海蜇(*Rhopilema esculenta*)浮浪幼虫及早期螅状体摄食行为的研究*

刘春胜[1]　邹安革[4]　庄志猛[1]　陈四清[1①]　王相杰[2]
王绍军[2]　燕敬平[1]　李　旭[3]　刘长琳[1]

(1. 中国水产科学研究院黄海水产研究所　青岛　266071; 2. 山东省海洋捕捞生产管理站　烟台　264001;
3. 扬州大学　扬州　225009; 4. 山东安源水产股份有限公司　烟台　265600)

提要　　采用对比实验与显微观察的方法，对海蜇浮浪幼虫及早期螅状体的摄食行为进行了研究。结果表明，海蜇浮浪幼虫期不摄食外界食物；浮浪幼虫附着变态发育成海蜇螅状体 1d 后，开始摄食其它浮浪幼虫，螅状体发育到第 3 天摄食能力迅速增强，能够捕食卤虫无节幼体。海蜇早期螅状体的捕食实验结果表明，早期螅状体开始捕食主要受两方面影响，一方面是口的发育，另一方面是刺细胞的发育。

关键词　　海蜇，浮浪幼虫，螅状体，摄食
中图分类号　　Q178.1; Q958.885.3

浮游幼虫在浮游生物中占据着极其重要的位置，除原生动物外，几乎所有的无脊椎动物在发育过程中均需经过浮游幼虫阶段，甚至刚孵化出来的仔鱼，也划作浮游生物的范畴。不同物种，其经历浮游幼虫阶段的时间也各不相同，从几小时到几个月不等(郑重, 1964)。由于该阶段行为习性与成体完全不同，具有死亡率高，变态率低的特点，为提高具有浮游幼体生活史阶段的海洋生物的成活率，特别是提高经济价值较高的鱼虾贝类浮游幼体的成活率，国内外学者对其浮游幼体阶段的自然生长情况、早期发育过程及各环境因子对幼虫生长发育的影响进行了深入的研究(郑重, 1993)。

饵料作为重要的生态因子之一，在浮游幼体变态发育过程中起着极其重要的作用。饵料的多少对浮游幼体生长、发育起着至关重要的作用, Bayne(1965)研究结果表明，贻贝幼虫生长速度在一定范围内随饵料增多而增加。尽管浮游幼虫体内储存着大量的脂类作为能量来源，但外源性的饵料也是必不可少的。在刺参、贝类等人工育苗时，其浮游幼虫在浮游期间均需要投喂饵料。刺参受精卵约 30h 后发育到耳状幼体初期开始摄食(Conand *et al*, 1993; 何振平等, 2006); 扇贝由受精卵经 18h 发育为 D 型幼虫，形成消化系统开始摄食(陈伯云等, 1985); 文蛤、牡蛎、毛蚶、缢蛏、珠母贝等也均为发育至 D 型幼虫开始摄食(Tang *et al*, 2006; 安永菊等, 1997; Foighil *et al*, 2000; 顾晓英等, 2009; 黄海立等, 2008)。此外，除通过摄食获取能量外，红鲍浮游幼虫还可以直接吸收利用周围海水中溶解的有机质(Manahan *et al*, 1992; Martinez-Ponce *et al*, 1998; Boudreau *et al*, 1985)。

国内外已有关于超过 200 种钵水母的报道(Pitt, 2000)，然而大部分水母的生活史尚不完全清楚，主要原因在于难以掌握浮浪幼虫到四触手螅状体这一生活史中的关键阶段。目前在已知的海月水母(*Aurilia aurita*)、海蜇(*Rhopilema esculenta*)以及白色

* 国家重点基础研究发展计划(973)项目, 2011CB403605 号；中国水产科学研究院黄海水产研究所基本科研业务费专项资金项目专项资金项目, 20603022011008 号；青岛市科技计划项目, 11-3-1-6-hy 号。刘春胜, E-mail: lcs5113@163.com
① 通讯作者：陈四清，博士，研究员, E-mail: chensq@ysfri.ac.cn
收稿日期: 2011-12-31，收修改稿日期: 2012-02-28

