

布紋藤壺 (*Balanus amphitrite communis* Darwin) 生活史的研究*

吳尚勳 蔡難儿

(中国科学院海洋研究所)

藤壺属节肢动物門甲壳綱蔓足目,种类很多,分布亦广。布紋藤壺 (*Balanus amphitrite communis* Darwin) 是附生于船底的一种^[1]。它是青島附近海区船底附着生物中最多而又最頑强的种类之一,为害甚大。防止它的附着或生长是航运和軍事部門的共同要求,了解它的生活史为防除工作提供必要的資料,便成为目前急需进行的課題。

Groome 曾在“蔓足类的早期胚胎发育”一文中,对藤壺的胚胎发育作了一些描述,但是沒有研究細胞的宗系^[12]。Barnes, H. 和 H. T. Powell 对 *B. balanoides*; *B. crenatus* Bray;^[7] Barnes, H. 曾对 *Chthamalus stellatus* 的生长速度作过报导;^[8] Moore, Hilasy. B. 和 J. A. Kitching 曾研究过它們在不同季节的附着量^[14]; C. M. Pomerat 和 E. R. Reiner 曾发现过光綫和附着面的傾斜角度对藤壺附着的影响^[16]。但是这些資料比較零星,加上地区的差异,种类的不同,使我們对青島附近为害严重的这类生物的繁殖方式、繁殖季节、发育情况、附着过程等都有进行比较系統地了解的必要。

在室内控制条件下使幼虫发育变态是研究生活史的重要手段,也是防除工作中进行葯物筛选和机制研究的必要基础。Herz 曾培养过 *B. crenatus* 幼虫到变态^[13], R. Bassindale 曾加硅藻 (*Nitzschia*. sp.) 喂养过 *B. balanoides*, *Verruca stroemia* 和 *Chthamalus stellatus* 三种幼虫,只有 *Verruca stroemia* 的幼虫到达金星幼虫阶段,但是沒有完成变态,其他二种只到无节幼虫 5、6 期^[9]; 藤永元作和笠原晃曾用骨板硅藻 (*Skeletonema costata*) 及硅藻 (*Nitzschia closterium*) 喂养 *B. amphitrite hawaiiensis*, *B. amphitrite albicostatus* 和 *Tetraclita squamosa* 三种的幼虫,除后者达到金星幼虫期死亡外,其它二种都达到变态而形成幼体,成活率較高,約 60% 左右^[4]; Costlow 用 *Chlamydomonas* sp. 和海胆受精卵,并加青霉素培养 *B. eburneus* 和 *B. amphitrite denticulata* 二者都养到金星幼虫^[10,11]。可見各国学者都曾在这方面进行过努力,但大部分都因成活率太低,未能滿足試驗上的要求²⁾。

* 中国科学院海洋研究所調查研究报告第 236 号。

1) 本实验所用材料系請本所无脊椎动物研究室刘瑞玉先生鉴定,特此致謝。

2) 本工作于 1959 年結束,脱稿后,因种种原因未能及时发表。后来見到 John Moyse 用 *Skeletonema costatum* 喂过好几种藤壺幼虫,其中 *Elminius modestus* 的幼虫 90% 到达金星幼虫期,80% 进行变态成为幼虫,这是目前成活率最高的报导^[15]。

由于青岛地区附着生物的繁殖季节较短,生活史的工作和防除工作一样,受到一定的限制,一年仅能进行4、5个月,因此在室内控制培养幼虫的基础上,延长繁殖季节以便延长工作季节,或者使其全年产卵繁殖,也是加速工作进展的重要措施。王幽兰曾将成熟的蟾蜍放置于低温环境中,长年控制它的生殖^[1];童第周等也曾用高低温度处理,延长文昌鱼的产卵季节^[3];吴尚勳等也曾把船蛆培养在控制条件下达到终年产卵的目的^[2]。这些启发使我们决心设法创造条件摆脱自然繁殖季节的限制,达到终年进行工作的目的。

一、材料与方 法

在青岛大港第二码头设置试验浮标,定期放置木板进行观察布纹藤壶的附生情况。大部分试验用的成体,即从试验板上取回的,少数成体取自中港低潮线以下。

胚胎发育的观察是在繁殖季节从试验板上取回成熟个体,将其外套腔中的卵块取出,在室内培养观察。受精部分是靠单独分离培养的成体取其成熟卵子进行人工授精所得。显微镜观察的标本系用 Bouin 氏液固定,冻粉包埋,Conklin 氏苏木精整体染色。经过观察后,再用石蜡重埋,切成6微米切片,用戴氏苏木精染色,图系用显微绘图器绘制,幼虫各个阶段的观察是用室内培养的幼虫进行的。

幼虫培养的方法:

1. 幼虫来源

(1) 在繁殖季节里,可将成熟个体取回,稍稍阴干,再放入新鲜海水中,即可见有无节幼虫排出,由于它们有强烈的向光性,可在比较光亮的地方大量收集。

(2) 在非繁殖季节里,我们采取二种方法获得卵子:

① 在繁殖季节将届结束时,把成熟个体的外套膜打开,剥出卵块,放置在2—4℃的海水中保存,经常换新鲜的海水,需用幼虫时,将其取出,待温度逐渐上升,发育可继续进行。胚胎发育的阶段愈晚,愈容易保存,这样保存的胚胎,三个月后,温度升高,仍能正常发育、变态、附着。

② 在12月或1月后,大部分布纹藤壶的生殖腺已经萎缩到几乎看不见的地步,把它培养在26℃的海水中,用藻虫(*Artemia*)幼体或其他浮游生物作饵料,经过一个多月,也能达到性成熟,进行繁殖。这样,我们就基本上摆脱了自然繁殖季节的限制,在室内终年可进行工作。

2. 饵料 解决饵料问题是培养幼虫的关键,藤壶幼虫对饵料的要求是个体小,能游动,生活周期短,能大量繁殖。我们先后用过浒苔(*Enteromorpha*)、海白菜(*Ulva*)、绿枝藻(*Prasinocladus*)、扁藻(*Platymonas*)等的孢子来喂养,使无节幼虫发育到变态附着。而以后二者比较更合适些,因为他们比较易于培养,尤其是绿枝藻,由于它们是附生在玻片上的,喂时可以不带培养液进入幼虫缸中,保证了水质的洁净。但因所排孢子数量较少,故须经常更换。扁藻如用量适当,经常换水,效果也很好。

3. 水質 維持水質的潔淨，也是培養幼蟲工作中的重要措施。幼蟲體小，換水不很方便，如果容器不太小，因藻類進行光合作用時產生大量氧氣，水中含氧量非但不下降，反而逐日上升，不須換水也可以一直養到變態。如需換水，可先用燈光照射，待幼蟲集中後，再行吸出。所用海水，事先經過砂濾以除去比較大型的浮游生物和原生動物，不需加熱消毒，以免減低氧含量。

4. 光照 藤壺幼蟲，尤其在早期無節幼蟲階段，有強烈的向光性，如果光線不均勻，很易使它們在比較亮的地方高度集中，這對於發育是不利的。培養幼蟲時，需要一定的光照，以維持綠藻的光合作用，但是光線必須弥散，防止集中，或者把溫度提高，以加速幼蟲發育，同時經常換水，這樣，光線就可以更暗淡些。

