

卤虫的生殖途径和影响因素

Reproduction path and effect factors of Brine Shrimp

鲍 鹰, 逢少军

(中国科学院 海洋研究所, 山东 青岛 266071)

中图分类号: S963.21

文献标识码: A

文章编号: 1000-3096(2007)02-0081-03

有关卤虫的第一篇报道发表于 1755 年, 标本采自英国的 Lymington。1758 年经林奈定名为 *Artemia salina*。卤虫 (Brine Shrimp) 隶属节肢动物门 (Arthropoda)、甲壳纲 (Crustacea)、鳃足亚纲 (Branchiopoda)、卤虫科 (Artemiidae)。卤虫分布广泛, 世界各地的许多自然盐湖和人工盐池中均有分布。

近几十年来, 关于卤虫的研究已经吸引了世界各地许多科学家和水产养殖技术人员的目光, 成为一项研究热门。至今, 已有超过 5 000 篇有关卤虫的研究论文在全世界各地的各种刊物上发表。在比利时, 还有专门的国际卤虫研究中心。卤虫之所以引起人们的关注, 一方面是因为: (1) 卤虫的个体小, 成体长才十几 mm, 容易在实验室的小水体中培养。(2) 卤虫的生长快, 生命周期短、繁殖速度快, 在摄氏 20 多度的水温下, 从胚胎孵化、生长发育到性成熟, 只需十几天的时间。(3) 卤虫的饲喂也方便, 它对饲料没有选择性, 只要是比它的口径小的颗粒, 它都会吞下。在实验室, 可以用单细胞的浮游藻、酵母培养液或打碎麸皮、米糠等东西喂它。因而卤虫成为一种模型生物被广泛用于生物化学、生理学、遗传学和生态学的研究。另一方面, 自从 1933 年 Seale 将卤虫无节幼体用于鱼苗的开口饵料以来, 卤虫休眠卵已经被广泛用于各种鱼、虾、蟹的人工育苗中, 卤虫成体则被用于成鱼成虾的养殖。卤虫已成为海水养殖中必不可少的天然饵料, 至今仍无法用人工饲料完全替代它。随着全球范围内水产养殖业的迅猛发展, 卤虫作为一种经济资源也越来越受到人们的重视。

各地卤虫在形态结构上大体一致, 而同地区的卤虫又因年龄、性别、环境等条件的不同而有所不同, 因此有很长一段时间中人们认为卤虫只有一个种, 后来随着研究的深入, 发现不同地方卤虫之间存在着生殖隔离的现象。1979 年, 在美国得克萨斯大学举行的第一届国际卤虫会议上, 与会者取得一致意

见: 根据分类学名称的国际会议规定, 对存在生殖隔离的种类分别给予不同种的名称。当时已被定名的 6 个种是: 1. *Artemia franciscana* Kellogg, 2. *Artemia tunisiana* Bowen, 3. *Artemia urmiana* Gunther, 4. *Artemia persimilis* Prosdociami and Piccinelli, 5. *Artemia minica* Verrill, 6. *Artemia odessensis*。对于孤雌生殖的卤虫, 由于无法确认是否存在生殖隔离, 被笼统地分为 1 个种: *Artemia parthenogenetica*, 习惯上在学名后加上地名, 以示区别不同地方的种群。实际上卤虫远远不止 7 个种, 许多偏僻地区人迹罕至, 分布有许多盐湖, 在那里生活的卤虫不断被发现, 其中不断有新种被确认。研究表明^[1]用数值分析的方法可以将不同地方的有性生殖卤虫分成明显不同的族, 同族的卤虫在基因型上也相似。数值分析方法也可以将不同地方的孤雌生殖卤虫分成明显不同的族^[2]。可以推断, 用数值分析的方法分出的不同的孤雌生殖卤虫族, 就有可能不是同一个种。

