

大连湾双齿围沙蚕 (*Perinereis aibuhiteris*) 卵子生成周期及其与温度和光照时间的关系

周一兵* 王宏**
(养殖系)

摘要 大连湾双齿围沙蚕属于一生一次性生殖类型。每年1~3月,是动物卵原细胞增殖时期;种群卵母细胞卵黄合成开始于3~4月,经历4~6月快速生长之后,种群卵母细胞同步性成熟,并于6月底~7月初进入产卵期。在沙蚕生殖周期中,水温和光照时间是控制配子发育的重要外源性因子。回归分析显示,低温和延长的日照时间(12~3月)促进卵原细胞增殖;高温和长日照(4~6月)促进卵母细胞生长。野外调查和室内实验结果都表明,种群卵细胞发育的起点温度为5℃;环境水温的低温效应对沙蚕生殖周期和卵母细胞同步性成熟具有深刻影响。

关键词 多毛类;双齿围沙蚕;卵子生成;温度;光照时间

中图分类号 Q959.192

双齿围沙蚕 (*Perinereis aibuhiteris* Grube) 广泛分布在我国北方沿海潮间带和河口区,是最大高潮线附近的优势种^[1]。由于它具有较高的经济价值,近年来许多学者对其生活史^[2,3]、性腺组织学^[4]、生态学^[5]和人工育苗^[6,7]诸方面做了大量研究。为了准确了解环境因子对沙蚕繁殖周期的影响作用,进而探讨沙蚕性腺成熟的条件,本文通过野外观察和室内试验,指出水温和日照时间对双齿围沙蚕性腺发育的制约作用。

1 材料与方 法

1.1 沙蚕生殖周期的野外观察

室外试验用沙蚕,取自大连湾大房身高潮带滩涂。从1989年10月到1990年10月,逐月采样,记录海水温度;潮汐和沙蚕群浮时间;镜检测量各时期沙蚕的卵径分布频率,根据加权平均数法计算平均卵径

$$\bar{d} = (\sum f_i \cdot d_i) / \sum f_i$$

式中: f_i 为频数; d_i 为卵径组中值。并利用变异系数来描述个体或种群中卵径的分散程度,变异系数计算方法为

$$C \cdot V = sd / \bar{d} \cdot 100\%$$

式中: sd 为卵径的标准差; \bar{d} 为平均卵径。卵细胞发育时相划分见文献 [4]。

收稿日期: 1994-04-21

* 周一兵: 1957年生,男,副教授,大连 116024

** 王宏是我院90届毕业生,现在大连市水产局工作。本文承谢祚渥教授审阅;并得到李峻峰、曹善茂老师的帮助,在此深表谢忱

1.2 沙蚕的室内生态试验

室内试验用沙蚕亦取自大房身高潮带泥沙滩。分三组在室内培养, 每组 50~60 条。各组沙蚕分别在 10℃、15℃ 和 20℃ 条件下从 1989 年 11 月 19 日培养到 1990 年 6 月。培养容器为 80 cm×35 cm×60 cm 的水族箱, 其内放置直径 33 cm, 高 10 cm 的筛孔盘中盛有沙蚕栖息海滩的底泥 10 cm。每日模拟海区潮汐换水 2 次, 并保持一定干露时间。饵料为对虾配合饲料。饲养期间用 WM2K-01 型温度指示控制仪控温。蓄养海水经沉淀过滤, 盐度为 31.2‰, 并保持连续充气。

2 结果

2.1 沙蚕卵细胞的生长特征

大连湾沙蚕种群卵细胞发育过程如表 1 和图 1。由图 1, 卵细胞生长曲线可分为 3 个阶段。1~3 月, 细胞直径均呈负增长状态, 直到 4 月中旬, 卵径生长始由负转正。开始细胞生长缓慢, 以后逐渐地加速, 6~7 月是卵细胞成熟阶段, 卵子生长曲线陡峭, 显然, 天然种群卵细胞直径生长曲线呈 S 形曲线特征; 且从 5 月中旬~7 月初是卵细胞快速生长期。同时, 变异系数随卵径

