on both sides of the Taiwan Strait*, 2013: 55.
- [28] Itaya S, Shuuno M, Onikura N, *et al.* Effect of intertidal elevation at Tsuyazaki Cove, Fukuoka, Japan on survival rate of horseshoe crab *Tachypleus tridentatus* eggs [J]. *Journal of Ocean University of China*, 2022, 21(3): 601-610.
- [29] Zhu G, Yuan X, Fan J. Insight into intraspecific niche divergence and conservatism in American horseshoe crabs (*Limulus polyphemus*) [J]. *Global Ecology and Conservation*, 2020, 22: e00896.
- [30] Kawahara D. Investigations on ecology of horseshoe crab larvae [J]. *Aquabiology*, 1982, 4(5): 380-382.
- [31] 翁朝红, 洪水根. 鲎的分布及生活习性[J]. *动物学杂志*, 2001, 36(5): 4-8.
- Weng Z H, Hong S G. The distribution and habit of horseshoe crabs [J]. *Chinese Journal of Zoology*, 2001, 36(5): 4-8.
- [32] Behera S, Tripathy B, Sivakumar K, *et al.* Distribution and abundance of two sympatric species of horseshoe crabs along the Odisha Coast, India [C]//*Changing global perspectives on horseshoe crab biology, conservation and management*. Switzerland: Springer, 2015: 181-191.
- [33] Mashar A, Butet N A, Juliandi B, *et al.* Biodiversity and distribution of horseshoe crabs in northern coast of Java and southern coast of Madura [C]//*IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*. IOP Publishing, 2017, 54(1): 012076.
- [34] Chamberlain S C, Wyse G A. An atlas of the brain of the horseshoe crab *Limulus polyphemus* [J]. *Journal of Morphology*, 1986, 187(3): 363-386.
- [35] Mittmann B, Scholtz G. Development of the nervous system in the “head” of *Limulus polyphemus* (Chelicerata: Xiphosura): morphological evidence for a correspondence between the segments of the chelicerae and of the (first) antennae of Mandibulata [J]. *Development Genes and Evolution*, 2003, 213(1): 9-17.
- [36] 李林明, 叶海辉, 黄辉洋, 等. 中国鲎脑神经节的组织学观察[J]. *厦门大学学报(自然科学版)*, 2011, 50(6): 1091-1094.
- Li L M, Ye H H, Huang H Y, *et al.* The histology of the brain of the horseshoe crab *Tachypleus tridentatus* [J]. *Journal of Xiamen University(Natural Science)*, 2011, 50(6): 1091-1094.
- [37] Bicknell R D C, Ortega-Hernández J, Edgecombe G D, *et al.* Central nervous system of a 310-m. y. -old horseshoe crab: expanding the taphonomic window for nervous system preservation [J]. *Geology*, 2021, 49(11): 1381-1385.
- [38] Mori K, Kuramoto T. Photosensitivity of the central nervous system of *Limulus polyphemus* [J]. *Zoological Science*, 2004, 21(7): 731-737.
- [39] Harzsch S, Wildt M, Battelle B, *et al.* Immunohistochemical localization of neurotransmitters in the nervous system of larval *Limulus polyphemus* (Chelicerata, Xiphosura): evidence for a conserved protocerebral architecture in Euarthropoda [J]. *Arthropod Structure and Development*, 2005, 34(3): 327-342.
- [40] Huang H, Li L I, Ye H, *et al.* Identification and distri-

- bution of gonadotropin-releasing hormone-like peptides in the brain of horseshoe crab *Tachypleus tridentatus* [J]. Chinese Journal of Oceanology and Limnology, 2013, 31(2): 384-390.
- [41] Passaglia C L, Herzog E D. Circadian modulation of the *Limulus* eye for day and night vision [C]//The Retina and Circadian Rhythms. New York: Springer, 2014: 195-212.
- [42] 李林明. 三种离子通道在中国鲎脑神经节的分布[J]. 河北渔业, 2020(1): 1-3, 53.
- Li L M. Three kinds of ion channels in the brain of *Tachypleus tridentatus* [J]. Hebei Fisheries, 2020(1): 1-3, 53.
- [43] Hartline H K, Ratliff F. Inhibitory interaction of receptor units in the eye of *Limulus* [J]. The Journal of general physiology, 1957, 40(3): 357-376.