霞水母(*Cyanea nozakii*)等钵水母生活史中(Lucas, 2001; 丁耕芜等, 1981; Dong *et al*, 2006), 由浮浪幼虫变态为四触手螅状体的过程是否能够相互捕食, 是否可以吸收利用周围海水中的溶解有机质, 早期四触手螅状体的摄食习性又是怎样的, 均未给出系统明确的回答。Grondahl(1988)在海月水母螅状体捕食自身和 *Cyanea caplllata* 浮浪幼虫的研究中发现, 海月水母螅状体有选择性捕食能力, 能够捕食更多的 *C. caplllata* 的浮浪幼虫。此外我国学者郭平等(1987)对海蜇早期螅状体的摄食问题也有介绍, 但他们均未对浮浪幼虫发育过程的能量或食物来源问题给予解答。本研究以海蜇为材料, 对其浮浪幼虫及早期四触手螅状体的摄食能力及摄食量进行了细致的研究, 以期揭示钵水母中海蜇的这一生活史阶段的能量来源问题。

1 材料与方法

1.1 实验材料

1.1.1 海蜇浮浪幼虫 2011 年 8 月期间, 在山东省海洋捕捞生产管理站, 采集海蜇育苗车间培育出的受精卵于 1L 烧杯中, 室内培养获得浮浪幼虫。

1.1.2 卤虫无节幼体 孵化刚出膜的新鲜卤虫无节幼体。

1.1.3 海水 对照组海水为经黑暗沉淀、砂滤处理过的自然海水; 实验组过滤海水为煮沸冷却后经 0.45 μm 滤膜过滤的天然海水。

1.1.4 实验器材 Olympus AX 倒置显微镜及体视镜, 抽滤机, 孔径 0.45μm 的醋酸纤维素滤膜, 普通干燥器, 直径 200μm 的毛细管, 计数器, 带有凹槽的载玻片, 盖玻片, 滴管, 500 目筛绢。

1.1.5 实验药品 甲醛溶液。

1.2 实验方法

1.2.1 海蜇浮浪幼虫摄食行为及活力的观察 观察海蜇亲体产卵状况, 待其产卵 1h 后用 500 目筛绢过滤收集受精卵, 之后用过滤海水冲洗受精卵至 1L 烧杯中。待受精卵发育至浮浪幼虫阶段开始实验, 具体如下: 将载玻片分成两组, 其中一组滴加适量自然海水, 另一组滴加过滤海水, 每组共 50 个载玻片, 分别置于两个底部有过滤海水的干燥器中, 在体视镜下用 200μm 毛细管挑取 20 个健康浮浪幼虫于每个载玻片凹槽内, 将干燥器盖好, 保持湿度。实验起始阶段每隔 1h 取带有浮浪幼虫的载玻片于体视镜下观测一次, 4h 后改为每 2h 观测一次。当载玻片凹槽内浮浪幼虫开始变态后, 改为每 5h 观察一次, 直至所有浮浪幼虫变态或死亡。实验每次每组观察 3 个载玻片, 并挑选有代表性的各阶段的浮浪幼虫逐滴加入 4%的甲醛溶液杀死后, 置于显微镜下拍照。观察测定的数据有: (1) 浮浪幼虫活力(浮浪幼虫每分钟的旋转圈数 c/min): 每次随机观察 10 个浮浪幼虫自然状态下 1min 的旋转次数, 计算平均数; (2) 浮浪幼虫死亡与存活数: 以体视镜下浮浪幼虫停止旋转、边缘出现融解为死亡标志(图 1b)。