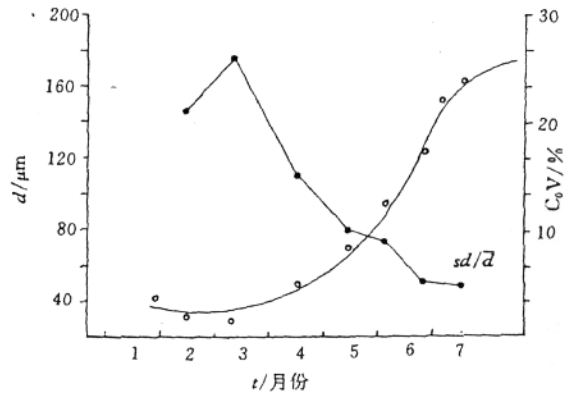


图 1 1990 年 1~7 月种群平均卵径及其变异系数曲线

表 1 沙蚕卵细胞的生长和水温、光照时间

日期	水温 $t/^\circ\text{C}$	光照 h/d	平均卵径 $d/\mu\text{m}$	卵径增长率 $\mu\text{m}/\text{d}$
1989-10-13	17.35±0.43	11.12	44.2±7.78	
-11-19	15.27±0.90	10.03	50.5±8.35	0.17
-12-24	7.75±3.55	9.28	46±8.42	-0.13
1990-01-29	4.17±1.07	9.45	42.8±7.78	-0.09
-02-15	1.61±1.49	10.46	32.9±8.44	-0.75
-03-10	3.54±1.77	11.56	30.1±6.36	-0.12
-04-16	10.47±2.01	13.14	50.2±7.37	0.47
-05-14	15.73±1.79	14.18	70.0±6.96	0.71
-06-03	19.63±3.19	14.42	95.0±8.39	1.25
-06-25	22.74±1.90	14.53	124.18±6.44	1.33
-07-05	26.75±0.65	14.51	151.14±7.62	2.70
-07-16	28.05±0.35	14.37	163.12±8.13	1.09

由图 2, 沙蚕体腔中各时相卵细胞数量比例周年中存在显著变化, 从 12~3 月, 动物基本上处于卵原细胞的增殖期, 最明显的特点是小于 40 μm 的卵细胞逐渐增多 (42%~77%); 4 月份, 细胞卵黄合成启动, 40~100 μm 的细胞约占 63%; 5 月中旬~6 月下旬,

卵母细胞生长加速，胶膜形成期的卵母细胞 (100~190 μm) 从8%发展到了90%；7月初以后，卵母细胞发育达到顶峰，种群中190 μm 以上的卵母细胞约占10%~26%，显现出典型的厚皮质结构，种群出现大批群浮个体及产卵现象。

2.2 卵细胞生长与水温及光照时间的关系

由表1, 大房身水温的最低值发生于2月中旬, 光照时间的最低值则发生于12月下旬. 显然, 海水温度提升具有滞后效应. 沙蚕生殖周期与水温及光照时间的关系如图2, 低温和长日照(12~3月份)促进种群的卵原细胞增殖; 高温和长日照(4~6月份)则促进卵母细胞生长和卵黄合成。

由图3, 1989年11月~1990年7月各个时期种群卵细胞直径与水温之间均呈显著的双对数直线相关, 回归方程表达为

11~2月各月平均水温 ($t, ^\circ\text{C}$) 与种群卵细胞直径 ($d, \mu\text{m}$) 的关系为

$$d = 31.2464t^{0.1831} \quad (1)$$

$$(r = 0.9783, n = 4)$$

3~5月每月平均水温与卵径之关系为

$$d = 14.7877t^{0.5488} \quad (2)$$

$$(r = 0.9897, n = 3)$$

6~7月水温与卵径之关系为

$$d = 1.4164t^{1.4205} \quad (3)$$

$$(r = 0.9989, n = 4)$$

将上述 (1)、(2) 式和 (2)、(3) 式进行 F 检验表明, 回归线之间存在显著差异 ($F_{0.1} = 27.64 > F_{0.05} = 18.50$; $F_{0.2} = 13.82 > F_{0.10} = 8.53$).