無節幼蟲各個階段的觀察，系用幼蟲單個培養，每次蛻下的皮，均可在培養杯中找到。

二、實驗結果

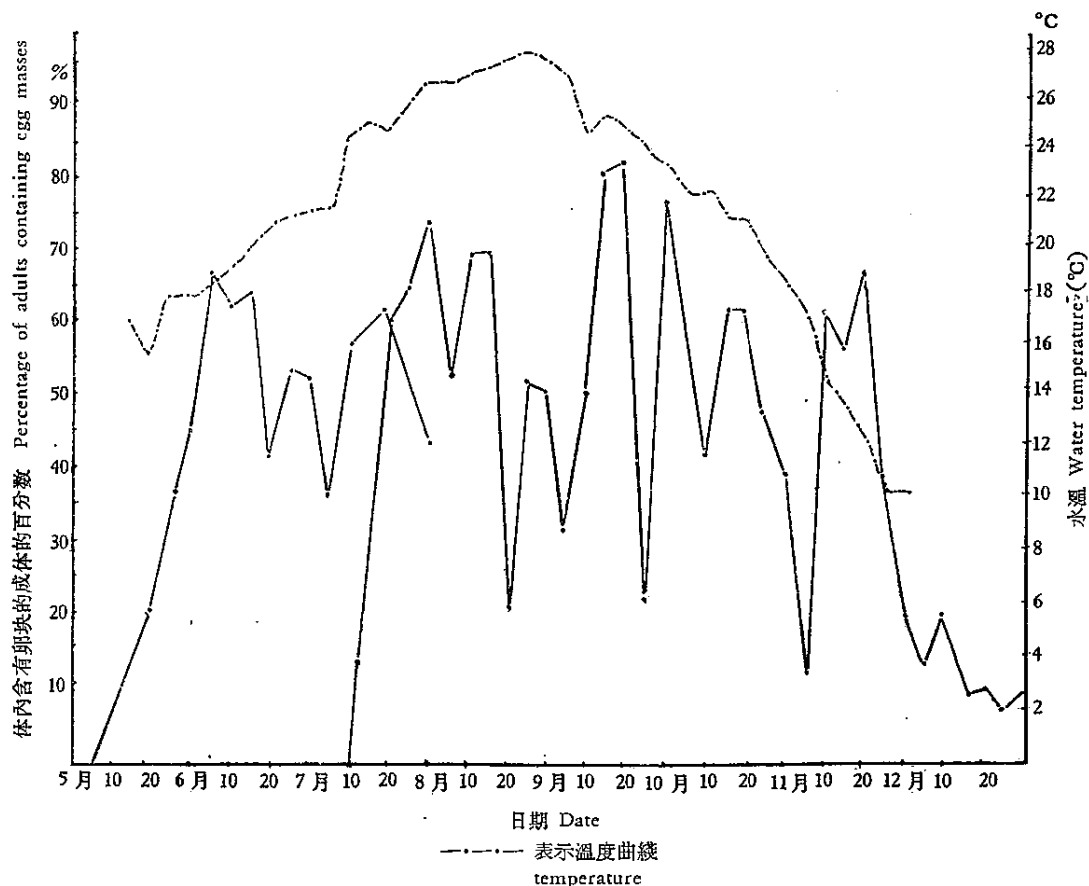
1. 繁殖 布紋藤壺是雌雄同體，精巢為乳白色彎曲的複管狀腺，位於身體胸部二側，成熟精蟲經二條彎曲的輸精管經交接器送至另一個體的外套腔，或者射入水中；另一個體通過蔓足的活動將精蟲帶入外套腔。卵巢也成對，位於身體底部外套腔周圍，成熟卵子由輸卵管排入外套腔內體軀的二側，即在此與精蟲相遇而受精。受精卵粘結在一起成二塊卵塊，卵塊初呈黃色，逐漸變成紫褐色，卵在外套腔內發育至無節幼蟲，蛻膜而出，排至體外，自由游泳。

卵巢內的卵球基本同時成熟，一次排出，因此，每一卵塊的胚胎也都屬相同發育階段。卵球排出後，卵巢內的生殖細胞又繼續發育。

1958年8月22日排過幼蟲的成體，放置海水中，至9月5日，又發現其外套腔中有早期胚胎，在該時的水溫條件下，從受精卵發育至蛻膜的無節幼蟲，大概需要4—5天，則二次排卵的時間間隔則為18天左右。這個間隔是隨溫度變化的。表1是同一種羣中，每隔5天檢查50個成體體內存在卵塊的百分比，可以看出，在一個種羣里，各個個體的排卵周期變化基本相同，因而在曲線上每隔2—3星期，便出現一個高峯。

測定藤壺的繁殖季節，我們採取了二種方法：(1)定期解剖成體，觀察其卵巢成熟的情況；(2)在海內設置浮標，按期放入試驗板，觀察其附着情況，從附着季節和受精卵發育至附着所需的時間（見後）可以推測出它產卵的日期。表2即為三個水層各時期藤壺附着的曲線，該海区水深約10米，木板放置在離水面0.3米，3米及7米处。可見附着季節始於5月末6月初旬，按照當時水溫，自產卵至附着大概需要三星期左右，那末開始產卵的季節當為5月中旬，這與解剖所得的結果是符合的。但是繁殖終止的日期，從表2上來看應為10月中下旬，但是解剖的記錄中，到11月，雖然含有受精卵或胚胎的個體愈來愈少，但是仍有一定數量，直到12月底，還能發現少數成體帶有卵塊，這種情況，與船蛆的繁殖基本相似^[2]。布紋藤壺繁殖最盛的季節為7、8、9月。水溫約在26℃左右。

