

延迟变态对海洋无脊椎动物生长发育的影响*

THE EFFECTS OF DELAYED METAMORPHOSIS ON GROWTH AND DEVELOPMENT OF INVERTEBRATES

张 涛 阙华勇

(中国科学院海洋研究所 青岛 266071)

许多海洋无脊椎动物,如贝类、棘皮动物、藤壶、多毛类和苔藓虫等在发育过程中都不同程度存在延迟变态(Delayed metamorphosis)现象。所谓延迟变态,是指当幼虫具有附着变态能力后,能够保持一定时间的附着变态能力。对于不同海洋无脊椎动物,延迟变态时间短则1 d甚至几小时,长则可达上百天。本文重点对海洋无脊椎动物延迟变态形成的原因和延迟变态对海洋无脊椎动物生长发育的影响进行了综述,并对如何防止延迟变态的发生提出了自己的意见和建议。

1 延迟变态形成的原因

1.1 空间原因

延迟变态在一定程度上是海洋无脊椎动物对环境的一种适应行为。由于海洋无脊椎动物生殖1次产生的后代较多,容易造成个体间的种内竞争。延迟变态可以使海洋无脊椎动物有足够的时间借助水流的作用进行扩散,从而可以充分利用有限的空间和食物,极大地减少了种内竞争对种群所造成的不利影响,同时避免了由于近亲繁殖所造成的种质退化。延迟变态还有可能减少种间竞争的压力。海洋无脊椎动物幼虫在附着变态过程中对环境有一定的选择性。一些海洋无脊椎动物(如海鞘)幼虫在附着变态过程中能够避开环境中优势种生物生存的地方,从而避免与优势种生物进行种间竞争所造成的损害。一些海洋无脊椎动物(如贝类、海星和海胆等)成体所摄食的海藻分泌物能够诱导幼虫附着变态,这对于提高成体的成活率有重要作用^[1]。延迟变态可以使这些生物有足够的时间对成体生存环境进行选择。

1.2 海水中缺乏诱导变态的因子

海洋无脊椎动物幼虫的附着变态是一个十分复杂的过程。一般说来,幼虫的附着在前,变态在后。附着过程是一个可逆的选择合适附着基的行为过程;变

态过程是一个不可逆的形态变化过程。附着变态的发生需要一定因素的诱导。诱导海洋无脊椎动物幼虫附着变态的因素很多,主要分为生物因素、物理因素和化学因素3大类。生物因素主要包括幼虫行为和生理状况等;物理因素主要包括温度、盐度、溶解氧、流速、光照和附着基表面粗糙程度、颜色等;化学因素又分为自然诱导物和人工诱导物,自然诱导物主要有同种个体分泌物、微生物膜和饵料分泌物,人工诱导物主要有神经递质前体(如胆碱)、神经递质(如GABA和儿茶酚胺)、金属阳离子(如 K^+ 和 Ca^{2+})、不饱和脂肪酸(如棕榈油酸和花生四烯酸等)和影响细胞内cAMP的物质(如dbcAMP和IBMX等^[1])。当海水中缺乏诱导幼虫变态的因子时,就可能引起延迟变态。

1.3 海水中存在诱导变态物质的拮抗剂

有一些物质能够阻止幼虫对诱导物的反应。当海水中存在海鞘 *Diplosoma macdonaldi* 的萃取液时,苔藓虫 *Bugula paci fca* 幼虫就发生延迟变态,这可能是海鞘萃取液阻止了苔藓虫幼虫对于其他诱导物的反应。因为海鞘对于苔藓虫是优势种,延迟变态可以使苔藓虫避免与海鞘进行种间竞争。这也是苔藓虫对环境的一种适应行为。

1.4 幼虫的健康状况

许多研究结果证明神经系统参与了幼虫的变态过程。Coon和Bonar在1986年发现长牡蛎(*Cmsostrea gigas*)幼虫体内含有去甲肾上腺素和多巴胺,并且随着幼虫的发育去甲肾上腺素含量不断增加,在变态前达到最高。这表明内分泌系统在幼虫的变态过程中发挥着很重要的作用。在多毛类 *Phragmatopoma californica* 幼虫变态的脂肪酸调控模型中,不饱和脂肪酸的

* 国家自然科学基金资助项目 39970588 号的部分成果。

收稿日期:2000-06-06;修回日期:2000-12-06

代谢物可能能够诱导其幼虫变态。如果幼虫发育不良,内分泌系统发生紊乱或者体内缺乏不饱和脂肪酸,幼虫就可能发生延迟变态。但这只是作者的推测,并没有研究证据。

2 延迟变态对海洋无脊椎动物生长发育的影响

延迟变态使海洋无脊椎动物幼虫分批变态,有利于种群的扩散,能够满足变态后成体对空间和食物的需求;延迟变态有利于优胜劣汰,保持种群的兴旺。但延迟变态可能给一些海洋无脊椎动物的生长发育带来危害。

