

婆罗囊螺早期发育的初步研究*

孙爱丽^① 李太武^{①**} 苏秀榕^① 王志铮^②

(^①宁波大学生命科学与生物工程学院 宁波 315211; ^②浙江海洋学院渔业学院 舟山 316004)

摘要: 描述了婆罗囊螺(*Retusa borneensis*)从受精卵到幼虫孵化后的发育过程,婆罗囊螺为雌雄同体的一年生贝类,在浙江沿海繁殖期是6~9月,盛期在7~8月。婆罗囊螺为体内受精种类,胚胎发育过程为变态发育,可以分为卵裂、囊胚、原肠胚、担轮幼虫和面盘幼虫等几个阶段。个体发育从受精卵的卵裂开始,卵裂为螺旋形的全裂。卵裂不断进行,囊胚形成,后以外包和内陷方式共同形成了原肠胚。婆罗囊螺的面盘幼虫在膜内就已经形成,并且具备运动能力,但是其面盘和纤毛远没有膜外面盘幼虫发达。幼虫浮游一段时间后,就营匍匐生活,然后变态发育为稚贝。本文还就婆罗囊螺的繁殖期、繁殖力、交配产卵和繁殖特性等做了进一步的讨论。

关键词: 婆罗囊螺; 发育生物学

中图分类号: Q954 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263(2004)05-87-04

Preliminary Study on the Early Development of *Retusa borneensis*

SUN Ai-Li^① LI Tai-Wu^① SU Xiu-Rong^① WANG Zhi-Zheng^②

(^① Faculty of Life Science and Biotechnology, Ningbo University, Ningbo 315211;

^② Faculty of Fishery, Zhejiang Ocean University, Zhoushan 316004, China)

Abstract: The development of *Retusa borneensis*, from fertilized egg to juvenile is described. *Retusa borneensis* is monoecism and annotinous. Its spawning period in the Zhejiang coast eastern China Sea is from June to September, and the its peak reproductive period is from July to August. The *R. borneensis* performs internal fertilization. Metamorphosis is necessary during the development courses, which can be divided artificially into cleavage, blastula, gastrula, trochophora, creeping larva veliger and juvenile stages. Cleavage is spiral and holoblastic, and results in the formation of blastula. Gastrulation occurs partly by epiboly and partly by invagination. The veliger form is assumed within the egg membrane, which can move automatically. The velar and cilia are comparatively less well developed than that of planktonic veligers. Planktonic veligers creep for several days, and then become the juvenile *R. borneensis* after the metamorphosis period. Besides, the reproductive period, the mating and spawning, the features of reproduction were discussed in this article.

Key words: *Retusa borneensis*; Developmental biology

婆罗囊螺(*Retusa borneensis*)隶属于软体动物门(Mollusca)、腹足纲(Gastropod)、后鳃亚纲(Opisthobranchia)、头楯目(Cephalaspidea)、囊螺科(*Retusidae*)、囊螺属(*Retusa*),俗称“吐铁”、“哑巴泥螺”,是暖水性种类,分布于我国浙江、海南省的海南岛和西沙群岛、香港、广东省深圳等地^[1,2],是浙江沿海潮间带泥沙滩优势种类之一,目前尚无利用价值。但其资源发生量大,种群扩散能力强,是滩涂养殖贝类饵料和栖息空间的

主要竞争者。

人们早在20世纪60年代就对囊螺属动物进行了

* 浙江省科技厅科研项目(No. 21102058);

** 通讯作者, E-mail: litaiwu@hotmail.com;

第一作者介绍 孙爱丽,女,25岁,硕士研究生;研究方向: 虾贝遗传与病害防治; E-mail: ailisun@sina.com。

收稿日期: 2003-11-20, 修回日期: 2004-07-25

研究, Smith 于 1967 年发表了关于 *Retusa obtuse* 系统发生的论文, 开始了囊螺属动物的研究^[3]。但由于该属动物大多形体微小, 栖息于泥沙中, 采样困难, 再加上没有可观的经济价值, 因而研究进展缓慢, 多数研究还停留在个体水平。目前对囊螺属动物的研究在发生方面存在两个重要的聚焦点: 贝壳螺旋的方向和总体的发生模式类型^[4,5]。该螺的繁殖力强, 生物量大, 对泥螺等滩涂贝类的养殖构成敌害, 为了防治该螺并利用这种生物资源, 作者开展了一系列的研究, 本文报道了开展的婆罗囊螺早期发育生物学的研究结果, 以期为进一步对囊螺属动物的基础研究提供资料。