卤虫的生殖方式一直是一个有趣而存在争议的问题。它涉及三个层面的问题: 是有性生殖还是孤雌生殖; 是产休眠卵还是产夏卵; 是卵生还是卵胎生。

先前人们普遍认为卤虫在环境条件优越时行孤雌生殖, 无需受精, 此时产出的卵称为孤雌生殖卵或无性生殖卵, 由于这种卵常常在夏季大量出现, 所以又称夏卵。这种卵的数量较大, 直径一般较小, 卵壁薄。夏卵或在卵囊中孵化成无节幼虫后排出体外, 称为卵胎生; 或直接排出体外在水中孵化成无节幼虫, 称为卵生。夏卵是卤虫大量繁殖的主要方式, 无节幼

收稿日期: 2005-08-20; 修回日期: 2006-03-20

作者简介: 鲍鹰 (1962-), 男, 苏州人, 学士, 助理研究员, 研究方向: 海洋动植物繁殖生物学, 电话: 13905321730, E-mail: ybao4180@hotmail.com

虫在十几天的短时间内就生长发育至成虫,又行孤雌生殖,种群的数量就会在适宜的环境中迅速增长。当环境条件恶劣时,卤虫改变生殖方式,会产生两种不同的卵,一种发育成有性生殖雄体,另一种发育成有性生殖雌体。这两种不同性别的个体具有不同的形态。雄体具有抱握肢,用来抱住雌体的腹部进行交配。雌雄交配行有性生殖,产生的卵称为有性生殖卵,也称需精卵。这种卵直径较大,有厚壁,产出时处于滞育状态,因此也称为休眠卵。休眠卵具有耐干燥、耐低温的功能,可以渡过严酷恶劣的环境。休眠卵则要经过数月的冷冻或干燥等去滞育条件才能在合适的温度、盐度、光照下孵化。

这种环境合适时行孤雌生殖,环境恶劣时行有性生殖的方式也存在于轮虫、枝角类等小型水生动物中,是对环境的一种适应。

但是随着研究的深入,人们发现在卤虫的群体中孤雌生殖和有性生殖是不会转化的。蔡亚能在1986年的一项研究中观察到无论是孤雌生殖的卤虫还是两性生殖的卤虫,它们有一个共同的特点,就是都能产生夏卵和冬卵。行两性生殖的卤虫,夏卵和冬卵都必须经过受精。行孤雌生殖的卤虫,夏卵和冬卵都无需受精。因此,他认为孤雌生殖产夏卵,有性生殖产冬卵的论点是错误的。Barigozzi 1974年也说过,两性生殖卤虫产生出孤雌生殖卤虫尚无先例。

由此看来,有性生殖卤虫和孤雌生殖卤虫是完全不同的进化分支,以各自不同的生殖和遗传方式适应着自然生活环境。在新大陆的南美洲、北美洲、澳洲和大洋州,只发现有性生殖卤虫;而在旧大陆,孤雌生殖卤虫和有性生殖卤虫都存在。

产夏卵或冬卵显然是对环境的一种对策,环境适宜时产夏卵、环境恶化时产冬卵的规律是非常明显的。那么,到底是哪些因子的变化改变了卤虫胚胎的发育途径呢?

温度和盐度是影响海洋生物和生活在盐湖、盐池中的生物生长发育的重要环境因子,因此许多研究者将目光对准了这一问题。研究发现温度和盐度对卤虫的生殖有明显的影响,虽然不同种的卤虫对温度和盐度的适应各不相同,但还是可以找出一些规律。

在 Browne^[3]所做的不同温盐度组合对卤虫存活和生殖影响的实验中,仅在温度为 24、盐度为 120 的条件下, *Artemia franciscana*、*A. salina*、*A. sinica*、*A. persimilis* 和 *A. parthenogenetica* 都能完成生活史,在其他温度和盐度的组合中则有些品系的卤虫不能完成生活史。这 4 种卤虫都在 24 的温度条件

