

鲎虫繁殖生物学的研究进展

郑文静, 姜玉声

大连海洋大学水产与生命学院, 辽宁 大连

收稿日期: 2023年3月31日; 录用日期: 2023年5月29日; 发布日期: 2023年6月8日

摘要

鲎虫是一类原始的淡水生甲壳动物, 历经地球几亿年的沧海变化, 其种群依旧存在至今, 这不仅与其特殊的身体构造及机能有关, 更得益于其特殊的繁殖方式与生活史。本文从雌雄个体的外部形态特征, 繁殖方式, 幼体孵化与发育等方面, 对鲎虫的繁殖生物学进展进行综述, 旨在为鲎虫及甲壳动物适应性进化机制研究提供参考。

关键词

鲎虫, 繁殖, 孵化, 生长

Advances in Reproductive Biology of *Triops*

Wenjing Zheng, Yusheng Jiang

College of Fisheries and Life Science, Dalian Ocean University, Dalian Liaoning

Received: Mar. 31st, 2023; accepted: May 29th, 2023; published: Jun. 8th, 2023

Abstract

Triops is a kind of primitive freshwater crustaceans, after the earth hundreds of millions of years of sea changes, its population still exists today, which is not only related to its special body structure and function, but also benefit from its special reproductive mode and life history. This paper reviews the reproductive biology of *Triops* from the aspects of external morphological characteristics of male and female individuals, reproductive mode, hatching and development of larva, in order to provide reference for the study of adaptive evolutionary mechanism of *Triops* and crustaceans.

Keywords

Triops, Reproduction, Incubation, Growth

Copyright © 2023 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

蜃虫(*Triops*), 属于节肢动物门(Arthropoda), 甲壳亚门(Crustacea), 鳃足纲(Branchiopoda), 背甲目(Notostraca), 蜃虫科(Triopsidae), 其在地球上已生存了 3 亿多年, 因具有一对复眼和一只单眼, 且历经恐龙时期并未绝迹, 又被称为“三眼恐龙虾”, 也是生物中的“活化石”。蜃虫隶下分 2 个属, 蜃虫属(*Triops Schrank*)和鳞尾虫属(*Lepidurus Leach*), 全世界现存 10 余种。我国仅有蜃虫属 1 个属, 已鉴定有丰盛蜃虫(*Triops granarius*)和中华蜃虫(*Triops sinensis*)2 个种。在蜃虫的繁殖生物学领域上, 国内研究甚少, 仅限于初步研究丰盛蜃虫和中华蜃虫的生物学特征, 丰盛蜃虫生殖、蜕皮、生长、摄食和寿命的基本情况上, 再无其他; 国外研究不少, 日本等国家大多研究其卵的孵化或从稻田地中直接捕获少量雌雄蜃虫, 研究交配产卵或繁殖器官的情况, 丰盛蜃虫和澳洲蜃虫(*Triops australiensis*)的生物学特征也有相关论述。蜃虫具有孵化率和存活率均低的特点, 其样本数量、产地与季节性出现等问题均会导致国内外针对其繁殖生物学的相对局限性。

蜃虫通常生活在间歇性干涸池塘、水坑或稻田等处, 能够摄食蚊虫及其幼体, 通过自身扰动作用, 还能抑制田间杂草生长, 对水稻种植有一定益处[1] [2] [3] [4] [5]。然而, 其常出现于涨水初期, 在 1~2 个月内又神秘消失, 直至翌年再次出现, 这一现象引发了很多研究者的兴趣。已有研究表明, 蜃虫的繁殖方式包括两性生殖与孤雌生殖。两性生殖时所产的卵通常为冬卵或休眠卵, 其外包裹着一层较厚的卵壳, 在胚胎发育早期进入休眠状态。而孤雌生殖的雌体所产的夏卵, 无需受精就可直接发育。蜃虫卵对环境的适应能力极强, 休眠期可达 25 年之久。本文从雌雄个体的外部形态特征、繁殖方式、幼体孵化与发育等方面, 综述了蜃虫的繁殖生物学进展, 旨在为蜃虫人工繁殖及甲壳动物适应性进化机制研究提供参考。