表 1 性腺成熟周期曲线
Table 1. Ovulation cycle of *Balanus amphitrite communis*

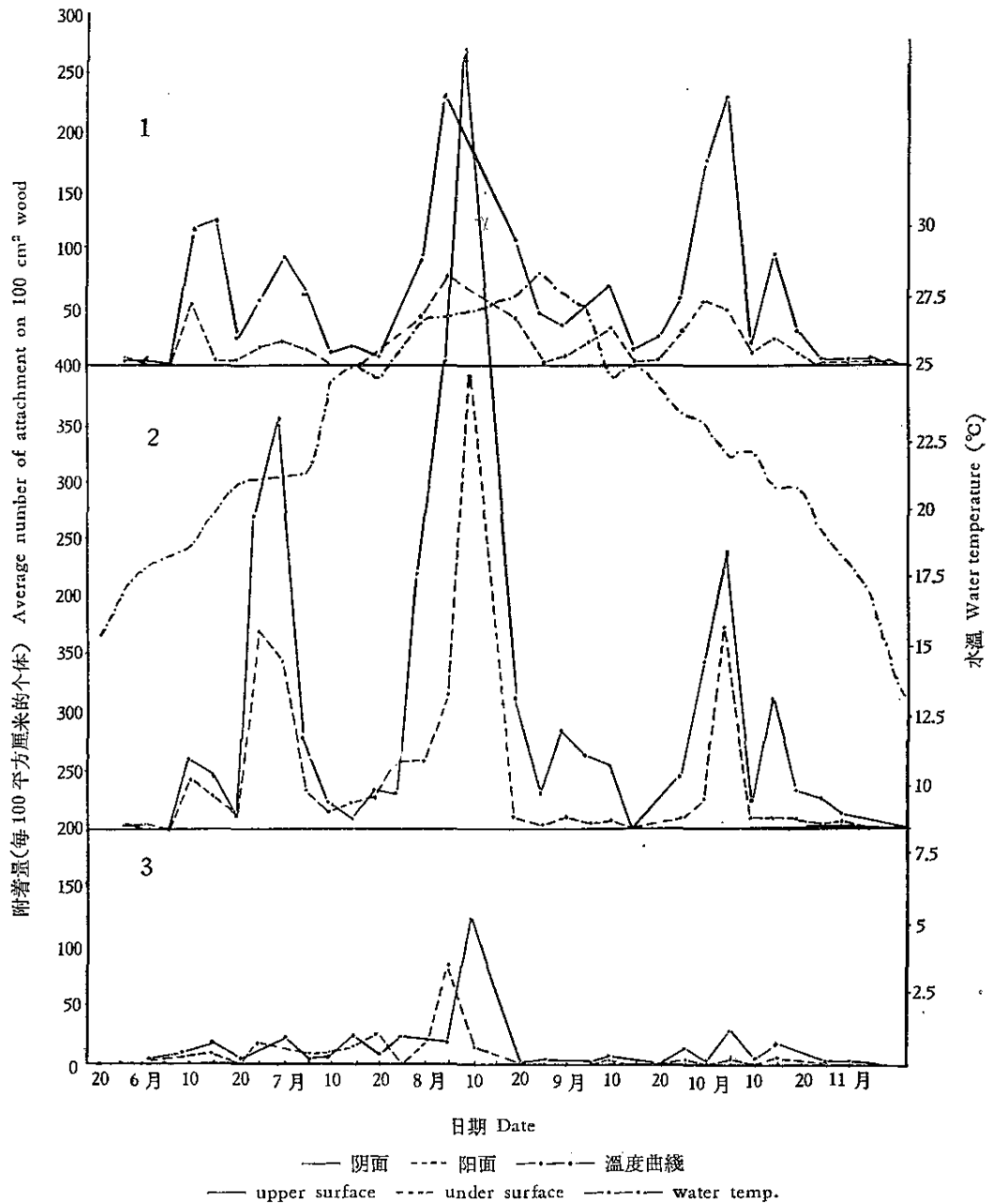


根据我們解剖个体的记录,在繁殖盛季,水温约为 26°C 左右时,布紋藤壶自附着至性成熟,只需 23 天,在繁殖初期或末期,水温较低(约 18°C 左右)則需 35—43 天。水温較低时(6、7 月及 10 月)成体达到性成熟时外壳底部的前后长度为 6.8—8.2 毫米;水温較高的 8 月份,达到性成熟时的壳底长度只有 6.1 毫米。可見温度对于生长和生殖虽然都有促进作用,但是它們的速度并不完全一致。

每次排卵的数量,不仅与个体的大小有关系——个体大者、排卵量多,小者、排卵量少,而且在不同的温度条件下也有变化。底部长度 13 毫米左右的成体,在 27°C 时一次排卵 2 万个左右,但如其他条件不变,在 22°C 时,則仅 1 万 5 千左右了。冬季在室内培养的成体,水温在 $18—23^{\circ}\text{C}$ 之間,排出的幼虫更少,九例中只有一个排出 1,000 个左右的幼虫,其余都只几百个幼虫。这除了温度的影响外可能因为环境条件还不能滿足它們的要求的緣故。

2. 受精 藤壶卵子是在外套腔内进行受精,由于成熟卵子一經排出,即与外套腔内的精虫相遇而受精,因此,要想得到成熟而未受精的卵子,很不容易。我們采取将成体单个

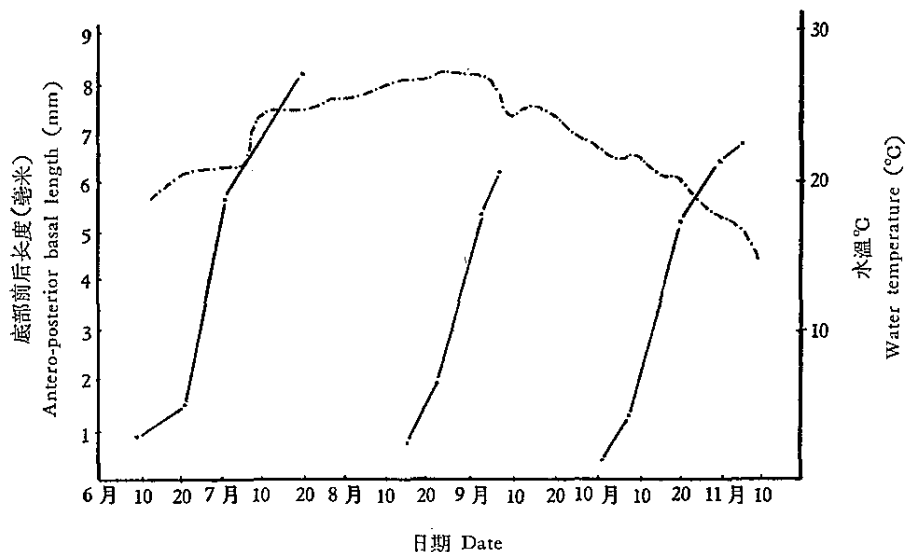
表2 不同水层不同季節布紋藤壺附着情况
 Table 2. Seasonal variation of number of attached individual on the test board
 placing at different water levels



1. 离水面 0.3 米; 2. 离水面 3 米; 3. 离水面 7 米
 1. 0.3 meters from surface; 2. 3 meter from surface; 3. 7 meter from surface.

表 3 性成熟时底部长度与温度的关系

Table 3. Relationship between temperature and basal length at sex maturity



—— 示生长速度,其终点表示达到性成熟的长度 - - - - 示温度曲线
 —— End of the curve represents the basal length of the adults reaching sex maturity
 - - - - Temperature

表 4 排卵量与温度的关系

Table 4. Relationship between temperature and amount of eggs laid at each ovulation

A. 底部长度 (m.m.)	B. 测量个体数	C. 水温 (°C)	D. 日 期	E. 平均排卵量	F. 二次排卵比例
13.0—13.5	4	27	1959. 9. 6	22296	1.35:1
	3	22	1959.10.10	16571	
9.0—10.5	4	27	1959. 9. 6	14600	1.85:1
	4	22	1959.10.10	7955	
7.0—7.5	2	27	1959. 9. 6	7736	1.28:1
	4	22	1959.10.10	6051	

A. basal length; D. date;
 B. number of adults observed; E. average number of eggs laid;
 C. water temperature; F. ratio.

