

光对海蜇横裂生殖的影响

陈介康 丁耕芜 刘春洋
(辽宁海洋水产研究所)

在海蜇 (*Rhopilema esculenta* Kishinouye) 生活史的多次变态过程中,横裂生殖 (Strobilation) 是一个重要环节^[1]。人们食用的是海蜇水母型成体,其性成熟水母有性生殖所产生的无性世代水螅型,必须通过横裂生殖才能再产生有性世代水母型。因此,阐明海蜇横裂生殖的规律及其与环境条件的关系,对发育生物学研究,以及人工培育大量海蜇幼水母用于水产增殖实践都具有重要作用。

作者曾报告在自然温度、光周期条件下海蜇横裂生殖发生的季节规律^[3],以及控制温度对海蜇横裂生殖的诱导和抑制作用^[2]。迄今尚未见有涉及光因子与海蜇横裂生殖关系的报告。至于光对其它钵水母 (Scyphozoa) 横裂生殖的影响,所见报告也不多,Spangenberg^[12] 和 Russell^[11] 曾有述评。Verwey (1942) 在研究了自然界水母的出现与光周期的关系后曾指出,对横裂生殖起支配作用的因素是温度而不是光线。Kakinuma^[8] 报告,日本产海月水母 (*Aurelia aurita*) 的螅状幼体在水温 15°C 时暴露于光照下易于发生横裂生殖。Custance^[6] 报告,北欧产海月水母 (*Aurelia aurita*) 的螅状幼体在温度由 11°C 逐渐下降至 5°C 过程中,黑暗可诱发横裂生殖,光是横裂生殖的抑制因素。Loeb^[9] 对切萨皮克湾 (Chesapeake Bay) 金黄水母 (*Chrysaora quinquecirrha*) 的螅状幼体进行实验研究后指出,光刺激是诱发横裂生殖的重要因素。

本文用实验方法考察了室内自然光、半透明自然光和黑暗对海蜇横裂生殖的影响。实验表明光因子是海蜇螅状幼体发生横裂生殖的重要条件,完全无光(黑暗)将使横裂生殖延迟或受到抑制。但在诱导横裂生殖之前的低温培养期间,螅状幼体种群的成活率则随光度增强而下降;在黑暗条件下,成活率较高。

材料与方 法

1982年9月,以采自辽东湾的性成熟海蜇作亲体,通过人工方法^[1]获得受精卵和浮浪幼虫。以同一批浮浪幼虫变态而成的螅状幼体为实验材料:均具16条触手,体长(足盘至口盘长度,不含口柄,下同)0.8—1.5mm,附着在白色塑料薄板上。

取一片塑料附着板切割为若干小块,每小块上保留螅状幼体50个,分别置于9个80×15mm的玻皿中,覆盖以90×20mm的玻皿。每3个玻皿为一组,分为相对的强光(A组:玻皿透明)和弱光(B组:玻皿外罩半透明纸)以及黑暗(C组:玻皿外罩黑纸)共三组,在室内自然光下培养。实验期间各组的相对光度以晴天14时测定值计,大致是:A组1800—2400勒,B组1000—1500勒,C组光度为零。

依照已报告的控制温度诱导海蜇螅状幼体横裂生殖的方法^[2], 对实验动物首先进行低温处理, 然后升温诱导横裂生殖。即培养水温由 20℃ 逐渐下降到 12—7℃, 经两个月后, 将 A, B 和 C 各组的每三分之一标本分别置于相对的强光 (A₁, B₁, C₁)、弱光 (A₂, B₂, C₂) 和黑暗 (A₃, B₃, C₃) 条件下, 在早产婴儿培养箱中升温至 22° ± 1℃ 诱导横裂生殖, 分段考察低温和升温期间光对横裂生殖的影响。升温诱导期为 30 天。实验分组及标本数见表 1。

表 1 实验分组

实验组		低温 (12—7℃) 2 个月		升温 (22℃) 1 个月	
		标本数(个)	光条件*	标本数(个)	光条件*
A	A ₁	50	++	40	++
	A ₂	50	++	45	+
	A ₃	50	++	40	-
B	B ₁	50	+	40	++
	B ₂	50	+	45	+
	B ₃	50	+	45	-
C	C ₁	50	-	49	++
	C ₂	50	-	50	+
	C ₃	50	-	50	-

