

营养条件对海蜇横裂生殖的影响

陈介康 丁耕芜 刘春洋

(辽宁省海洋水产研究所)

提 要

用卤虫 *Artemia* 无节幼体作为海蜇 *Rhopilema esculenta* 螅状幼体饵料,按投饵频次不同划分为不同营养水平,考察不同营养水平对海蜇横裂生殖的影响。考察结果表明,无论在低温预处理阶段或升温诱导期间,营养条件对海蜇横裂生殖的发生率和所形成碟状幼体数量都有明显影响:长期饥饿的个体若不改善营养条件,则不能诱发横裂生殖。

海蜇 *Rhopilema esculenta* Kishinouye 是重要的食用水母^[1,10]。我国沿海的食用水母有5种,其中海蜇产量占90%以上^[1]。近几年来,浙江、山东和辽宁等省已开展海蜇人工育苗和增殖放流工作^[2]。由于人类食用的是海蜇水母型成体;海蜇性成熟水母经有性生殖产生的无性世代水螅型,必须通过横裂生殖(Strobilation)才能再产生有性世代水母型。因此,研究环境条件对海蜇横裂生殖的影响,特别是对横裂生殖发生率和形成碟状幼体数量的影响,对在人工增殖中提高海蜇幼水母出苗量具有重要意义。

本文作者(1981、1983、1984)曾报告海蜇横裂生殖的形态学特征、季节规律、和温度对横裂生殖的诱导和抑制作用^[1-4]。尚未见有涉及营养条件与海蜇横裂生殖关系的报告。营养对其它钵水母类(Scyphozoa)横裂生殖的影响,所见报告也不多。Berrill(1949、1961)⁵曾记述多数研究者一致的意见:螅状幼体在发生横裂生殖之前,需要有一个相当长的营养贮备阶段^[5,6]。Russell(1970)述及 Thiel(1962)通过在德国基尔港对海月水母 *Aurelia aurita* 螅状幼体进行实验观察后指出,饵料丰度对横裂生殖发生季节、产生碟状幼体的数量和大小都有显著影响^[11]。Custance(1967)报告,食物量能影响北欧产海月水母横裂生殖所产生的碟状幼体数量^[8]。Spangenberg(1967、1968)报告,美国得克萨斯沿岸海月水母的螅状幼体,饥饿条件下个体变小,横裂生殖形成的碟状幼体数减少,趋于呈单碟型^[12,13]。Calder(1982)在研究口冠水母 *Stomolophus meleagris* 的生活史中观察到,浮浪幼虫变态后仅9日,发育尚未完全的螅状幼体,已发生横裂生殖,此时的螅状幼体当无营养贮备^[7]。

我们用实验方法考察了营养条件对海蜇横裂生殖的作用。

(1) 洪惠馨等,1983。我国海洋浮游动物渔业现状和展望。厦门水产学院学报,(1):38-46。

(2) 见《海洋渔业》1983年1期36页和《水产科学》1983年3期55页报导。

材料与方 法

(1) 实验材料 1982年9月,自辽东湾捕获性成熟海蜇作亲体,用人工方法获得受精卵、浮浪幼虫和螅状幼体。以同一批受精卵发育成的螅状幼体为实验材料,全部个体均具16条触手,平均体长1.1毫米(见表3),附着于白色塑料薄板上。将附着板切割为若干小块,分别置于玻璃皿中培养,并进行分组实验。

(2) 培养管理 培养用水系取自大连市黑石礁近岸的天然海水,经黑暗沉淀并沙滤后使用。盐度为31—32‰,pH为8—8.3。依照曾报告的控制温度诱导海蜇横裂生殖的方法(陈介康等,1983),在实验室内自然光下,首先对螅状幼体进行低温(12—7°C)预处理,然后升温至 $22 \pm 1^\circ\text{C}$ 诱导横裂生殖。

(3) 实验分组 以卤虫 *Artemia* 无节幼体为饵料,同时进行A、B、C、D四个实验,每个实验又按二个月的低温预处理期间投饵频次不同划分为6个营养水平,共计设24组(表1)。每组标本至少为25个。低温阶段采取播式投饵,升温期间用细吸管瞄准投喂。