分离培养的办法,得到一些成熟卵子,进行人工授精,发现它不能自体受精,必须异体受精,成熟卵子排至外套腔5小时后,仍能顺利地受精发育。

成熟精虫在输精管内排列很紧,它头部长1.5微米,尾很长,达5微米(图版I, 1)。

从输卵管排至外套腔的卵,色淡黄,圆球形,直径约为100微米左右,内含大量卵黄和许多小的油球。此时生殖泡已破裂,第一极体已经排出(图版I, 1)。靠近动物极处,细胞

漿較多，也較透明。在 26°C 時，受精後 5 分鐘，即見卵子周圍有一層細致的、薄的粘膜形成，逐漸變大，厚約 13—20 微米，第一極體在此膜的里面。受精後 8 分鐘，產生受精膜，它比較厚而堅。在動物極附近首先出現，逐漸向四周擴散。受精膜舉起後，動物極附近又出現第二極體。接着卵子產生周期性的收縮運動（圖版 I, 2），致使卵子逐漸變成橄欖形，沿着動植物極的軸變長，達 125 微米，與動植物極軸垂直的橫軸的長度（或沿赤道的橫軸）變短，約為 75 微米（最寬處），20 分鐘後，沿着長軸又漸縮短，卵子呈橢圓形（圖版 I, 3）（約為 105 微米 × 80 微米）原生質逐漸向動物極集中，外面的粘膜則緊貼於受精膜上，卵子互相粘連形成卵塊。

3. 早期胚胎發育 藤壺胚胎發育具有螺旋分割的特性，我們所採用的細胞宗系的命名法基本上與環節動物螺旋分割的細胞宗系命名法一樣，並根據藤壺卵裂的特點，略作修改：2-細胞時期：卵子受精後，細胞漿即向動物極集中，分割時，細胞漿還不斷地流向動物極，逐漸分出。受精後 1½ 小時，開始第一次分裂，紡錘體先與卵子長軸平行，後移向一側與長軸成 35° 角，分裂後一個細胞核進入 A 細胞，另一核則留於下方卵黃細胞 gy 的表面（圖版 I, 4）。

3-細胞時期：A 細胞形成後，gy 內的細胞漿向 A 細胞下方的一側集中，一小時後，gy 又分出 B 細胞，起初位於 A 的下方，後逐漸上升（圖版 I, 5）。

4-細胞時期：B 細胞分出後一小時，A 細胞分裂成二個大小相等的細胞 A₁ A₂（圖版 I, 6）。

6-細胞時期：A₁ A₂ 形成後 1 小時，各自繼續分割一次，分裂時 A₁ 上半部移向於頂端中央，下半部向右側移動；A₂ 上半部傾斜地向左側下方移位，下半部向 B 細胞的反面。分成 A₁₁、A₁₂、A₂₁、A₂₂。A₁₁ 將來成為眼點和腦神經節的原基，A₂₂ 形成吻部的原基（圖版 I, 7）。

7-細胞時期：A₁、A₂ 分割後 5 分鐘，B 細胞分成二個左右對稱的細胞 B₁、B₂。

8-細胞時期：B₁、B₂ 形成後 5 分鐘，gy 又分出一個 C 細胞，位於 B₁、B₂ 的下方（圖版 I, 8）。

12-細胞時期：C 細胞分出後 50 分鐘，A₁₁、A₁₂、A₂₁、A₂₂ 各自分裂一次，形成 A₁₁₁、A₁₁₂、A₁₂₁、A₁₂₂、A₂₁₁、A₂₁₂、A₂₂₁、A₂₂₂（圖版 I, 9）。

14-細胞時期：A₁₁ 等細胞分割後 5 分鐘，B₁、B₂ 進行分裂形成 B₁₁、B₁₂、B₂₁、B₂₂（圖版 I, 10）。

15-細胞時期：B₁ 等細胞分裂後 5 分鐘，C 細胞又分裂，成為大小相等位置相對稱的二個細胞 C₁、C₂。位於 B₁₂、B₂₂ 的下方。

16-細胞時期：C 細胞分裂後 10 分鐘，gy₂ 又分出一個 D 細胞，位於 C₁、C₂ 的下方（圖版 II, 11）。

24-細胞時期：D 細胞分出後 1 小時，從 A 分來的 8 個細胞又進行分割（圖版 II, 12）。

28-細胞时期: A_{111} 等分裂后 5 分钟, B 細胞分来的 4 个細胞又进行分裂 (图版 II, 13)。

30-細胞时期: B_{11} 等細胞分裂后 5 分钟, C_1 、 C_2 又各自分裂成为 C_{11} 、 C_{12} 、 C_{21} 、 C_{22} 、四个細胞。

31-細胞时期: C_1 、 C_2 分裂后 8 分钟, 位于 C 下面的 D 細胞分裂成等大对称的二个細胞 D_1 、 D_2 。

32-細胞时期: D 細胞分裂后 5 分钟, gy_3 又在 D_1 、 D_2 下方分出 E 細胞, 它位于胚胎的末端, 将来成为尾芽的原基 (图版 II, 14)。

表 5 細胞宗系

Table 5. Cell lineage of *Balanus amphitrite communis*

A. 分割次数	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
B. 受精后的时间	1 (小时)	2	3	4	4	4	5	5	5	5	6	6	7	7	7
C. 水温 26°C	30 (分)	30	30	30	35	40	30	35	40	50	50	55	55	8	13
D. 細胞宗系	Agy														
	A														
	A ₁														
	A ₁₁														
	A ₁₁₁														
	A ₁₁₁₁														
	A ₁₁₁₂														
	A ₁₁₂₁														
	A ₁₁₂₂														
	A ₁₂₁														
	A ₁₂₁₁														
	A ₁₂₁₂														
	A ₁₂₂₁														
	A ₁₂₂₂														
	A ₂₁														
	A ₂₁₁														
	A ₂₁₁₁														
	A ₂₁₁₂														
	A ₂₁₂₁														
	A ₂₁₂₂														
	A ₂₂₁														
	A ₂₂₁₁														
	A ₂₂₁₂														
	A ₂₂₂₁														
	A ₂₂₂₂														
	B														
	B ₁														
	B ₁₁														
	B ₁₁₁														
	B ₁₁₂														
	B ₁₂₁														
	B ₁₂₂														
	B ₂₁														
	B ₂₁₁														
	B ₂₁₂														
	B ₂₂₁														
	B ₂₂₂														
	C														
	C ₁														
	C ₁₁														
	C ₁₂														
	C ₂₁														
	C ₂₂														
	D														
	D ₁														
	D ₂														
	E														
	E ₄														
E. 細胞总数	2	3	4	6	7		12	14	15	16	24	28	30	31	32

A. Number of cleavage; B. duration after fertilization; C. temperature;

D. cell lineage; E. total number of cells.

4. 原腸作用 受精后 7 小时 30 分钟, 細胞繼續分裂, 下包越来越明显, gy 露在外面的部分越来越少, 它与外界相通的地方称为囊胚孔 (图版 II, 15)。

囊胚孔出現后, gy 再分裂一次, 一个細胞塞住胚孔, 另一細胞被包在分裂球里面成为卵黄細胞 (yk), yk 在胚体内繼續分割出許多細胞, 这些細胞以后形成中胚层和内胚层。