有最大生殖量,然而它们对盐度的适应却是不一样的, *A. franciscana*、*A. sinica*、*A. parthenogenetica* 在 120 的盐度下有最大生殖量,而 *A. salina*、*A. persimilis* 则在 180 的盐度下有最大生殖量。盐度变化对诱导产生休眠卵的影响在不同的卤虫中也不一样。*A. salina* 在所有的温盐条件下都是只产休眠卵, *A. parthenogenetica*、*A. sinica* 要在 180 的高盐度下才主要产休眠卵,而 *A. franciscana* 仅仅在温度 24、盐度 120 时产卵,而且主要是夏卵。

Abatzopoulos 等^[4]的研究以一种四倍体的孤雌生殖卤虫为材料,发现其最大生殖量的温度条件也在 24 左右,但盐度却在 80。

而在 Baxevanis 等^[5,6]的研究中,盐度对二种海边的孤雌生殖卤虫 (*A. parthenogenetic* Borg EF Arab 和 *A. parthenogenetic* EF Max) 的成熟和产卵影响不大,而对一种内陆的孤雌生殖卤虫 (*A. parthenogenetic* Qarun Lake) 的生殖有影响。在相同的盐度条件下,有性生殖卤虫的生殖量和种群增长量要比无性生殖卤虫的低。有性生殖的卤虫在盐度为 35 的水中生殖量最高,而在盐度为 80 的水中存活率最高。孤雌生殖种群在盐度为 35~200 的水中的存活率几乎一致。看来孤雌生殖的卤虫似乎比有性生殖卤虫有更强的适盐能力。但是 Triantaphyllidis 等^[7]研究了盐度对美国旧金山湾的有性生殖卤虫和中国天津塘沽的孤雌生殖卤虫的存活率、生长率、发育成熟、形态特征、怀卵量、生命周期的影响,得出的结论却是相反的。他们的研究结果表明二者对环境中盐度的变化的反应有明显的不同,有性生殖卤虫对高盐度环境有更强的适应力。

很难用某一种或几种卤虫对盐度的适应来涵盖所有的卤虫。在卤虫休眠卵作为商品进入大规模商业流通之前,几百万年来各地的卤虫孤独地生活在彼此隔离的盐湖中,适应着各自独特的生活环境,造成了对水质因子适应的多样性。

尽管有不少人研究了环境条件对卤虫生殖的影响,但是关于产夏卵还是产休眠卵的问题,研究得还不透彻。Sorgeloos 等在 1980 年指出可用控制溶解氧含量和螯合铁的浓度来改变夏卵和休眠卵的比例,他们认为低溶解氧引起血红蛋白数量的增加,而血红蛋白又是卤虫休眠卵壳的物质基础,这样就可以提高休眠卵的比例。黄旭雄等^[8]在最近的研究中指出,光周期明显影响一种产于中国河北的有性生殖卤虫的胚胎发育途径,在长光周期条件下卤虫以非滞育途径繁殖子代的比率较大,短光周期条件下以滞育途径繁殖子代的比率较大。

关于卤虫产休眠卵和休眠卵去滞育的生物学机制,人们所知甚少,是一个非常值得深入研究的领域。

关于卤虫的生殖另外一个有趣的现象是卵生和卵胎生。

无论有性生殖的卤虫还是孤雌生殖的卤虫在产生夏卵时都有二种可能的方式:卵生和卵胎生。决定是卵生或卵胎生的机制目前尚不清楚。早在 20 世纪 60 年代就有报道认为在水中或在食物中的一些特殊物质如铁和叶绿素对诱发卵生有一定的作用^[9]。Browne^[10]在 1980 年发表的文章认为与环境遗传因子有关。同年, Versichele 和 Sorgeloos 等^[11]的研究表明食物的数量和质量都有可能诱发不同的繁殖方式。实际上夏卵的卵生应该是一种流产现象。之所以这样推论,首先是没有完全的卵生现象,卵生和卵胎生总是混合进行的,而且必定是卵囊中先排出无节幼体,其后才有夏卵排出;其次是卵生时卵的孵化率相对于卵胎生的要低,说明卵的质量低。

