

# 海蜇四触手螅状体两种发生方式的观察

刘春胜<sup>①</sup> 庄志猛<sup>①</sup> 陈四清<sup>①\*</sup> 燕敬平<sup>①</sup> 刘长琳<sup>①</sup> 刘顶海<sup>①</sup> 张树森<sup>②</sup> 宋建强<sup>②</sup>

① 中国水产科学研究院黄海水产研究所 青岛 266071; ② 好当家海洋发展股份有限公司 荣成 264304

**摘要:**通过对海蜇(*Rhopilema esculentum*)胚胎发育和足囊萌发进行连续观察,发现海蜇四触手螅状体存在2种形成方式:第一种方式为海蜇受精卵在水温(26±1)℃条件下经6h发育到浮浪幼虫期,浮浪幼虫25h后经过杯状体阶段,变态发育成四触手螅状体,进入附着生活阶段;第二种方式为足囊在适宜条件下萌发,首先形成杯状体,继而发育成四触手螅状体,且接近螅状体母体的足囊萌发率较高。本文观察发现的四触手螅状体形成的两种方式中,均出现杯状体的新阶段,进一步完善了海蜇的生活史过程。

**关键词:**海蜇;胚胎发育;足囊萌发;杯状体;螅状体

中图分类号:Q954 文献标识码:A 文章编号:0250-3263(2011)03-93-05

## Observation on Two Generation Modes of Four Tentacles Scyphistoma of *Rhopilema esculentum*

LIU Chun-Sheng<sup>①</sup> ZHUANG Zhi-Meng<sup>①</sup> CHEN Si-Qing<sup>①\*</sup> YAN Jing-Ping<sup>①</sup>  
LIU Chang-Lin<sup>①</sup> LIU Ding-Hai<sup>①</sup> ZHANG Shu-Sen<sup>②</sup> SONG Jian-Qiang<sup>②</sup>

① Yellow Sea Fisheries Research Institute Chinese Academy of Fishery Sciences, Qingdao 266071;

② Homey Oceanic Development Joint Stock Company, Rongcheng 264304, China

**Abstract:** By continuous observation of embryonic development and podocyst propagation of Jellyfish, *Rhopilema esculentum*, two generation modes of scyphistoma were discovered. Mode I, fertilized egg turned to scyphostima, which process took about 6 h from fertilized egg to planulae, and then nearly 25 h from planulae, scyphostoma to stationary scyphistoma with four tentacles at the temperature of 26 ± 1 °C; Mode II, podocyst generated to scyphostima. The ratio of generation became higher with podocyst closed to scyphistoma. In this stage, podocyst first turned into scyphostoma, and then became scyphistoma with four tentacles. In this study, a new structure called scyphostoma was both found in the two scyphistoma generation modes. This discover improved the life cycle of jellyfish.

**Key words:** *Rhopilema esculentum*; Embryonic development; Podocyst propagation; Scyphostoma; Scyphistoma

海蜇(*Rhopilema esculentum*)隶属于腔肠动物门钵水母纲根口水母目根口水母科海蜇属,是经济价值最高的大型食用水母,也是我国沿岸渔业的重要捕捞对象,是出口创汇的重要水产品。从20世纪70年代中期开始海蜇捕捞产量显著下降,此后对海蜇的生活史<sup>[1-2]</sup>、生活习性<sup>[3-8]</sup>、人工育苗<sup>[9]</sup>和放流增殖<sup>[10-12]</sup>等方面的研究工作在我国迅速开展。

丁耕芜等<sup>[1]</sup>在1981年首次报道了海蜇的

生活史,此后经国内外学者的研究积累,对海蜇发育情况有了一定认识。至于对海蜇由受精卵到固着的四触手螅状体以及足囊萌发成螅状体

**基金项目** 国家973项目(No. 2011CB403605);

\* 通讯作者, E-mail: chensq@ysfri.ac.cn;

