

脉红螺早期发育的形态观察

潘 洋^{1,2}, 邱天龙^{1,2}, 张 涛^{1*}, 王平川³, 班绍君^{1,2}

(1. 中国科学院海洋研究所, 海洋生态与环境科学重点实验室, 山东 青岛 266071;

2. 中国科学院大学, 北京 100049;

3. 青岛农业大学海洋科学与工程学院, 山东 青岛 266109)

摘要: 在实验室条件下孵化脉红螺的卵囊, 观察其胚胎和浮游幼体发育过程, 及脉红螺早期发育过程的形态学变化。卵囊在 25 ℃ 时孵化时间为 16 d, 经过卵裂期、囊胚期、原肠胚期、膜内担轮幼虫期, 最后发育为膜内面盘幼虫, 破膜而出开始浮游幼体发育阶段。脉红螺浮游幼体期按螺层、面盘形态、幼体壳型和器官可分为 5 个时期, 分别为 1 螺层期; 2 螺层期(初期、中期、后期); 3 螺层期初期; 3 螺层中后期; 4 螺层期(初期、中期、后期)。其中在 2 螺层后期幼体的生长速度最快, 壳高平均每天增加 44.45 μm, 3 螺层初期幼体的生长速度最慢, 壳高平均每天增加 19.51 μm。脉红螺附着变态的时期是 4 螺层中期和后期, 壳高 1 250 ~ 1 500 μm, 附着变态的标志是浮游幼体壳口边缘明显加厚并向壳口外侧翻转, 壳口中央突起部消失, 面盘退化, 足部发达并能自由伸缩。

关键词: 脉红螺; 胚胎发育; 浮游幼体; 附着变态; 稚螺

中图分类号: Q 954.4; S 917.4

文献标志码: A

脉红螺(*Rapana venosa*) 隶属于软体动物门(Mollusca)、腹足纲(Gastropoda)、新腹足目(Neogastropoda)、骨螺科(Muricidae)、红螺属, 主要分布于我国渤海、黄海、东海和朝鲜、日本、俄罗斯沿海。脉红螺是我国北部沿海一种重要的经济螺类, 因足肥大, 肉味鲜美, 而受到广泛欢迎^[1]。

有关脉红螺的研究主要集中在解剖形态学^[2-8]、遗传多样性^[9-10]、人工育苗和养殖技术^[11-12]以及血蓝蛋白^[13-16]等方面。

国内外对海洋腹足类胚胎和幼虫发育的研究主要有: 网织纹螺(*Nassarius reticulatus*) 和红秀织纹螺(*N. incrassatus*)^[17]、日本东风螺(*Babylonia japonica*)^[18]、强棘红螺(*Rapana venosa*)^[19]、波部东风螺(*Babylonia formosai habei*)^[20]和扁玉螺(*Glossaulax didyma*)^[21]。关于脉红螺的早期发育, Harding^[22]研究了脉红螺浮游幼体的形态发育和生长特征, 魏利平等^[7]介绍了胚胎和幼虫的发育。

由于国内外学者对脉红螺早期形态发育的研究缺乏系统性和全面性, 不同学者对脉红螺幼体的发育时期划分、各时期形态特征、附着变态时机及特征等结论不统一, 分歧较大。因此, 本实验对脉红螺的胚胎和浮游幼体发育进行了详细的观察和研究, 从形态学角度确定了脉红螺的胚胎发育过程, 重新划分了脉红螺浮游幼体的发育时期, 明确了各时期主要特征及对应的发育时间, 进一步明确了脉红螺浮游幼体的附着变态时机和标志, 旨在阐明脉红螺的生物学发育过程, 丰富脉红螺发育生物学研究, 为脉红螺的人工育苗技术提供理论支撑。

1 材料与方 法

1.1 实验材料

实验所用脉红螺亲螺于 2012 年 3 月初采自丹东近海, 挑选健康, 壳体完整的亲螺运至山东俚岛海洋科技股份有限公司海带育苗厂。

收稿日期: 2013-04-20 修回日期: 2013-07-11

资助项目: 国家“十二五”科技支撑计划课题(2011BAD13B01, 2011BAD45B01); 国家自然科学基金项目(31200280)

通信作者: 张 涛, E-mail: tzhang@qdio.ac.cn

1.2 亲螺培养

将实验用亲螺置于水泥池中进行暂养,人工升温促熟,自然交配产卵,促熟期间培养水温先从 $5.0\text{ }^{\circ}\text{C}$ 升温至 $16.0\text{ }^{\circ}\text{C}$,每日升温 $0.5\text{ }^{\circ}\text{C}$,水温升至 $16.0\text{ }^{\circ}\text{C}$ 时稳定一周,再从 $16.0\text{ }^{\circ}\text{C}$ 升温至 $25.0\text{ }^{\circ}\text{C}$,每日升温 $0.5\text{ }^{\circ}\text{C}$,此后一直稳定在 $25\text{ }^{\circ}\text{C}$,培养密度 $15\text{ 个}/\text{m}^3$,每日投喂菲律宾蛤仔,每日全量换水一次。亲螺产卵后,将卵囊从池壁上取下,放入孵化池中孵化,孵化条件为水温 $25\text{ }^{\circ}\text{C}$,每日全量换水一次,待卵囊内幼体放散后将幼体移入水泥育苗池($3.5\text{ m}\times 5.2\text{ m}\times 1.2\text{ m}$)中培养。