1 材料与方法

2002 年 7 月, 从浙江省岱山县仇江门海滩取得婆罗囊螺成体, 带回实验室, 模拟滩涂自然环境的孵化条件, 在培养槽(30 cm × 15 cm)内进行培养。培养用海泥和海水均取自自然海区, 海水未加过滤, 在室内自然温度下培养, 海水淹没海泥的程度随自然海区潮汐的变化而变化。

用 Olympus 显微镜进行观察并拍照, 连续记录其胚胎发育过程, 直到孵化出膜。同时每天定期从海滩采样观察, 把自然发生与室内发生进行比较并做必要的补充。

2 结果

2.1 胚胎发育 婆罗囊螺在胚胎发育初期, 体积增加不明显, 但身体的形态结构发生了很大的变化(图版 I: 1~11, 见封 2)。发育到膜内担轮幼虫时, 可以在膜内转动。在膜内的阶段依靠卵黄营养, 当从卵带中浮游出来之后, 便开始摄食, 生长速度比较缓慢, 变态时生长停止。但浮游幼虫的体积明显大于膜内单轮幼虫, 与其它贝类相似, 幼年的稚贝生长迅速, 到成体时生长又逐渐缓慢或停止, 婆罗囊螺的生长不仅是由内在遗传条件决定, 而且与生活环境(特别是温度)密切相关。受精卵的卵裂是从卵产出体外开始的, 可人为划分为 7 个时期。

2.1.1 卵裂期(cleavage stage)

二细胞期: 卵裂始于卵产出母体之后 3~5 h。受精卵圆形, 直径在 150 μm 左右(图版 I:1), 婆罗囊螺的卵裂为螺旋型, 是不等全裂。第二极体出现以后不久, 就开始第一次卵裂, 细胞横向拉长, 形成大小基本相等的两分裂球, 分裂沟较深, 两分裂球界限清楚, 细胞质分裂均匀, 形成二细胞期。第一次卵裂为经裂(图版 I: 2)。

四细胞期: 第一次卵裂完成以后大约 50 min, 开始第二次卵裂, 第二次卵裂同样为经裂, 两个分裂球分裂成四个分裂球, 完全分裂之后的四个分裂球大小相等, 四细胞期的分裂球在一个平面上排列, 分裂球之间界限明显, 中心有一颜色较浅的区域(图版 I:3)。

八细胞期: 第三次分裂为纬裂, 始于产卵以后 4.5 h 左右, 形成四大四小八个分裂球, 动物极四个小分裂球, 植物极四个大分裂球, 小分裂球位于两个大分裂球之间, 表现出螺旋卵裂方式。分裂时间不同步, 分裂速度也不一样, 镜检时, 在同一卵带内可同时见到不同细胞期共存的情况, 胚体中心的淡色小区不明显(图版 I: 4)。

十六细胞期: 第四次分裂也为纬裂, 分裂球向左斜上方分裂, 形成十六细胞期, 分裂球越来越小, 但分裂球之间的界限仍然清楚可辨(图版 I:5), 此期大约在产卵以后 6.5 h。

多细胞期: 以后随着经纬裂的交互进行, 分裂球逐渐增多, 体积逐渐变小, 分裂球之间的界线逐渐变的模糊(图版 I:6)。

2.1.2 囊胚期(blastula stage)和原肠期(gastrulae stage)