5. 早期器官形成

(1) 附肢：受精后 30 小时 30 分，胚体中部二側微微隆起，基于腹面中綫二側，向背面伸展，第二对附肢首先出現（图版 II, 16）第三对繼之（图版 II, 17），第一对最后出現（图版 II, 18）。形状最初扁而寬，逐漸成棒状，其末端漸离胚体，并向尾部傾斜移动，逐漸延長。受精后 56 小时，第二三对肢芽末端开始沿着肢芽中綫分离成为內外側枝，末端长刚毛（图版 II, 19），孵化后，肢芽又分节，节上长有刚毛。

(2) 吻部：第二对附肢出現后，胚体腹面中綫稍稍向前陷入，前端即成吻部。約占胚胎长度的 1/2。后来长度比例逐漸減短。它內側寬闊，后来二側中部內陷，致把它分成三叶，中叶大，內側中綫生一裂縫，将来成为二片上唇，二側叶較小，基部被中叶所盖。每叶末端生嗅毛（图版 II, 20）。

(3) 眼点：吻部形成后，相当于 A_{111} 細胞处出現許多分散的紅色色素顆粒，并逐漸集中在一起，形成一单眼，初呈紅色，后則轉变成褐紅色（图版 II, 20）。

(4) 消化道：从卵黃細胞形成消化道，后端最先形成，管道小、呈圓形，以后又在前端形成膨大的胃部。吻部形成后，外胚层內陷而形成口凹，刚孵化时，口凹与食道尚不相通，內有一层細胞相隔。无节幼虫形成以前，口凹的外胚层繼續內陷，致使口与食道相通。消化道后端，亦由外胚层內陷而成肛凹，最后也与腸子相通。

(5) 肌肉：卵黃細胞繼續分裂，部分細胞逐漸移向于胚胎背部集中，形成肌纖維組織。肌纖維呈鏈状，延伸至附肢中和消化道的二側。

(6) 脑神經节：胚胎前端 A_{112} 細胞所衍生的外胚层細胞增殖加厚，在眼点的基部出現一細胞团，称为脑組織，以后分化为脑神經节。

6. 无节幼虫 胚胎附肢形成后，在膜中不时抽动，至受精后 4—5 天，蛻膜而出，成为无节幼虫，排至体外，自由游泳。

无节幼虫身体作梨形，不分节，头部腹面中央有单眼，其后为吻部，吻部基部中央有口，胸部隆起，腹部退化成一小管状，其末端长有尾刺，幼虫腹面有三对附肢，基部膨大。附肢分节，节上长有刚毛。第一对附肢不分枝，第二第三对分成內外側枝。肛門在胸腹部交界处。到第 II 期开始摄食。

无节幼虫共蛻皮 6 次，每次蛻皮后，形态即有改变（图版 III, 1—6）。现将各期特征，列于表 6。

无节幼虫第一期，有显著的趋光性，逐漸蛻皮长大后，趋光性則逐漸減弱，至金星幼虫則基本对光綫沒有特殊的反应了。

7. 金星幼虫 无节幼虫 VI 期再行蛻皮后，形成梭形的金星幼虫（图版 IV, 1）其腹部略平，胸部附生 6 对游泳肢，这是幼虫的游泳器官。体外披二片几丁质的貝壳，二壳在背部紧連，只在前后端稍稍分离。壳的腹面邊緣微微向內捲曲。单眼居在中央，二側各有一复眼。第一对附肢蛻去第一节变成为附着器，其末端不再具有游泳毛，略微长大，成为吸盘，

表 6 各期無節幼虫的特征
Table 6. Characteristics of naupliar stages

A. 时期	B. 体 长	C. 体 宽	D. 背甲长度	E. 平均年龄		F. 主 要 特 征
				18—22°C	26—28°C	
I 期	155 μ	81.3 μ		10分钟—2小时	10分钟 2 小时	前侧角下垂,胸部不明显,尾刺短,刚毛不作羽状,无背甲。
II 期	281 μ	137.5 μ		2 天	2 天	侧角举起,与体平行,胸部隆起,无背甲,具有羽状刚毛。
III期	375 μ	212 μ	225 μ	4 天	3—3.5天	出现背甲,胸部弯曲,附肢刚毛增多。
IV期	493 μ	266 μ	315 μ	6 天	4.5 天	体弯曲,胸部开始有分节,刚毛继续增多。
V 期	525 μ	300 μ	362 μ	8 天	5.5 天	胸部内部分节清楚,单眼二侧出现隆起成为复眼柄。
VI期	537 μ	325 μ	387.5 μ	10天	6—6.5天	眼柄长出一对带有黑色素的复眼,胸部六对游泳肢雏形原基形成。

A. Stage; B. body length; C. body width; D. length of carapace; E. average age;

F. characteristics.

呈圆形,上面长有刚毛。附着器的基部二侧,有一对扁圆形的腺体,称粘液腺,其上方内侧有一小管,绕着复眼基部通至附着器。管道有一膨大部分,内储粘液腺所分泌的粘液,幼虫即靠这个附着系统(图版 III, 2)吸附在物体表面,再进行变态。金星幼虫形成至附着变态,一般需要 2—3 天。

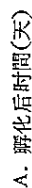
8. 变态 金星幼虫后期,钙质沉淀逐渐增多,透过贝壳,可以见到明显的壳板。幼虫的活动力逐渐减弱,靠附着系统吸附在物体表面进行变态。当时身体缩短,头部变钝,朝下,后端向背部举起,贝壳逐渐离体,复眼也随着蜕皮一次。幼体所附着的部分除了幼虫前端外,还占有一部分背部,附着面与幼虫背腹中央轴成 30 度。

9. 不同水层附着数量的变化 在大港第二码头设置的浮标上,在不同水层放置试验板,板的位置与水面平行,计有离水面 0.3 米、3 米、7 米三种深度,每隔 5 天检查一次,统计板上附着藤壶的数量,由表 2 可见:①附着数量以离水面三米的板上最多;②同一板上,阳面较少,阴面较多,这与 C. M. Pomerat 等^[16]所得的结果基本是一致的;③附着数量也出现周期性变化,它的间隔与排卵的周期间隔基本相符。

10. 生长速度 在室内控制条件下进行幼虫培养(表 7 系用扁藻培养所获得的结果,由于当时没有换水,所以成活率较低)。在 26—28°C 时,从无节幼虫 I 期至 VI 期,需要 4.5—6.5 天,6 天或 7 天后变成金星幼虫,9—10 天后附着,但在 18—22°C 时从 I 期到 VI 期则需要 10 天左右。12 天时形成金星幼虫,14—15 天后,始能附着。可见温度对它的发育速度是十分有关的。

附着后在自然环境中的生长速度,我们采用壳底前后端的距离的增长为指标,从表 8 可以看出,附着 10 天左右,生长比较缓慢,以后则迅速增加,长至 8 毫米,生长速度又逐渐

表 7 幼虫发育速度与存活率



A. Duration after hatching; B. % of living larvae (total number); C. Daily survival rate of different stages; D. Water temperature; E. Nauplius stage I; F. Stage II; G. Stage III; H. Stage IV; I. Stage V; J. Stage VI; K. Cypris.