1.2.2 早期螅状体摄食行为的观察 取即将变态的后期浮浪幼虫于 1L 烧杯中, 微充气, 用细线将载玻片的凹槽向下悬挂于烧杯中放置 5h, 取出后镜检载玻片凹槽内附着螅状体数目, 将多余的螅状体用解剖刀刮掉, 使每个载玻片凹槽内螅状体数目为 5 个, 向凹槽内加入两滴海水置于干燥器内, 进行后续实验。向 0d、1d、2d、3d、4d 的螅状体分别投喂足量的浮浪幼虫和卤虫无节幼体, 对照组为分别向无螅状体载玻片的凹槽中滴加相同数量的浮浪幼虫和卤虫无节幼体。4h 后分别记录杀死和捕食浮浪幼虫与卤虫无节幼体数。实验每次 5 个重复。

2 实验结果

2.1 海蜇浮浪幼虫的摄食行为、变态率及活力测定

(1) 浮浪幼虫摄食实验 如表 1 所示, 海蜇从浮浪幼虫到出现附着四触手螅状体, 个体数目并未减少, 即未出现浮浪幼虫相互捕食现象, 仅 1d 后不能完成变态附着的浮浪幼虫逐渐死亡; 将海水中的微生物及有机物质通过煮沸过滤的方式全部去除后浮浪幼虫的发育速度与对照组相比没有显著差别, 由此作者推断海蜇浮浪幼虫阶段是不摄食的(图 1a, 浮浪幼虫)。

(2) 浮浪幼虫的变态 实验结果表明实验组与对照组浮浪幼虫均于 22h 后开始变态, 首先形成杯状体(刘春胜等, 2011), 继而发育为固着生活的四触手螅状体, 2d 后附着变态率均可达 40%以上, 其它未完成变态附着的浮浪幼虫因不具有捕食能力而死亡, 具体数据见表 1。图 1c、d 为发育为杯状体的浮浪幼虫的侧面和顶部观。

图 1 中, 各小图标尺均为 100μm。a. 后期浮浪幼虫; b. 死亡的浮浪幼虫; c. 杯状体侧面观; d. 杯状体正面观; e. 出现触手原基的螅状体; f. 1d 四触手螅状体; g. 2d 四触手螅状体; h. 3d 四触手螅状体; i. 4d 四触手螅状体; j. 10h 螅状体捕食浮浪幼虫; k. 1d 螅状

体捕食浮浪幼虫; l. 2d 螅状体捕食浮浪幼虫; m. 1d 螅状体捕食卤虫无节幼体; n. 3d螅状体捕食卤虫无节幼体。H. 顶部; AT. 附着点; A. 卤虫无节幼体; TP. 乳头状触手; P. 浮浪幼虫; T. 触手; M. 口。

(3) 浮浪幼虫的活力测定　从图 2 中可以看出, 实验组与对照组海蜇浮浪幼虫旋转速度均呈先加快后降低的抛物线趋势, 且各阶段的活力无显著差异, 在形成浮浪幼虫 10h 后活力最强, 旋转速度约 22.3c/min, 之后活力逐渐下降, 变态前旋转速度降至 10c/min。此外观察发现浮浪幼虫除沿自身左旋之外, 受刺激后还可以通过右旋改变运动方向以逃避敌害。

对照组为浮浪幼虫在自然海水中随时间的活力变化情况; 实验组为浮浪幼虫于煮沸冷却后经 0.45μm 滤膜过滤海水。

表 1　海蜇浮浪幼虫摄食行为研究结果

Tab.1　Predation behavior of planula of *R. esculenta*

历时(h)		0	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20	22	37
存活个体(个)	对照组	20.0	20.0	20.0	20.0	19.7±0.4	20.0	19.0±0.7	18.3±0.4	19.3±0.4	18.3±0.1	20.0	17.3±0.4	9.0±0.7
	实验组	20.0	20.0	20.0	20.0	20.0	19.3±0.9	20.0	19.3±0.4	20.0	19±0.7	20.0	16.7±1.1	8.7±0.4
死亡个体(个)	对照组	0.0	0.0	0.0	0.0	0.3±0.4	0.0	1.0±0.7	1.6±0.4	0.7±0.4	1.7±1.1	0.0	2.7±0.4	11.0±0.7
	实验组	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.7±0.9	0.0	0.7±0.4	0.0	1.0±0.7	0.0	3.3±1.1	11.3±0.4
变态数(个)	对照组	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.7±0.9	9.0±0.7
	实验组	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	3.0±0.7	8.7±0.4
变态率(%)	对照组	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	13.5±4.5	45.5±4.5
	实验组	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	15.0±3.5	43.5±6.0