2.1 影响幼虫变态

延迟变态能够使幼虫对一些诱导物不敏感,从而丧失变态能力。多毛类 *Hydroides elegans* 幼虫延迟变态 3 d 后,便对 0.2 mg/ml 的成体匀浆物不敏感,延迟变态 10 d 后,便对 10^{-4} mol/L 的 IBMX 不敏感^[5]。Wendt 在 1996 年利用荧光照射人工控制苔藓虫 *Bugula neritina* 幼虫的浮游时间,发现随着浮游时间的延长(超过 12 h),幼虫变态率急剧下降。

从现有研究结果看,延迟变态对贝类幼虫变态率的影响随种类不同而存在差异。延迟变态对 *Crepidula fornicata* 幼虫变态率并没有影响,但 *Phestilla sibogae* 在饥饿状态下,延迟变态对幼虫变态率影响较大,在摄食状态下,延迟变态对幼虫变态率影响较小。对一些重要经济贝类,如扇贝、牡蛎和鲍,目前国内外并没有研究过。

2.2 影响变态后成体的生长

延迟变态对一些海洋无脊椎动物成体的生长可能产生不利影响。多毛类 *Hydroides elegans* 延迟变态 3、6 和 9 d 后成体的生长率明显低于正常成体^[5]。苔藓虫 (*Bugula neritina*) 延迟变态超过 8 h,其生长率明显降低。

2.3 造成幼虫的大量死亡

贝类幼虫在变态过程中要失去一些器官,如面盘,同时又长出一些成体器官,如次生壳、鳃棒和足,在这个变化过程中要消耗大量的能量。贝类幼虫体内的能量物质主要是脂类和蛋白质,其次为碳水化合物。食用牡蛎 (*Ostrea edulis*) 幼虫在变态过程中消耗的能量占其变态前体内能量的 51.5%,其中大部分来自脂类^[4]。Uriarte 和 Castilla 在 1998 年发现智利扇贝 *Argopecten purpuratus* 幼虫在变态过程中脂类含量由 20% 下降为 7.4%,变态后脂类含量又逐渐增加到 22%^[6]。扇贝 *Cmissadom gigantea* 幼虫在变态过程中要消耗全身能量的 26.6%,其中这些能量有 59.9%

来源于脂类。如果幼虫延迟变态时间过长,消耗能量过多,就没有足够的能量完成变态,幼虫在变态过程中就可能死亡,或者即使变态,稚贝质量也不高,导致生长缓慢或死亡。

延迟变态还可能增加贝类幼虫对环境因子(如温度、盐度和光照)变动的敏感性,使幼虫对环境因子的变化过于敏感而导致死亡。

3 延迟变态解决的办法

海洋无脊椎动物幼虫的延迟变态具有重要的生态学意义,但在一些重要经济贝类(如扇贝、牡蛎和鲍)的苗种生产中,延迟变态可能引起幼虫的大量死亡,造成严重的经济损失。因此,怎样避免贝类幼虫发生延迟变态成为一个亟待解决的问题。以下两条措施在一定程度上可以避免贝类幼虫发生延迟变态或减少由于延迟变态所造成的损失。

3.1 创造有利于贝类幼虫生长发育和附着变态的良好条件

贝类幼虫的生长发育除受温度、盐度、光照和水质的影响外,还与亲贝好坏和饵料等因素密切相关。它们直接影响着幼虫体内能量储备的多少。贝类幼虫变态过程中要消耗大量的能量,如果没有足够的能量储备就完不成变态过程。贝类幼虫体内的能量主要来源于卵子和饵料。

贝类在前期发育阶段,能量需求来源于卵子本身。贝类幼虫生长发育的好坏在很大程度上受亲贝在育肥过程中能量储备多少的影响。亲贝的营养状况影响着产卵量、卵子大小、质量和幼虫的生长存活。卵子的大小和质量对贝类幼虫的发育有重要影响。由较大卵子发育而成的硬壳蛤 (*Merxenaia merxenaia*) 和海湾扇贝 (*Argopecten irradians*) 幼虫存活率较高。贝类幼虫在早期发育阶段能量的来源主要是卵子中脂类和蛋白质,其次为碳水化合物。*Cmissadom gigantea* 在胚胎发育过程中消耗的能量来源于卵子中脂类、蛋白质和碳水化合物的百分比分别为 46.7%、43.5% 和 9.8%, 虾夷扇贝 (*Patinopecten yessoensis*) 分别为 47.6%、44.9% 和 7.5%, 美洲牡蛎 (*Cmissostrea virginica*) 在胚胎发育过程中消耗的能量 55%~96% 来源于脂类,硬壳蛤 (*M. merxenaia*) 为 50%~67%。在亲贝促熟过程中,投喂的饵料质量要好,数量要合适,使亲贝具有良好的体质,为以后幼虫的生长发育和附着变态奠定良好的基础。当贝类幼虫到达面盘幼虫时开始摄食,此时幼虫的能量需求主要来源于饵料。不同单胞藻饵料中脂类、蛋白质和碳水化合物组成和含量是不同的,同时,由于受单胞藻大小和细胞壁厚薄的影

