

小头虫复合体三个亲缘种的发育 及幼虫形态的扫描电镜观察

钱培元 吴宝铃

(国家海洋局第一海洋研究所, 青岛)

摘 要

本文描述和比较了青岛小头虫复合体*Capitella complex*的三个亲缘种(暂定名为*Capitella sp. I*, *sp. II*, *sp. III*)的发育过程。三者除生殖方式、生殖季节等方面有差异外,其幼虫也表现出明显不同的生态习性和扩散能力。借助于扫描电镜对幼虫的外部形态分别进行了详细观察。结果表明:三种幼虫除纤毛带的排列、数量与发达程度有很大差异外,其头尾两端腺体孔的分布和数量也有差异。幼虫形态和幼虫的生态习性具有明显的关系。

多毛类小头虫*Capitella capitata*通常被认为是世界性广分布的海洋环境污染指标种,生活在有机质丰富、污水排放的环境中。

本文对青岛小头虫进行了生殖生物学和幼虫形态学的较深入研究,为世界范围内小头虫孳生种的研究提供参考资料和新方法。

一、材料和方法

(一) 扫描电镜样品制备

采自青岛栈桥附近的雌虫,依据Reish(1980)方法建立实验室种群。按照不同种群,取发育程度不同的幼虫或幼体,超声波清洗,除去标本表面的杂物和粘性分泌物。2.5%戊二醛海水固定液前固定,1%锇酸海水液后固定,乙醇梯度脱水至100%,乙戊酯置换后,临界点干燥,然后在解剖镜下迅速按不同观察面将样品分别粘在样品站上,离子溅射喷涂,日立S-450型扫描电镜观察。

(二) 生殖生物学研究

怀卵虫管培养于60ml培养皿中,定时观察卵子发育情况,显微摄影记录个体发生过程,观察幼虫的生态习性、扩散能力和发育时间。幼虫培养方法仿Reish(1980)。生殖

季节和方式的观察资料采用定期的野外调查、统计方法所获得。

二、结 果

1. 生殖季节与怀卵量

雌、雄虫发育阶段的划分仿张松龄等,“小头虫亲缘种的分类研究”一文, sp. I 种群生殖季节为10月一次年4月,最高峰出现在早春,次高峰在晚秋。6月后,种群中很少有个体能发育成熟,整个夏季几乎不生殖。sp. II 种群几乎终年都可采到产卵的个体或育卵的虫管,生殖的高峰季节是5—6月和12月。由于sp. III 主要分布在岩礁区,定量取样困难,一年的定性样品分析表明sp. III 虽然终年都有成熟的性产物,但生殖季节较短,浮游幼虫只在夏秋出现。

sp. I 和sp. II 两种群雌虫怀卵量和卵径的均值周年变动见图1。种群的年平均怀卵量分别为146个/个体和269个/个体,个体怀卵量变动范围分别为46—210个/个体和180—576个/个体。sp. III 种群年平均怀卵量约为1000个/个体,个体怀卵量为780—1300个/个体。综上所述,不仅孪生种之间的怀卵量不同,就是同一种群内的个体间也有较大差异;此外整个种群的怀卵量随季节波动,同一个体也因产卵次数增加而减少。我们在实验室内观察到sp. I 雌虫第一次产卵量一般在200个左右,第二次约为110个,第三次仅为40个左右;sp. II 也有同样情况。图1也表示出sp. I 和sp. II 两种群卵径均值的周年变动,其季节变化比较明显,最高峰出现的时间与怀卵量的峰一致。年均值分别为149 μm 和160 μm ,

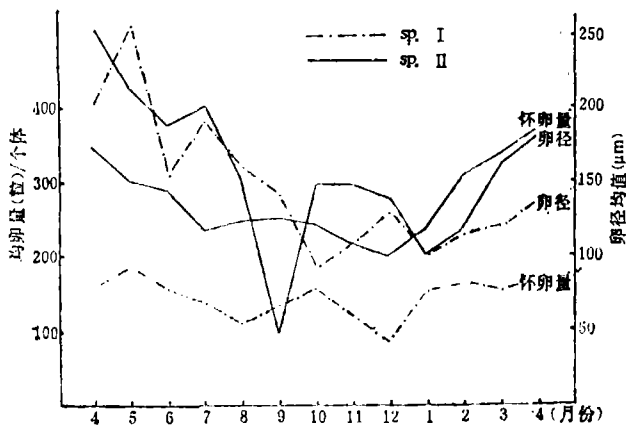


图1 小头虫两新种的怀卵量及卵径的周年变化

但图1并没有给出两种群成熟卵子卵径的均值,此二值可由测得的虫管卵和体腔卵的直径求出, sp. I 为380 μm , sp. II 为300 μm , sp. III 为240 μm 。这与一般海洋无脊椎动物一致。即大个体产卵量大,卵子小;小个体产卵量小,卵子大。图1中146 μm <160 μm ,主要是由于sp. II 终年都有个体成熟,有更多怀成熟卵子的个体参加统计所致。