表1 实验分组

编 号		螅状幼体第1—60日		螅状幼体第61—90日		螅状幼体第91—120日	
		温度(°C)	投饵间隔(日)	温度(°C)	投饵间隔(日)	温度(°C)	投饵间隔(日)
A	1	12—7	2	22	不投喂		
	2		3.5				
	3		7				
	4		14				
	5		28				
	6		56				
B	1	12—7	2	22	2		
	2		3.5				
	3		7				
	4		14				
	5		28				
	6		56				
C	1	12—7	2	12—7	2	22	1
	2		3.5				
	3		7				
	4		14				
	5		28				
	6		56				
D	1	12—7	2	12—7	2	12~7	1
	2		3.5				
	3		7				
	4		14				
	5		28				
	6		56				

一般是喂后换水，但投饵间隔期达1周以上的各组为每周换水一次。

(4) 观察记录 依螵状幼体在塑料板上的附着位置逐个编号，分组建立卡片，连续观察记录。低温阶段每周至少观察1次，升温诱导期间每日(偶有2日)观察1次。螵状幼体体长为足盘至口盘的距离，不含口柄(manubrium)，碟状幼体大小系对称的感觉棍(rhopalium)间距，不含缘瓣。在双筒显微解剖镜下放大10—20倍用目镜测微尺测量。螵状幼体测量活体，碟状幼体用浓度2%的MnCl₂溶液麻醉后测量。

