

文章编号: 1004-7271(2000)02-0147-05

·综述·

卤虫属分类研究进展

Progress on researches of taxonomy on genus *Artemia*

黄旭雄, 陈马康

HUANG Xu-xiong, CHEN Ma-kang

(上海水产大学渔业学院, 上海 200090)

(Fisherise College, SFU, Shanghai 200090, China)

关键词: 卤虫; 属; 分类

Key words: *Artemia*; genus; taxonomy

中图分类号: S959.223 文献标识码: A

卤虫(*Artemia*)是一种世界性分布的广温耐高盐的小型甲壳动物,其自然的生活环境为内陆的盐湖和沿海的盐田。由于卤虫是水产动物苗种生产中十分重要的生物饵料,同时也是生物学教学中重要的活体实验材料,因此,国内外有关卤虫的生物学及其在水产上的应用研究论文很多,其中不少涉及到卤虫的分类问题,本文就卤虫属分类研究进展作一综述。

1 卤虫属的分类地位

卤虫属在分类学上的地位为节肢动物门(Phylum Arthropoda),甲壳纲(Class Crustacea),鳃足亚纲(Subclass Branchiopoda),无甲目(Order Anostraca),盐水丰年虫科(Family Branchinectidae)^[1]。林奈 1778 年根据 Schlosser 对卤虫外部形态特征的描述而将其归入黄道蟹属 *Cancer*,并首次定名为 *Cancer salinus*,后由 Leach 于 1819 年重新定名为 *Artemia salina*^[2]。也有将卤虫划到卤虫科(Artemiidae)的^[3]。

2 卤虫属内种的分类手段

2.1 外部形态学特征

卤虫属主要的外部形态分类特征有头部形态、体长、尾叉形状及其刚毛数、腹部的长度和宽度、卵囊形状、休眠卵卵径和第二触角的形状等。外部形态学特征是早期分类学的主要分类依据。由于同一卤虫种因生存环境条件的不同,其外部形态会产生变化,种间存在交叉现象^[4-6],单独依靠卤虫的外部形态特征对整个卤虫属进行可靠的系统分类有一定难度。蔡亚能等认为卤虫的雄性器官,即抱持器及其额结节的差异稳定,可作为四种卤虫(*Artemia franciscana*、*A. sinica*、*A. persimilis*、*A. tunisiana*)分类的基本标志^[5]。

2.2 染色体数目及核型

由于卤虫外部形态特征的易变性给卤虫分类带来一定的难度,许多学者试图从卤虫的细胞生物学(染色体数目及核型)角度对卤虫属进行系统分类^[7-13]。现已查明两性生殖的卤虫染色体基数 $2n = 42$ (除 *A. persimilis* 的 $2n = 44$ 外),而孤雌生殖的卤虫中广泛存在染色体数目的加倍现象(二倍体、三倍体、

收稿日期: 1999-12-09

作者简介: 黄旭雄(1971-),男,讲师,硕士,从事水产动物营养与饵料方面的研究。

四倍体、五倍体、八倍体、九倍体)和非整倍体^[7,12,14]。有关卤虫染色体数和核型的研究,对卤虫属的进化分类,尤其是孤雌生殖卤虫的分类,具有一定的意义^[10]。

2.3 生殖类型

生殖类型(reproductive type)是目前卤虫属分类系统中重要的分类依据之一,它不同于卤虫的生殖方式。根据卤虫生殖类型的不同,可将卤虫分为孤雌生殖(pathenogenetic)卤虫和两性生殖(bisexual)卤虫两大类。

2.4 是否存在生殖隔离

是否存在生殖隔离(reproductive isolation)是目前区分两性生殖卤虫姊妹种的最重要依据。Kuenen首次报道了分别产于美国加利福尼亚和意大利撒丁岛的两个两性生殖卤虫种群间存在生殖隔离的现象^[2]。此后,已有多位学者报道了不同产地的两性生殖卤虫间存在生殖隔离现象,并由此定了种名。生殖隔离测试也成为两性生殖卤虫种鉴别的常规程序。

2.5 同工酶电泳

利用电泳结果而发展起来的聚类分析法可用于估计种群间的遗传相似性。这种方法在系统分类中很有价值。已有多位学者用同工酶电泳技术对不同产地的卤虫进行鉴别^[15-25]。Browne等^[26]认为卤虫属内种的鉴别特征价值最大的蛋白质是MDH(苹果酸脱氢酶)、ALP(碱性磷酸酶)、EST(酯酶)及两种迁移率最快的血红蛋白,这些蛋白质具有种内变异小,种间变异大的特点。另外,还有建议从EST、GOT(谷氨酸草醋酸氨基转移酶)、SOD(超氧化物歧化酶)、CAT(氯霉素乙酰转移酶)、MDH、MPI(甘露糖磷酸异构酶)和PGI(磷酸葡萄糖异构酶)等酶的多态性来区别卤虫属的姊妹种^[22]。但张志峰等^[27]对中国北方孤雌生殖卤虫发育同工酶进行研究后发现:随卤虫个体的发育,EST和AMY(淀粉酶)同工酶谱均有一定程度的变化。

