

文章编号: 1674 - 5566(2011)06 - 0826 - 05

中华仙影海葵早期发育的初步研究

吴建平¹, 杨海萍¹, 刘海林¹, 张志勇¹, 钟俊生², 王建军³

(1. 江苏省海洋水产研究所, 江苏 南通 226007; 2. 上海海洋大学 水产与生命学院, 上海 201306; 3. 国家海洋局第三海洋研究所, 福建 厦门 361000)

摘要: 在生物进化研究中, 海葵的胚胎和幼体是研究二侧对称动物进化祖先较理想的实验动物。以室内实验方法研究了中华仙影海葵的胚胎、浮浪幼虫及幼海葵的发生、发育过程, 对各阶段的变化和形态特点进行了比较详细的描述, 并比较了中华仙影海葵与其他3种海葵的早期发育, 揭示了中华仙影海葵从性腺成熟到16触手幼海葵各个阶段的变态过程。

研究亮点: 首次报道了中华仙影海葵的早期发育, 开创性地以室内实验方法实现了中华仙影海葵的胚胎、浮浪幼虫及幼海葵的发生, 揭示了中华仙影海葵从性腺成熟到16触手幼海葵各个阶段的变态过程, 填补了国内海葵个体发生研究方面的空白, 对系统发生和动物进化研究具有重要意义。

关键词: 中华仙影海葵; 早期发育; 胚胎; 浮浪幼虫; 幼体附着; 幼海葵; 变态

中图分类号: Q 174

文献标志码: A

中华仙影海葵 (*Cereus sinensis*) 隶属于海葵目 (Actiniaria)、绿海葵科 (Sagartiidae)、仙影海葵属 (*Cereus oken*), 是一种辐射对称的二胚层海洋无脊椎生物^[1]。动物之间系统发生关系以及从二胚层辐射对称动物向三胚层二侧对称动物进化的演变机理一直是生物进化研究的热点, 刺胞类动物包括海葵是生物学家寻找二侧对称动物祖先的一类重要实验生物^[2]。海葵毒素已成为国内外药物研究乃至海洋药物开发的一个重要领域。并且海葵是一种极为美丽的观赏水族, 在珊瑚礁水域它和至少51种鱼类有着共生关系^[3], 同时, 海葵是海洋生态平衡的重要族群。中华仙影海葵是江浙一带沿海人民传统的食用种类, 俗称沙参, 其鲜美度可谓海鲜佳肴之最。

目前国内在海葵方面的研究主要体现在海洋生物调查中附带出现海葵生态分布方面的报道^[4], 另外在海葵多肽神经毒素结构与功能研究新进展^[5-6]、太平洋侧花海葵化学成分^[7]、星虫状海葵氨基酸和脂肪酸的组成与含量分析^[8]、玫

瑰红绿海葵触手 cDNA 表达文库^[9] 及黄海葵解剖学和主要器官组织学^[10] 等方面有研究报道。国际上海葵的研究历史悠久, 在生理生态、共生关系、海洋药物、繁殖发生和进化关系等方面均有大量研究报道。20世纪30年代起, 英国剑桥大学的 ROSS^[11] 和布里斯托尔大学的 MCFARLANE^[12] 等在海葵生理学方面做了大量研究, MCFARLANE 报道了和寄居蟹共生的一种美丽海葵 (*Calliactis parasitica*) 的耗氧量、自发性生理活动及兴奋与抑制、神经网络和二种传导系统、足盘脱离的协调, 神经肽 Antho-Rfamid 在美丽海葵肌肉和神经传导系统中的兴奋作用^[13] 以及猫泉海葵 (*Tealia felina*) 捕食准备的控制等; ROSS 等分别用药物、海葵抽提物、电刺激和高温环境针对细指海葵 (*Metridium senile*)、美丽海葵和猩红膨大海葵 (*Stomphia coccinea*) 进行了一系列生理实验; 生态学方面查明了海葵与虫黄藻^[14] 及小丑鱼^[15] 的共生关系; 发育生物学方面, 对小星海葵 (*Nematostella vectensis* Edwardsidae)^[16-17]、