实验结果

1. 低温阶段的营养条件对横裂生殖的影响

螵状幼体前60天的低温预处理期中，投饵间隔期为2、3.5、7、14、28和56日，升温诱

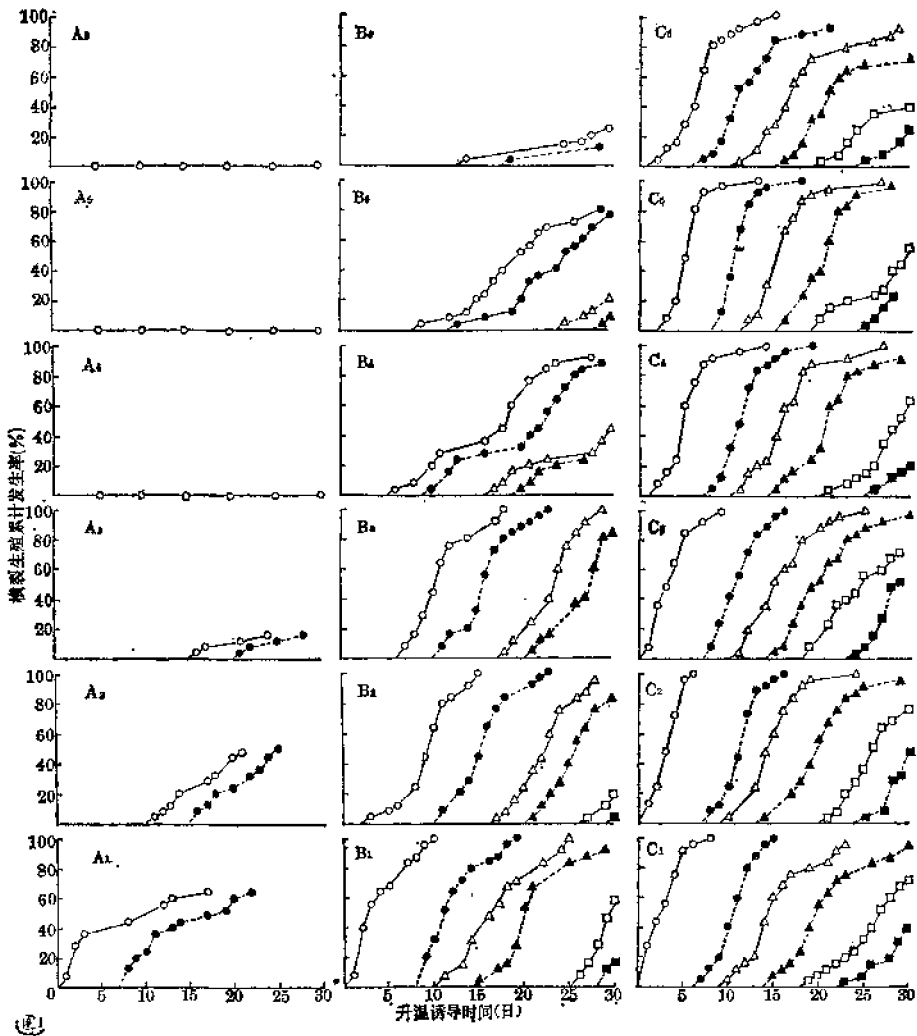


图1 各实验组横裂生殖发生率

(圆圈、三角形和正方形符号分别表示第一次、第二次和第三次横裂生殖，实线示横裂生殖开始，虚线示横裂生殖完成)

导期间全部停止投饵的6组(图1, A_1-A_6 ;表2),前三组诱发了横裂生殖,但横裂生殖率不高(16—64%),并随投饵间隔时间延长:横裂生殖率下降;产生碟状幼体的数量减少和个体趋于变小;诱发横裂生殖的时间延长。后三组未被诱发横裂生殖。显示出低温阶段蟪状幼体的营养条件,对其在随后升温诱导期间发生横裂生殖具有潜在影响;长期饥饿的个体(投饵间隔期达二周以上)一般不能被诱发横裂生殖。

2. 升温诱导期间营养条件对横裂生殖的影响

低温预处理的60天中投饵间隔期为2、3.5、7、14、28和56日,升温诱导期间全部加强投喂(每2日喂1次)的6组,各组都诱发了横裂生殖。并有5组出现第二次和2组出现第三次横裂生殖(图1, B_1-B_6 ;表2)。

将 B_1-B_6 各组与 A_1-A_6 各组比较:横裂生殖率显著提高;诱导时间缩短;形成碟状幼体数量增多。表明升温诱导期间继续供给营养对蟪状幼体发生横裂生殖有明显促进作用。但就 B_1-B_6 各组进行比较,由 B_1 至 B_6 :诱导时间顺次延长;横裂生殖率趋于下降;产生碟状幼体的数量逐渐减少。仍显示出低温阶段各组营养条件不同的潜在影响。

3. 长期饥饿的个体改善营养条件后诱导横裂生殖的效果

图1中 C_1-C_6 各组,在低温培养的头60天投饵频次不同,在第61—90天中一律加强

表2 各实验组升温诱导一个月期间的横裂生殖数据

实验组	第一次横裂生殖				第二次横裂生殖			第三次横裂生殖		
	发生率(%)	诱导期(日)	碟状幼体		发生率(%)	间隔期(日)	碟状幼体(个)	发生率(%)	间隔期(日)	碟状幼体(个)
			数目(个)	大小(毫米)						
A_1	64	6.3(1—17)	5.8(2—10)	2.9(1.9—2.8)	0					
A_2	48	16.3(11—21)	2.7(1—5)	2.2(1.8—2.6)	0					
A_3	16	19.5(16—24)	2.3(1—4)	2.0(1.8—2.2)	0					
A_4-A_6	0									
B_1	100	4.3(1—10)	7.8(6—10)	2.4(1.9—3.0)	100	5.4(2—12)	2.8(2—4)	48	8.4(3—13)	1.5(1—2)
B_2	100	9.9(3—15)	5.2(5—9)	2.4(1.8—2.8)	96	6.8(3—12)	1.9(1—3)	20	5.0(3—7)	1.6(1—3)
B_3	100	11.6(7—18)	3.6(1—6)	2.2(1.8—2.8)	100	7.4(3—15)	1.9(1—3)	0		
B_4	92	17.0(6—28)	2.3(1—5)	2.1(1.7—2.7)	44	7.4(4—15)	1.6(1—3)	0		
B_5	80	19.2(9—29)	2.4(1—4)	2.1(1.8—2.7)	20	9.8(6—5)	1.6(1—3)	0		
B_6	24	24.8(14—30)	2.2(1—3)	2.0(1.7—2.2)	0					
C_1	100	3.1(1—8)	9.1(4—13)	2.6(2.1—3.0)	96	4.7(2—11)	4.3(3—7)	72	6.1(2—9)	2.9(2—5)
C_2	100	3.5(1—6)	8.1(4—12)	2.5(1.9—3.0)	96	3.6(2—8)	3.8(2—6)	76	6.0(2—11)	3.0(2—5)
C_3	100	3.9(1—9)	6.9(2—12)	2.4(1.8—2.8)	96	4.4(2—9)	3.5(2—6)	72	4.6(1—8)	3.2(2—5)
C_4	100	5.6(2—14)	5.2(2—9)	2.3(1.8—2.8)	100	5.1(2—12)	3.9(2—7)	60	7.4(3—11)	3.3(2—6)
C_5	100	5.7(3—13)	4.9(2—8)	2.3(1.9—2.8)	100	5.0(2—10)	3.4(2—5)	56	6.0(2—9)	2.9(1—4)
C_6	92	7.1(2—16)	4.2(2—7)	2.3(1.7—2.7)	80	5.5(2—13)	3.6(2—6)	40	5.8(3—9)	3.3(2—4)
D_1-D_6	0									