2. 生殖方式和世代时间

实验室条件sp. I 和sp. II 完成一个世代(从卵子发生到性成熟)所需的时间分别为60日和75日。生殖方式都属于典型的半连续型。即雌体一年中产卵次数在2次以上,但在产卵的间隙时间上两个种群有明显的差异。观察结果sp. I 第一次产卵与第二次产卵的间隙为2—3个月,一条雌虫一生排3—4次卵。sp. II 产卵间隙短,仅为一个月左右,每次产卵后卵巢迅速发育,短期内就能成熟,实验室内观察到的产卵间隙最短的仅13日,一条雌虫

一生能连续产卵多次。sp. II 与 sp. I、sp. III 都不相同,虽然也属半连续型生殖,但卵子发育不完全同步,卵子分批排入虫管,一次产卵前后相差4—5日,因此幼虫发生也不同步,在一条虫管中常可看到处于不同发育阶段的幼虫。

3. 个体发生与幼虫扩散能力

青岛小头虫均属雌雄异体,体内受精,受精卵排入虫管中段。sp. I 的受精卵排入虫管24小时后极体形成,后经不等卵裂形成囊胚(图版 I-1)。4—5日后原肠作用完成,形成单轮幼虫(图版 I-2),此时幼虫只有一条不发达的纤毛轮。6—7日后,双轮幼虫形成,其前、后纤毛轮不发达,腹纤毛稀疏不成带(图版 I-3),无顶纤毛束(图版 I-4),尾纤毛成束,但不发达,无腺体孔,后纤毛轮纤毛短(图版 I-5)。9—10日后,双轮幼虫开始分节,约经一周后,幼虫完成变态,发育成13—15个刚节的幼体,从虫管中爬出,开始摄食、筑管。整个发育过程16—18日完成,幼虫无扩散能力。

表1 青岛小头虫3个孳生种主要生殖生物学特征比较表

特 征		sp. I	sp. II	sp. III
怀 卵 量 (枚/个体)		46—210	180—576	780—1300
生 殖 季 节		10月一次年4月	终 年	较 短
成 熟 卵 径		380 μm	300 μm	240 μm
生 殖 方 式		半连续型	半连续型	半连续型
世 代 时 间		同 步	同 步	近 同 步
发 育 类 型		间接发生	间接发生	间接发生
单 轮 幼 虫 期		有	无	无
双 轮 幼 虫 形 态	前、后纤毛轮	不发达	较发达	发 达
	腹纤毛带	稀疏、不成带	密、长、成带	密、长、成带
	顶纤毛束	无	仅几根短毛	发 达
	尾纤毛	毛稀、短	较密、较发达	密、长、成带很发达
	腺体孔	无	较丰富	丰 富
幼虫扩散能力		无	3刚节幼虫始浮游	分节前浮游
浮 游 时 间		无	<24小时	3—4天
发 育 时 间		16—18天	12天	13—14天
寿 命 期 望		7.5月	5.8月	?

sp. I 的受精卵也行不等卵裂,4日后,双轮幼虫形成,幼虫前后纤毛轮及腹纤毛带较发达(图版 I-6),顶端无纤毛束,只具几根短纤毛,有腺体孔(图版 I-7);尾纤毛束发达,富腺体孔(图版 I-8)。一周后幼虫分化出前3个刚节,从虫管中逸出,上浮在水面游动,幼虫具趋光性,有一对较发达的红色眼。浮游10小时后,消化道形成,幼虫开始