收稿日期: 2011-02-21 修回日期: 2011-09-12

基金项目: 江苏省海岸带生态环境研究与评价业务建设 (BM2010601)。

作者简介: 吴建平 (1963—), 男, 副研究员, 研究方向为水产养殖和苗种繁殖基础生物学。E-mail: wjp2208@163.com

通讯作者: 杨海萍, E-mail: yhp98888@163.com

纵条矶海葵 (*Haliplanella lineate*)^[18]、赤道海葵 (*Heteractis magnifica*)、珍珠海葵 (*Actinia equina*)^[19]、侧花海葵 (*Anthopleura ballii* Cocks)^[20] 及与小丑鱼共生的二种海葵 (*Entacmaea quadricolor*, *Heteractis crispa*)^[21-22] 等种类均有研究报道。

海葵繁殖生物学特别是发育生物学方面的研究在我国仍处于空白,2010年,我们在开展了中华仙影海葵的人工驯养的基础上,对繁殖生态进行了探索,本文仅报道中华仙影海葵早期发育的初步研究结果,旨在为生物进化研究提供基础的科学依据。

1 材料与方法

1.1 亲体培育

中华仙影海葵在江苏沿海滩涂大潮汛退潮时挖掘取得,海上挖掘的天然海葵经模拟自然条件驯养3个月后选取30只作为亲体使用。挑选的亲体培养在塑胶水槽中,用砂滤海水充气培养,每天傍晚投喂切成约5 cm³的新鲜鱼肉1次。次日凌晨移除残饵及消化残余物,换出全部培养海水。检查产卵情况,收集受精卵孵化。

1.2 受精卵孵化及幼体培育

受精卵孵化及幼体培育在30 L玻璃水槽中进行,使用天然砂滤海水,水温24~28℃,盐度20~26,充气培养,每日换水50%。浮浪幼虫投喂直径50~80 μm的颗粒饲料,幼海葵投喂卤虫无节幼体、蛸足类、糠虾和鱼虾肉作饵料,每日2次足量投喂。浮浪幼虫后期投放聚乙烯附苗器供幼体附着。

1.3 发育观察

孵化期和胚胎发育期每1 h至2 h观察检查1次,浮浪幼虫期后观察间隔时间延长至4 h到每日观察2次。观察时在显微镜下检查各期发育状况,并用摄影记录。

2 结果

中华仙影海葵的早期发育过程概括为:受精卵,囊胚,原肠期,浮浪幼虫期,海葵幼体(图1)^[20]。受精过程约1 h,1 h后看到细胞分裂,到16细胞约为0.5 h,整个胚胎发育过程约为8~10 h,浮浪幼虫36~48 h后体内生出8个隔膜,约经5~6 d生长开始附着变态为幼海葵。

2.1 成熟产卵

中华仙影海葵主要行有性生殖,其性腺附生于肠腔隔膜上。性细胞来源于肠腔的内胚层,由间细胞分化而来(图版-1~2),成熟的中华仙影海葵个体分别将精细胞和卵细胞通过口排入海水中,受精卵在海水中孵化发育(图版-3)。

2.2 胚胎发育

受精卵沉到海水底层,卵径150~200 μm(图版-4),受精卵表面均匀分布一层绒毛,长度约10 μm。受精卵经过多次卵裂(图版-5)后形成一个中空的细胞球,进入囊胚期,之后一个顶端的细胞开始内陷,转变发展成原肠胚(图版-6),原肠胚由二层细胞和一个中空腔组成,原肠腔的开口即为原口。原肠胚各个细胞的绒毛已吸收,在外胚层外侧均匀长出一圈较长的纤毛,长度约为胚胎的1/7,原口的对面顶端长了一簇长鞭毛,长度约为胚胎的1/2,长鞭毛由于细小且在运动无法准确计数,应在8~12根之间,原肠胚逐渐发育成为浮浪幼虫(图版-7~11)。