注: 1.表中数值为“平均数(极值)”; 2.一律测量顶节碟状幼体大小。

投饵(每 2 日 1 次),第 91—120 天升温诱导期间继续加强投喂(每日 1 次)。各组都连续三次发生了横裂生殖。与 B₁—B₆ 各组相比较(图 1,表 2),横裂生殖率、形成碟状幼体的数量和大小及重复横裂次数等各项指标都有进一步提高,诱导时间也相对缩短。即使低温培养头两个月处于饥饿状态的三组(C₄、C₅和 C₆),也有效地被诱发了横裂生殖。这表明曾处于长期饥饿状态而不能被诱发横裂生殖的钵状幼体,经改善营养条件后,升温诱导横裂生殖仍可获得良好效果;低温预处理头两个月中营养差异的潜在影响已不显著。

4. 温度在营养对横裂生殖效应中的作用

在低温下连续培养了 4 个月的各组,全部钵状幼体均未发生横裂生殖(表 2, D₁—D₆),即使 4 个月中始终充分投饵的 D₁ 和 D₂ 两组也是如此。表明营养对海蜇钵状幼体横裂生殖的效应必须以适宜的温度条件为基础,或者说温度和营养对海蜇横裂生殖的影响是互为条件的。如果温度条件不满足,营养对横裂生殖的促进作用则不能实现。

5. 营养对钵状幼体生长的影响

不同营养水平各组钵状幼体的体长测定结果见图 2 和表 3。低温培养两个月期间平均体长变化是:每 2 日投饵 1 次者增长 61%;每周投饵 2 次者增长 44%;每周投饵 1 次者缩短 2%;每 2、4 和 8 周投饵 1 次的三组,缩短 54—56%。可以认为,在实验温度(12—7°C)下,每周投喂 2 次以上时,机体有营养积累,表现为个体长大。每周投喂 1 次时,机体摄取和消耗的营养大体平衡,个体基本上维持原有大小。投饵间隔期为 2 周以上时,机体处于饥饿状态,个体非但不能生长,反而缩小;但这种饥饿状态的钵状幼体,改善其营养条件后经 1 个月可恢复原有个体大小,经 2 个月可增长约 40%。

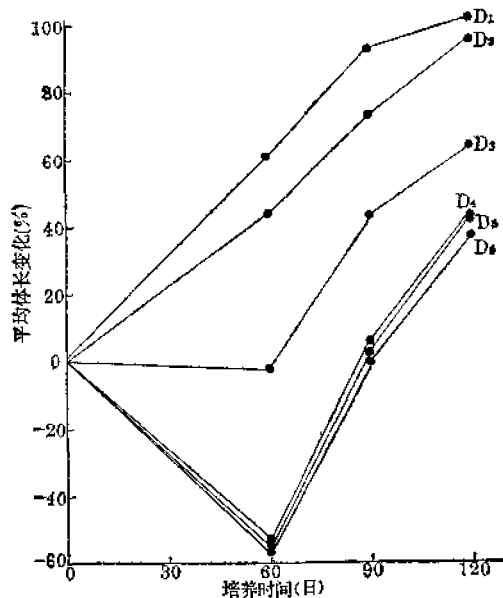


图 2 不同营养水平各组钵状幼体体长变化(纵座标 0=1.1 毫米)