**第一作者介绍** 刘春胜,男,研究实习员;研究方向:海水养殖技术; E-mail: lcs5113@163.com。

收稿日期:2010-11-04,修回日期:2011-03-02

的研究,大多数学者仅局限在发育及影响因子等方面<sup>[2-8]</sup>,并未对其发生过程进行详细的观察和研究。本文详细研究了海蜇的胚胎发育及足囊萌发过程,发现海蜇四触手螅状体存在 2 种发生方式:一种为从受精卵、浮浪幼虫,经杯状体发育成四触手螅状体的发育过程;另一种是海蜇足囊萌发,经杯状体到四触手螅状体的发育过程,其中杯状体阶段为第一次发现报道。研究海蜇四触手螅状体发生方式及过程不仅可以丰富海蜇繁殖生物学的理论知识,而且对于指导人工育苗具有一定的现实意义。

## 1 材料与方 法

**1.1 受精卵采集与发育观察** 将伞径 40 cm 左右,体重约 5 kg 的 9 个性成熟海蜇放入 7 m<sup>3</sup> 的孵化池中,培养用水为经黑暗沉淀、砂滤、EDTA 处理过的自然海水,在水温(26 ± 1)℃、盐度 29 ~ 30、pH 7.8 ~ 8.0、溶解氧 6.5 ~ 7.0 mg/L、室内自然光(400 lx)条件下培育(下同)。当发现孵化池中海水呈乳白色(凌晨 5:45 时),孵化池底部出现大量受精卵时,可将受精卵收集到 500 ml 烧杯中,置于 Olympus AX 显微镜下观察受精卵发育为四触手螅状体的过程。每次观察超过 30 个受精卵,其中正常发育的受精卵达 90%,实验重复 3 次,各发育期的开始和结束以 60% 个体显示某一阶段的特征为标准。受精后 24 h 内向孵化池中水平悬挂波纹板作为附着基,并对波纹板进行连续观察。整个实验过程用 Canon A640 数码相机拍照。

**1.2 足囊的采集与萌发观察** 将带有足囊和螅状体的无色透明聚乙烯波纹板剪成小块,选取均匀分布的附着 30 ~ 40 个足囊的小块,置于 500 ml 海水的烧杯中(1 小块/杯),附着有螅状体的凹面朝下,每天早晚各投喂适量卤虫无节幼体,喂食后 1 h 换水。每天用 Olympus SZX 体视镜和 CCD 对所有足囊进行观察和拍照。

## 2 结 果

**2.1 海蜇受精卵发育及四触手螅状体的第一种形成方式** 海蜇卵细胞(图版 I:1)呈球形,

卵径 90 ~ 120 μm。受精后卵膨大,卵膜举起,排出的第 1 极体和第 2 极体明显可见(图版 I:2)。海蜇受精卵为完全均等型卵裂,观察发现受精卵首先从极体处的一端发生凹陷,几分钟后对侧也开始分裂,经 15 min 完成第一次卵裂(图版 I:3)。此后经 4 细胞、8 细胞、16 细胞、32 细胞、64 细胞以及多细胞,约 4 h 发育成囊胚(图版 I:4 ~ 11)。在此过程中,极体自 16 细胞期逐渐模糊,到 64 细胞期完全消失。囊胚形成后约 0.5 h 逐渐悬浮,开始缓慢沿纵轴左旋自转,并随之逐渐拉长,由圆形变为长圆形,开始游动,发育成浮浪幼虫(图版 I:12、13)。在(26 ± 1)℃ 条件下,由受精卵开始至浮浪幼虫约需 6 h;浮浪幼虫长 95 ~ 150 μm,宽 60 ~ 90 μm,前端比后端稍宽,体表布满纤毛,浮游活泼。浮浪幼虫变态前活动缓慢,一部分浮浪幼虫经约 22 h 附着于波纹板,一旦附着,附着部位便开始伸长,逐渐形成螅状体的柄,游离端逐渐膨大,形成类似酒杯状结构——杯状体(图版 I:14),此后杯状体游离端逐渐形成口和 4 个触手基囊(图版 I:15),触手基囊发育成触手形成早期四触手螅状体(图版 I:16);观察发现,一部分浮浪幼虫经杯状体发育为四触手螅状体后再附着波纹板,进入附着生活阶段。各阶段发育时序见表 1。