注: 对照组所用海水为自然海水, 实验组所用海水为煮沸冷却后经 0.45μm 滤膜过滤的海水

2.2　早期螅状体对浮浪幼虫及卤虫无节幼体的捕食结果

(1) 早期螅状体捕食浮浪幼虫　如图 3A 所示, 浮浪幼虫附着变态为杯状体, 即刚形成触手原基时没有捕食能力, 1d 后随着触手和口的发育螅状体具有一定捕杀和摄食浮浪幼虫的能力, 受口径大小限制尚不能将浮浪幼虫全部吞入体腔内, 仅可吞入浮浪幼虫一部分, 约 2/3, 通过吸食浮浪幼虫的方式来获取营养, 剩余残饵呈圆形。螅状体发育至第 3 天触手和口逐渐发育完全, 因此捕杀和摄食能力显著增强。图 1e、f、g、h、i 分别为形成约 5h、1d、2d、3d、4d 的螅状体; 图 1j、k、l 为形成 10h、1d、2d 的螅状体捕食浮浪幼虫。

(2) 早期螅状体捕食卤虫无节幼体　通过螅状体捕杀卤虫实验得出(图 3B), 新生螅状体触手尚未发育完全, 1d 螅状体尚不能完全杀死卤虫无节幼体, 当发育至第 2 天才能够杀死 1 个卤虫无节幼体, 螅状体发育到第 3 天, 随着触手的增长, 其捕食能力迅速增加, 每个螅状体平均每天能够捕杀 3 个。此外受口径的限制螅状体发育到第 3 天才能够以卤虫无节幼体为食, 但不能完全吞入体腔。图 1n、m 为 1d、3d 螅状体对卤虫无节幼体的捕食。

3　讨论

浮游幼虫在生物进化上具有十分重要的地位, 有学者认为类似浮浪幼虫的祖先是两层动物细胞到两胚层动物细胞过渡的典型代表(宋大祥, 1983; Groger *et al*, 2001)。尽管不同物种其浮游幼虫阶段时间不同, 但大部分在其浮游阶段均需从外界获取营养物质来维持变态发育。如贝类、海参需从浮游幼虫期开始摄食, 也有报道红鲍浮游幼虫可以通过吸收溶解有机物完成变态发育。Widersten(1968, 1973)指出浮游幼虫发育仅依靠卵黄作为营养物质还是通过摄食获取能量是因种而异的。在对腔肠动物浮游幼虫摄食行为的研究中, 有报道指出海葵(*Anthopleura elegantissima*)浮浪幼虫不需摄食而通过自身卵黄营养完成变态(Schwarz *et al*, 2002), 但尚未关于钵水母浮浪幼虫摄食行为的研究。本实验对海蜇浮浪幼虫变态为四触手螅状体过程中的营养来源进行研究, 表明该物种浮浪幼虫是完全依靠自身卵内营养完成变态的。Yuan 等(2008)利用抗体标记对海月水母浮浪幼虫附着变态发育过程中细胞分化机制的研究发现海月水母的口形成于螅状体时期。此外, 据报道 *Hydra* spp.、*Catostylus mosaicus*、*Podocoryne carnea* 等浮浪

幼虫阶段也未发育形成口(Campbell, 1987; Pitt, 2000; Groger *et al*, 2001), 本文推测海蜇浮浪幼虫摄食行为与口的发育是紧密联系的。