1.3 幼体培育

实验期间,脉红螺浮游幼体培育池每日换水一次,每次换水 $1/2$,每日分2次投喂球等边金藻(*Isochrysis galbana*)、小球藻(*Chlorella pacifica*)和青岛大扁藻(*Platymonas subcordiformis* (wille) Hazen),其中金藻和小球藻投喂量为每次 $2.0\times 10^4\sim 4.0\times 10^4$ 个/mL,青岛大扁藻投喂量为每次 $3.0\times 10^4\sim 5.0\times 10^4$ 个/mL,根据幼体所处不同发育阶段,2~4 d倒池一次。实验期间浮游幼体培养池水温 $24.4\sim 25.4\text{ }^{\circ}\text{C}$,盐度 $29.8\sim 31.7$,pH $8.0\sim 8.2$ 。

1.4 取样与观察

卵囊内孵化期间,对于同批次所产卵囊每天取样一次;孵化后幼体培育期间,每天对培育池中的幼体进行随机取样30只以上,将所取样品置于奥林巴斯CX21型光学显微镜(40~100倍)下观察和拍照,记录幼体的发育阶段和形态学特征。

1.5 浮游幼体形态测量

实验期间,采用目微尺测量脉红螺浮游幼体的壳高与壳宽(图1),测量时先将幼体置于用海水配置的 7.5% MgCl_2 溶液中麻醉。

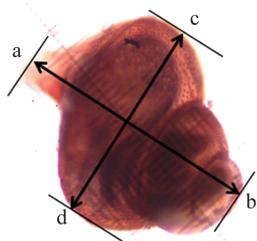


图1 脉红螺浮游幼体形态测量

a - b. 壳高; c - d. 壳宽

Fig. 1 The morphological measurement of planktonic larvae of *R. venosa*

a - b. shell height; c - d. shell width

1.6 统计与分析

使用SPSS 10.0软件进行数据统计、分析,One-Way ANOVA方法进行方差分析。

2 结果

2.1 脉红螺胚胎发育

卵囊特征 实验中发现脉红螺雌螺一般将卵囊产在水面以下 $5\sim 50\text{ cm}$ 的坚硬基质上,产卵时先将卵囊基部产出并粘附于基质上,卵囊成簇分布,单簇卵囊数目几根至几百根不等,呈菊花状排列,实验中也发现多簇卵囊群集而组成一大簇卵囊。脉红螺雌螺所产卵囊长短不一,同簇之间,卵囊长度差别不明显,但簇与簇之间差别较大。

单根卵囊呈细长棒形,表面光滑,内部充满透明胶状液体,受精卵均匀分布于该液体中。卵囊全长 $15\sim 25\text{ mm}$,内含受精卵 $1\ 500\sim 2\ 000$ 个。刚产出的卵囊呈淡黄色,较透明,随着孵化天数增加,卵囊颜色逐渐变深,由淡黄色变为橙色、棕色、最后变为黑色,卵囊顶部的凹陷逐渐明显,最终顶部的凹陷破裂为一圆形小孔,孵化出的浮游幼体由卵囊顶端的小孔释放到水体中。

胚胎发育特点 将脉红螺所产卵囊置于 $25\text{ }^{\circ}\text{C}$ 条件下孵化,每天对雌螺所产的同批次卵囊进行解剖取样,并用光学显微镜观察其内受精卵的发育情况(表1,图版I)。

2.2 脉红螺浮游幼体发育

脉红螺浮游幼体发育阶段的划分 脉红螺浮游幼体在发育过程中形态变化显著,包括螺层的增加、面盘的形态变化、器官的发生和壳高、壳宽的增长等。因此,以脉红螺浮游幼体的螺层、面盘形态、幼体壳型和器官发育程度等作为划分标准,将脉红螺浮游幼体划分为1螺层期;2螺层期(初期、中期、后期);3螺层期初期;3螺层中后期;4螺层期(初期、中期、后期),共5个发育时期(表2)。

图2为脉红螺浮游幼体壳高随发育时间的变化图,描述每个测量日幼体的壳高变化。在整个脉红螺浮游幼体发育阶段,幼体的壳高平均每天生长 $32.88\text{ }\mu\text{m}$,其中在2螺层后期幼体壳高的生长速度最快,平均每天生长 $44.45\text{ }\mu\text{m}$,历时 $1\sim 2\text{ d}$,在3螺层初期幼体壳高的生长速度最慢,平均每天生长 $19.51\text{ }\mu\text{m}$,历时 8 d 。

表 1 脉红螺的胚胎发育 (25 °C)
Tab. 1 Stages of embryonic development of *R. venosa* (25 °C)