**2.2 海蜇足囊萌发及四触手螅状体的第二种形成方式** 实验中观察到足囊(图版 I:17)的成活率为 100% (以足囊脱离附着片或足囊内物质消失为判断其死亡的标准)。足囊是螅状体通过移位后留下的足盘形成的,囊径为 100 ~ 500 μm,同一螅状体移位后形成的足囊,一般越靠近螅状体即形成时间越晚的足囊个体越大,远离螅状体的即形成时间越早的足囊个体越小。观察发现,多数足囊未能萌发为螅状体,接近螅状体母体的足囊萌发几率更高。足囊萌发过程中,首先是足囊中央凸起形成发生点(图版 I:18),之后中央的发生点继续隆起膨大形成杯状体(图版 I:19),杯状体顶端向 4 个对称方向隆起,形成早期螅状体触手的雏形,附着端形成足盘(图版 I:20),之后触手逐渐形成,

表 1 海蜇受精卵发育到四触手螅状体的时序  
Table 1 The time table of development from fertilized egg to four tentacles scyphistoma of *Rhopilema esculentum*

形态 Shape	观察时间(h:min) Time observed	时间间隔(min) Time interval	累计时间(min) Accumulated time
卵 Egg	5:45	0	0
受精卵 Fertilized-egg	6:00	15 ± 1	15
2 细胞 2-cell stage	6:15	15 ± 1	30
4 细胞 4 cell stage	6:40	25 ± 2	55
8 细胞 8-cell stage	7:00	20 ± 1	75
16 细胞 16-cell stage	7:30	30 ± 2	105
32 细胞 32-cell stage	8:00	30 ± 2	135
64 细胞 64-cell stage	8:40	40 ± 2	175
囊胚期 Blastula stage	9:50	70 ± 3	245
原肠胚 Gastrula	11:10	80 ± 3	325
浮浪幼虫 Planula	11:45	35 ± 2	360
杯状体 Scyphistoma	第二天 9:45	1 320 ± 60	1 680
四触手螅状体 Four tentacles scyphistoma	第二天 12:45	180 ± 9	1 860 ± 86

发育成早期四触手螅状体(图版 I:21,22)。在上述实验条件下,整个足囊萌发过程大约需要 2 d。

### 3 讨论

海蜇生活史分为有性世代和无性世代,螅状体是其无性生活史的重要阶段,其形成途径有受精卵发育和足囊萌发 2 种。本研究发现,海蜇受精卵发育及足囊萌发形成螅状体的过程中,都有一个共同的杯状体发育阶段,杯状体再逐渐拉伸、边缘出现触手形成早期螅状体。

传统的观点认为海蜇受精卵发育成四触手螅状体过程如下:由受精卵开始,经卵裂、囊胚、原肠胚、浮浪幼虫,最后形成四触手螅状体,但对由浮浪幼虫变态发育成四触手螅状体的中间过程未进行详细的观察。本实验首次发现海蜇浮浪幼虫在变态为早期四触手螅状体前形成了类似酒杯的结构,称之为杯状体,杯状体头部边缘突起发育形成四触手。董婧等<sup>[13]</sup>在白色霞水母(*Cyanea nozakii*)生活史的研究中发现附着在物体上的浮浪体囊,柄部拉长,变成一个细长颈瓶形状,顶点隆起膨大呈球形,球形托部顶端向 4 个对称方向隆起,形成早期螅状体触手的雏形,最后形成早期螅状体。此外 Pitt<sup>[14]</sup>在