响,贝类幼虫对它们的摄食和消化能力也是不同的,因此投喂不同单胞藻饵料对贝类幼虫生长发育的影响也不同。目前比较好的单胞藻饵料有球等鞭金藻、三角褐指藻、小新月菱形藻等。贝类幼虫在变态过程中要消耗大量的能量,因此,当幼虫发生延迟变态时,饵料一定要及时投喂,同时尽量减少环境因子(如温度、盐度和光照)的变化。另外,处理好附着基,使贝类幼虫有良好的附着变态环境。

3.2 人工诱导

贝类幼虫具有变态能力(一般以幼虫具有眼点为标志)后,一般要持续一段时间才变态,如海湾扇贝在23℃条件下,从投附着基(眼点幼虫达到30%~50%)开始,需要大约7d左右大部分幼虫才能完成变态过程。如果发生延迟变态,要使贝类幼虫快速变态,化学诱导可能是一种有效的方法,一些人工诱导物如GABA、肾上腺素和去甲肾上腺素已经在经济贝类苗种生产中得到应用^[2]。

GABA因对鲍幼虫附着变态有十分明显的诱导作用而在鲍的育苗过程中得到广泛应用。鲍幼虫具有附着变态能力的发育时间因不同种类和培育温度而有所不同,一般在受精后4~10d。在15±0.5℃培育温度条件下,红鲍幼虫在受精后7~10d具有完全附着变态能力,此时用GABA处理较好。受精后7d的红鲍幼虫加入GABA后24h内就有100%的幼虫附着,受精后10d的幼虫加入GABA后2~4h内100%的幼虫产生附着行为并发生变态。GABA处理浓度也是关键。对于大部分鲍幼虫,GABA的最佳处理浓度为10⁻⁶mol/L,高于10⁻⁶mol/L,鲍幼虫虽然能够附着,但变态受到抑制,死亡率升高。用10⁻⁶mol/L GABA处理过的鲍幼虫不但附着变态率高,而且健康、死亡率低、生长快。

肾上腺素和去甲肾上腺素只诱导牡蛎幼虫变态,而不诱导附着,因此可用来生产单体牡蛎。肾上腺素对长牡蛎和美洲牡蛎幼虫的诱导效果要好于去甲肾上腺素。肾上腺素和去甲肾上腺素的最佳处理浓度为10⁻⁴mol/L,处理时间短可在1h之内,长可达24~48h。用10⁻⁴mol/L的肾上腺素处理长牡蛎幼虫24h,90%以上的幼虫发生变态,变态幼虫中90%以上成为单体牡蛎,化学诱导的单体牡蛎和用人工方法剥离的

牡蛎在生长发育方面并没有明显差异,但如果浓度超过10⁻⁴mol/L且处理时间达数日或更长,则获得的单体牡蛎生长会被抑制,但死亡率并没有增加。

4 今后研究重点

在贝类的苗种生产过程中,附着变态这一发育阶段是比较容易产生问题的阶段。贝类幼虫经常不明原因的发生延迟变态或变态后稚贝死亡现象。到目前为止,还没有一种措施比较成功地解决了贝类幼虫的延迟变态问题。本作者认为,以下两方面内容是贝类幼虫延迟变态研究的重点:

4.1 贝类幼虫延迟变态产生机理研究,主要有内因和外因两方面。内因主要包括贝类幼虫本身生长发育的好坏以及内分泌等方面对延迟变态的影响;外因主要指环境因子,如温度、盐度、光照、水质以及附着基等方面对延迟变态的影响。

4.2 正确评估延迟变态对稚贝及成体生长发育的影响。现有研究表明,延迟变态对于不同贝类的影响是不同的,有的影响大,有的影响小或基本没有影响。对于同一种贝类,延迟变态时间长短可能产生不同的影响效果。对于一种贝类,延迟变态多长时间才对稚贝及成体的生长发育产生危害作用,其临界值需要研究清楚。

总之,只有从延迟变态产生的机理入手,才有可能比较成功地找到解决贝类幼虫延迟变态问题的方法。国外早在六七十年代就已对贝类幼虫的延迟变态进行过研究,但国内一直没有系统研究过。在今后的工作中应该加强这方面的研究。

参考文献

- 1 张涛. 海洋科学, 2000, 24: 25~29
- 2 张涛. 海洋科学, 2000, 24: 38~41
- 3 Hunt H. L. and R. E. Scheibling. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1997, 155: 269~301
- 4 Labarta U., M. J. Fernandez Reiniz and A. Perez-Camacho. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 1999, 238: 225~242
- 5 Qian P. Y. and J. A. Pechenik. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 1998, 227: 169~185
- 6 Uriarte A. F. and J. C. Castilla. *Aquaculture*, 1998, 166: 37~47

(本文编辑:李本川)