发育阶段 development stage	发育时间 development time	平均大小/ μm (长 \times 宽) mean size	形态特点 morphological character
卵裂期 cleavage	第 1~2 天	(210 \pm 1.24) \times (210 \pm 1.24)	脉红螺的受精卵为圆形,卵径 210 μm 左右。随后,受精卵先后排放出第一极体和第二极体,极体排出后开始进行卵裂,脉红螺的卵裂为盘状卵裂,受精卵经历 2 细胞期、4 细胞期和多细胞期
囊胚期 blastula	第 3~6 天	(225 \pm 5.31) \times (220 \pm 2.35)	第 3 天,胚胎发育进入囊胚期,此时胚胎直径最大处约 225 μm ,分裂球之间的界限模糊不清,数量快速增加
原肠胚期 gastrulae	第 7~9 天	(240 \pm 6.16) \times (223 \pm 4.14)	胚胎发育经历原肠胚期,原肠胚期动物极外翻向下包被植物极,胚胎中部出现凹痕
膜内担轮幼虫期 trochophore in egg membrane	第 10 天	(285 \pm 3.71) \times (165 \pm 7.32)	胚胎发育到膜内担轮幼虫期,膜内担轮幼虫期胚胎拉长呈椭圆形,大小为 285 $\mu\text{m} \times 165 \mu\text{m}$,面盘还未形成,该时期并不明显,主要向膜内面盘幼虫过渡,此时卵囊呈深黄色。
膜内面盘幼虫期 intra-membrane veliger	第 11~12 天	(270 \pm 2.59) \times (160 \pm 5.46)	幼体发育为膜内面盘幼虫,胚胎仍为椭圆形,胚胎中下部可见蛋壳轮廓,面盘已形成,面盘边缘已出现纤毛,此时卵囊颜色加深,由深黄色变为棕灰色
膜内面盘幼虫期 intra-membrane veliger	第 12~13 天	(280 \pm 5.72) \times (200 \pm 4.97)	幼体胚壳形成,表面出现雕刻,可见胚壳纹理,面盘面积增大,表面密布纤毛,出现足原基和厣,幼体大小为 280 $\mu\text{m} \times 200 \mu\text{m}$,可在原地频繁摆动
膜内面盘幼虫期 intra-membrane veliger	第 14~15 天	(330 \pm 4.72) \times (244 \pm 6.93)	卵囊颜色变为黑色,从外部可见卵囊内颗粒状的幼体,此时幼体的初生壳已具有 1 螺层,外形酷似鹦鹉螺,面盘左右两叶,一大一小,面盘表面的边缘布满可自由摆动的纤毛
膜内面盘幼虫期 intra-membrane veliger	第 16 天	(340 \pm 9.35) \times (280 \pm 8.36)	卵囊顶部小孔破裂,幼体孵出,大小为 340 $\mu\text{m} \times 280 \mu\text{m}$,在水中自由浮游生活,开始浮游幼体发育阶段

表 2 脉红螺浮游幼体发育阶段 (25 °C)
Tab. 2 Stages of planktonic larval development of *R. venosa* (25 °C)

发育阶段 development stage	发育时间 development time	持续时间 time of duration	壳高/ μm shell height	壳高日平均增长量/ μm daily growth of shell heigh	壳高/壳宽 shell height/ shell width
1 螺层(刚孵化) one-spiral whorl stage	24~30 h	24~30 h	320~340	35.61	1.254 \pm 0.042
2 螺层初期 early two-spiral whorl stage	第 2 天	1 d	340~380	22.54	1.314 \pm 0.036
2 螺层中期 mid two-spiral whorl stage	第 3~5 天	3 d	380~480	25.48	1.184 \pm 0.049
2 螺层后期 late two-spiral whorl stage	第 6~7 天	1~2 d	480~550	44.45	1.274 \pm 0.044
3 螺层初期 early three-spiral whorl stage	第 8~15 天	8 d	550~780	19.51	1.272 \pm 0.052
3 螺层中期 mid three-spiral whorl stage	第 16~19 天	4 d	780~900	34.30	1.271 \pm 0.047
3 螺层后期 late three-spiral whorl stage	第 20~23 天	4 d	900~1 000	38.40	1.355 \pm 0.060
4 螺层初期 early four-spiral whorl stage	第 24~26 天	3 d	1 000~1 150	30.50	1.358 \pm 0.037
4 螺层中期 mid four-spiral whorl stage	第 27~29 天	3 d	1 150~1 300	39.23	1.366 \pm 0.042
4 螺层后期 late four-spiral whorl stage	第 30~33 天	4 d	1 300~1 500	38.55	1.495 \pm 0.061

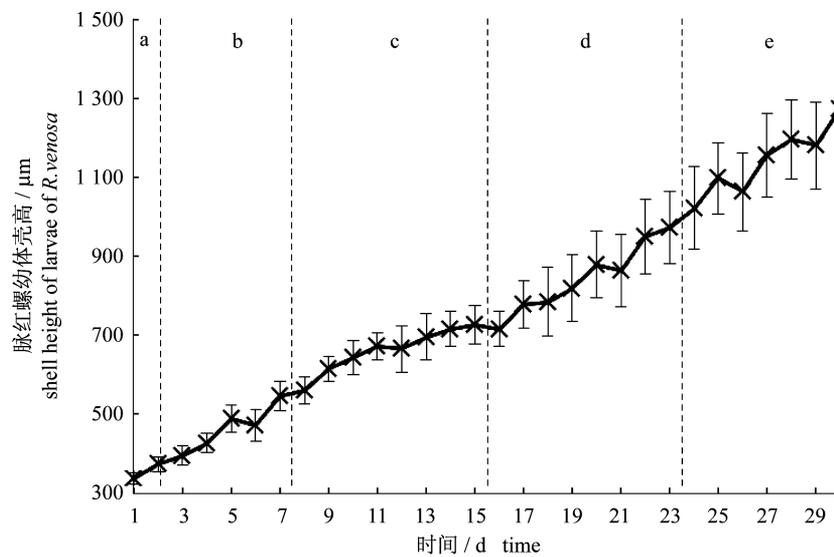


图2 脉红螺浮游幼体壳高随发育时间的变化(25 °C)

a. 1 螺层期; b. 2 螺层期; c. 3 螺层前期; d. 3 螺层中后期; e. 4 螺层期

Fig. 2 Growth of *R. venosa* during planktonic larval development

a. one-spiral whorl stage; b. two-spiral whorls stage; c. early three-spiral whorls stage; d. mid and late three-spiral whorls stage; e. four-spiral whorls stage