摄食水中悬浮的有机颗粒, 随后沉落, 24小时内全部沉落在培养皿底部, 体分节后, 2—3小时后筑管, 10—11日后完成变态, 幼体具15—17个体节, 前3个刚节具毛状刚毛(与sp. I相同), 其他仅具钩状刚毛(图版Ⅱ-9), 整个发育过程12日, 幼虫能浮游具扩散能力。

sp. Ⅲ的受精卵在虫管中发育至双轮幼虫, 从虫管中逸出, 浮游在水面历时一周, 双轮幼虫前后纤毛轮和腹纤毛带非常发达, 纤毛长而密(图版Ⅱ-10), 具一对大的红色眼点, 有成束的顶纤毛和腺体孔(图版Ⅱ-11)。尾部纤毛特别发达, 排成数束, 腺体孔沿尾部四周分布, 肛门位其中央(图版Ⅱ-12)。浮游一周后幼虫发育成具9—12刚节的幼体, 开始沉落底部, 13—14日完成变态。青岛小头虫3个孪生种生殖生物学特征比较, 见表1。

三、讨 论

小头虫属中, 许多种和亚种之间的传统分类鉴征主要是胸部刚毛式和钩状刚毛的齿数, 以往在光学显微镜下绘出的小头虫钩状刚毛结构与扫描电镜观察差别很大, 很多细微特点不能显示, 此外, 对形态上趋同, 遗传上迥异的小头虫孪生种, 外部形态分类方法难于区分。

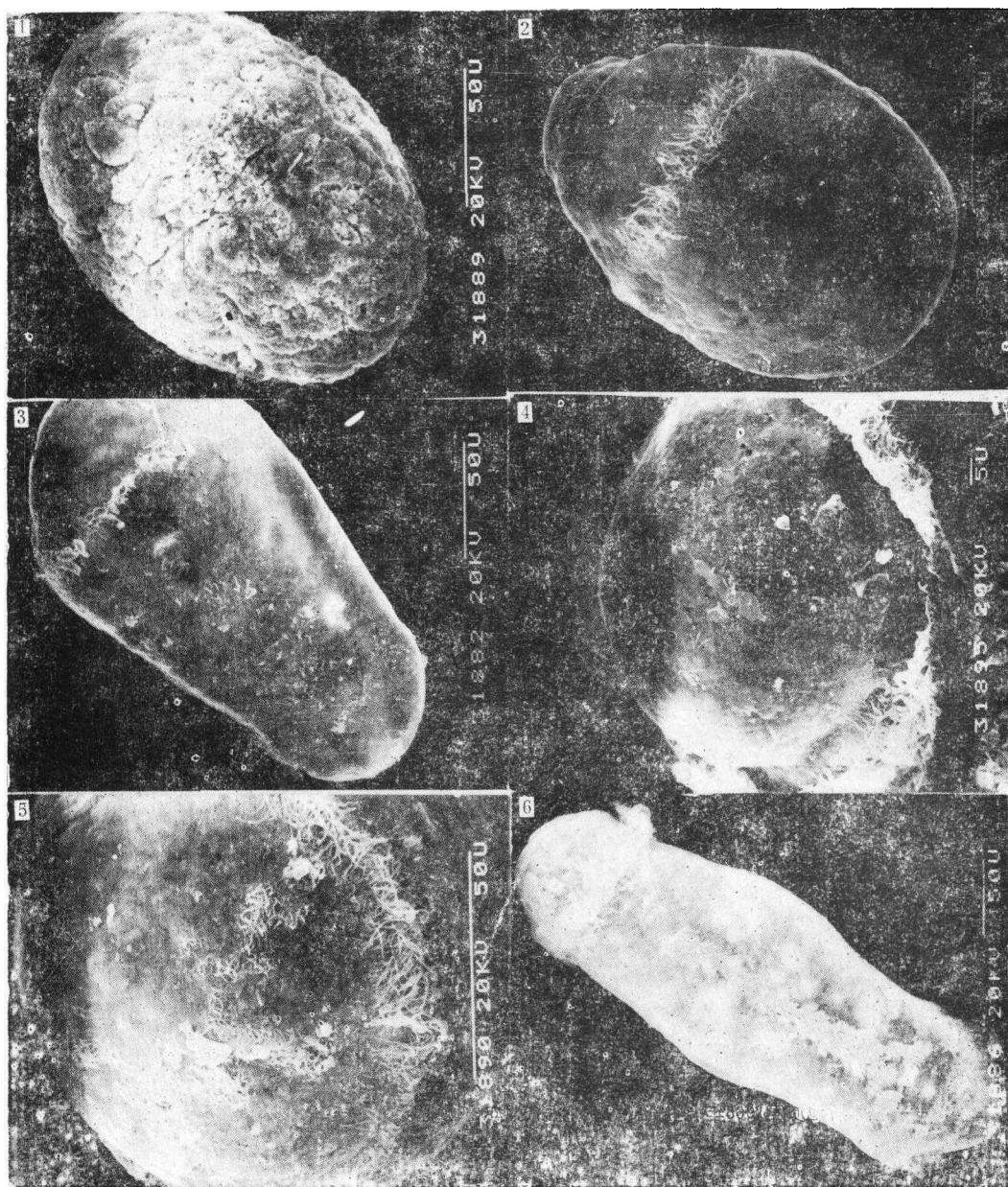
Grassle (1976) 首先注意到小头虫孪生种之间, 在生殖方式、怀卵量、卵径、生殖季节和幼虫扩散方面的差异, 并以此作为重要分类依据, 提出加州小头虫的6个孪生种, 但对幼虫形态学、生态学的研究不够详细。张松龄等将生殖生物学和幼虫形态学的研究结合起来, 发现英国泰恩河口两种小头虫幼虫形态学的差别, 并获得大量生殖生物学的证据, 但由于未能建立起实验种群, 难以使幼虫形态学和生态学直接联系起来, 对小头虫的寿命、生活史等只能利用野外观察资料来推论。我们在研究中, 建立起实验种群, 从而能对小头虫孪生种的生殖方式、季节、周期及寿命等一系列生殖生物学特征和生态学特性有了较全面的了解。此外, 利用电子显微技术, 可对许多孪生种、亚种进行分类, 今后对小头虫属进行系统的电镜研究, 有可能澄清许多分类学上的混乱现象。