表 9 自然界中布紋藤壺的存活率
Table 9. Natural survival rate of *Balanus amphitrite communis*

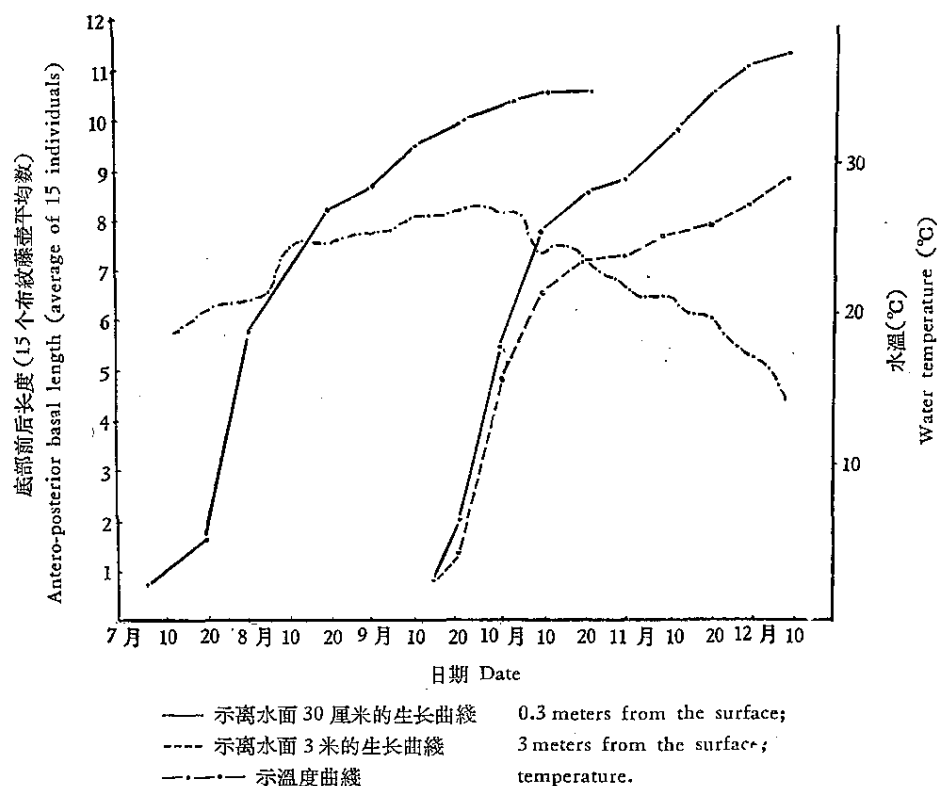
A. 附着 后的時間	B. 水温	C. 水层	D. 壳长 m.m.	E. 死亡数	F. 存活数	G. 死亡数 占前一次存 活数的 %	H. 存活数 占总数 %	A. 附着 后的時間	B. 水温	C. 水层	D. 壳长 m.m.	E. 死亡数	F. 存活数	G. 死亡数 占前一次存 活数的 %	H. 存活数 占总数 %
1959.8.5	27°C	i. 上	1.6	8	87	8.4	91.6	10.5	22°C	上	1.6	7	133	5.0	95.0
5 天		j. 下	1.8	8	107	7.0	93.0	5 天		下		6	149	3.8	96.2
10 天	27°C	上	3.7	42	45	48.3	46.3	10 天	22°C	上	2.0	22	110	16.5	78.6
		下	3.5	56	51	52.3	44.3			下	2.0	52	97	34.9	62.6
								15 天	21°C	上		54	56	49.1	58.9
										下		53	44	54.6	28.4
20 天	27°C	上	5.6	4	41	8.9	43.2	20 天	21°C	上		8	48	14.3	34.3
		下	5.0	3	48	5.9	42.7			下		11	33	25.0	21.3
								25 天	19°C	上		1	47	2.1	33.6
										下		5	28	15.2	18.1
30 天	27°C	上	6.6	1	40	2.4	42.0	30 天		上		0	47	0	33.6
		下	6.1	2	46	4.2	40.0			下		1	27	3.8	17.4
								35 天	17°C	上		1	46	2.1	32.9
										下					
40 天	24°C	上		2	38	5.0	40								
		下		2	44	4.3	39.3								

i. 上层:离水面 0.3 米, j. 下层:离水面 3 米

A. Duration after attachment; B. Temperature; C. Water level; D. Basal length; E. Number of dead individuals; F. Number of living individuals; G. Mortality rate; H. Survival rate; i. Upper level: 0.3 meters from the surface; j. Lower level: 3 meters from the surface.

下降。在 8 月份，在水深 3 米处，生长速度就比较表层缓慢，是否由于该处温度与表层有所不同所致，目前由于没有同时测定该层的水温变化记录，所以不能肯定。

表 8 生长速度
Table 8. Growth rate of *Balanus amphitrite communis*



11. 自然界中附着后的成活率 藤壶附着后，并非全部都长大，总有一部分要死亡，从表 9 看来，死亡率最高的阶段是在附着后 10—15 天。一个藤壶究竟最多能活多久，目前尚不能肯定。

三、討 論

藤壶的卵子，含卵黄较多，而且细胞浆在受精后又逐渐向动物极集中，因此，它的分割情况与其他甲壳类很不一样，一方面包含卵黄的植物极不参加分割，与鸟类的盘状分裂相似，另一方面，它的细胞浆又逐渐流向动物极而与硬骨鱼的胚胎相象，但是它在卵黄上又始终保留一个细胞核，使分裂球一个个地陆续从卵黄表面分出，这又与标准的盘状分裂不同而与不等完全分裂有相似之处，同时在每次分裂时，纺锤体又有一定程度的倾斜，加上细胞的移位，它或多或少还保留着螺旋分割的特性，虽然分裂球的数目是逐个地陆续增加，但也有明确的 4-细胞、8-细胞、16-细胞和 32-细胞时期，如果将卵黄细胞看作较大的分裂球，它即相当于不等完全分裂中的 D 细胞。从细胞宗系来看，它以后的衍生组织也是

与D細胞相似的,这种分裂的特征反应了它的系統发育中的亲緣关系。

从分裂速度来看,A細胞分裂快,分化也早。从A細胞所衍生者均为外胚层組織,这可能与其对环境的适应有关,因外胚层的形成,对胚胎是有保护作用的。

滯育現象在节肢动物是比較常見的。在我們保存卵块的試驗中,发育的卵块,能够在2—4℃的海水中延緩发育达三个月之久,但它并不是在一定的发育阶段发生,而是不管卵子在什么发育阶段,只要温度降低,发育便能停頓下来,等温度再升,它又恢复前进,我們对这种发育延緩的情况还有待深入地了解,例如它的代謝变化怎样?通过什么途径,温度变化的刺激使正在进行的发育忽然停頓下来?为什么愈是晚期的胚胎愈容易保存,这些都是需要进一步搞清楚的問題。