根据上述方程 (2) 可得出, 当水温达到 5°C 时, 种群平均卵径可望达到 $42 \mu\text{m}$ 左右. 因此, 可以认为大连湾双齿围沙蚕卵细胞开始生长的初始温度是 5°C 左右.

光照时间对种群卵细胞生长的影响与温度不同. 由图4, 光照时间与卵径之间有着明

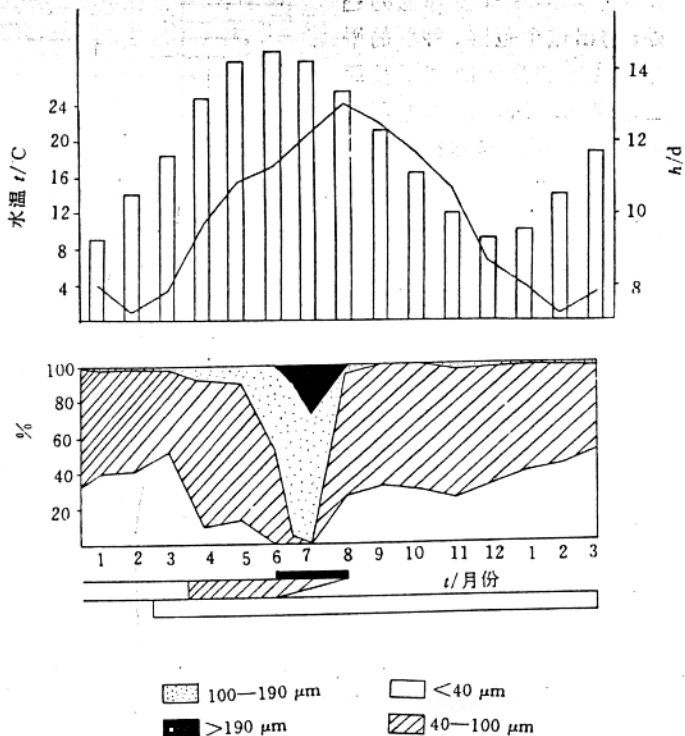


图2 沙蚕种群卵细胞年发育周期及其与环境节律(水温、光照时间)的变化关系

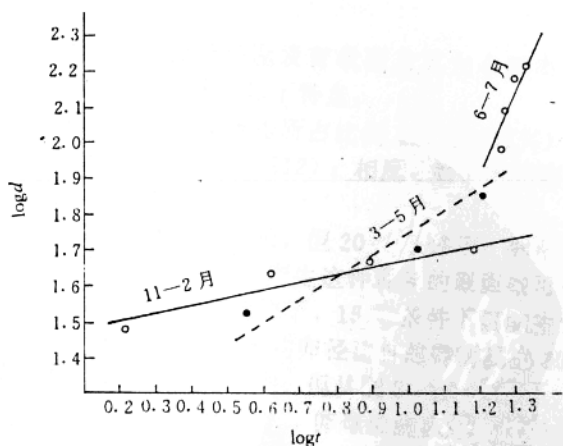


图3 沙蚕种群卵细胞直径与海水温度的关系

显而复杂的相关关系：在一定的光照范围内 (9.28~10.46 h/d)，随之光照时间延长种群平均卵径却呈降低的趋势，超出这个范围，种群的平均卵径则随光照时间延长而迅速递增。回归求得光照时间 (l , h/d) 与卵径的关系为

$$d = 778.1092 - 138.6444l + 6.4449l^2 \quad (4)$$

($n = 11, F = 10.5704, P < 0.05$)