2.3 浮浪幼虫

浮浪幼虫个体260 μm左右,藉纤毛的摆动朝反口方向运动,反口端长鞭毛起感觉作用,快速游动过程中长鞭毛可以散开也可以收拢成一束。原口处外胚层向内生成一个矩形的管即咽,咽扁形,两端为口道沟(又称水管)。浮浪幼虫开始摄取海水中小型浮游生物,取食时口吸住食物,口盘外翻,包裹吞入肠腔中。随着不断的生长,浮浪幼虫的个体也有所长大,浮浪幼虫的形态随发育生长和摄食量不同变化较大,可呈现近圆形、哑铃形及鼓胀形等不同的形态。浮浪幼虫肠腔内发育出8个隔膜,口周围对应8个隔膜生出小突起成为8个触手原基(图版-12)。

2.4 附着

浮浪幼虫约经5~6 d生长个体长度达380 μm~420 μm,最大个体可达到500 μm,口端变平而且增大,浮浪幼虫在硬质的基面上附着,附着时先用口吸附在附着基表面,随后反口端长鞭毛脱落,发育出基部,幼体翻过来用基部附着在附着基上。绝大部分附着在附着基向上的一面(图版-13)。

2.5 幼葵发育

浮浪幼虫附着后触手原基逐渐生长形成8条触手,8条触手几乎等长(图版-14),触手上生

有刺细胞用于捕食浮游动物。随着生长发育的进行,肠腔内生出新的隔膜,同时在8条触手的基部交界处生出8个新的触手原基(图版-15)。海葵幼体随后生长成为16触手幼葵(图版-16)。幼海葵有时会从附着基上脱落下来,脱落的幼海葵会吸水鼓胀并随水漂流,在水流缓和处会重新吸附到硬质的基面上栖居。

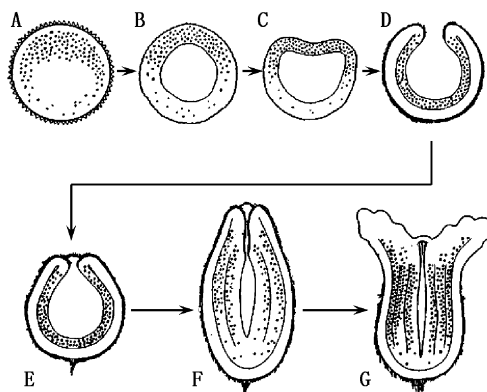


图1 海葵早期发育顺序示意图

Fig.1 Early developmental sequence of sea anemone

A. 受精卵; B. 囊胚; C. 原肠初期; D. 原肠后期; E. 浮浪幼虫早期; F. 浮浪幼虫后期; G. 海葵幼体。

3 讨论

海葵的浮浪幼虫附着在附着基的上方,其基部在下附着在硬质的基面上,口盘朝上。中华仙影海葵的浮浪幼虫附着方向与水母浮浪幼虫附着方向相反,海蜇的浮浪幼虫绝大部分附着在附着基的下侧形成螵状体,螵状体的柄部向上,口端向下,呈倒垂状^[23]。这一区别与它们以后的发育生长规律及生态习性有关,海蜇的螵状体进一步横裂释放碟状幼体掉入水体中,碟状幼体发育为海蜇营浮游生活,海蜇浮游生活期中绝大部分时间口盘朝下;中华仙影海葵幼体附着后即发育成为幼海葵,没有碟状体变态过程,幼海葵直接发育生长为海葵成体,主要营挖掘型固着生活,海葵栖居生长期口盘朝上。

中华仙影海葵浮浪幼虫附着后初生触手的数目为8条,8条触手几乎等长,肠腔内对应的隔膜数为8个,随后8条触手的间隙再生长出与隔膜系相对应的触手,形成16条触手的小海葵。REITZEL等^[17]报道小星海葵(*Nematostella vectensis*)浮浪幼虫发育出2至4个触手原基后生长出4条触手,随后形成8~16条触手;SCOTT