* ++ 强光, + 弱光, - 黑暗

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 31—32‰, pH 8—8.3。以卤虫 (*Artemia*) 无节幼体为饵料, 每周投喂两次, 喂后换水。

在双筒显微解剖镜下观察。依螅状幼体在塑料板上的附着位置按个体编号, 分组建立卡片, 连续观察记录。低温处理阶段每周观察 1—2 次, 升温诱导期间每日 (偶有 2 日) 观察 1 次。为尽量减少观察时灯光对实验结果的干扰, 每次观察时间一般不超过 5 分钟。

实 验 结 果

低温培养两个月期间, 全部实验动物均未发生横裂生殖。升温诱导 30 天期间, 各实验组都出现了横裂生殖, 但其发生率因光照条件不同而有所差异 (图 1)。

低温和升温两个阶段始终培养在相对强光、弱光和黑暗条件下的螅状幼体, 升温诱导后横裂生殖发生率以强光组 (A₁) 最高, 弱光组 (B₂) 次之, 黑暗组 (C₃) 最低。强光组两周内横裂生殖发生率达 80% 以上, 三周即达 100%, 并在第 16 天出现第二次横裂生殖。弱光组横裂生殖率较强光组始终低 10—20%, 第 18 天出现第二次横裂生殖。黑暗组横裂生殖率仅达 12%, 未出现重复横裂。可见光因子是海蜇发生横裂生殖的重要条件, 缺乏光线将使横裂生殖延迟或受到抑制。

低温处理阶段光度相同, 升温诱导期间光度相异的各组 (图 1a—c), 横裂生殖发生率以强光组 (A₁, B₁ 和 C₁) 最高, 黑暗组 (A₃, B₃ 和 C₃) 最低, 弱光组 (A₂, B₂ 和 C₂) 介于两者之间而较接近强光组。这表明升温诱导期间的光照条件对横裂生殖发生有明显影响。同样, 升温诱导期间光度相同, 低温处理阶段光度相异的各组 (图 1d—f), 也呈现出随低