囊胚期和**原肠期**在外形上不易区分。产卵之后 12 h, 胚胎变为圆球形, 达到囊胚期, 此时分裂沟较深, 细胞均向外凸, 植物极细胞明显大于动物极细胞。在囊胚末期, 动物极小分裂球分裂速度快于植物极大分裂球, 并向植物极延伸外包, 同时, 植物极细胞缓慢内陷形成一个小孔, 成为胚孔即原口, 形成原肠胚。胚体形状变化不大, 略呈圆三角形, 在原口和反原口顶板附近出现稀少的纤毛, 胚体内的细胞逐渐分化成一个原管状的原肠, 是消化道的雏形, 以后发育成为消化道。此时的胚体借助纤毛的摆动, 在卵膜内可作缓慢的转动, 胚体形状变化较大, 此期约在产卵之后 18 h(图版 I:7)。

2.1.3 担轮幼虫期(trochophora stage) 在原肠后期, 胚体拉长呈椭圆形, 顶板上纤毛逐渐增多变得明显, 原口周围纤毛增多, 形成较明显的口前纤毛环, 胚体依靠纤毛有规律的摆动, 在膜内开始转动, 此时的胚体亦称膜内担轮幼虫期。通过镜检观察, 幼虫一般都表现为逆时针方向旋转, 转速较快。此期约在产卵之后 38 h。担轮幼虫期出现了足原基和壳腺, 在担轮后期, 出现了足的雏形和薄而透明的壳, 呈螺旋状, 纤毛盘在足的上方内凹陷, 面盘雏形几近形成(图版 I:8)。

2.1.4 面盘幼虫期(veliger stage) 大约在产卵之后 48 h 达到膜内面盘幼虫期。此时螺壳明显增大, 还隐约可见壳上的生长纹。在面盘后期, 出现眼点和心囊, 眼点呈黑褐色, 大而明显。心囊位于身体的背面, 并开始心

跳。以后逐渐出现了胃和肠等消化器官(图版 I:9~11)。在膜内面盘幼虫后期,随着面盘的急剧伸缩和幼虫自身的剧烈运动,配合足的频繁伸缩,胚体在膜内边转动边出膜,卵带胶状物质(三级卵膜)此时也逐渐融化。在 28.5℃ 条件下,出膜时间为受精后的 72 h 左右。面盘幼虫出膜后即营浮游生活,其面盘扩张为明显的左、右两叶,与游泳生活相适应,幼虫借助面盘纤毛的摆动进行摄食和运动。初孵幼体呈淡黄色,贝壳透明,壳腺生在幼虫的背方,贝壳已经明显可见(图版 I:12~15)。幼虫一般在底层旋转活动,只有极少数幼虫在水体上层活动。浮游期一般为 3 d,与水温 and 饵料有密切关系,然后逐渐转入水底,营匍匐生活。

2.1.5 匍匐幼虫期(creeping stage) 随着发育的进行,幼虫壳日益变长、变厚、加重,生长纹也变得更加明显。贝壳呈逆时针方向向后旋转增加,壳口变宽。幼虫出现鳃腔和鳃丝,鳃丝在鳃腔内不停地摆动,心囊仍然位于身体的背部,并随着壳的逐渐生长、旋转而转向后方。此时,幼虫可以匍匐也可以游泳,匍匐时面盘向后缩,用足部爬行。随着幼虫发育,足部逐渐发达,面盘逐渐缩小、退化,幼虫进入匍匐中期。此时心囊已经发育形成心脏,位于身体的后方,眼点位于口的两旁,消化管明显,随着生长发育的进行,螺壳的壳口部分扩张,螺旋部逐渐卷入壳内,足部日益发达,足蹼面及边缘纤毛发达,此期幼虫进入匍匐后期,完全营匍匐生活。

2.1.6 幼螺形成期(juvenile stage) 贝壳进一步发育,螺旋部埋入壳内,壳口日益扩张,鳃腔的位置由原来的近壳口旁移至心脏后方。消化道的弯曲状特征逐渐变的明显,末端的肛门向腹部移动,变成弯曲形,整个内脏囊延长,向左旋转,幼虫因而形成不对称的体制,外套腔因此开口于后方。足部可以爬行,变态至此完成。眼点消失,其余各内部器官和外型与成螺基本一致,进入幼螺期,可以自由独立生活。