彩色水母(*Catostylus mosaicus*), Littleford<sup>[15]</sup>在五卷须金黄水母(*Dactylometra quinquecirrha*)生活史中也曾有类似的描述。但在浮浪幼虫变态过程中又略有不同,白色霞水母和五卷须金黄水母浮浪幼虫的变态需要脱囊,而彩色水母和海蜇浮浪幼虫则不需要。此外,海蜇在相同温度下由受精卵发育成浮浪幼虫所用时间与黄斑海蜇(*R. hispidum*)几乎相同,只是各个不同发育时期略有差别<sup>[16]</sup>。

足囊萌发是螅状体形成的另一途径,它是钵水母生活史的重要环节。关于钵水母的足囊形成和萌发,国内外学者进行过较多研究,但大多集中在足囊形态和结构研究方面<sup>[17-18]</sup>。对钵水母类的海蜇,也仅限于温度、光照、盐度等因子对足囊萌发的影响以及足囊对恶劣环境的应激反应等方面的研究<sup>[3,6-7]</sup>,未对其萌发过程进行详细观察。我们发现,海蜇足囊萌发经过杯状体阶段,之后杯状体发育成四触手螅状体,整个过程大约需要 2 d。越接近螅状体本体的足囊越大,萌发几率也越高,远离螅状体早形成的足囊几乎未见萌发,这与吴颖等<sup>[7]</sup>曾报道的足囊囊径达到一定的阈值才能萌发的结果一致。

虽然董婧、Pitt、Littleford 等<sup>[13-15]</sup>研究提

到,水母的发育也有类似杯状体的共同阶段,但是他们没有把这一阶段明晰确定,本观察研究认为杯状体是形成螅状体的2个发育途径经历的第一个共同阶段。

对海蜇四触手螅状体发生方式的研究,不仅有助于海蜇人工育苗生产,而且可以丰富海蜇繁殖生物学的理论知识。近几年,各海域不时出现的大型水母暴发的现象,给海洋渔业和环境生态造成了很大的危害,已引起全世界有关学者的高度重视。因此,对海蜇幼体发育过程及螅状体形成途径的研究可为其他水母发育过程的研究提供参考,为开展实验生态学以及自然种群生态学研究提供帮助。

## 参 考 文 献

- [ 1 ] 丁耕芜,陈介康. 海蜇的生活史. 水产学报, 1981, 5(2): 93-102.
- [ 2 ] 蒋双,鲁男,陈介康. 海蜇生殖腺的组织学及发育研究. 水产科学, 1996, 15(2): 3-6.
- [ 3 ] 鲁男,蒋双,陈介康. 温度、盐度和光照对海蜇足囊繁殖的影响. 水产科学, 1997, 16(1): 3-8.
- [ 4 ] 张鑫磊,成永旭,陈四清,等. 温度对海蜇横裂生殖和早期生长的影响. 上海水产大学学报, 2006, 15(2): 182-185.
- [ 5 ] 王燕青,姜连新. 温盐环境突变对海蜇幼体生存的影响. 上海水产大学学报, 2007, 16(3): 259-264.
- [ 6 ] 鲁男,刘春洋,郭平. 盐度对海蜇各发育阶段幼体的影响. 生态学报, 1989, 9(4): 304-309.
- [ 7 ] 吴颖,李圣法,严利平,等. 温度、盐度对海蜇无性生殖的影响. 安徽农业科学, 2009, 37(24): 11414-11418.
- [ 8 ] 陈介康,丁耕芜,刘春洋. 光对海蜇横裂生殖的影响. 海洋与湖沼, 1984, 15(4): 310-315.
- [ 9 ] 陈四清,张岩,王印庚,等. 海蜇苗种培育技术的研究. 海洋科学, 2004, 28(5): 4-7.
- [ 10 ] 陈介康,鲁男,刘春洋,等. 黄海北部近岸水域海蜇放流增殖的实验研究. 海洋水产研究, 1994, 15: 103-113.
- [ 11 ] 黄鸣夏,王永顺,周永东. 浙江近海海蜇增殖研究. 海洋水产研究, 1994, 15: 97-102.
- [ 12 ] 王绪娥,宋向军,张云尚,等. 莱州湾海蜇资源消长原因及增殖措施. 齐鲁渔业, 1994, 11(5): 18-19.
- [ 13 ] 董婧,王彬,刘春洋. 白色霞水母各发育阶段的形态. 水产学报, 2006, 30(6): 761-766.
- [ 14 ] Pitt K A. Life history and settlement preferences of the edible jellyfish, *Catostylus mosaicus* (Scyphozoa: Rhizostomeae). Marine Biology, 2000, 136: 269-279.
- [ 15 ] Littleford R A. The life cycle of *Dactylometra quinquecirrha*, L. Agassiz in the Chesapeake Bay. Biol Bull, 1939, 77: 368-381.
- [ 16 ] 刘春洋,王文波,董婧,等. 黄斑海蜇的生活史及几种钵水母类螅状体形态特征的比较. 渔业科学进展, 2009, 30(4): 102-107.
- [ 17 ] 郭平. 营养条件对海蜇螅状体形成足囊及足囊萌发的影响. 水产学报, 1990, 14(3): 206-211.
- [ 18 ] Black R E. Metabolism and ultrastructure of dormant podocysts of *Chrysaora quinquecirrha* (Scyphozoa). J Exp Zool, 1981, 218: 175-182.