和HARRISON^[21]发现珊瑚礁海域与小丑鱼共生的两种海葵(*Heteractis crispata*和*Entacmaea quadricolor*)的幼体发育,*Heteractis crispata*大部分个体在6d后生出8条触手,8条触手长度几乎相等,后续的触手以三倍或二倍的数目增加;*Entacmaea quadricolor*大部分个体在7d后生出12条触手,通常3条触手最长,3条略短,剩下6条触手更短。海葵触手的数目与隔膜系相对应,隔膜的产生一般比触手早,浮浪幼虫附着后初生触手的数目随海葵的种类而异,属于种的特异性。

ISOMURA等报道了一种侧花海葵(*Anthopleura* sp.)的无性繁殖^[24];REITZEL等^[17]指出了小星海葵(*Nematostella vectensis*)的两种无性繁殖方式。海葵无性繁殖有纵裂、横裂、足盘断裂和芽生等方式,中华仙影海葵主要行有性生殖,发育到八至十六触手过程中在有外部损伤时观察到有裂殖式无性繁殖,关于中华仙影海葵的无性繁殖有待于进一步探讨。

参考文献:

- [1] 裴祖南. 中国动物志:腔肠动物门 海葵目 角海葵目 群体海葵目[M]. 北京:科学出版社,1998:28-32.
- [2] MARTINDALE M Q, HEJNOL A. A Developmental Perspective: Changes in the Position of the Blastopore during Bilaterian Evolution[J]. *Developmental Cell*, 2009, 17(2): 162-174.
- [3] ARVEDLUND M, IWAOKI K, BROLUND T M. Juvenile *Thalassoma amblycephalum* Bleeker (Labridae, Teleostei) dwelling among the tentacles of sea anemones: A cleanerfish with an unusual client[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2006, 329(2): 161-173.
- [4] 刘缠民,王秀琴,冯照军. 连云港海岸岩相潮间带海葵的多样性及生物量[J]. *动物学杂志*, 2003, 38(2): 47-50.
- [5] 王艳,周培根,戚小玉. 海洋生物中神经毒素的研究进展[J]. *上海水产大学学报*, 2002, 11(3): 283-288.
- [6] 张均顺,张培军. 海葵多肽神经毒素结构与功能研究新进展[J]. *海洋与湖沼*, 1998, 29(3): 212-218.
- [7] 张淑瑜,易杨华,汤海峰. 太平洋侧花海葵中的化学成分(I)[J]. *第二军医大学学报*, 2002, 23(3): 250-253.
- [8] 周化斌,金建钰,张永普. 星虫状海葵氨基酸和脂肪酸的组成与含量分析[J]. *河南科学*, 2004, 22(4): 484-486.
- [9] 刘文华,王义良,陈慧萍. 玫瑰红绿海葵触 cDNA 表达文库的构建和初步分析[J]. *生物工程学报*, 2002, 18(6): 749-753.
- [10] 李霞,贾玉妹,李雅娟. 黄海葵解剖学和主要器官组织学的研究[J]. *大连水产学院学报*, 2004, 19(3): 171-175.
- [11] ROSS D M. Facilitation in sea anemones. iv. The quick response of