水母区别于其它海洋动物获取营养的方式, 还可能是由于水母独特捕食方式造成的。水母捕食是通过刺细胞将猎物杀死后吞食的, 刺细胞主要分布于口及触手的表面。通过本实验可以发现, 变态后10h 的四触手螅状体刺细胞的捕食能力较低, 4h 内仅能捕杀 1 只浮浪幼虫, 3d 后在相同时间内便能捕杀 30 只浮浪幼虫或 3—4 只卤虫无节幼体。钵水母螅状体的刺细胞是触手形成之后才发育完成的, Nakanishi 等(2008)及 Yuan 等(2008)对海月水母浮浪幼虫的神经发育研究表明浮浪幼虫后期细胞经过凋亡、重排等复杂的变化, 使神经细胞由原来浮浪幼虫的内胚层转移至口和触手周围, 由此可以推测, 浮浪幼虫及新生螅状体表面没有或有很少的刺细胞, 随着口和触手的发育, 其周围才慢慢聚集越来越多的刺细胞, 捕杀猎物的能力才逐渐增强。

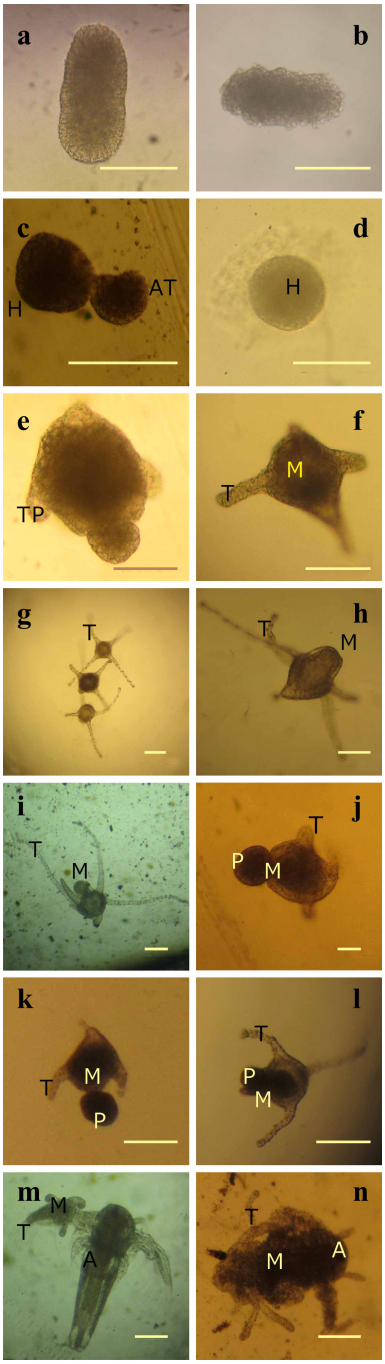

图 1 浮浪幼虫、四触手螅状体的外观及其摄食行为

Fig.1 Predation behaviors of planula and newly metamorphosed polyp of *R. esculenta*