堤裕昭(Tsutsumi, 1984) 等认为由大卵发育出来的幼虫无浮游阶段, 而由小卵发育出来的幼虫具浮游阶段。青岛小头虫sp. I和sp. Ⅱ的卵子属大型卵(380 μ m, 300 μ m), sp. Ⅲ产中型卵, 但sp. Ⅲ的幼虫仍具浮游能力, 但浮游时间较短。青岛小头虫卵径、产卵量和发育方式之间的关系基本上反映出海洋无脊椎动物的生殖生物学特性, 即产卵量大者产小卵; 相反, 产大卵。另一方面, 产卵量愈大, 幼虫浮游能力愈强, 幼虫保护能力愈差, 幼虫死亡率也愈高; 而产卵量小的sp. I幼虫不扩散, 幼虫死亡率低(此问题将另文深入讨论)。由此可见幼虫形态、生态和生殖生物学特性的一致性。因此, 生殖生物学的研究将为小头虫孪生种的鉴定提供有力的依据。

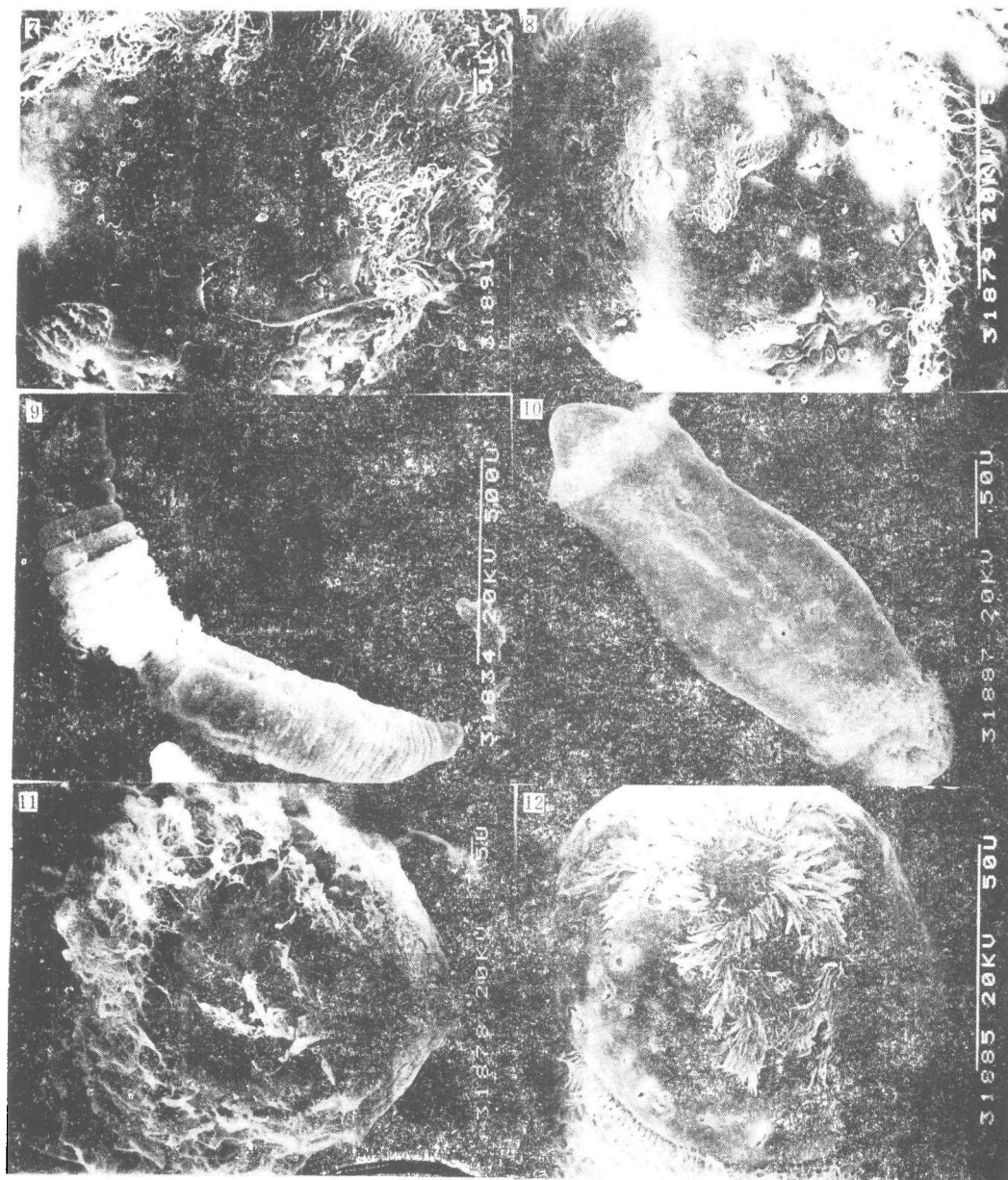
国家海洋局第二海洋研究所电镜室及浙江测试技术研究所协助制片。上海自然博物馆张松龄副馆长对本文提出宝贵意见。在此一并致谢。