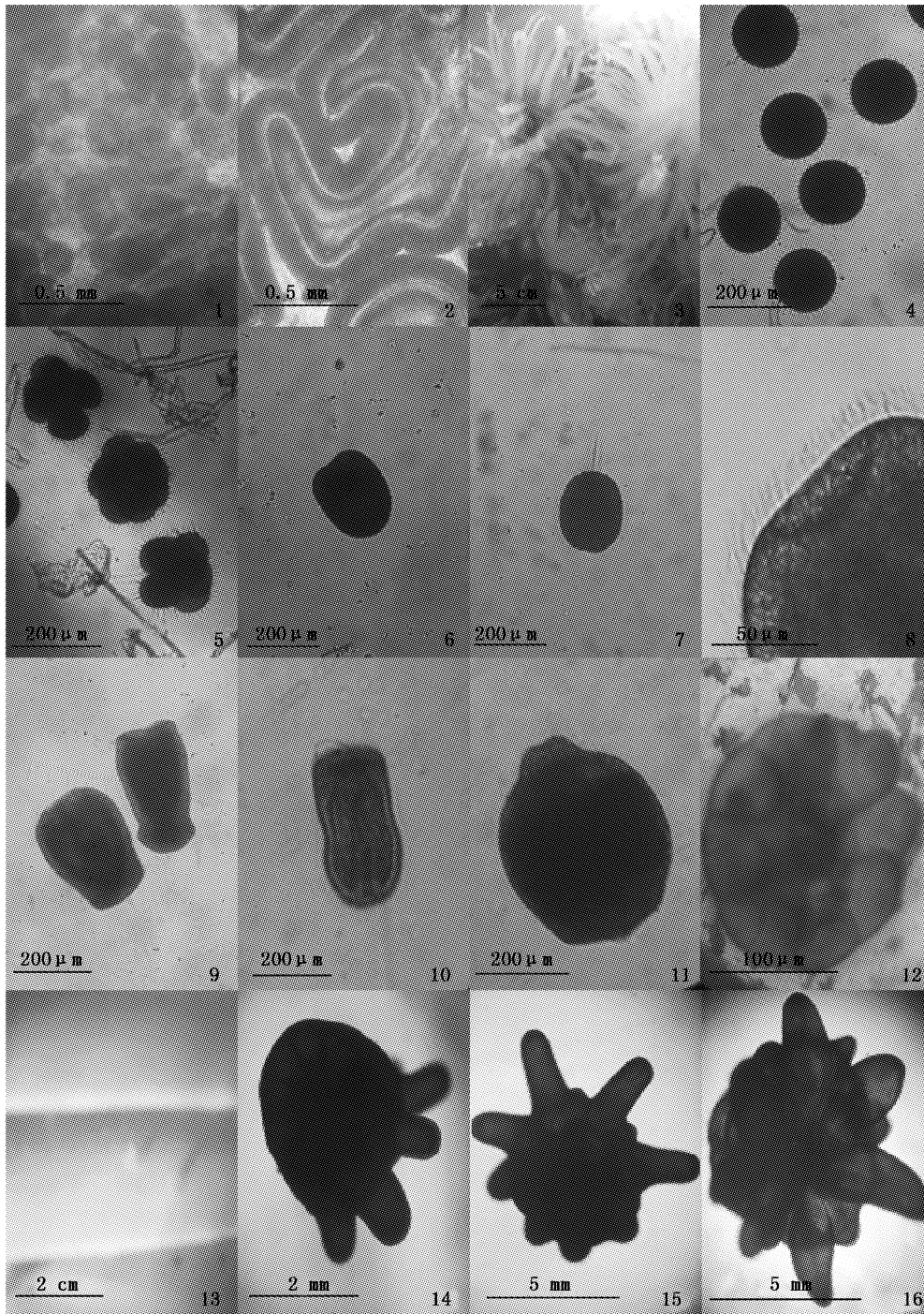
- Calliactis parasitica* at high temperatures[J]. The Journal of Experimental Biology, 1955, 32: 815-821.
- [12] MCFARLANE I D. Control of preparatory feeding behaviour in the sea anemone *Tealia felina* [J]. The Journal of Experimental Biology, 1970, 53: 211-220.
- [13] MCFARLANE I D, GRAFF D, GRIMMELIKHUIJZEN C J P. Excitatory actions of antho-rfamide, an anthozoan neuropeptide, on muscles and conducting systems in the sea anemone *Calliactis parasitica* [J]. The Journal of Experimental Biology, 1987, 133: 157-168.
- [14] SMITH H G. The significance of the relationship between actinians and zooxanthellae [J]. The Journal of Experimental Biology, 1939, 16: 334-345.
- [15] HOLBROOK S J, SCHMIT R J. Growth, reproduction and survival of a tropical sea anemone (Actiniaria): benefits of hosting anemonefish [J]. Coral Reefs, 2005, 24(1): 67-73.
- [16] ECKELBARGER K J, HAND C, UHLINGER K R. Ultrastructural features of the trophonema and oogenesis in the starlet sea anemone *Nematostella vectensis* (Edwardsiidae) [J]. Invertebrate Biology, 2008, 127(4): 381-395.
- [17] REITZEL A M, BURTON P M, KRONE C. Comparison of developmental trajectories in the starlet sea anemone *Nematostella vectensis*: embryogenesis, regeneration, and two forms of asexual fission [J]. Invertebrate Biology, 2007, 126(2): 99-112.
- [18] MCMANUS M G, PLACE A R, ZAMER W E. Physiological variation among clonal genotypes in the sea anemone *Haliplanella lineata*: growth and biochemical content [J]. Biological Bulletin, 1997, 192(3): 426-443.
- [19] YANAGI K, SEGAWA S, TSUCHIYA K. Early development of young brooded in the enteron of the beadlet sea anemone *Actinia equina* (Anthozoa: Actiniaria) from Japan [J]. Invertebrate Reproduction and Development, 1999, 35(1): 1-8.
- [20] DAVY S K, TURNER J R. Early Development and Acquisition of Zooxanthella in the Temperate Symbiotic Sea Anemone *Anthopleura ballii* (Cocks) [J]. Biological Bulletin, 2003, 205(1): 66-72.
- [21] SCOTT A, HARRISON P L. Broadcast spawning of sea anemone, *Entacmaea quadricolor* and *Heteractis crispa*, that host anemonefish [J]. Invertebrate Reproduction and Development, 2007, 50(3): 163-171.
- [22] SCOTT A, HARRISON P L. Larval settlement and juvenile development of sea anemones that provide habitat for anemonefish [J]. Marine Biology, 2008, 154(5): 833-839.
- [23] 张洪芬. 海蛰人工育苗及养殖技术 [J]. 水产养殖, 2006, 27(2): 21-23.
- [24] ISOMURA N, HAMADA K, NISHIHARA M. Internal brooding of clonal propagules by a sea anemone, *Anthopleura* sp. [J]. Invertebrate Biology, 2003, 122(4): 293-298.