3 讨论

3.1 交配与产卵习性 婆罗囊螺为雌雄同体,异体受精。交配后,婆罗囊螺在滩涂上缓慢自由爬行,找到适宜的栖息地后,就钻到泥砂中,准备产卵。产卵时,婆罗囊螺将头盘和生殖孔露在洞口,螺旋部则埋在泥中,从生殖孔中产出胶质卵带,成盘旋的细丝状,长约 13~20 cm 不等,因个体而异,直径约 2 mm。卵带由粘液腺和蛋白腺的分泌物共同组成,卵带内的卵子呈螺旋状分布在胶质物中。排卵完毕后,婆罗囊螺随即产生细长且有韧性的丝,将末端深埋在泥中,由该丝把卵带固

定在泥土的表面,产卵过程大约需半小时,据观察,婆罗囊螺通常在傍晚和夜间产卵,白天一般不产卵,而且产卵集中在大潮水(即农历每月初一或者十五)前后,在繁殖盛期,每次大潮时间都有一批螺产卵,但小潮期间绝不产,母体在产卵后不久就死去。而两大潮间的 15 d 间隔正好是婆罗囊螺从受精卵发育到自由生活的稚贝的时间。在自然海区,婆罗囊螺将卵带产在水潭的边缘或斜坡上,这样可以保证退潮以后卵群仍可浸在海水中,不会因干露或强烈的阳光(紫外线)对受精卵造成伤害。到了繁殖季节,婆罗囊螺的贝壳表面通常会被有锈红色的外皮,贝壳因而也由原来的灰色变成暗红色(图版 I:16)。关于这一变化的机理尚未见有合理的解释,还需做进一步的研究。

3.2 繁殖力 刚产出的卵带为透明的细丝,在自然水域中呈漂浮状,能随水流在原地飘浮。卵带长度从 13~20 cm 不等,其直径和长度亦因个体而异,一般较大个体婆罗囊螺所产的卵带长。据统计 0.2 cm 长的卵带平均含有 137 粒卵,因此每个个体每次的产卵量在 8 905~13 700 粒之间。婆罗囊螺排出的受精卵绝大多数都能正常发育,观察发现,受精卵的孵化率可达 90% 以上,只有少数受精卵不能正常发育。

3.3 胚胎发育类型 后鳃类动物的幼虫发育到面盘幼虫后期孵化出卵囊营自由生活,但也有某些种类为直接发生,即胚胎发育在卵囊内进行,在孵化前期,他们的许多成体特征已经出现,没有面盘幼虫游泳期,孵化后直接开始营底栖生活^[1,6]。人们把发育的生态学范畴称为发育类型。1967 年 Smith 在总结前人研究的基础上提出了改进意见^[3],简单明了地将后鳃类的发育划分为三个类型:其一,个体发育必须经过以浮游生物为食的幼虫阶段;其二,个体发育经过自由游泳的幼虫阶段,但幼虫靠孵化卵中剩余的蛋黄作为营养;其三,个体发育为直接发育。Thompson 调查了世界各地 68 种后鳃类,发现其中 48 种为第一类型^{[7]*}。婆罗囊螺的发育特点与 Smith 对 *Retusa obtuse* 的研究结果^[3] 相一致,符合第一发育类型特征:即个体发育经过浮游营养的幼虫阶段,卵室中含有很多卵子,卵细胞小,面盘幼虫在短的时间内孵化,自由游泳的面盘幼虫没有足,但有发育很好的面盘,游泳期大约为 3~8 d。婆罗囊螺在中期面盘幼虫期以前主要由卵黄提供营养;在中期面盘幼虫期以后,卵黄已经消耗殆尽,幼虫的营养则主要

* Cheban E M. Morphology of male reproductive system in taxonomy of the genus *Retusa* Brown, 1827 (Cephalaspidacea: Retusidae). Systematic, Phylogeny and Biology of Opisthobranch Molluscs: 2nd International Workshop of Malacology, Menfi, June 10 - 14 1999. Abstracts. p. 26. Menfi. 1999.