## 图 版 说 明

海蜇受精卵(1~16)及足囊萌发(17~22)发育为四触手螅状体过程

1. 成熟的卵细胞; 2. 受精卵; 3~5. 2细胞期; 6. 4细胞期; 7. 8细胞期; 8. 16细胞期; 9. 32细胞期; 10. 64细胞期; 11. 囊胚期; 12. 早期浮浪幼虫; 13. 晚期浮浪幼虫; 14. 杯状体; 15. 触手萌发的杯状体; 16. 四触手螅状体; 17. 足囊和螅状体; 18. 萌发中的足囊; 19. 杯状体; 20. 触手萌发的杯状体; 21. 早期螅状体; 22. 早期螅状体。1~16. 标尺=50 μm; 17~22. 标尺=500 μm。

## Explanation of Plate

The reproduction process from fertilized egg (1-16) and podocyst (17-22) to four tentacles scyphistoma of *Rhopilema esculentum*

1. Mature egg; 2. Fertilized egg; 3-5. 2 cells stages; 6. 4 cells stage; 7. 8 cells stage; 8. 16 cells stage; 9. 32 cells stage; 10. 64 cells stage; 11. Blastula stage; 12-13. Planulae; 14. Scyphostoma; 15. Tentacles sprouting Scyphostoma; 16. Four tentacles scyphistoma; 17. Podocyst and scyphistoma; 18. Sprouting podocyst; 19. scyphostoma; 20. tentacles germination Scyphostoma; 21. Four tentacles scyphistoma; 22. Scyphistoma. 1-16. Bar = 50 μm; 17-22. Bar = 500 μm.

E: 卵膜; PB: 极体; B: 囊胚腔; PD: 足盘; T: 触手; M: 口柄; SI: 螅状体; P: 足囊; GP: 发生点。

E: Egg envelope; PB: Polar body; B: Blastocoel; PD: Pedal disk; T: Tentacle; M: Manubrium; SI: Scyphistoma; P: Podocyst; GP: Germinated point.