脉红螺浮游幼体在生长发育过程中,其壳高/壳宽的比值呈阶梯状增加的趋势,说明脉红螺的整个浮游幼体发育阶段壳高的生长速度快于壳宽的生长速度(图3)。在2螺层中期时,幼体初生壳的体螺层逐渐生长完整,幼体在2螺层初期至2螺层中期的壳高/壳宽比值降低,是由于该阶段幼体螺层的生长速度大于幼体壳顶在螺轴方向

上的外凸生长速度。幼体的壳高/壳宽的比值分别在2螺层后期、3螺层后期和4螺层后期显著增加($P < 0.05$),说明分别在2螺层、3螺层和4螺层的中期至后期,幼体壳高的生长速度大于壳宽的生长速度,而在其他时期幼体的壳高与壳宽等比例生长。

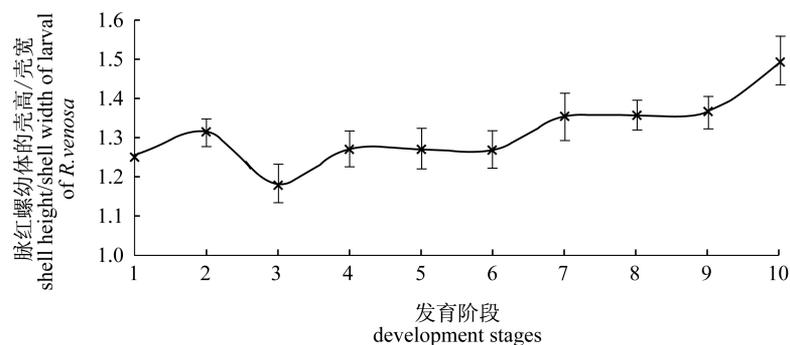


图3 脉红螺浮游幼体各发育阶段壳高与壳宽比

1. 螺层期, 2. 2 螺层初期, 3. 2 螺层中期, 4. 2 螺层后期, 5. 3 螺层初期, 6. 3 螺层中期, 7. 3 螺层后期, 8. 4 螺层初期, 9. 4 螺层中期, 10. 4 螺层后期

Fig. 3 Changes of shell height/shell width of *R. venosa* in stages of planktonic larval development

脉红螺浮游幼体各发育阶段的形态特点

(1) 1 螺层期(图版 II-1)

脉红螺的卵囊破裂,释放浮游幼体,标志着脉红螺幼体完成胚胎发育阶段,进入浮游幼体发育

阶段。

壳形:刚刚孵化出的浮游幼体具有初生壳,薄而透明,只有一个螺层,没有缝合线,壳型酷似鸚鵡螺,壳口边缘一端向外凸起形成前沟,壳顶不

明显。

面盘:面盘为左右两叶,一大一小,前沟所指一侧面盘稍小,呈透明的椭圆形,面盘表面可见分枝状纹理。面盘分内外两层,内外层边缘均生有密集的纤毛,纤毛环绕面盘形成食物沟,食物沟与面盘基部相连,并通过面盘基部的口进入幼虫的胃。纤毛可自由摆动形成水流,食物颗粒在水流的作用下进入食物沟并沿食物沟运动最终进入幼虫的口中,或不进入食物沟而从面盘周围的水体直接进入幼虫的口中。刚孵出的幼体依靠纤毛摆动可自由进行游泳运动,并依靠面盘摄食浮游单胞藻。

眼点与触手:面盘基部有一对黑色眼点,眼点下方有一对平衡囊,较大的面盘一侧基部有一根触手,触手顶端有数根很短的纤毛。

足原基:面盘下方有一“矛形”肉片为足原基,足原基外侧有薄而透明的盾,当幼体受到扰动时,足原基和面盘均可完全缩回壳内。

内部器官:1 螺层期的幼体壳薄而透明,内部器官清晰可见。食物沟在面盘基部与口相连,口下方连着食道,食道细长,其末端连着膨大的胃,胃呈囊状,胃内可观察到食物颗粒快速转动,胃的末端与细长的肠道相连,肠道在壳顶处折向壳口,肛门开口于壳口附近。在肠道附近的壳顶空腔内有无色或棕色的圆形小球,呈簇状分部,为幼体卵囊内的营养物质,1~2 天后消失,幼体的心脏位于食管附近,靠近壳口,心脏呈椭圆形囊状,可自由搏动。

(2) 2 螺层期

脉红螺浮游幼体进一步生长,出现第 2 个螺层,进入 2 螺层初期。

初期壳形:刚刚出现第 2 个螺层,可观察到一条缝合线,初生壳颜色透明。

初期面盘:面盘仍为椭圆形,一大一小,但左右两叶面盘均较 1 螺层时期有所增大。

初期内部器官:壳顶空腔内的圆形小球形成深色的组织,发育成幼体的消化腺。

中期壳形:以浮游幼体壳口向下的姿态观察,幼体的壳顶向前沟对侧的方向开始凸起,视野内第 1 螺层基部的缝合线长度达到第 1 螺层宽度的一半,壳口中央的外侧开始凸起,初生壳颜色继续加深,透明度明显下降。

中期面盘:面盘形状仍为椭圆形,面积增加。

后期壳形(图版 II-2)

以浮游幼体壳口向下的姿态观察,视野内第一螺层基部的缝合线完整,出现完整的第 2 螺层。

后期面盘:面盘仍为一大一小,面盘中央开始出现凹陷。

(3) 3 螺层初期(图版 II-3)