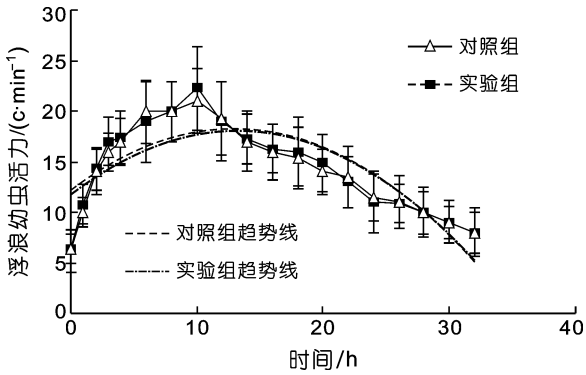

图 2 浮浪幼虫活力测定结果

Fig.2 Vitality of planula of *R. esculenta*

注: 对照组为浮浪幼虫在自然海水中随时间的活力变化情况; 实验组为浮浪幼虫于煮沸冷却后经 0.45μm 滤膜过滤海水

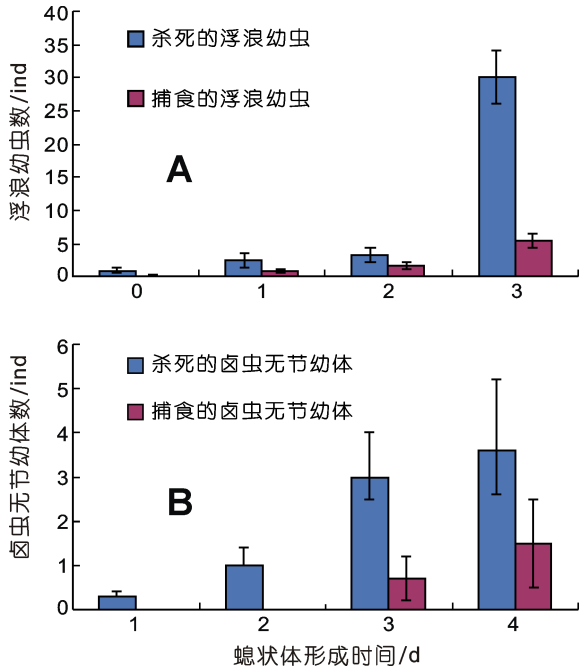

图 3 早期螅状体捕食结果

Fig.3 Predation behavior of newly metamorphosed polyp of *R. esculenta*

A. 早期螅状体捕食浮浪幼虫; B. 早期螅状体捕食卤虫无节幼体

本文以海蜇为实验材料, 对其浮浪幼虫及早期螅状体的摄食行为进行研究, 结果表明浮浪幼虫发育过程中的能量完全来自于卵内营养物质, 当附着变态为四触手螅状体后, 受口及表面刺细胞的影响仅能捕食个体大小为 60—100μm 的浮浪幼虫, 3d 后才能捕食 200—300μm 的卤虫无节幼体。本研究首次确认, 海蜇浮浪游虫阶段不摄食, 发育能量完全来自于卵内营养物质, 早期螅状体捕食能力主要受口和刺细胞两方面发育的影响。

参　考　文　献

丁耕芜, 陈介康, 1981. 海蜇的生活史. 水产学报, 5(2): 93—104

刘春胜, 陈四清, 庄志猛等, 2011. 海蜇四触手螅状体两种发生方式的观察. 动物学杂志, 46(3): 93—97

安永菊, 李曰中, 1997. 杂色蛤仔浮游幼虫阶段的食性研究. 水产科学, 16(1): 26—28

何振平, 王秀云, 任建功, 2006. 刺参苗种池塘小网箱培育试验. 水产科学, 25(11): 581—582

宋大祥, 1983. 无脊椎动物的系统演化. 生物学通报, 5: 9—12

陈伯云, 蔡友义, 陈德敬, 1985. 华贵栉孔扇贝浮游幼虫食性的研究. 厦门大学学报自然科学版, 24(3): 387—394

郑　重, 1964. 浮游幼虫生态研究. 自然杂志, 8: 493—498

郑　重, 1993. 海洋浮游幼虫变态和附着的生态研究. 生态学杂志, 12(3): 36—38

顾晓英, 尤仲杰, 沈伟良等, 2009. 饵料对毛蚶(*Scapharcas subcrenata*)不同发育期幼虫脂肪酸组成的影响. 海洋与湖沼, 40(1): 48—55

郭　平, 刘春洋, 鲁　男, 1987. 海蜇早期螅状幼体的饵料. 水产科学, 6(3): 10—13

黄海立, 邓陈茂, 符　韶, 2008. 珠母贝浮游幼虫饵料的研究. 水产养殖, 1: 1—4

Bayne B L, 1965. Growth and the delay of metamorphosis of the larvae of *Mytilus edulis* (L.). Ophelia, 2: 1—47

Campbell R D, 1987. Structure of the mouth of *Hydra* spp. A breach in the epithelium that disappears when it closes. Cell Tissue Res, 249: 189—197