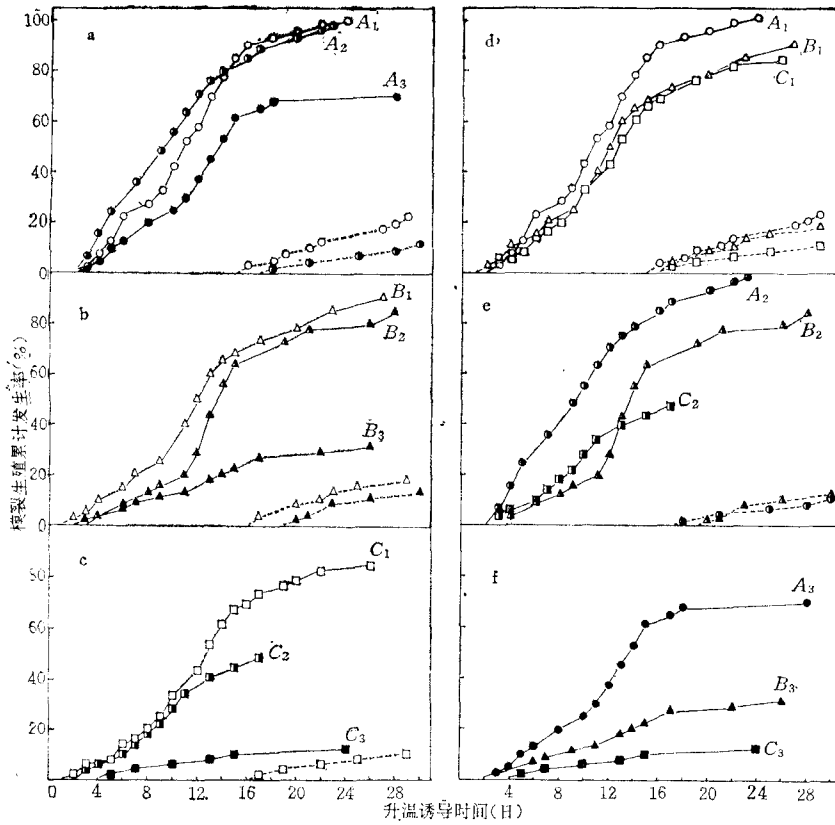


图1 升温诱导期间各实验组横裂生殖发生率

a—c 低温阶段光度相同,升温期间光度相异的各组; d—f 升温期间光度相同,低温阶段光度相异的各组。

圆形、三角形和正方形分别示低温阶段的强光、弱光和黑暗组; 空心、半实心和实心符号分别示升温期间的强光、弱光和黑暗组; 实线示首次横裂生殖; 虚线示重复横裂生殖。

温阶段光度由强到弱而横裂生殖发生率由高到低的趋势。这表明低温阶段虽未发生生殖,但这一阶段的光照条件仍然对随后升温诱导期间的横裂生殖发生率具有潜在影响也即是说,光因子对海蜇横裂生殖的影响,既存在于横裂生殖发生之前的低温培养阶段也存在于升温诱导横裂生殖过程之中。两相比较,似乎后一阶段的影响更大。

横裂生殖所产生的碟状幼体数量,各实验组均未出现有规律的差异(表2),这表明光因子对形成碟状幼体的数量无显著影响。根据对271个(首次横裂)和33个(重复横裂)幼体的混合统计,具不同裂节数的横裂幼体所占比率(%),首次横裂生殖为: 3.0, 2碟15.4, 3碟19.2, 4碟18.0, 5碟17.0, 6碟13.3, 7碟10.0, 8碟3.0, 9碟0.碟0.4; 重复横裂生殖为: 1碟21.2, 2碟57.6, 3碟21.2。

横裂生殖过程所经历的时间,因个体形成碟状幼体数量不同而差异较大。发育以产生每碟状幼体的平均发育时间表示,则可以看出,与光度无明显相关,而与形成幼体的数量有关(表3)。产生每碟状幼体所经历的时间大致是: 横裂幼体具1—3节者为2天左右,具4—6个裂节者近1.5天,具7—10个裂节者约1天。即横裂幼

表 2 海蜇横裂生殖产生的碟状幼体数

实验组	光照条件*		首次横裂生殖		第二次横裂生殖	
	低温阶段	升温阶段	横裂幼体 (个)	碟状幼体** (个)	横裂幼体 (个)	碟状幼体** (个)
A ₁	++	++	40	4.9±0.30, 2—9	10	2.1±0.23, 1—3
A ₂	++	+	44	4.4±0.28, 1—9	5	1.8±0.37, 1—3
A ₃	++	—	28	4.2±0.32, 1—8	0	
B ₁	+	++	36	3.7±0.30, 1—7	7	2.0±0.22, 1—3
B ₂	+	+	38	4.1±0.28, 2—8	6	1.7±0.21, 1—3
B ₃	+	—	14	4.4±0.54, 1—8	0	
C ₁	—	++	41	4.5±0.31, 1—10	5	2.0±0.32, 1—3
C ₂	—	+	24	4.2±0.33, 2—7	0	
C ₃	—	—	6	4.0±0.58, 2—6	0	

* 见表 1; ** 平均数±标准误, 极值。

表 3 海蜇横裂生殖形成碟状幼体的发育速度

实验组	光照条件*		1—3 裂节		4—6 裂节		7—10 裂节	
	低温阶段	升温阶段	标本数	发育速度**	标本数	发育速度**	标本数	发育速度**
A ₁	++	++	10	2.05±0.07, 1.7—2.5	21	1.22±0.04, 1—1.8	9	1.09±0.05, 0.9—1.4
A ₂	++	+	17	2.05±0.19, 1.0—4	18	1.44±0.07, 1—2	9	1.08±0.04, 0.9—1.3
A ₃	++	—	8	2.20±0.28, 1.5—4	18	1.35±0.07, 1—2	2	1.20±0.10, 1.1—1.3
B ₁	+	++	17	1.88±0.15, 1—3	17	1.39±0.08, 1—2	2	1.05±0.05, 1—1.1
B ₂	+	+	18	1.96±0.10, 1—2.7	15	1.39±0.07, 1—1.8	5	1.14±0.07, 1—1.3
B ₃	+	—	5	2.50±0.46, 1.5—4	7	1.43±0.10, 1—1.8	2	1.10±0.20, 0.9—1.3
C ₁	—	++	13	2.06±0.22, 1.3—4	21	1.29±0.04, 1—1.8	7	1.20±0.09, 1—1.7
C ₂	—	+	11	1.84±0.08, 1.5—2.5	10	1.25±0.06, 1—1.6	3	1.00±0.06, 0.9—1.1
C ₃	—	—	2	2.0±0, 2	4	1.48±0.09, 1.3—1.7	0	