Initial study on early development of the sea anemone *Cereus sinensis* Verrill

WU Jian-ping¹, YANG Hai-ping¹, LIU Hai-lin¹, ZHANG Zhi-yong¹, ZHONG Jun-sheng², WANG Jian-jun³
 (1. Marine Fisheries Research Institute of Jiangsu Province, Nantong 226007, Jiangsu, China; 2. College of Fisheries and Life Science, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China; 3. Third Institute of Oceanography, State Oceanic Administration, Xiamen 361000, Fujian, China)

Abstract: In biological evolution research area, the embryo and larva of sea anemone are important experimental animal to find the bilaterian evolutionary developmental ancestor. Based on the early developmental process and morphological characters of the sea anemone, *Cereus sinensis*, in the laboratory, its embryo development, planula stage, larval settlement and juvenile polyp developmental stages were described in this study. At the each stage, the changes of morphological characters, shape size and inner structure of zygote, egg cleavage, planula larval and polyp was observed along with the early developmental sequence. Photo picture was recorded in the study to present the live status. The difference of larval settlement between sea anemone *Cereus sinensis* and jellyfish *Rhopilema esculentum* was discussed. The comparison on early development of *Cereus sinensis* with three other species of sea anemones was made to elucidate the distinction of tentacle eruption. The process of metamorphosis from the oocyte to the 16 tentacles juvenile polyp of the sea anemone *Cereus sinensis* was illustrated.

Key words: *Cereus sinensis*; early development; embryo; planula; larval settlement; juvenile polyp; metamorphosis



图版 各发育阶段形态

Plate Characteristics of each developmental stage

1. 成熟卵巢; 2. 成熟精巢; 3. 精、卵排放(左侧土灰为排卵, 右侧乳白色为排精); 4. 受精卵; 5. 卵裂; 6. 原肠胚; 7-11. 浮浪幼虫(8. 示口和体表纤毛, 10. 发育出8个隔膜); 12. 触手原基; 13. 附着(示附苗板); 14. 8触手幼葵; 15. 8触手幼葵(触手基部间续生触手原基); 16. 16触手幼葵。