Conand C, Byrne M, 1993. A review of recent development in the world sea cucumber fisheries. Mar Fish Rev, 55(4): 1—13

Dong J, Liu C Y, Wang Y Q, Wang B, 2006. Laboratory observations on the life cycle of *Cyanea nozakii* (Semeostomida, Scyphozoa). Acta Zoologica Sinica, 52(2): 389—395

Foighil D O, Taylor D J, 2000. Evolution of Parental Care and Ovulation Behavior in Oysters. Molecular Phylogenetics and Evolution, 15(2): 301—313

Groger H, Schmid V, 2001. Larval Development in Cnidaria: A Connection to Bilateria? Genesis, 29: 110—114

Grondahl F, 1988. Interactions between polyps of *Aurelia aurita* and planktonic larvae of scyphozoans: an experimental study. Mar Ecol Prog Ser, 45: 87—93

Lucas C H, 2001. Reproduction and life history strategies of the common jellyfish, *Aurelia aurita*, in relation to its ambient environment. Hydrobiologia, 451: 229—246

Manahan D T, Jaeckle W B, 1992. Implications of dissolved organic material in seawater for the energetics of abalone larvae *Haliotis rufescens*, a review. In: Shepherd S A, Tegner M J, Guzman del Proo S A ed. Abalone of the World, Biology, Fisheries and Culture. Fishing News Books, Oxford, 95—106

Martinez-Ponce D R, Searcy-Bernal R, 1998. Grazing rates of red abalone (*Haliotis rufescens*) postlarvae feeding on the benthic diatom *Navicula incerta*. J Shellfish Res, 17(3): 627—630

Nakanishi N, Yuan D, Jacobs D K *et al*, 2008. Early development, pattern, and reorganization of the planula nervous system in *Aurelia* (Cnidaria, Scyphozoa). Dev Genes Evol, 218: 511—524

Pitt K A, 2000. Life history and settlement preferences of the edible jellyfish *Catostylus mosaicus* (Scyphozoa: Rhizostomeae). Marine Biology, 136: 269—279

Schwarz J A, Weis V M, Potts D C, 2002. Feeding behavior and acquisition of zooxanthellae by planula larvae of the sea anemone *Anthopleura elegantissima*. Marine Biology, 140: 471—478

Widersten B, 1968. On the morphology and development in some cnidarian larvae. Zool Bidrg Uppsala, 37: 139—182

Widersten B, 1973. On the morphology of actiniarian larvae. Zool Sci, 2: 119—124

Yuan D, Nakanishi N, Jacobs D K *et al*, 2008. Embryonic development and metamorphosis of the scyphozoan *Aurelia*. Dev Genes Evol, 218: 525—539

STUDY ON PREDATION BEHAVIORS OF PLANULA AND NEWLY METAMORPHOSED POLYP OF *RHOPILEMA ESCULENTA*

LIU Chun-Sheng[1], ZOU An-Ge[4], ZHUANG Zhi-Meng[1], CHEN Si-Qing[1], WANG Xiang-Jie[2], WANG Shao-Jun[2], YAN Jing-Ping[1], LI Xu[3], LIU Chang-Lin[1]

(1. *Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Qingdao*, 266071; 2. *Shandong Marine Fishing and Production Management Station, Yantai*, 264001; 3. *Yangzhou University, Yangzhou*, 225009; 4. *Shandong Anyuan Fishery Limited Corporation, Yantai*, 265600)

Abstract　Predation behaviors of planula and newly metamorphosed polyp of *Rhopilema esculenta* were studied by comparative experiments and microscopic observation. Planula did not ingest before metamorphosis into a polyp. The polyp could prey on planula one day after metamorphosis, predation ability quickly increase after three days, and could feed on *Artemia nauplii*. On the basis of the study on polyp predation behavior, we found that the development of mouth and cnidoblast were two key factors influence the feeding behavior of planula and newly polyp of *R. esculenta*.

Key words　*Rhopilema esculenta*,　Planula,　Polyp,　Predation