2. 雌雄蜃虫的形态特征

蜃虫身体左右对称, 包含头部、躯干部和尾部。已有研究表明, 丰盛蜃虫和中华蜃虫两者的形态特征及雌雄的区分标志。丰盛蜃虫雄性背壳较小而呈圆形, 背面亦较扁平, 中央的纵行隆线较短, 背壳前缘呈圆弧形, 两侧缘凸出, 后缘内凹, 后体部未被背壳遮盖的部分约当背壳长度的一倍半, 无肢体的后体部(包括尾节)分 13~14 节(也有个体分 15 节者), 尾叉较背壳稍长, 其腹面具颗粒状突起; 雌性无肢体的后体部分 10~11 节, 尾叉较雄性个体长[6]。中华蜃虫体呈盾状, 雌性个体有 36 个体节, 第 11 附肢(原肢与外肢)会特化成圆形卵囊, 雌体躯干部后 6 个体节无附肢; 雄性个体有 39 个体节, 躯干部后 9 个体节无附肢[7]。

作者进一步观察并记录了盘锦稻田地中丰盛蜃虫的形态特征, 发现除雌性个体背甲呈椭圆状, 具圆形卵囊, 雄性个体背甲呈正圆形这种鲜明区分标志外, 雄性个体头部前端壳色偏白, 部分体色较雌性偏红也能成为判断丰盛蜃虫雌雄的新标志, 见图 1~3。



Figure 1. Dorsal view of female (right) and male (left) *Triops granarius*
图 1. 鲎虫雌(右)雄(左)个体的背面观



Figure 2. Ventral view of female (right) and male (left) *Triops granarius*
图 2. 鲎虫雌(右)雄(左)个体的腹面观



Figure 3. Profile view of female (right) and male (left) *Triops granarius*
图 3. 鲎虫雌(右)雄(左)个体的侧面观

3. 繁殖方式与休眠卵孵化

鲎虫的繁殖方式可以分为孤雌生殖与两性生殖。与其他低等甲壳动物相似, 孤雌生殖时雌性不需受精, 便能产生后代; 两性生殖时则需雌、雄鲎虫进行交配, 作者观察盘锦稻田地中丰盛鲎虫交配时, 雄性个体通常要追逐雌性个体, 并经过缠绕、环抱、抖动等一系列动作完成交配过程之后, 在卵囊中会出现粉色圆形的卵粒, 见图 4 和图 5。

鲎虫休眠卵多在春夏之际遇水后, 陆续孵化而出, 但往往不具有规律性, 今年出现鲎虫的水域, 翌年可能难觅其踪迹。研究表明, 产生休眠卵的动物通常采取分时萌发的策略, 即同一批卵在相同的环境下也不一次性全部孵出幼体, 如此以避免在间歇性水体中遭遇突然的环境变化, 其种群全军覆灭的风险。作者所在课题组在研究长尾鲎虫(*Triops longicaudatus*)休眠卵的孵化时, 发现其孵化率最大值为 $41.6\% \pm$

2.9%, 综合现有关于蜚蠊休眠卵孵化相关研究发现, 其在较适宜环境下的孵化率也不会达到 100%, 通常在 50%左右。



Figure 4. Mating female (bottom) and male (top) *Triops granarius*
图 4. 正在交配的雌(下)雄(上)蜚蠊