* 见表 1; ** 以产生每碟状幼体所需平均发育时间表示(日), (平均数±标准误, 极值)。

表 4 不同光度下海蜇螅状幼体的成活率(%)

时间	第 1 次实验			时间	第 2 次实验			时间	第 3 次实验		
	强光	弱光	黑暗		强光	弱光	黑暗		强光	弱光	黑暗
1982.10.23	100	100	100	1982.12.23	100	100	100	1982.12.23	100	100	100
11.27	94.0	92.0	99.3	1983.1.22	91.3	98.7	96.0	1983.1.22	94.0	98.0	97.3
12.22	83.3	86.0	99.3	1983.2.22	81.3	82.7	94.0	1983.2.22	81.3	91.3	97.3
				1983.3.23	74.0	72.0	92.0	1983.3.23	72.0	77.3	95.3

注: (1) 培养温度 12—7°C; (2) 标本数 150=100%。

节愈多, 则产生每个碟状幼体所需平均发育时间就愈短。

在整个实验过程中, 螅状幼体和横裂幼体均呈桔黄色, 饱食卤虫幼体之后颜色更深。但横裂幼体发育至触手收缩阶段后, 其摄食量即锐减或拒食, 已形成的尚未释放的碟状幼体颜色苍白和半透明。未观察到各组因光照条件不同而出现颜色差异现象。

横裂生殖发生之前的低温培养期间螅状幼体的成活率(指附着个体,脱落个体不计入),强光组较低,黑暗组较高,弱光组介于两者之间;进行两次重复实验的结果趋势一致(表4)。据上述情况可以认为,与光因子对横裂生殖的促进作用相反,缺乏光线则有利于螅状幼体成活。

讨 论

已有的研究表明,动物发生生殖或变态,某些种类以环境光线变化、特别是光周期的季节变化为自然信号;另一些种类则主要依赖于温度变化;也有些种类同时受温度和光线两种因素制约^[9]。虽然海蜇螅状幼体在低温培养阶段所接受的光度对随后升温诱导期间横裂生殖发生率具有潜在影响,但在整个低温生活期间并不发生横裂生殖。低温生活期达半年以上也是如此^[4,3]。这表明光因子对横裂生殖的影响必须以适宜温度条件为基础,或者说光和温度两个因子对横裂生殖的效应是互为条件的。就光对海蜇横裂生殖的影响而言,如果相应的温度条件得不到满足,光的作用则不能表现。光对海月水母(*Aurelia aurita*)^[6,8]和金黄水母(*Chrysaora quinquecirrha*)^[9]横裂生殖的影响也是与温度条件紧密联系的。这样看来,钵水母类发生横裂生殖,可能同时受温度和光两个因素的制约。

光度对横裂生殖的效应,有两种截然不同的实验结果。其一是黑暗可诱导横裂生殖,光是横裂生殖的抑制因素^[6];另一为增强光度可刺激横裂生殖发生,黑暗会使横裂生殖延迟或受到抑制^[8,9]。我们的实验结果与 Loeb^[9]对金黄水母的观察类似。但应该指出,本文所设强光组是指室内自然光,其光度绝对值实际上并不高。根口水母(Rhizostomeae)中的 *Mastigias papua*^[13,14], *Cephea cephea*^[15], *Rhopilema verrilli*^[4], *Stomolopus meleagris*^[5]和 *Cassiopeia andromeda*^[7,10]等在室内自然光下也观察到了横裂生殖。但对海蜇这种经济价值很高的食用水母来说,室内自然光可以满足其横裂生殖对光因子刺激的需要,是大规模培育碟状幼体或幼水母的便利条件,在增殖实践中具有重要意义。

Loeb^[9]发现金黄水母(*Chrysaora quinquecirrha*)螅状幼体的颜色因其所接受的光量不同而异,认为是细胞组织的光感觉代谢所致。我们所观察的海蜇螅状幼体,未见有因光度不同而出现颜色差异的现象。在另一实验中,我们发现螅状幼体出现颜色不同与其摄食的饵料生物种类有关。