- [44] 鲍虞园, 叶国玲, 李银康, 等. 中国鲎消化道发育组织学观察[J]. 海洋渔业, 2021, 43(2): 184-193.
- Bao Y Y, Ye G L, Li Y K, *et al.* Histological observations on the development of digestive tract in *Tachypleus tridentatus* [J]. Marine Fisheries, 2021, 43(2): 184-193.
- [45] Shingate P, Ravi V, Prasad A, *et al.* Chromosome-level assembly of the horseshoe crab genome provides insights into its genome evolution [J]. Nature Communications, 2020, 11(1): 1-13.
- [46] 李寒梅, 唐勇军, 王顺启, 等. 抗菌肽鲎素的研究进展[J]. 生命科学研究, 2018, 22(4): 338-344.
- Li H M, Tang Y J, Wang S Q, *et al.* Research progresses on antimicrobial peptide tachyplesins [J]. Life Science Research, 2018, 22(4): 338-344.
- [47] Hu M, Kwan B K Y, Wang Y, *et al.* Population structure and growth of juvenile horseshoe crabs *Tachypleus tridentatus* and *Carcinoscorpius rotundicauda* (Xiphosura) in southern China [C]//Changing global perspectives on horseshoe crab biology, conservation and management. Switzerland: Springer, 2015: 167-180.
- [48] Améndola-Pimenta M, Alcocer-Dominguez J C, Sandoval-Gio J J, *et al.* Differential gene expression induced by acute exposure to water accommodated fraction (WAF) and chemically enhanced WAF (CEWAF) of light crude oil and nokomis 3-F4 in *Limulus polyphemus* larvae [J]. Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology, 2022, 108(1): 99-106.
- [49] Razak M R M, Kassim Z, Wahab R A, *et al.* Horseshoe crab and its spawning ground condition in Johor Lama, Johor [J]. Malaysian Journal of Science, 2022, 41(1): 1-22.
- [50] Sandoval-Gio J J, Polanco-Rodríguez Á G, Araujo-León J A, *et al.* First evidence of glyphosate in American horseshoe crab from the yucatan peninsula in Mexico [J]. Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology, 2022, 108(4): 646-651.
- [51] Nolan M W, Smith S A. Clinical evaluation, common diseases, and veterinary care of the horseshoe crab, *Limulus polyphemus* [C]//Biology and conservation of horseshoe crabs. Boston, MA: Springer US, 2009: 479-499.
- [52] Smith S A, Berkson J. Laboratory culture and maintenance of the horseshoe crab (*Limulus polyphemus*) [J]. Lab Animal, 2005, 34(7): 27-34.
- [53] Smith S A, Scimeca J M, Mainous M E. Culture and maintenance of selected invertebrates in the laboratory and classroom [J]. ILAR Journal, 2011, 52(2): 153-164.
- [54] Tuxbury K A, Shaw G C, Montali R J, *et al.* *Fusarium solani* species complex associated with carapace lesions and branchitis in captive American horseshoe crabs *Limulus polyphemus* [J]. Diseases of Aquatic Organisms, 2014, 109(3): 223-230.
- [55] Ismail N, Faridah M, Ahmad A, *et al.* Marine bacteria associated with horseshoe crabs, *Tachypleus gigas* and *Carcinoscorpius rotundicauda* [C]//Changing Global Perspectives on Horseshoe Crab Biology, Conservation and Management. Switzerland: Springer, 2015: 313-320.
- [56] Miao F, Zhao Z, Li Q, *et al.* Impact of initial feeding and molting on *Tachypleus tridentatus* gut microbiota [J]. Current Microbiology, 2020, 77(10): 2847-2858.
- [57] Wang P, Ning Y, Huang J, *et al.* Intestinal tract microbe communities associated with horseshoe crabs from Beibu Gulf, China [J]. Current Microbiology, 2020, 77(11): 3330-3338.
- [58] Qu Z, Leung T C N, Nong W, *et al.* Hemolymph proteomics and gut microbiota of horseshoe crabs *Tachypleus tridentatus* and *Carcinoscorpius rotundicauda* [J]. Frontiers in Marine Science, 2020, 7: 989.
- [59] Campbell S, Harada R M, De Felice S V, *et al.* Bacterial production of tetrodotoxin in the pufferfish *Arothron hispidus* [J]. Natural Product Research, 2009, 23(17): 1630-1640.