表3 不同营养水平下海蜇螅状幼体体长测定值(单位:毫米)

测定时间	体长指标	实 验 组					
		D ₁	D ₂	D ₃	D ₄	D ₅	D ₆
第1天	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	1.10 ± 0.04					
	σ_{n-1}	0.16					
	极值	0.8—1.5					
第60天	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	1.77 ± 0.07	1.58 ± 0.06	1.08 ± 0.06	0.51 ± 0.02	0.51 ± 0.02	0.48 ± 0.02
	σ_{n-1}	0.33	0.32	0.25	0.10	0.10	0.08
	极值	1.0—2.4	1.0—2.2	0.6—1.7	0.3—0.7	0.3—0.7	0.3—0.6
第90天	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	2.12 ± 0.09	1.90 ± 0.09	1.57 ± 0.08	1.17 ± 0.06	1.07 ± 0.05	1.10 ± 0.06
	σ_{n-1}	0.45	0.44	0.41	0.30	0.27	0.30
	极值	1.1—3.0	1.0—2.8	0.7—2.6	0.5—1.8	0.6—1.7	0.5—1.7
第120天	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	2.22 ± 0.08	2.16 ± 0.08	1.80 ± 0.09	1.57 ± 0.08	1.57 ± 0.08	1.51 ± 0.10
	σ_{n-1}	0.42	0.42	0.45	0.39	0.41	0.49
	极值	1.3—3.0	1.3—3.0	1.0—2.8	0.9—2.4	0.9—2.4	0.7—2.4

注: 1. 各组培养条件见表1; 2. 实验开始时抽样测定标本50个(未分组), 之后各次每组标本数均为25个。

在低温培养2个月期间, 投饵频次不同对海蜇螅状幼体的成活率(指附着成活个体, 脱落者不计入), 未呈现出有规律的影响(表4)。

表4 海蜇螅状幼体的成活率(%)

实验次数	观察时间 (年、月、日)	投 饵 间 隔 (日)					
		2	3.5	7	14	28	56
I	1982.11.10	100	100	100	100	100	100
	1983.1.10	82	77	85	81	79	81
II	1982.12.21	100	100	100	100	100	100
	1983.2.20	85	80	94	88	72	72

注: 实验I每组标本150个, 实验II每组标本100个。水温: 12—7℃。

讨 论 与 结 论

本研究在最适温度条件下(陈介康等, 1983), 考察了营养条件对海蜇横裂生殖的作用。结果表明不仅在横裂生殖发生之前的低温培养阶段, 而且在升温诱导横裂生殖过程中, 营养条件对海蜇螅状幼体的横裂生殖诱发率都有明显影响, 任一时期缺乏营养都会抑制或延迟横裂生殖发生。温度和营养对横裂生殖的作用是互为条件的, 只具备适宜的温度条件而缺乏营养, 或只具备良好营养条件而温度条件不满足, 都将抑制横裂生殖发生。

作者(1983)曾报告海蜇横裂生殖产生的碟状幼体数量与螅状幼体长度密切相关。本文提供了在不同营养条件下螅状幼体体长的增长或缩短数据(图2; 表3), 并用实验证明, 在良好营养条件下, 每横裂幼体形成碟状幼体的平均数为8—9个, 且横裂生殖发生率可

达100%;营养较差时每横裂幼体平均仅产生2—3个碟状幼体,且横裂生殖率较低;饥饿条件下,螅状幼体一般不能被诱发横裂生殖(表2)。可见营养条件通过影响螅状幼体的生长和个体大小,从而对横裂生殖产生的碟状幼体数量有很大影响。因此,在海蜇人工育苗中,欲获得大量碟状幼体进行增殖放流,在螅状幼体培养管理及升温诱导过程中,保障饲料供给是至为重要的。