中国自 20 世纪 80 年代至今,海水养殖业从零散到成片,再到养殖产量全球第一,在为人们的餐桌提供越来越多的美味海鲜的同时,自身也发展成沿海地区的重要产业。对卤虫和卤虫卵的需求也越来越大。由于卤虫生长在自然盐湖或盐池中,产卵量受气候的影响很大,它在不同年份的总产量、质量和价格就会大幅度浮动。在卤虫卵市场价格暴涨暴跌的刺激下,许多人开始尝试养殖卤虫,希望通过养殖卤虫得到更多的卤虫卵。仅仅在山东东营地区,前几年就有数十万亩的海边滩涂被开发成卤虫养殖池,但是非常不成功,几乎没有人在养殖卤虫的项目上赢利过。究其原因,主要是我国关于卤虫的相关研究非常零星,几乎没有关于卤虫养殖的系统研究,更没有用养殖手段取得大量卤虫卵的研究。进行卤虫生产性养殖的基本问题是控制卤虫的生殖方式,如果控制不了卤虫的生殖方式,在研究或养殖中就无法实现预期的目的。因此,对卤虫的养殖进行系统的研究,包括养殖途径、养殖环境、养殖方法,是非常有必要,有意义,也是非常迫切的。

参考文献:

- [1] Triantaphyllidis G V, Criel G R J, Abatzopoulos T J, et al. International study on *Artemia*. LIII. Morphological study of *Artemia* with emphasis to Old World strains. I. Bisexual populations [J]. **Hydrobiologia**, 1997, 375: 139-153.
- [2] Triantaphyllidis G V, Criel G R J, Abatzopoulos T J, et al. International study on *Artemia*. LIV. Morphological study of *Artemia* with emphasis to Old World strains. II. Parthenogenetic populations [J]. **Hydrobiologia**, 1997, 375: 155-163.
- [3] Browne R A, Wanigasekera G. Combined effects of salinity and temperature on survival and reproduction of five species of *Artemia* [J]. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 2000, 244(1): 29-44.
- [4] Abatzopoulos T J, El-Bermawi N, Basdekis C, et al. Effects of salinity and temperature on reproductive and life span characteristics of clonal *Artemia*. (International study on *Artemia*. LXVII) [J]. **Hydrobiologia**, 2003, 492(1-3): 191-199.
- [5] Baxevanis A D, El-Bermawi N, Abatzopoulos T J, et al. Salinity effects on maturation, reproductive and life span characteristics of four Egyptian *Artemia* populations (International study on *Artemia*. LXVIII) [J]. **Hydrobiologia**, 2004, 513(1-3): 87-100.
- [6] El-Bermawi N, Baxevanis A D, Abatzopoulos T J, et al. Salinity effects on survival, growth and morphometry of four Egyptian *Artemia* populations (International study on *Artemia*. LXVII) [J]. **Hydrobiologia**, 2004, 523(1-3): 175-188.
- [7] Triantaphyllidis G V, Pouloupoulou K, Abatzopoulos T J, et al. International study on *Artemia* 49. salinity effects on survival, maturity, growth, biometrics, reproductive and life-span characteristics of a bisexual and a parthenogenetic population of *Artemia* [J]. **Hydrobiologia**, 1995, 302(3): 215-227.
- [8] 黄旭雄,陈马康,刘波.光周期对卤虫繁殖的影响[J].水生生物学报, 2001, 25(3): 297-300.
- [9] Gilchrist B M. Growth and form of the brine shrimp *Artemia salina* [J]. **Proc Zool Soc Lond**, 1960, 134(2): 221-235.
- [10] Browne R A. Reproductive pattern and mode in the brine shrimp [J]. **Ecology**, 1980, 61(3): 466-470.
- [11] Versichele D, Sorgeloos P. Controlled production of *Artemia* cysts in batch culture [A]. Persoone G, Sorgeloos P, Roels O, et al. The brine shrimp *Artemia*(3) [C]. Wetteren, Belgium: Universa Press, 1980. 231-246.

(本文编辑:张培新)