参 考 文 献

- [1] 张松龄、吴宝铃, 小头虫(多毛类)亲缘种的探讨, 黄渤海海洋, 4 (1986), 3: 33—39.
- [2] Grassle, J. P., Polychaete sibling species, *Aquatic Oligochaete Biology*, 1980, 25—32.
- [3] Grassle, J. P. and J. F. Grassle, Sibling species in the marine pollution indicator *Capitella*(Polychaeta), *Science*, 1976, 192: 567—569.
- [4] Grassle, J. F. and J. P. Grassle, Opportunistic life histories and genetic systems in marine benthic polychaetes, *J. Mar. Res.*, 1974, 32: 253—284.
- [5] Grassle, J. F. and J. P. Grassle, Temporal adaptations in sibling species of *Capitella*, *Ecology of Marine Benthos*, 1977, 177—189.
- [6] Rejsh, D. J., The establishment of laboratory colonies of polychaetous annelids, *Thalassia Jugoslavia*, 1974, 10: 181—195.
- [7] Reish, D. J., The role of life history studies in polychaete systematics, *Allan Hancock Found.*, 1977, 461—476.
- [8] Tsutsumi, H. and T. Kikuchi, Study of the life history of *Capitella capitata*(Polychaeta; Capitellidae) in Amakusa, *Marine Biology*, 1984, 80: 315—321.



1——小头虫 (*Capitella*) sp. I 囊胚, 中间横裂为原口 2——sp. I 单轮幼虫 3——sp. I 双轮幼虫, 示前、后纤毛轮, 腹纤毛带和尾部纤毛 4——sp. I 双轮幼虫顶端观, 腺体孔极少, 顶纤毛数根, 很短 5——sp. I 双轮幼虫尾端观, 后纤毛轮纤毛稀疏, 尾纤毛短, 无腺体孔 6——sp. II 双轮幼虫侧面观, 示发达的前、后纤毛轮及腹纤毛带



7——sp. II 双轮幼虫顶端，前纤毛轮纤毛致密，顶纤毛稀疏，具腺体孔 8——sp. II 双轮幼虫尾端观，尾纤毛成束、致密，后纤毛轮纤毛密而长，富腺体孔 9——sp. II 幼体，前3个体节为毛状刚毛 10——sp. III 双轮幼虫侧面观，前、后纤毛轮腹纤毛带，尾纤毛都较sp. II 发达，具顶纤毛束 11——sp. III 双轮幼虫顶端观，示发达的前纤毛轮和顶纤毛束 12——sp. III 双轮幼虫尾端观