- [60] Shuster C N, Botton M L. A contribution to the population biology of horseshoe crabs, *Limulus polyphemus* (L.), in Delaware Bay [J]. Estuaries, 1985, 8(4): 363-372.
- [61] Munson R E. Bait need of the eel and conch fisheries in New Jersey and Delaware as determined from questionnaires filled out by commercial fishermen in those fisher-

- ies [R]. Newport, New Jersey: Delaware Bay Watermen's Association, 1998.
- [62] Walls E A, Berkson J. Effects of blood extraction on horseshoe crabs (*Limulus polyphemus*) [J]. Fishery Bulletin - National Oceanic and Atmospheric Administration, 2003, 101(2): 457-459.
- [63] Burger J, Gochfeld M. Biomonitoring selenium, mercury, and selenium:mercury molar ratios in selected species in Northeastern US estuaries: risk to biota and humans [J]. Environmental Science and Pollution Research, 2021, 28(15): 18392-18406.
- [64] 梁广耀. 北部湾鲎资源的初步调查[J]. 广西农业科学, 1985, 16(2): 16, 18-20.
Liang G Y. Preliminary investigation on horseshoe crab resources in Beibu Gulf [J]. Journal of Southern Agriculture, 1985, 16(2): 16, 18-20.
- [65] Berkson J, Chen C P, Mishra J, *et al.* A discussion of horseshoe crab management in five countries: Taiwan, India, China, United States, and Mexico [C]//Biology and conservation of horseshoe crabs. Boston, MA: Springer US, 2009: 465-475.
- [66] Chardon N I, Pironon S, Peterson M L, *et al.* Incorporating intraspecific variation into species distribution models improves distribution predictions, but cannot predict species traits for a wide-spread plant species [J]. Ecography, 2020, 43(1): 60-74.
- [67] Smith D R, Brockmann H J, Beekey M A, *et al.* Conservation status of the American horseshoe crab, (*Limulus polyphemus*): a regional assessment [J]. Reviews in Fish Biology and Fisheries, 2017, 27(1): 135-175.
- [68] 思雨. 调整后的《国家重点保护野生动物名录》正式公布共列入野生动物 980 种和 8 类[J]. 中国食品, 2021 (5): 157.
Si Y. The revised List of State Key Protected wild animals (including total of 980 species and 8 types of wild animals) [J]. China Food, 2021(5): 157.
- [69] 颀晓勇, 钟金香, 关杰耀, 等. 濒危的中华鲎生路在何方[J]. 中国水产, 2020(8): 37-39.
Xie X Y, Zhong J X, Guan J Y, *et al.* What is the future for these endangered Chinese horseshoe crab? [J]. China Fisheries, 2020(8): 37-39.
- [70] Uhlig T, Williams K L, Tindall B. Recombinant factor C validation-simpler than You think! [J]. PDA Journal of Pharmaceutical Science and Technology, 2021, 75 (4): 391-393.
- [71] 颀晓勇, 钟金香, 关杰耀, 等. 基于鲎试剂需求的中国鲎资源保护的迫切性研究[J]. 中国渔业经济, 2021, 39(2): 109-116.
Xie X Y, Zhong J X, Guan J Y, *et al.* The urgency of horseshoe crab protection in China from the perspective of Tachypleus Amebocyte Lysate industry [J]. Chinese Fisheries Economics, 2021, 39(2): 109-116.
- [72] 朱俊华, 吴宙, 冯炳斌, 等. 全球中华鲎资源保护现状及对策建议[J]. 生物多样性, 2020, 28(5): 621-629.
Zhu J H, Wu Z, Feng B B, *et al.* Global conservation of Tachypleus tridentatus: Present status and recommendations [J]. Biodiversity Science, 2020, 28(5): 621-629.
- [73] Mohamed H I S. Captive breeding and rearing of *Tachypleus gigas* for its biomedical utilization and conservation [D/OL]. 2022-05-28. <http://studentrepo.iium.edu.my/handle/123456789/6056>.
- [74] Xie Z, Yan M Y, Wang Y J, *et al.* *Spirulina platensis* powder is an applicable feed additive for Chinese horseshoe crab *Tachypleus tridentatus* [J]. Aquaculture Research, 2021, 52(5): 2121-2129.

□

(编辑: 杨晓翠)