海蜇螅状幼体饥饿时呈乳白色或灰白色,半透明。摄食卤虫无节幼体后呈桔黄色。在培养螅状幼体的水池中出现小型浮游甲壳动物时,发现有的个体呈淡紫色或淡褐色。移养于自然海区的螅状幼体,几乎没有呈桔黄色的个体,一般呈暗褐色或暗灰色。据此推断海蜇螅状幼体呈现不同颜色,可能与其摄食的饵料生物种类有关。颜色的深浅则可作为个体处于饱食或饥饿状态的表征。

在12—7°C下培养的海蜇螅状幼体,一次充分摄食后,隔24小时仍呈饱食状态,此时投饵则摄食力弱,隔48小时仍不呈饥饿状态,但摄食力有所增强。可见在此温度下,每2—3日投饵一次完全可以满足螅状幼体的食物需要。如果培养水温更低,投饵间隔时间还可以相应延长,可根据螅状幼体的颜色深浅决定投饵时间。升温(22°C)诱导期间,螅状幼体

表5 海蜇横裂生殖产生每碟状幼体的平均发育时间

实验组	横裂幼体不同裂节数的平均发育时间(日)											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11~13	
A ₁		2.50(1)	1.70(2)	1.50(1)	1.33(3)	1.08(5)	1.10(1)		1.00(1)	1.00(1)		
A ₂	3.00(1)	2.42(6)	1.70(2)	1.15(2)	1.20(1)							
A ₃	4.00(1)	2.00(2)		1.50(1)								
B ₁					1.35(4)	1.07(3)	1.08(5)	1.00(3)	1.00(3)	1.13(6)	0.70(1)	
B ₂			1.58(6)	1.40(4)	1.10(4)	1.18(5)	1.03(3)	1.15(2)	1.00(1)			
B ₃	1.67(3)	1.75(4)	1.54(5)	1.45(6)	1.20(2)	1.18(5)						
B ₄	2.38(8)	1.90(5)	1.67(7)	1.30(2)	0.80(1)							
B ₅	2.20(5)	2.10(5)	1.77(8)	1.80(2)								
B ₆	3.00(1)	2.00(3)	1.70(2)									
C ₁				1.50(1)		0.90(2)	0.85(4)	0.78(4)	0.90(3)	0.83(3)	0.81(8)	
C ₂				2.00(1)	1.00(1)	1.30(2)	1.03(6)	1.04(5)	0.96(5)	0.90(1)	0.78(4)	
C ₃		3.00(1)	1.82(4)	1.00(1)	1.40(1)	1.10(4)	1.05(2)	1.08(4)	0.80(3)	0.87(3)	0.90(2)	
C ₄		2.00(1)	1.53(6)	1.20(3)	1.20(8)		0.90(2)	0.80(1)	0.90(4)			
C ₅		1.50(2)	1.48(5)	1.31(8)	1.10(4)	1.10(2)	1.10(3)	1.00(1)				
C ₆		1.50(2)	1.48(6)	1.05(4)	1.18(8)	1.05(2)	0.80(1)					
混合统计	标本数	19	32	53	36	37	30	27	20	21	14	15
	平均数	2.37	2.03	1.60	1.35	1.19	1.11	1.01	0.99	0.93	0.91	0.81
	标准误差	0.19	0.10	0.04	0.04	0.04	0.04	0.03	0.04	0.03	0.03	0.02
	标准差	0.83	0.55	0.26	0.25	0.22	0.22	0.15	0.19	0.13	0.11	0.10
极值	1.0—4.0	1.5—3.0	1.0—2.3	1.0—2.1	0.8—2.0	0.8—1.7	0.8—1.3	0.8—1.3	0.7—1.1	0.7—1.1	0.7—1.0	