通过对曲线求导数计算极值，求得当光照时间为 10.75 h/d，卵径有极小值。因此该光照时间可视为沙蚕种群卵细胞生长的转折点；在此条件下，种群的平均卵径最小为 32.47 μm 。

水温和光照时间对沙蚕生殖周期的影响是一个复杂的综合过程。为了评价水温和光照时间的复合影响，以及它们在影响过程中的重要程度 (贡献大小)，本文对水温和光照时间 (表 1)，与沙蚕卵径进行逐步回归分析，得出如下回归方程 ($\alpha = 0.25$)

$$d = 176.3531 - 23.7613l + 0.1668l^2 + 0.9564l^2 \quad (5)$$

$$(r = 0.9987, n = 10, F_t = 490.9547 > F_t = 3.3458 > F_{0.25} = 1.62)$$

结果表明，海水温度是影响沙蚕卵细胞生长的主要因子，而光照时间的作用则相对甚小。

2.3 室内试验结果

天然种群和室内不同温度条件下沙蚕卵细胞发育状况及其大小频率分布如图 5-(a), (b), (c), (d)。与自然种群相比，表现出以下特点：

1) 在 1 月，各温度组沙蚕的第 I 时相卵细胞所占比例 (18%~31%) 均小于自然种群 (50%)，且与培养温度呈负相关 ($r = -0.9912$)；相反，第 II 时相卵细胞所占比例 (51%~62%) 均大于自然种群 (49%)。

2) 各温度组动物的卵细胞直径均呈加速增长，但 20 $^{\circ}\text{C}$ 条件下，卵细胞后期发育不良，并产生退化 (图 6)，动物死亡率亦达 65%，产生这种现象的原因很可能是由于温度过高，引起动物生殖生长能量不足所致^[8]。相比之下，15 $^{\circ}\text{C}$ 条件下细胞生长最快，卵径增长率大于其它各组 (图 7~9)，到 6 月初，其平均卵径比自然种群高出 35 μm ，出现游泳的异形体，虽较自然种群生殖时间提前约一个月。但从图 5-(c) 中可见，15 $^{\circ}\text{C}$ 组动物的卵母细胞卵径分布宽变异程度大 ($sd/\bar{d} = 38\%$)，卵母细胞在成熟过程中的同步性程度较低。