是由卵带中包被的粘稠状蛋白腺分泌物提供,到幼虫要从卵带中孵化出时,卵带中的蛋白腺液因营养成分被幼虫耗尽而由原来的粘稠状变得稀薄破碎。同时 Ockelman 在广泛调查海洋无脊椎动物发育类型的报告中指出,在有壳的后鳃类动物中,不存在直接发育的类型^[8],本研究与此结论是完全吻合的。

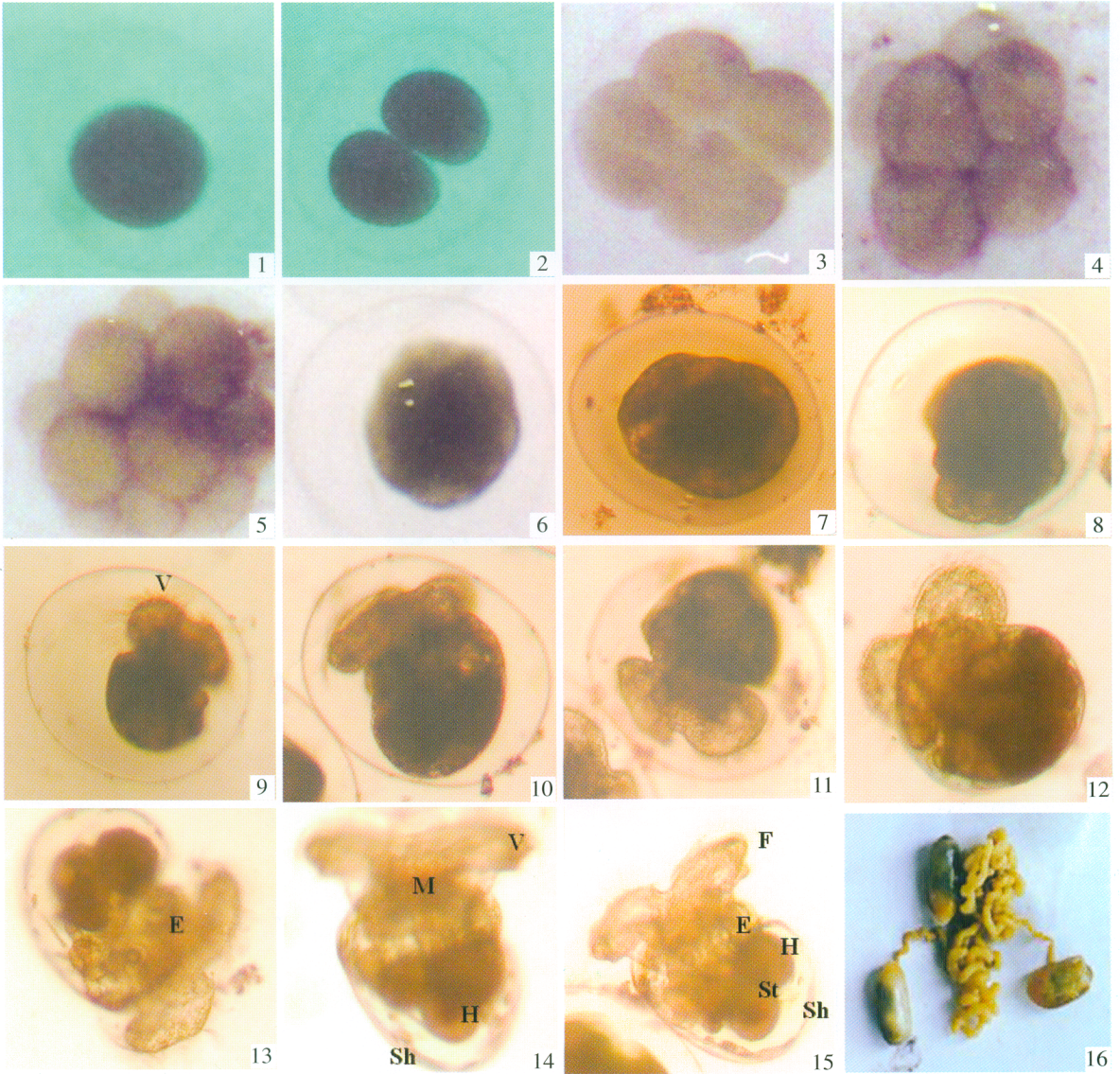
3.4 胚胎发育特点 婆罗囊螺的胚胎发育较快,在 6、7 月份,自然海区温度为 28~29℃ 的条件下,产卵后 7~10 d 即可以进入匍匐生活,从受精卵排出到稚贝形成大约需要经过 15~20 d。总的生长发育时间比报道过的后鳃类其它种类要快。如:泥螺在匍匐期一个月后完成变态过程成为幼螺^[1]。此外,婆罗囊螺怀卵量大、繁殖次数多。这刚好与林光宇“后鳃类卵子的大小和胚胎期的长短有一个正的相互关系,和产卵量有一个负的相互关系^[1]”的结论一致。