壳形:以浮游幼体壳口向下的姿态观察,出现第 3 个螺层,视野内第一螺层基部的缝合线刚刚可见,其长度未达到第一螺层宽度的一半,初生壳颜色进一步加深,呈棕色,已几乎不透明,前沟明显增长,壳口中央进一步凸起。

面盘:面盘中央进一步凹陷,凹陷处的宽度约为整个面盘宽度的一半,同侧面盘可分为等长的上下 2 叶。面盘呈 4 叶、蝶状,左右 2 侧的面盘仍一大一小。

触手:足原基进一步增厚,当浮游幼体壳高达到 700 μm 时,较小面盘一侧基部出现第 2 触手,第 2 触手长度明显短于第 1 触手。

(4) 3 螺层中后期

中期壳形:以浮游幼体壳口向下的姿态观察,视野内第一螺层基部的缝合线长度达到第 1 螺层宽度的一半。

中期面盘:面盘中央进一步凹陷至面盘基部,呈明显的 4 叶、蝶状,同侧面盘的上下 2 叶不等长。

中期足:当幼体壳高约 800 μm 时,足原基的内侧长出足芽,此时期的幼体死亡率较高。

后期壳形(图版 II-4)

以浮游幼体壳口向下的姿态观察,视野内第 1 螺层基部的缝合线完整,出现完整的第 3 螺层,壳口中央凸起达到最大。

后期面盘:面盘呈 4 叶状,进一步拉长,单叶面盘完全展开时的长度已接近壳高。

后期足:足原基宽度增大,足芽的长度进一步增加。

该发育阶段的浮游幼体,面盘发达,游泳能力强,但受到扰动时会将面盘缩入壳内,下沉不动,面盘缩回壳内时也可摄食,等扰动消除后再伸出面盘进行游泳运动。

(5) 4 螺层期

初期壳形(图版 II-5)

以浮游幼体壳口向下的姿态观察,出现第 4 个螺层,视野内第 1 螺层基部的缝合线刚刚可见,

其长度未达到第 1 螺层宽度的一半。

初期面盘:4 叶面盘的长度进一步增加。

初期足:足部进一步拉长、增厚,可自由伸缩,与足原基连成一体。

从该时期开始,观察到浮游幼体有时而下沉时而上浮的习性。

中期壳形:以浮游幼体壳口向下的姿态观察,视野内第 1 螺层基部的缝合线长度达到第 1 螺层宽度的一半,壳口中央凸起部变小。

中期面盘:面盘进一步拉长,单叶面盘长度与壳高相当,有的幼体在该时期面盘开始出现退化。

中期足:足部进一步伸长、加厚。

后期壳形:以浮游幼体壳口向下的姿态观察,视野内第 1 螺层基部的缝合线完整,长度与第 1 螺层宽度相当。初生壳的壳口部位开始向外侧翻转,壳口边缘处增厚,壳口平整,壳口中央的突出部消失。

后期面盘:有的幼体面盘开始出现退化,面盘退化时面积迅速减小。

后期足:足部发达,可自由伸缩,幼体可匍匐爬行。

2.3 脉红螺附着变态和稚螺发育

脉红螺浮游幼体发育到 4 螺层中期或后期,壳高 1 250 ~ 1 500 μm 时,可进行附着变态。幼体在附着变态期间出现大量下沉的现象,幼体沉入水底后,开始时仍然依靠面盘摄食,随后面盘由外向内开始退化,面盘的长度缩短、面积减小、纤毛脱落,最终消失在面盘基部,初生壳壳口边缘增厚、外翻、停止生长,此时幼体的足较发达,幼体可依靠足自行翻身运动,附着变态期间幼体死亡率较高。

脉红螺幼体在附着变态时期具有明显的形态学特征,其附着变态的标志如下(图版 II-6): I 浮游幼体壳口边缘向壳口外侧翻转; II 浮游幼体壳口边缘出现明显加厚; III 浮游幼体壳口中央突起部缩短,直至消失; IV 浮游幼体面盘开始退化; V 浮游幼体的足部发达可自由伸缩; VI 浮游幼体壳高在 1 250 ~ 1 500 μm 之间; VII 浮游幼体发育到 4 螺层中期或 4 螺层后期(具有 4.5 个螺层)。

脉红螺浮游幼体的面盘完全退化、次生壳长出,标志着脉红螺浮游幼体变态为稚螺(图版 II-7),结束了浮游生活而转入底栖生活。脉红螺稚螺的第 5 螺层开始长出次生壳,次生壳刚长出时

颜色发白,薄而透明,纹理与成螺相似,并随着稚螺的生长迅速增厚而不透明(图版 II-8)。面盘退化后,稚螺的吻和齿舌进一步发育成为主要的摄食器官,并可以摄食牡蛎稚贝。稚螺的感觉器官为足前端的 2 根触角,眼点呈黑色位于触角基部,触角可伸出壳外进行嗅探。稚螺的足进一步增厚拉长,能作大幅度的伸缩与变形。稚螺可依靠足进行翻身、匍匐爬行等运动,也可依靠足的运动倒悬在水里游泳。

3 讨论

3.1 脉红螺幼体的胚胎发育

脉红螺受精卵的极体排出后,进入卵裂时期,脉红螺的卵裂为盘状卵裂,与已报道的其他螺类及水产动物的卵裂方式区别较大。此外,在脉红螺的胚胎发育过程中,膜内担轮幼虫期并不明显,很快过渡到面盘幼虫时期,这与扁玉螺的发育过程类似^[21],不形成明显的口前纤毛环、口后纤毛环及顶板,而与鲍科的担轮幼虫具有纤毛环和顶纤毛不同,可能是由于鲍科的担轮幼虫需要发达的纤毛环和顶纤毛冲破卵膜,而脉红螺等直接孵化出面盘幼虫的前鳃类,其膜内担轮幼虫期往往不明显。