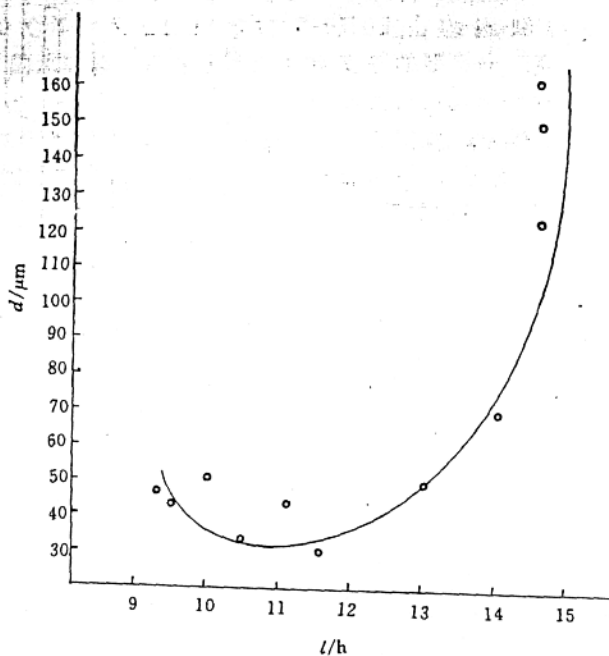


图 4 沙蚕种群卵细胞直径与光照时间的关系

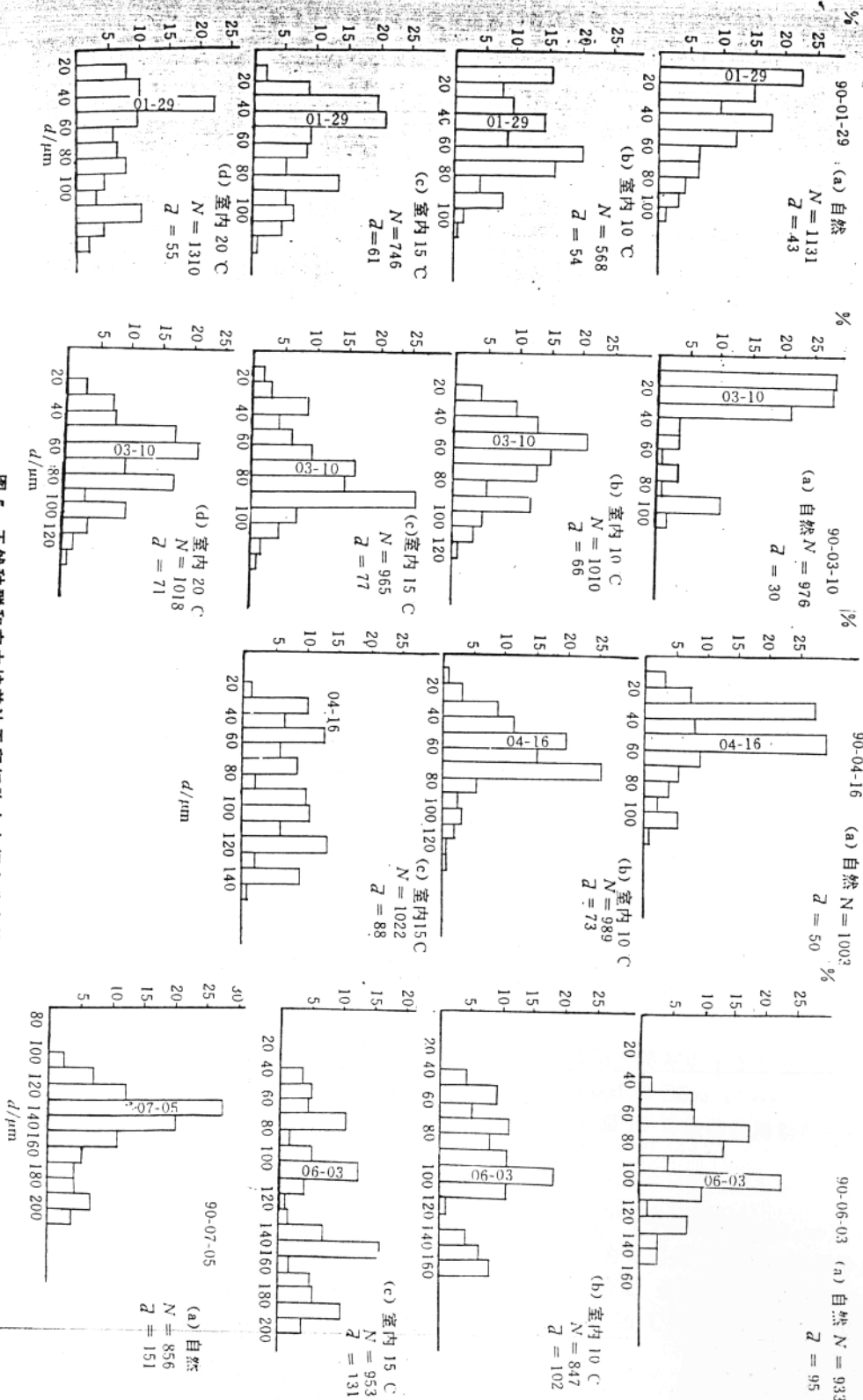


图5 天然种群和室内培养沙蚕卵细胞大小频率分布的比较

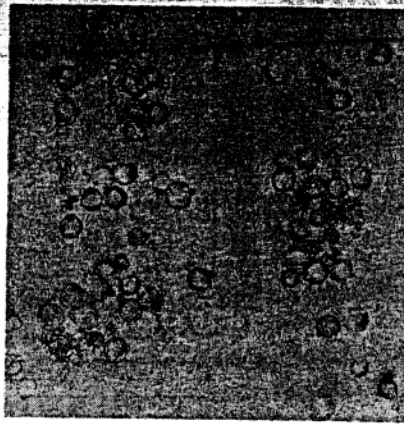


图6 在 20 °C 条件下沙蚕的体腔液及其内含物 (4月16日)