从繁殖季节的观察中,我們見到它和船蛆的情况一样(吳尚勲等,1959)在秋季产卵将届尾声的时候,有一个时期虽然成体外套腔內尚有发育的卵块,但在海內試驗板上却没有附着的个体,为什么产生这种情况呢?一种可能性是这些卵子发育到无节幼虫排入水中后,由于温度太低,它不能再发育变态,因而也就不能附着了;第二种可能性是这些卵子在外套腔內发育一个阶段,后来因温度太低而死亡,这种情况,从我們解剖的結果来看,是有的,但不是所有的卵块都死亡和腐敗,因为在1月份,我們还偶然发现有很健康的卵块。另外一种可能性是,这些卵子因温度降低而发育停頓进入滯育阶段,象在室內低温保存一样,保存在成体的外套腔內,待明春水暖时,发育再恢复前进,形成无节幼虫排入水中,成为越冬的幼虫。虽然我們在四月解剖成体时没有发现过带卵块的个体,但是由于我們解剖的数量不够多,很难否定滯育的可能性。当然,即使有的話,数量也是极少的,这方面还需进一步加以肯定。

上面已經談到,每个个体,性腺的成熟是有周期性的,即在繁殖季节里,性腺成熟后将卵子一次排入外套腔,然后它又发育,間隔一定時間又排卵,在温度較低的6月份需要20多天,到温度較高的8、9月份便只要15天左右了。不仅这样,当冬季排卵停止,卵巢已經萎縮的情况下,如果把温度提高,还是能将这种周期变化重新恢复,使其产卵。可見温度是这种性周期的重要控制因子之一。

从表2我們見到在海內設置的木板上的藤壶附着量,也有节奏波动,間隔一定的日子出現一个附着高峯,这种周期性的間隔,Weiss 也曾在 *Balanus improvisus* 上发现过,他没有談到与这种現象相关的因子^[17],从幼虫培养的情况来看,只要环境条件合适,同一批幼虫自排出到附着所需的時間,不致相差太大,因此,附着数量的波动可以认为是这个海区里幼虫数量的波动所致。拉网的情况,也証实了这一点,即有的时候,很难拉到无节幼虫,但过了几天,它却又大量出現,那么为什么出現这种情况呢?我們认为个体的性周期,可能对它有些影响,但不应该是唯一的因素,因为,当附着开始时,幼虫的来源主要是去年的成体越冬后所产的卵子,这些幼虫附着后,按照当时的水温条件,到7月中旬可能达到性成熟,那么8月的高峯应该是当年的个体与前一年的成体二者所产幼虫所共同形成的

了。在同时附着的种羣里，由于周围环境的不同，各个个体的生长发育不可能完全一致，推想起来，排卵的日子，也应该有所出入，但从解剖的结果来看，他们排出幼虫的时期却是基本相同的，在一个海区里，个体的发育生长情况当然更加参差不齐，为什么幼虫的数量会有如此明显的节奏呢？似乎除了卵巢的周期性变化外，另外还有因素控制着幼虫的孵化，虽然排卵有先后，但是发育到无节幼虫后，却都不马上排出，而等待另外一种外界刺激，以致使一海区内的个体的排幼虫的周期基本上协调起来，这种刺激的性质，我们还不

敢断定。

从实验结果来看，我们虽然在控制条件下，可以使藤壺終年产卵，摆脱了自然繁殖季节的限制，同时又在室内培养了幼虫到达附着变态，为終年工作创造了条件，但是冬季培养的成体的产卵量还是较低，可能室内的条件还不够使它满足，同时幼虫的成活率也是不高，这方面，都是急待改进的。

結 語

1. 通过室内培养和海内观察相结合的方法对布紋藤壺的繁殖方式，繁殖季节，水层分布，胚胎发育，細胞宗系，生长速度等进行了观察。

2. 布紋藤壺系雌雄同体，但不能自体受精，成熟精虫由交接器送至另一个个体的外套腔内，或将精虫排入水中靠蔓足的活动，随水流带入另一个个体的外套腔。卵子排入外套腔即与精虫相遇而受精，卵外有粘膜，将卵子粘結成块，在外套腔内发育至无节幼体，脱膜而排入水中自由游泳。

3. 繁殖季节自5月初始至12月止，性腺成熟有周期性，每隔2—3周，排卵一次，水温低时間隔较长，水温高时則较短，在不产卵的季节，将温度提高，也能将这周期恢复，达到終年产卵的目的。

4. 附着季节自6月初至11月初旬，最后产出的卵子发育后不能再附着，附着的数量在中层最多，阴面比阳面多，附着数量也有周期性波动。

5. 卵子分裂，由于卵黄较多，同时受精后細胞浆向动物极集中而与盘状分裂有相同之处，但在卵黄表面始終保持一个核又与不等完全分裂相象，每次分割紡錘体有傾斜，細胞有移位，保持着一些螺旋分割的特征。

6. 无节幼虫共VI期，蛻皮6次，金星幼虫一期，然后附着物体上进行变态。

7. 发育的卵块可在2—4℃海水中保存达三月之久，温度升高，又能繼續发育、变态。

8. 用綠枝藻作为餌料，能在室内控制条件下培养幼虫附着变态，加上保存卵块和提高温度的措施，可以終年获得无节幼虫，因而基本上摆脱了自然繁殖季节对工作的限制。

参 考 文 献

- [1] 王幽兰, 1954. 长年控制蟾蜍生殖期的研究. 动物学报 6(1): 81—84.
- [2] 吴尚勳、姜康后、刘 健, 1959. 船蛆的发育及生活习性. 中国科学院海洋研究所丛刊 1(3): 1—14.
- [3] 童第周、吴尚勳、叶毓芬, 1958. 文昌鱼卵子分裂球的发育能力的研究. 实验生物学报 6(1): 57—90.
- [4] 藤永元作、笠原昊, 1942. タテジマフジツボ (*Balanus amphitrite hawaiiensis*) の飼育と変態. 日本动物学杂志 54(3): 108—118.
- [5] 藤永元作、笠原昊, 1940. シロスジフジツボ (*Balanus amphitrite albicostatus*) の初期発生について. 水产学会报 8: 298—299.
- [6] Barnes, H. C., 1955. The growth rate of *B. balanoides* (L.). *Oikos*, 6: 109—113.
- [7] Barnes, H. and H. T. Powell, 1953. The growth of *B. balanoides* (L.) and *B. crenatus* Brag in varying condition of submersion. *J. Mar. Biol. Asso. U. K.* 32: 107—128.
- [8] Barnes, H., 1956. The growth rate of *Chthamalus stellatus* (Poli). *J. Mar. Biol. Asso. U. K.* 35: 355—361.
- [9] Bassindale, R., 1936. The development stages of three English barnacles, *B. balanoides* (L.), *Chthamalus stellatus* (Poli), and *Verruca stroemia* (O. F. Müller). *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 106: 57—74.
- [10] Costlow, J. D. Jr. and C. G. Bookhout, 1957. Larval development of *Balanus eburneus* in the laboratory. *Biol. Bull.* 112: 313—324.
- [11] Costlow, J. D. JR. and C. G. Bookhout, 1958. Larval development of *Balanus amphitrite* var. *denticulata* Broch reared in the laboratory. *Biol. Bull.* 114: 284—295.
- [12] Groom, T. T., 1894. On the early development of Cirripedis. *Philos. Trans. Roy. Soc. Lond.* (B), 185: 119—232.
- [13] Herz, L. E., 1933. The morphology of the later stages of *B. crenatus* Bruguiere. *Biol. Bull.*, 64: 432—442.
- [14] Moore, Hilary B., and J. A. Kitching, 1939. The Biology of *Chthamalus stellatus* (Poli). *J. Mar. Biol. Assoc.* 23: 521—541.
- [15] Moyse, J., 1960. Mass rearing of Barnacle cypride in the laboratory. *Nature* 185(5): 4705—4706, p. 120.
- [16] Pomerat, C. M., and E. R. Reiner, 1942. The influence of surface angle and of light on the attachment of Barnacles and other sedentary organisms. *Biol. Bull.* 82: 14—25.
- [17] Weiss, C. M., 1948. Seasonal and annual variations in the attachment and survival of barnacles acyprids. *Biol. Bull.* 94(3): 236—243.