Figure 5. Female *Triops granarius* with eggs
图 5. 带卵的雌性蜚蠊

蜚蠊休眠卵的孵化通常与光照、温度等环境因子, 以及卵壳是否经过人工处理有关。光照是影响蜚蠊休眠卵孵化的重要环境因子, 包括光照强度、光照颜色和光照周期。研究表明, 蜚蠊休眠卵在有光照条件下的孵化率远大于在黑暗中, 若完全无光, 休眠卵基本不能孵化。Horiguchi 等[8]的研究表明, 丰盛蜚蠊休眠卵在 0.3 W/m^2 以上的光照强度下, 更利于卵的孵化, Kashiyama 等[9]后续将卵放在 15 天的黑暗环境中, 再遇单色光刺激, 发现其对紫外光谱最为敏感。Takahashi [10]的研究表明, 丰盛蜚蠊卵在 8L:16D 的光照周期下, 卵的孵化率能达 77%。光照对蜚蠊休眠卵孵化的不同影响, 可能与卵中感光蛋白的信号分子通过相关, 这也将是非常有意义的研究方向。

蜚蠊卵常使用的孵化温度在 $24^{\circ}\text{C}\sim 28^{\circ}\text{C}$, 但其品系对应的孵化温度大不相同。Kuller 等[11]的研究表明, $24^{\circ}\text{C}\sim 32^{\circ}\text{C}$ 是欧洲蜚蠊(*Triops cancrivorus*)卵最佳的孵化温度, 当水温为 28°C 时, 其孵化成功率能达 $40\% \pm 6\%$; Scott 等[12]的研究表明, 长尾蜚蠊卵的最佳孵化温度为 22°C , 且此条件下平均孵化百分比能达 84.67%; Takahashi [13]的研究表明, 丰盛蜚蠊卵孵化所需温度为 $20^{\circ}\text{C}\sim 25^{\circ}\text{C}$ 。虽然有文献记载, 30°C 以上的高温不利于蜚蠊卵的孵化, 但作者在实际过程中发现, $28^{\circ}\text{C}\sim 32^{\circ}\text{C}$ 是卵孵化的适宜温度。

采用次氯酸去除卵壳是提高休眠卵孵化率的有效手段, 这一操作若控制好药物浓度与处理时间则不会对胚胎造成显著不良影响。具体方法一般是, 将 NaClO 溶液(或 84 消毒液)与 NaOH 溶液按照一定的比例配比, 根据卵的数量确定处理时间与药物浓度。这一方法能消除卵本身携带的一些病原生物, 孵化时还可能有效减少幼体破壳时所消耗的能量, 进而有助于提高孵化率, 目前, 已应用于卤虫卵的孵化过程当中, 在孵化蜚蠊卵的研究应用上尚未开展实行。作者所在课题组在研究长尾蜚蠊休眠卵的孵化时, 发现经此处理能够有效提升蜚蠊卵的孵化率。作者进一步研究蜚蠊卵最适去壳液比例与处理时间, 发现将浓度为 0.25 g/mL 的 NaOH 溶液与有效氯含量为 4.00%~4.99% 的 84 消毒液以 2:1 的比例配制成去壳液, 历经 15 min 的去壳时间并进行洗卵, 会发现蜚蠊卵沉于水底, 不出 24 h 便可同步式孵化而出。

4. 鲎虫的生长发育

鲎虫的生长发育通常包括胚胎发育和幼体发育两个主要时期。Horiguchi 等[8]的研究表明, 丰盛鲎虫的胚胎发育能被划分为 6 个时期, 分别为 I 期(单细胞)、II 期(囊胚)、III 期(原肠胚早期)、IV 期(原肠胚晚期)、V 期(早期器官发生)、VI 期(附属物形成)。Miller 等[14]的研究表明, 欧洲鲎虫的早期幼体发育能被划分为具有显著变化的 5 个时期。赵睿智等[15]的研究表明, 鲎虫的蜕皮次数、体长、背甲长与鲎虫的总产卵量均不相关, 每蜕产卵量与总产卵量、体长与窝产卵量之间呈现正相关关系。赵红雪等[16]的研究表明, 用 7 种饵料投喂方式投喂丰盛鲎虫幼体, 金鱼藻 + 水蚯蚓 + 鱼饲料混合投喂, 鲎虫的终末个体大小、寿命、产卵量均显著高于两种饵料混合投喂组与单一饵料投喂组, 而金鱼藻、鱼饲料单一投喂组终末个体大小、寿命、产卵量均显著低于饵料混合投喂组, 说明混合饵料能尽最大程度满足鲎虫在不同状态下的摄食需求, 更利于个体的存活与生长。