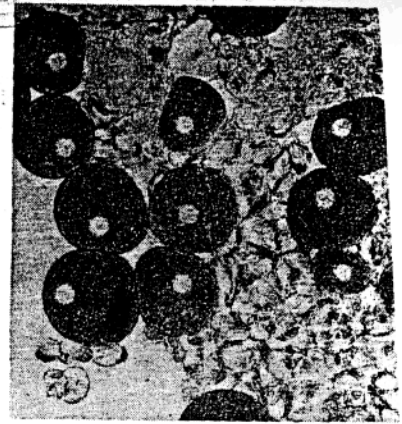


图7 在 15 °C 培养下的沙蚕卵细胞 (4月16日)

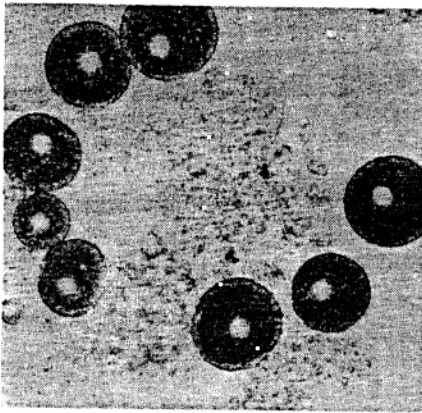


图8 在 10 °C 培养下的沙蚕卵细胞 (4月16日)

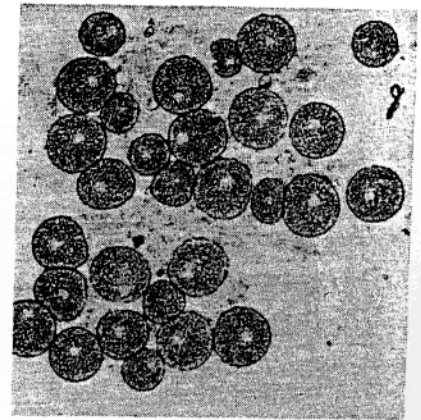


图9 自然种群在4月中旬的卵细胞

调查表明 (图2), 自然种群卵细胞的增殖期主要发生于冬季低温时期, 这对于诸卵母细胞最终同步成熟可能具有重要意义. Garwood 和 Olive (1978)^[9] 在对 *Eulalia Viridis* 的研究中亦指出, 5 °C 条件促进卵原细胞增殖; 而 10 °C 条件则抑制卵原细胞增殖, 且能够启动细胞卵黄合成.

2.4 沙蚕卵母细胞成熟的有效积温

双齿围沙蚕卵细胞的卵黄合成始于第 II 时相^[4] (平均卵径约 40 μm), 根据上述沙蚕性腺发育与水温的关系 (方程 (2) 式), 可以认为 5 °C 是大连湾双齿围沙蚕积温的初始温度. 自然种群卵细胞发育与海水升温的进程如表 2. 当海水积温达到 1228~1449 $^{\circ}\text{C} \cdot \text{d}$ 时, 沙蚕便可出现群浮和产卵高峰. 相比之下, 15 °C 恒温条件下, 细胞成熟的有效积温需达 1660 $^{\circ}\text{C} \cdot \text{d}$ 以上.