STUDIES ON THE LIFE HISTORY OF *BALANUS AMPHITRITE COMMUNIS* DARWIN

S. C. WU AND N. E. CAI

(Institute of Oceanology, Academia Sinica)

The barnacle *Balanus amphitrite communis* Darwin is one of the most serious marine fouling organisms found in the vicinity of Tsingtao. Its breeding season begins at the middle of May when water temperature rises above 16°C and continues up to the end of December. Maturation of the gonad of each individual is periodic at intervals of about 2—3 weeks. It is longer in the early summer while the temperature is lower and becomes shorter in September. In winter, even the gonad is atrophic, breeding cycle may be restored if they are reared in 26°C water for about one month. Temperature is one of the most important factor influencing the breeding cycle of this species.

Attachment of the barnacles on the test board first appears at the beginning of

June and ends at the end of November. The number of the barnacles attached also shows cyclic fluctuation, the highest peak appearing in the middle of August.

At the end of the breeding season, although there are egg masses in the mantle cavity of some adults, yet no more attachment is observed. Low temperature may influence these eggs in three possible ways: 1. It kills the embryos before hatching and the egg masses are gradually reabsorbed; 2. The egg develop into naupliar larvae and are discharged into water, but fail to develop any further; 3. It causes the egg to remain in a state of dormancy until the next spring when development resumes again as water temperature rises. The last possibility is supported by the fact that egg masses may be kept in 2—4°C sea water for as long as 3 months after being removed from the mantle cavity, without interfering with its normal development when temperature rises up again.

Balanus amphitrite communis is hermaphroditic, but it is self sterile. Matured spermatozoa are ejected or carried to the mantle cavity of another adult by means of the copulatory organ or by way of the water current. Fertilization takes place in the mantle cavity immediately after the eggs are released from the ovary. Fertilized eggs have sticky membranes which hold them fast together and are retained in the mantle cavity as two egg masses. They hatch out at the first naupliar stage and are discharged from the mantle cavity to take a planktonic life.

The test boards placed at different water level showed different degree of infestation. At our experimental station, which is about 10 meters in depth, the heaviest takes place at the middle zone which is about 3 meters from the surface. The attachment is much more serious on the under surface of the test board.

Unfertilized eggs are spherical in shape with a diameter of about 100 μ . First polar body is given out before fertilization. The second polar body is formed about 8 minutes after fertilization at 26°C. Rhythmic contraction appears on the egg thereafter and the egg gradually changes to ellipsoid (105×80 μ) in shape, with the long diameter along its animal-vegetal axis. Cytoplasmic streams appear in the egg, and clear cytoplasm is gradually accumulated at the animal pole, similar to the early developmental process in the Teleostean eggs. The yolk mass does not participate in the cleavage as in discoidal cleavage of the bird. Blastomeres are formed one by one at the animal pole. One nucleus is retained on the surface of the yolk as cleavage proceeds. If we suppose the yolk and the nucleus on its surface to be one large blastomere, then the cleavage pattern of this species will be of total unequal type as occurred in some eggs of mollusca and annelid. There is also slanting of the spindle and displacement of blastomere at each cleavage. These are characteristics of the spiral cleavage. All these show the phylogenetic relationship of this species.

Gastrulation takes place 7 hours after fertilization. Naupliar larvae with 3 pairs of appendages hatch out 5—6 days after fertilization.

There are 6 stages in the nauplis and only one in cypris. Following the attachment of the cyprid larva, it metamorphoses into a young barnacle.

We have successfully reared the larvae of this species in the laboratory on unicellular green algae. Moreover, by means of rearing the adults in 26°C sea water, or by preserving the egg masses in the cold storage, we can obtain naupliar larvae in winter. Thus we are practically free from the limitation of the natural breeding season of this species and can carry on experimental work all the year round.

圖 版 說 明
Explanation of plates

圖版 I 和圖版 II 布紋藤壺的胚胎发育

Plate I—II Embryonic development of *Balanus amphitrite communis* Darwin

- | | |
|--|---|
| 1. 精虫和未受精卵
spermatozoa and unfertilized egg | 11. 16-細胞时期
16-cell stage |
| 2. 卵子周期性地收縮
Rhythmic contraction of the egg | 12. 24-細胞时期
24-cell stage |
| 3. 受精卵
Fertilized egg | 13. 28-細胞时期
28-cell stage |
| 4. 2-細胞时期
2-cell stage | 14. 32-細胞时期
32-cell stage |
| 5. 3-細胞时期
3-cell stage | 15. 原腸作用开始
Beginning of gastrulation |
| 6. 4-細胞时期
4-cell stage | 16. 第二对肢芽出現
Formation of the 2nd limb buds |
| 7. 6-細胞时期
6-cell stage | 17. 第三对肢芽出現
Third limb buds formation |
| 8. 8-細胞时期
8-cell stage | 18. 第一对肢芽出現
First limb buds formation |
| 9. 12-細胞时期
12-cell stage | 19. 第二、三对肢芽分叉
Branching of the 2nd and 3rd limb buds |
| 10. 14-細胞时期
14-cell stage | 20. 孵化前(出現眼点)
Just before hatching (eye formation) |

圖版 III 布紋藤壺的無節幼虫

Plate III Nauplius larvae of *Balanus amphitrite communis* Darwin

- | | |
|-----------------------------|---------------------------|
| 1. 无节幼虫第 I 期
Stage I | 4. 无节幼虫第 IV 期
Stage IV |
| 2. 无节幼虫第 II 期
Stage II | 5. 无节幼虫第 V 期
Stage V |
| 3. 无节幼虫第 III 期
Stage III | 6. 无节幼虫第 VI 期
Stage VI |

圖版 IV 布紋藤壺的金星幼虫

Plate IV Cypris of *Balanus amphitrite communis* Darwin

- | | |
|-------------------------------------|---|
| 1. 金星幼虫
Cypris larva | (1) 粘液腺
Mucus gland |
| 2. 金星幼虫附着系統
System of attachment | (2) 附着吸盘(第一对附肢)。
Sucker (antennulus) |