脉红螺属间接发生型,胚胎在卵囊内发育孵化出面盘幼虫、经历浮游生活、匍匐生活,最终变态为稚螺,这与前鳃亚纲、中腹足目和新腹足目的大多数种类相似,如中腹足目的斑玉螺(*Natica tigrina*^[23])和毛嵌线螺(*Cymatium pileare*)^[24]等,都是胚胎发育至面盘幼虫从卵囊中孵化的间接发生型。

脉红螺的胚胎发育速度受水温影响较大,水温 25 $^{\circ}\text{C}$ 时孵化时间为 16 d,水温 21 ~ 22 $^{\circ}\text{C}$ 时孵化需 26 d。

3.2 脉红螺浮游幼体发育阶段的划分

目前,对于前鳃类的面盘幼体发育时期的划分,国内外学者多分为前(早、初)期、中期、后(晚)期,如魏利平等^[7]将脉红螺浮游幼体分为面盘幼虫、后期面盘幼虫、变态幼虫;杨大佐等^[12]分为初期面盘幼虫、蝶形幼虫、后期面盘幼虫、前期变态幼虫、变态幼虫;国外学者多将后期面盘幼虫称为足面盘幼虫(*pediveliger*)或根据幼体的形态和大小将整个浮游幼体发育阶段分为 I 期、II 期、III 期和 IV 期^[22]。但是,上述幼体发育阶段的划分

方法存在较多问题,比如对每个发育时期的划分,有的没有明确标准;有的仅以幼体大小作为区分,误差较大;有的对形态学标志描述的不够详细,标准模糊。本研究根据脉红螺浮游幼体的面盘形态、幼体壳型和幼体器官发育程度等作为划分标准,并结合幼体螺层的发育情况,将脉红螺浮游幼体发育阶段分为5个时期,1螺层期;2螺层期(初期、中期、后期);3螺层期初期;3螺层中后期;4螺层期(初期、中期、后期),其中每个螺层的初、中、后3个时期的划分均依据该幼体的器官发生情况和形态变化情况而定,幼体每个发育时期的划分都有明确的形态学标准。其中,3螺层期初期和3螺层中后期的幼体在形态结构、器官发育和生活习性上差异较大,故分为两个时期。

3.3 脉红螺浮游幼体附着变态的标志与时机

脉红螺浮游幼体面盘的退化,幼体生活方式由浮游生活变为匍匐爬行,足成为主要运动器官,次生壳长出等生物学过程。对于脉红螺附着变态的标志与时机的描述,国内学者分歧较大。据魏利平等^[7]报道,脉红螺浮游幼体的变态时机是在其划分的“变态幼虫”发育时期,幼体壳高620~1 200 μm ,壳高620 μm 时幼体面盘开始退化进行附着变态,附着变态时幼体具有3个螺层。据杨大佐等^[12]报道,脉红螺浮游幼体的变态时机是在其划分的“前期变态幼虫”发育时期,幼体壳高850~1 250 μm ,此时幼体的足频繁伸出,幼体以足和面盘同时运动。Harding^[22]发现脉红螺浮游幼体发育到其划分的IV期时,可进行附着变态,幼体壳高1 180~1 240 μm 。而本研究发现,幼体壳高在620 μm 时处于3螺层初期,壳高850 μm 时处于3螺层中期,壳高1 200 μm 时处于4螺层初期。幼体从3螺层初期至4螺层初期需经历的形态发育过程主要包括:4叶面盘进一步拉伸加长,长度接近幼体壳高;较小面盘一侧的基部长出第2触手;足原基增厚,表面长出足芽,足芽进一步增长增厚,并与足原基连成一体。在上述发育阶段中,形态学方面:幼体的面盘处于拉伸加长的状态,没有观察到退化,而幼体的足虽然长出,但是尚不能自由伸缩,幼体也不能依靠足爬行;行为学方面:幼体出现时而上浮时而下沉的现象,对上述发育阶段的浮游幼体投放附着基进行实验,发现附着基上确有幼体停留,但取样后通过光学显微镜和解剖镜观察,附着基上的幼体均是由于壳表

面布满杂质而以壳的外表面粘黏在附着基上,幼体的面盘向上伸展进行滤食,不能通过足做翻身运动也不能用足匍匐爬行,且实验中因发现贝壳表面的杂质而在附着基上的幼体由于不能自由活动,其死亡率极高,在3~4 d后会大量死亡。因此幼体在壳高小于1 200 μm 的各个发育阶段中并不能附着变态,幼体附着变态时的壳高应大于1 200 μm ,此结论与Harding^[22]的观察结果较为一致。

本研究通过对脉红螺早期发育过程的连续观察,明确了其胚胎发育过程和浮游幼体发育过程,确定了附着变态时机和变态标志,进一步阐明了脉红螺的生物学发育过程。以本研究所述方法对脉红螺浮游幼体的发育阶段进行划分,有较好的实际意义,可为进一步研究脉红螺浮游幼体的生长规律提供参考,也可为脉红螺人工育苗生产提供理论支撑。

参考文献:

- [1] 袁成玉. 脉红螺的养殖技术初探 I——脉红螺的自然海区人工采苗技术[J]. 水产科学, 1992, 11(9): 16-18.
- [2] 李国华, 程济民, 王秋雨, 等. 脉红螺 (*Rapana venosa*) 神经系统解剖的初步研究[J]. 动物学报, 1990, 36(4): 345-351.
- [3] 侯林, 程济民, 侯圣陶, 等. 脉红螺消化系统的形态学研究[J]. 动物学报, 1991, 37(1): 7-15.
- [4] 侯圣陶, 程济民, 侯林, 等. 脉红螺 *Rapana venosa* (Valenciennes) 生殖系统的组织解剖学研究[J]. 动物学报, 1990, 36(4): 398-405.
- [5] 田力, 郎艳燕, 关宝丽, 等. 脉红螺 *Rapana venosa* 循环系统的解剖研究[J]. 解剖科学进展, 2001, 7(4): 319-322.
- [6] 刘吉明, 任福海, 杨辉. 脉红螺生态习性的初步研究[J]. 水产科学, 2003, 22(1): 17-18.
- [7] 魏利平, 邱盛尧, 王宝钢, 等. 脉红螺繁殖生物学的研究[J]. 水产学报, 1999, 23(2): 150-155.
- [8] 王军, 王志松, 董颖, 等. 盐度对脉红螺卵袋幼体的孵出及浮游幼体存活和生长的影响[J]. 水产科学, 2003, 22(5): 9-11.
- [9] 杨建敏, 郑小东, 李琪, 等. 中国沿海脉红螺 (*Rapana venosa*) 居群数量性状遗传多样性研究[J]. 海洋与湖沼, 2006, 37(5): 385-392.
- [10] 杨建敏, 李琪, 郑小东, 等. 中国沿海脉红螺 (*Rapana venosa*) 自然群体线粒体 DNA 16S rRNA 遗传特性研究[J]. 海洋与湖沼, 2008, 39(3):

- 257 - 262.
- [11] 王健,王振岐,杨哥跃,等. 莱州湾脉红螺筏式养殖的初步研究[J]. 齐鲁渔业,1997,14(5):7-9.
- [12] 杨大佐,周一兵,管兆成,等. 脉红螺工厂化人工育苗试验[J]. 水产科学,2007,26(4):237-239.
- [13] Dainese E, Svergun D, Beltramini M, *et al.* Low-resolution structure of the proteolytic fragments of the *Rapana venosa* hemocyanin in solution[J]. Archives of Biochemistry and Biophysics, 2000, 373 (1): 154 - 162.
- [14] Dolashka-Angelova P, Beck A, Dolashki A. *et al.* Carbohydrate moieties of molluscan *Rapana venosa* hemocyanin [J]. Micronolgy, 2004, 35 (1 - 2): 101 - 104.
- [15] Dolashka-Angelova P, Stevanovic S, Dolashki A, *et al.* A challenging insight on the structural unit 1 of molluscan *Rapana venosa* hemocyanin [J]. Archives of Biochemistry and Biophysics, 2007, 459 (1): 50 - 58.
- [16] Sabatucci A, Vachetteb P, Beltramini M. Comparative structural analysis of low-molecular mass fragments of *Rapana venosa* hemocyanin obtained using two 15 different procedures [J]. Journal of Structural Biology, 2005, 149 (2): 127 - 137.
- [17] Lebour M V. The larval stages of *Nassarius reticulatus* and *Nassarius incrassatus* [J]. Journal of Marine Biology Association of the United Kingdom, 1931,17(3):797-818.
- [18] 波部忠重. 日本産海産腹足類の卵及び幼生の研究[J]. 貝類學雜誌,1944,13(5-8):187-194.
- [19] 李嘉泳. 强棘红螺的生殖和胚胎发育[J]. 山东海洋学院学报,1959(1):92-130.
- [20] Chen Y, Ke C H, Zhou S Q, *et al.* Embryonic and larval development of *Babylonia formosae habei* (Altena and Gittenberger, 1981) (Gastropoda: Buccinidae) on China's coast [J]. Acta Oceanologica Sinica, 2004, 23(3): 521 - 531.
- [21] 刘庆,孙振兴. 扁玉螺早期发育的实验观察[J]. 动物学杂志,2008,43(5):99-103.
- [22] Harding J M. Growth and development of veined rapa whelk *Rapana Venosa* veligers [J]. Journal of Shellfish Research, 2006, 25(3): 941 - 946.
- [23] 钟幼平,丁元录,陈小妮. 斑玉螺 *Natica tigrina* (Roding)生物学初步研究[J]. 厦门水产学院学报,1996,18(1):42-49.
- [24] 周永灿,陈国华,潘金培. 毛嵌线螺的研究: I. 繁殖及幼虫发生特征 [J]. 海洋学报, 2000, 22 (2): 97 - 104.