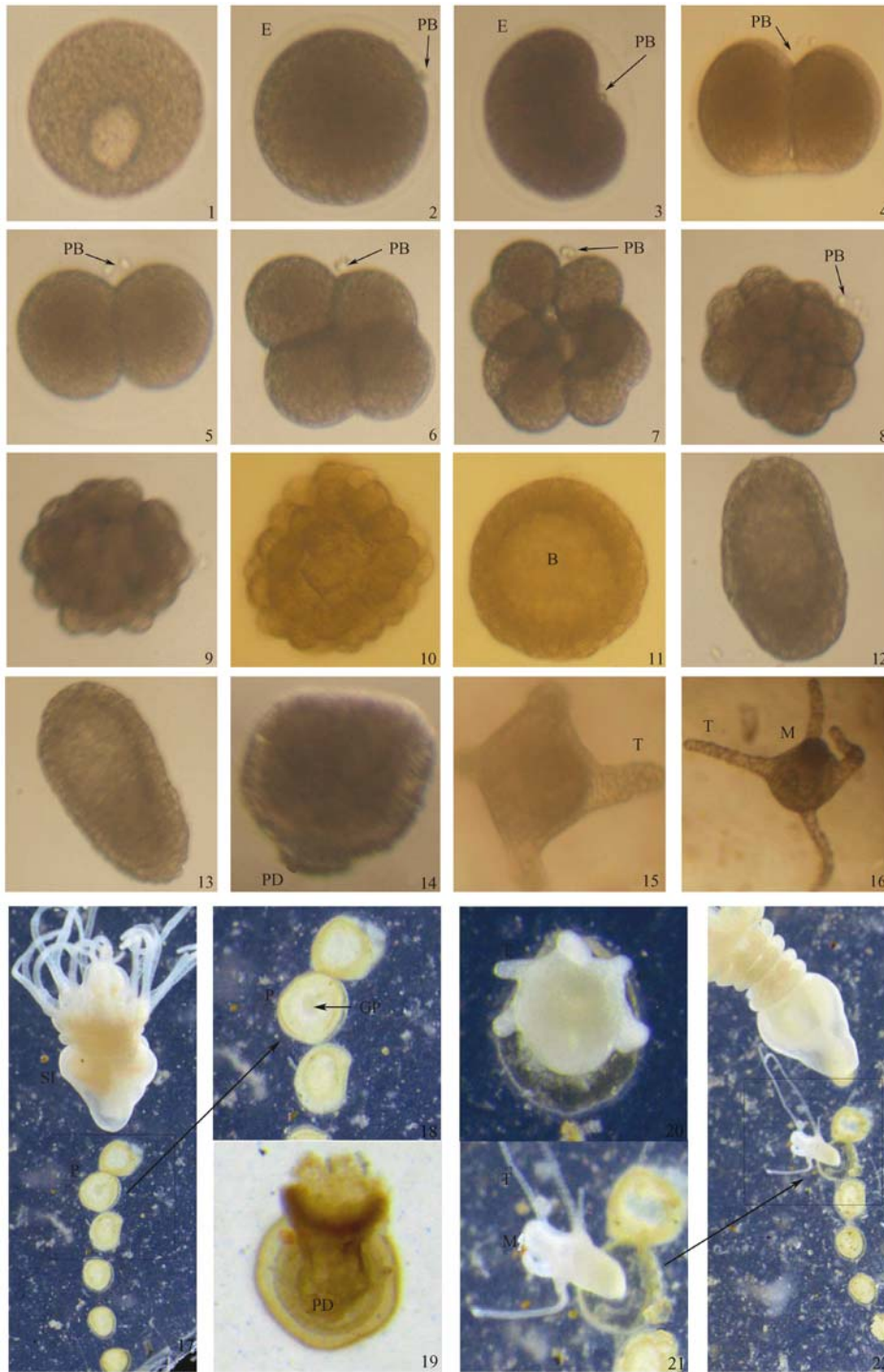
刘春胜等:海蜇四触手螅状体两种发生方式的观察

图版 I

LIU Chun-Sheng *et al.* : Observation on Two Generation Modes of Four Tentacles

*Scyphistoma of Rhopilema esculentum*

Plate I



图版说明见文后