注: 各组实验条件见表1。括号内数字为标本数,全部为首次横裂生殖。

和早期横裂幼体都强烈地摄食,充分投喂后经24小时再投饵,机体继续强烈摄食。这表明随温度增高机体代谢加速,对食物的需求量也增加。但横裂幼体发育至触手收缩阶段,摄食力显著减弱或拒食,直到已形成的碟状幼体释放完毕为止。新生的碟状幼体强烈地摄食,每日应投喂2—3次。

横裂生殖过程的发育速度以产生每碟状幼体的平均发育时间表示,大致是:横裂幼体具1—2个裂节者为2天左右;具3—4个裂节者为1.5天左右;具5—8个裂节者为1天左右;具9—13个裂节者一般不到1天(表5)。横裂生殖过程的发育速度,在营养条件不同的各组之间无明显的规律性差异。迄今已知,制约海蜇横裂生殖发育速度的主要因素是温度(陈介康等,1983)。

参 考 文 献

- [1] 丁耕芜、陈介康,1981. 海蜇的生活史. 水产学报,5(2):93—102.
- [2] 陈介康、丁耕芜,1981. 海蜇各发育阶段的刺胞. 动物学报,27(4):310—317.
- [3] 陈介康、丁耕芜,1983. 温度对海蜇横裂生殖的影响. 动物学报,29(3):195—206.
- [4] 陈介康、丁耕芜,1984. 海蜇横裂生殖的季节规律. 水产学报,8(1):149—162.
- [5] Berrill, N. J., 1949. Developmental analysis of Scyphomedusae. *Biol. Rev.*, 24: 393—410.
- [6] Berrill, N. J., 1961. Growth, Development and Pattern. W. H. Freeman and Company, San Francisco and London, 158—164.
- [7] Calder, D. R., 1982. Life history of the cannonball jellyfish, *Stomolophus meleagris* (Scyphozoa, Rhizostomida). *Biol. Bull.*, 162(2): 149—162, *Woods Hole*.
- [8] Castance, D. R. N., 1967. Studies on strobilation in the Scyphozoa. *J. Biol. Educ.*, 1: 79—81. (Summary)
- [9] Omori, M., 1978. Zooplankton fisheries of the world: A review. *Mar. Biol. Berl.*, 48: 199—205.
- [10] Omori, M., 1981. Edible jellyfish (Scyphomedusae: Rhizostomeae) in the far east waters: A brief review of the biology and fishery. *Bull. Plankton Soc. Japan.*, 28: 1—11. (Summary)
- [11] Russell, F. S., 1970. The medusae of the British Isles. II. Pelagic Scyphozoa with a supplement to the first volume on Hydromedusae. Cambridge Univ. Press, 16—20.
- [12] Spangenberg, D. B., 1967. Iodines induction of metamorphosis in *Aurelia*. *J. Exp. Zool.*, 165: 441—449.
- [13] Spangenberg, D. B., 1968. Recent studies of strobilation on jellyfish. *Oceanogr. Mar. Biol. Rev.*, 6: 231—247.

EFFECT OF NUTRITIONAL CONDITIONS ON THE STROBILATION OF EDIBLE MEDUSA, *RHOPILEMA* *ESCULENTA* KISHINOUE

Chen Jiekang, Ding Gengwu and Liu Chunyang

(Marine Fisheries Research Institute of Liaoning Province)

Abstract

The scyphistomae of *Rhopilema esculenta* were cultivated under different nutritional conditions from well-fed to starveling in laboratory. The effects of nutrition on

the strobilation of the medusa were observed. It was shown that the strobilation rate and the number of ephyrae formed were closely related to nutrient level of scyphistomae during low preconditioned temperature ($12-7^{\circ}\text{C}$) and following the induction of rising temperature ($22 \pm 1^{\circ}\text{C}$). In the absence of nutriment during either period, the strobilation would be inhibited or deferred. The strobilation rate usually reached 100% and each strobila could produce eight to nine ephyrae in average under sufficient feeding, but the strobilation rate would fall and each strobila could only produce two to three ephyrae in malnutrition. After starved for a long time, the organisms became very small and could not be induced to strobilate generally. It was observed that various colours which appeared in the scyphistomae were related to their different prey.