鲎虫在转移容器过程中会大量死亡, 这一直是很大的难题, 作者研究发现存活率高的两个转移节点, 一是在刚孵化时立即将幼体转移至同水质、同温度的环境之中, 二是在鲎虫背甲长长至 5 mm 及以上时, 将鲎虫投入上述环境。随着鲎虫体型的增大, 水深也要逐步提升, 成虫生活在 10 cm 左右。作者曾捕获盘锦稻田地中丰盛鲎虫于养殖车间内暂养, 发现其虽出生于稻田之中, 习惯拥有水稻的环境且可以对其进行摄食, 但不能被直接放入带有泥土水稻的水中, 会致死, 可能是水稻根部的泥土尚未沉淀, 会在打氧、换水过程中持续翻滚, 搅浑水质, 用带回稻田地中的原水, 慢慢灌入其他新水, 能保证其寿命更加长久, 若在此时投放水草, 不仅能保证水中溶解氧增多、水质有效净化, 还能将卵产在其上, 便于收集, 同时也是鲎虫生长发育过程当中饵料的不错选择。

5. 休眠卵的储存与孵化

卵的储存方式包括水存法、湿存法和干存法。市场上的鲎虫卵常用干存法保存, 晒干后放在离心管内, 于冰箱冷藏储存。干存法储存的鲎虫卵孵化率并未像 Horiguchi 等[8]的研究中能达 60%以上, 可能是卵随着储存时间的推移, 卵内水分会逐渐消失, 卵的质量会逐渐下降, 卵的外壳会附着大量细菌、杂质, 导致卵壳变得更加坚硬, 部分鲎虫卵未孵化的原因还有可能是需历经再次遇水的刺激, 此时可以将其晒干后重新孵化。作者曾将鲎虫卵放入使用椰土浸泡过(培养出微生物)的水, 于氧气接触面大的容器中进行静水孵化, 水位在 4 cm 左右, 发现鲎虫卵会由水面沉入水底, 破壳而出, 成为头栽在水底, 身体呈圆圈状旋转的无节幼体。作者认为培养微生物的作用, 一方面是为刚孵化而出的鲎虫幼体提供充足的食物来源, 另一方面是微生物的存在能够分泌酶, 有效破壳, 利于孵化; 作者认为静水孵化的原因, 一方面是鲎虫常栖居于静水之中, 另一方面是卵若在孵化过程中持续受到打氧翻滚的影响, 易沾壁, 得不到好的孵化效果。

6. 结语

鲎虫虽寿命短暂, 但仍繁衍不息、存活至今的主要原因离不开其多样的繁殖方式且产卵量多, 以及其休眠卵有着极长时间的滞育期, 成为了它对抗环境恶化的特殊保护机制, 而在稻田等生态系统中存活的鲎虫天敌又少, 造就了其生态位相对稳定, 外部形态未产生极大演变的结果。

7. 展望

针对鲎虫的繁殖, 大多学者只停留在研究其孵化方面, 生长、交配上的研究甚少, 鲎虫卵的滞育期为何能达如此之久, 其他环境因子是否会对鲎虫卵的有效孵化造成显著性的影响, 鲎虫的生长、交配能否进行人为把控, 在未来的挖掘过程当中充满着许多未知的可能性。