Morphological studies on the early development of *Rapana venosa*

PAN Yang^{1,2}, QIU Tianlong^{1,2}, ZHANG Tao^{1*}, WANG Pingchuan³, BAN Shaojun^{1,2}

(1. Key Laboratory of Marine Ecology and Environmental Sciences, Institute of Oceanology,

Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China;

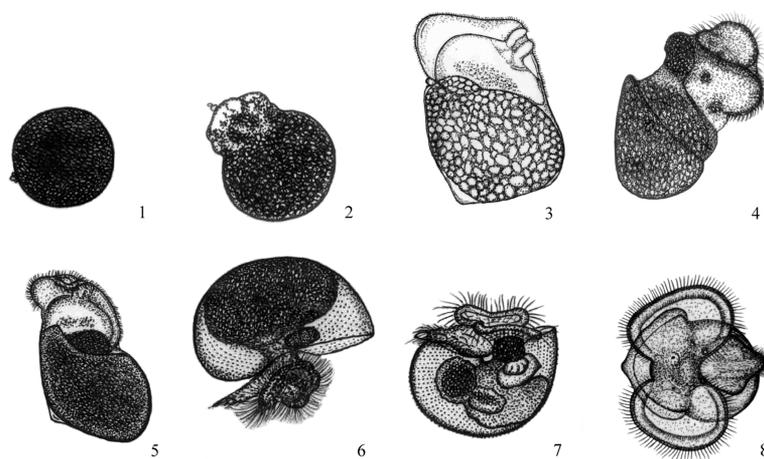
2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China;

3. Marine Science and Engineering College, Qingdao Agricultural University, Qingdao 266109, China)

Abstract: Embryos and larvae of the prosobranch gastropod mollusk *Rapana venosa* were artificially incubated and hatched from egg masses under laboratory conditions, and morphological changes during the early development were observed. Fertilized eggs developed into veligers in about 16 days at temperature 25 °C. Embryonic development included six stages: cleavage, blastula, gastrulae, trochophore in egg membrane, intra-membrane veliger, and veliger. The planktonic larval development was divided into five stages, including one-spiral whorl stage, two-spiral whorls stage (early, mid and late), early three-spiral whorls stage, mid and late three-spiral whorls stage, four-spiral whorls stage (early, mid and late). The highest growth rate of larvae was observed during the late two-spiral whorls stage with an increase of 44.45 μm in shell height per day, while the lowest was in early three-spiral whorls stage with an increase of 19.51 μm in shell height per day. The settlement and metamorphosis of veligers occurred in the mid-to-late four-spiral whorls stage with the shell height of 1 250 – 1 500 μm. Morphological changes during the settlement and metamorphosis of veligers could be summed up as: incrassation of edge of shell aperture, exstrophy of shell aperture, disappearance in the middle edge of shell aperture, degeneration of velum of veligers, and the broadened feet which could flex freely.

Key words: *Rapana venosa*; embryonic development; planktonic larvae; settlement and metamorphosis; juveniles

Corresponding author: ZHANG Tao. E-mail: tzhang@qdio.ac.cn

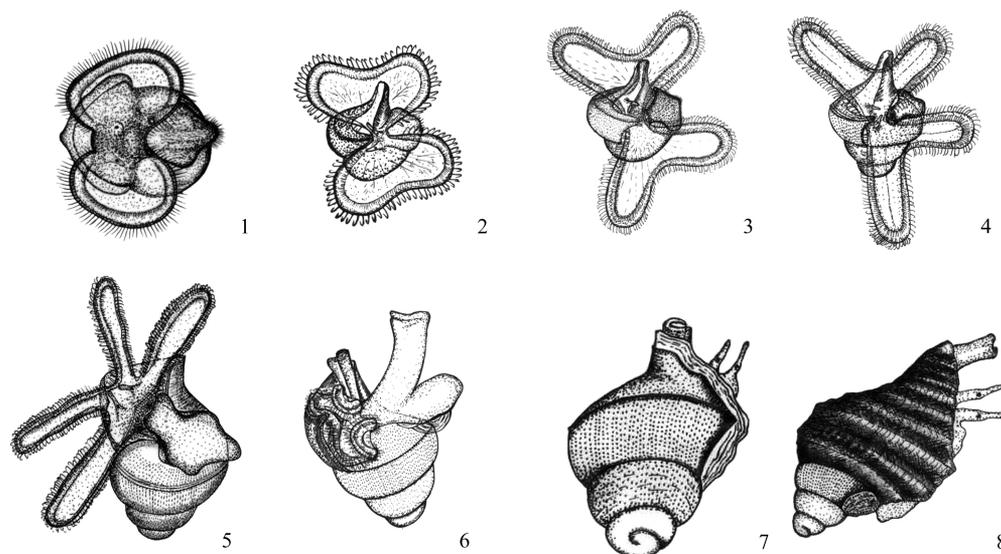


图版 I 脉红螺胚胎发育示意图

1. 卵裂(第1天); 2. 囊胚(第3天); 3. 原肠胚(第9天); 4. 膜内担轮幼虫(第10天); 5. 膜内面盘幼虫(第11天); 6. 膜内面盘幼虫(第12天); 7. 膜内面盘幼虫(第14天); 8. 面盘幼虫(第16天)

Plate I Observations on embryonic development of the *R. venosa*

1. Cleavage(1st Day); 2. Blastula(3rd Day); 3. Gastrulae(9th Day); 4. Trochophore in egg membrane(10th Day); 5. Intra-membrane veliger(11th Day); 6. Intra-membrane veliger(12th Day); 7. Intra-membrane veliger(14th Day); 8. Veliger(16th Day)



图版 II 脉红螺浮游幼体和稚螺发育示意图

1. 1 螺层期; 2. 2 螺层期; 3. 3 螺层初期; 4. 3 螺层中后期; 5. 4 螺层初期; 6. 4 螺层中后期(附着变态期); 7. 稚螺; 8. 稚螺

Plate II Observations on planktonic larval development of the *R. venosa*

1. One-spiral whorl stage; 2. Two-spiral whorls stage; 3. Early three-spiral whorls stage; 4. Mid and late three-spiral whorls stage; 5. Early four-spiral whorls stage; 6. Mid and late four-spiral whorls stage(settlement and metamorphosis phase); 7. Juvenile; 8. Juvenile