在辽宁沿海,海蜇于每年秋季性成熟,并可通过人工方法培育出大量螅状幼体。根据海蜇横裂生殖的季节规律^[3],温度对海蜇横裂生殖的制约关系^[2],和自然海区发现海蜇碟状幼体的时间^[1],增殖放流海蜇幼水母的时间应是6月(水温达15℃以上)。也就是说,培育螅状幼体的时间是秋季,放流幼水母的时间是翌年夏初,其间相隔8个月左右。在这期间,如何保持螅状幼体较高的成活率,也是海蜇增殖研究中的一个重要环节。本文指出,海蜇螅状幼体种群的成活率随光度增强而下降,黑暗条件下成活率较高。因此,在螅状幼体暂养期间,如果采用黑暗条件培养,到诱导横裂生殖之前一段时间(譬如1个月)和诱导横裂生殖过程中再给以自然光条件,可能既有利于提高螅状幼体成活率,又能达到较高横裂生殖率。

光因子影响海蜇螅状幼体成活率的原因尚不清楚。但观察到黑暗条件下附着板上除螅状幼体外,基本上无其它附着生物。而在透光条件下,附着板上逐渐长满杂藻和其它附

着生物,白色附着板变为暗绿色或黄褐色;也观察到螵状幼体被附着生物覆盖而死亡和在形成足囊过程中脱落的现象。

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—104。
- [2] 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。
- [3] ————, 1984。海蜇横裂生殖的季节规律。水产学报 8(1): 55—68。
- [4] Calder, D. R., 1973. Laboratory observations on the life history of *Rhopilema verrilli* (Scyphozoa, Rhizostomeae). *Mar. Biol. Berl.* 21: 109—114.
- [5] ————, 1982. Life history of the cannonball jellyfish, *Stomolophus meleagris* (Scyphozoa, Rhizostomida). *Biol. Bull. Woods Hole* 162: 149—162.
- [6] Custance, D. R. N., 1964. Light as an inhibitor of strobilation in *Aurelia aurita*. *Nature* 204 (4964): 1219—1220.
- [7] Hofmann, D. K. *et al*, 1978. Strobilation, budding and initiation of scyphistoma morphogenesis in the rhizostome *Cassiopeia andromeda* (Cnidaria, Scyphozoa). *Mar. Biol. Berl.* 47: 161—176.
- [8] Kakinuma, Y., 1962. On some factors for differentiation of *Cladonema uchidai* and of *Aurelia aurita*. *Bull. Biol. Stn Ashamushi* 11: 81—85.
- [9] Loeb, M. J., 1973. The effect of light on strobilation in the Chesapeake Bay sea nettle *Chrysaora quinquecirrha*. *Mar. Biol. Berl.* 20: 144—147.
- [10] Rahat, M. et O. Adar, 1980. Effect of symbiotic zooxanthellae and temperature on budding and strobilation in *Cassiopeia andromeda* (Eschscholz). *Biol. Bull. Woods Hole* 159: 394—401.
- [11] Russell, F. S., 1970. The medusae of British Isles. Vol. 2, Cambridge Univ. Press. pp. 13—22.
- [12] Spangenberg, D. B., 1968. Recent studies of strobilation in jellyfish. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 6: 231—248.
- [13] Sugiura, Y., 1963. On the life-history of rhizostome medusae. 1. *Mastigias papua*. *Annot. Zool. Jap.* 36: 194—202.
- [14] ————, 1965. On the life-history of rhizostome medusae. 3. On the effects of temperature on the strobilation of *Mastigias papua*. *Biol. Bull. Woods Hole* 129: 495—496.
- [15] ————, 1966. On the life-history of rhizostome medusae. 4. *Cephea cephea*. *Embryologia* 9: 105—122.

**EFFECT OF LIGHT ON THE STROBILATION OF
EDIBLE MEDUSA, *RHOPILEMA ESCULENTA*
KISHINOUE (CNIDARIA, SCYPHOZOA)**

Chen Jiekang, Ding Gengwu and Liu Chunyang
(*Liaoning Marine Fisheries Research Institute, Dalian*)

ABSTRACT

The scyphistomae of *Rhopilema esculenta* were cultivated in natural light, translucent natural light and dark conditions in the laboratory. The effect of light on the strobilation of the medusa was observed. It was shown that light appeared to be a stimulative factor to induce the strobilation of scyphistomae. The strobilation rate of the scyphistomae population was related to light intensity at low preconditioning temperature (12—7°C) and in the period following induction of rising temperature ($22^{\circ} \pm 1^{\circ}\text{C}$). In the absence of light, the strobilation would be delayed or inhibited at either temperature. In addition, it was found that the mortality rate of scyphistomae population appeared to increase with light intensity increasing at low preconditioning temperature, and the survival rate appeared to be higher in the dark condition.