参考文献

- [1] Maffi, M. (1962) *Triops granarius* (Lucas) (Crustacea) as a Natural Enemy of Mosquito Larvæ. *Nature*, **195**, 722. <https://doi.org/10.1038/195722a0>
- [2] Tietze, N.S. and Mulla, M.S. (1990) Influence of Tadpole Shrimp, *Triops longicaudatus* (Notostraca: Triopsidae), Stocking Rate on *Culex tarsalis* Development in Experimental Field Microcosms. *Journal of the American Mosquito Control Association*, **6**, 265-269.
- [3] Tietze, N.S. and Mulla, M.S. (1991) Biological Control of *Culex mosquitoes* (Diptera: Culicidae) by the Tadpole Shrimp, *Triops longicaudatus* (Notostraca: Triopsidae). *Journal of Medical Entomology*, **28**, 24-31. <https://doi.org/10.1093/jmedent/28.1.24>
- [4] Tietze, N.S. and Mulla, M.S. (1989) Prey-Size Selection by *Triops longicaudatus* (Notostraca: Triopsidae) Feeding on Immature Stages of *Culex quinquefasciatus*. *Journal of the American Mosquito Control Association*, **5**, 392-396.
- [5] Takahashi, F. (1977) *Triops* ssp. [Notostraca: Triopsidae] for the Biological Control Agents of Weeds in Rice Paddies in Japan. *Entomophaga*, **22**, 351-357. <https://doi.org/10.1007/BF02373259>
- [6] 董聿茂, 戴爱云, 蒋燮治, 陈受忠, 陈永寿, 蔡如星. 中国动物图谱, 甲壳动物(第一册) [M]. 第2版. 北京: 科学出版社, 1982: 1-114.
- [7] 薛俊增, 方伟, 吴惠仙, 等. 中华蚤虫外部形态结构的初步观察[J]. 四川动物, 2010, 29(2): 209-211.
- [8] Horiguchi, T., Ito, C. and Numata, H. (2009) Regulation of Embryogenesis by Light and Its Ecological Significance in the Asian Tadpole Shrimp *Triops granarius*. *Zoological Science*, **26**, 483-490. <https://doi.org/10.2108/zsj.26.483>
- [9] Kashiyama, K., Ito, C., Numata, H., et al. (2010) Spectral Sensitivity of Light-Induced Hatching and Expression of Genes Mediating Photoreception in Eggs of the Asian Tadpole Shrimp *Triops granarius*. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A*, **156**, 416-421. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2010.03.012>
- [10] Takahashi, F. (1975) Effect of Light on the Hatching of Eggs in *Triops granarius* (Notostraca: Triopsidae). *Environment Control in Biology*, **13**, 29-33. <https://doi.org/10.2525/ecb1963.13.29>
- [11] Kuller, Z. and Gasith, A. (1996) Comparison of the Hatching Process of the Tadpole Shrimps *Triops cancriformis* and *Lepidurus apus* Lubbocki (Notostraca) and Its Relation to Their Distribution in Rain-Pools in Israel. *Hydrobiologia*, **335**, 147-157. <https://doi.org/10.1007/BF00015276>
- [12] Scott, S.R. and Grigarick, A.A. (1979) Laboratory Studies of Factors Affecting Egg Hatch of *Triops longicaudatus* (LeConte) (Notostraca: Triopsidae). *Hydrobiologia*, **63**, 145-152. <https://doi.org/10.1007/BF00030077>
- [13] Fumiki, T. (1977) Pioneer Life of the Tadpole Shrimps, *Triops* Spp. (Notostraca: Triopsidae). *Applied Entomology & Zoology*, **12**, 104-117. <https://doi.org/10.1303/aez.12.104>
- [14] Miller, O.S., Olesen, J. and Heg, J.T. (2003) SEM Studies on the Early Larval Development of *Triops cancriformis* (Bosc) (Crustacea: Branchiopoda, Notostraca). *Acta Zoologica*, **84**, 267-284. <https://doi.org/10.1046/j.1463-6395.2003.00146.x>
- [15] 赵睿智, 赵红雪. 蚤虫生殖、蜕皮与生长的初步研究[J]. 农业科学研究, 2018, 39(3): 10-14.
- [16] 赵红雪, 邱小琼, 吴旭东. 饵料对蚤虫生长·寿命·生殖的影响[J]. 安徽农业科学, 2010, 38(27): 15064-15066.