表2 沙蚕卵细胞发育成熟的有效积温

日期	最高水温 $t_{max}/^{\circ}\text{C}$	最低水温 $t_{min}/^{\circ}\text{C}$	平均水温 $t/^{\circ}\text{C}$	积温 $(^{\circ}\text{C} \cdot \text{d})$	卵径 $d/\mu\text{m}$
1990-03-01~03-10	3.7	-1.5	2.33		30.1
-03-11~03-20	4.2	-1.5	2.40		
-03-21~03-31	9.0	3.0	5.68	10.67	
-04-01~04-10	17.0	2.8	7.71	56.82	
-04-11~04-20	17.0	5.6	11.27	119.52	50.2
-04-21~04-30	17.4	6.8	12.43	193.82	
-05-01~05-10	19.4	7.0	13.44	278.22	
-05-11~05-20	22.0	9.4	15.81	387.72	70.0
-05-21~05-31	26.0	10.0	15.95	495.82	
-06-01~06-10	27.0	12.4	18.69	632.72	95.0
-06-11~06-20	28.5	13.5	22.65	809.22	
-06-21~06-30	27.0	15.2	25.25	1011.72	124.18
-07-01~07-10	28.0	16.5	26.67	1228.42	151.14
-07-11~07-21	29.5	18.4	27.08	1449.22	163.12

注: 初始温度 $t = 5^{\circ}\text{C}$, $t_{max} \geq t$, $t_{min} \leq t$, 有效积温 = $(t_{max} - t)^2 / (2t_{max} - t_{min})$.

3 讨论

3.1 沙蚕卵子生成周期的特点

1) 大连湾双齿围沙蚕的生殖对策属于离散型的一生一次性生殖方式,且卵细胞在生成过程中,其卵径生长呈典型的S形曲线,从所周知,在多毛类动物中,卵细胞发育最普遍的位置是自由悬浮在体腔液中,其在发育的早期(卵黄合成之前或初期)即从生殖上皮释入体腔中^[10].本文表明双齿围沙蚕卵原细胞从体腔上皮释入体腔中约为 $10 \mu\text{m}$ 左右,经发育达到 $180 \sim 210 \mu\text{m}$ 时,卵母细胞成熟并开始产卵,这与一些作者的观察结果是一致的^[2,3,4,7].据 Clark 等报道^[11],杂色刺沙蚕 *N. diversicolor* 卵细胞直径 $< 70 \mu\text{m}$ 时,平均生长率是 $0.83 \mu\text{m}/\text{d}$;当卵径在 $70 \sim 150 \mu\text{m}$ 时,平均生长率达到 $2.88 \mu\text{m}/\text{d}$;成熟阶段(卵径 $180 \sim 200 \mu\text{m}$),生长率降至 $1.06 \mu\text{m}/\text{d}$.看来,卵径呈S形曲线增长是沙蚕卵子生成过程中的一个共同特征^[12,13],这种现象亦存在于其它多毛类中^[13].

2) 作者研究表明,沙蚕卵子生成过程中,卵径的变异系数随卵径增长率增加和卵径增大而下降,据 Clark 和 Ruston^[11]报道,杂色刺沙蚕平均卵径 $60 \mu\text{m}$ 时,其变异系数为 57%;当动物平均卵径达到 $190 \mu\text{m}$ 时,变异系数降至 9%. Olive^[14]认为,诸卵母细胞卵径分布频率及其与时间序列变化的关系能揭示种群或个体卵子生成的同步性程度,并在此基础上考察其与环境节律之间的关系.

3.2 水温对卵子生成的影响和效应

1) 回归分析表明,水温是控制卵子生成周期的最重要外源性因子.现在认为,沙蚕卵子生成过程是外源性因素(水温)与内源性因素(神经内分泌)共同作用的结果^[15],一方面,温度通过影响沙蚕脑神经节激素(具保幼激素功能)分泌进而控制卵子生成过程,例如,在 20°C 下,培养 10 d 的杂色刺沙蚕脑神经节激素含量只有在 5°C 下培养 10 d 个体的 20%^[16]. Schroeder 和 Hermons^[16]发现,脑神经节激素减少,使得直径 $< 50 \mu\text{m}$