3.5 成体发育特点 婆罗囊螺成体的贝壳,其壳口的位置在螺轴的右侧,属于右旋(dextral)^[6]。婆罗囊螺发育到担轮幼虫时会在卵膜内逆时针方向旋转,与其它后鳃类的幼虫相似,其幼虫旋转的方向开始时是左边。幼虫最初的旋转方向似乎和成体旋向没有必然联系,因为泥螺担轮幼虫表现为顺时针方向转动^[1],而泥螺成体的贝壳也表现为右旋,消化道和神经系统是扭曲的最好证据,但是从发育过程上看,这种不对称结构在这些器官系统最初发生出现的时候就表现出来了,个体发育过程中,并没有观察到扭曲过程的发生。

致谢 在实验样品采集过程中得到岱西镇冯庆立先生和陈松波先生的帮助,在此谨表示诚挚的谢意!

参 考 文 献

- [1] 林光宇,中国动物志(腹足纲,后鳃亚纲,头楯目),北京:科学出版社,1997.
- [2] 齐钟彦,马绣同,王祯瑞等.黄渤海软体动物.北京:农业出版社,1989.
- [3] Smith S T. The development of *Retusa obtuse* (Montague) (Gastropoda, Opisthobranchia). *Can J Zool*, 1967, **45**:737~764.
- [4] Ghiselin M T. Reproductive function and the phylogeny of opisthobranch gastropoda. *Malacologia*, 1966, **3**:327~378.
- [5] Smith S T. The evolution and life history of *Retusa obtuse* (Montagu) (Gastropoda Opisthobranchia). *Canadian Journal of Zoology*, 1967, **45**:397~405.
- [6] 蔡英亚,张英,魏若飞等.贝类学概论.上海:上海出版社,1979.
- [7] Berry A J, Purvis J, Redhakrishnan K V. Reproductive system and spermatogenesis in the opisthobranchia gastropoda *Retusa obtuse* (Montagu). *J Mollusk Stud*, 1992, **58**:357~367.
- [8] Berry A J. Annual cycle in *Retusa obtuse* (Montagu) (Gastropoda Opisthobranchia) of reproduction, growth and predation upon *Hydrobia ulvae* (Pennant). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1988, **117**:197~209.



1. 受精卵(fertilized egg) × 156; 2. 二细胞期(2-cell stage) × 156; 3. 四细胞期(4-cell stage) × 156; 4. 八细胞期(8-cell stage) × 156; 5. 十六细胞期植物极(16-cell stage, vegetal pole) × 156; 6. 多细胞期(many cells stage) × 156; 7. 原肠胚(gastrulae) × 311; 8. 担轮幼虫(membrane inside of trochophora) × 311; 9. 膜内面盘幼虫(intra-membrane veliger) × 311; 10. 膜内面盘幼虫中期(metaphase of intra-membrane veliger) × 311; 11. 膜内面盘幼虫后期(anaphase of intra-membrane veliger) × 311; 12. 面盘幼虫(veliger) × 311; 13. 面盘幼虫腹面观(veliger ventral view) × 311; 14. 面盘幼虫背面观(veliger dorsal view) × 311; 15. 面盘幼虫不同器官腹面观(veliger ventral view) × 311; 16. 卵群(egg group)和受精卵(fertilized eggs) × 1
 E. 眼点(eyespot); V. 面盘和纤毛(velar lobes and cilia); Sh. 贝壳(shell); F. 足(foot); St. 胃(stomach); H. 后肠(hindgut); M. 口(mouth)