2.6 线粒体DNA片段长度的多态性

线粒体DNA(mtDNA)是研究系统发生的理想的分子系统。通过限制性片段长度多态分析法(RFLP法)对mtDNA进行多态分析来探讨生物的进化及分类已屡有报道^[28]。利用mtDNA比较分离时间短于1000万年的相近种或同种种群的系统发生是有意义的,而旧世界两性生殖卤虫和孤雌生殖卤虫的分离时间按同工酶电泳推测约为500~600万年^[29],故可用mtDNA系统来探讨卤虫的进化和分类。应用限制性内切酶已建立了卤虫*A. franciscana*的mtDNA物理图谱^[26]和完整的mtDNA序列^[30]。Bossier等^[31]提出利用在PCR技术的基础上发展起来的随机扩增多态DNA(RAPD)技术对卤虫属进行分类,进一步丰富和简化了卤虫分类的科学方法。

3 卤虫属分类现状

3.1 卤虫属现有的种

现今卤虫属内各种主要是根据其生殖类型和生殖隔离与否来鉴别的。凡是孤雌生殖卤虫,统称为*A. parthenogenetica*,并在其后加上产地的地名以示区别,近来的研究表明行孤雌生殖的卤虫中在生态和遗传上存在广泛的多样性^[29];而两性生殖卤虫则根据生殖隔离与否而定义成不同的姊妹种(sibling species)和总种(superspecies)的集合。卤虫属现存的并已定名的种见表1。

根据第一届国际卤虫学术讨论会的精神,*A. salina*这一双名被分配给原生活的英格兰黎明顿(Lymington, England),最早由Schlosser在1758年描述的,后由林奈(Linnaeus)定名的种群^[32]。由于这一种群现已灭绝,故*A. salina*事实上已不再适用于现存的卤虫。

3.2 我国卤虫的分类研究

对我国卤虫的分类研究始于80年代末,已查明我国既有孤雌生殖卤虫,也有两性生殖卤虫。Cai^[33]将山西运城盐湖的卤虫通过生殖隔离实验定名为中华卤虫*A. sinica*。此后,多位学者对我国境内主要

卤虫产地的卤虫应用同工酶技术、生殖隔离测定等手段进行了分类研究^[6,15,18-20,34-37]。目前我国境内的两性生殖卤虫已确切定名为 *A. sinica* 的有 11 个地理种群(表 2)。最近在西藏又发现了一个新的两性生殖卤虫种 *A. tibetiana*^[38]。此外, Pilla 等^[39] 报道中国的两性生殖卤虫有 *A. sinica* 和 *Artemia* sp., 而且随水产养殖业对卤虫需求的增长, 国外卤虫的大量引入和增殖^[40-41], 我国境内的两性卤虫事实上已是多种并存的局面, 这给我国的卤虫命名带来一定的难处。

表 1 卤虫属现存已定名的种

Tab.1 The existing and assigned species in Genus *Artemia*

| 地区 | 种(总种) | 定名人及时间 | 原产地 | 生殖类型 |
|---------|-------------------------------------|---|-------------|------|
| 旧世界地方性种 | <i>A. parthenogenetica</i> | Barigozzi, 1974 Bowen and Sterling, 1978 | 欧洲、亚洲、澳大利亚 | 孤雌生殖 |
| | <i>A. turisiana</i> | Bowen and Sterling, 1978 | 地中海地区 | 两性生殖 |
| | <i>A. urmiana</i> | Cünther, 1900 | 伊朗 | 两性生殖 |
| | <i>A. sinica</i> | 蔡亚能, 1989 | 中国山西运城盐湖 | 两性生殖 |
| | <i>A. tibetiana</i> | Abatzopoulos, et al., 1998 | 中国西藏 | 两性生殖 |
| 新世界地方性种 | <i>A. persimilis</i> | Piccinelli and Prasadocumi, 1968 | 阿根廷 Hidalgo | 两性生殖 |
| | <i>A. franciscana</i> (总种) | | 美洲及加勒比海地区 | 两性生殖 |
| | <i>A. (franciscana) franciscana</i> | Kellogg, 1906 | 美国旧金山湾 | |
| | <i>A. (franciscana) monica</i> | Verrill, 1869 | 美国 Monx, 湖 | |
| | <i>A. (franciscana) sp</i> | | 美国 Nebraska | |

对于孤雌生殖卤虫, 根据国际卤虫学术研讨会的精神, 孤雌生殖卤虫命名为 *Artemia parthenogenetica* (产地)。蔡含筠等^[10] 对辽宁省卤虫核型的研究后发现, 辽宁省的孤雌生殖卤虫, 其核型存在两种不同类型, 营口、锦州和锦州盐场卤虫的核型公式为 $2n = 16(m/sm) + 26t$, 复州湾和旅顺盐场卤虫的核型公式为 $2n = 32(m/sm) + 10t$ 。新疆巴里坤湖孤雌生殖的卤虫的核型 $2n = 14m + 8sm + 20t$ ^[11]。高明君等^[34] 认为我国不同地理品系的孤雌生殖卤虫存在显著的遗传分化, 河北和大连地区的孤雌生殖卤虫与 *A. sinica* 遗传相关性密切, 新疆地区的孤雌生殖卤虫则具有独特的酶谱表型, 反映了我国孤雌生殖卤虫起源和进化的复杂性。

表 2 中国境内已定名为 *A. sinica* 的卤虫种群Tab.2 Geographic populations assigned with *A. sinica* in China

| 卤虫产地 | 定名依据 | 资料来源 |
|----------|---------------|-----------------|
| 山西运城解池 | 生殖隔离测试, 同工酶电泳 | [6, 33, 36, 37] |
| 河北尚义 | 生殖隔离测试, 同工酶电泳 | [36, 37] |
| 吉林工农湖 | 生殖隔离测试, 同工酶电泳 | [6, 36, 37] |
| 青海小柴旦湖 | 生殖隔离测试, 同工酶电泳 | [36, 37] |
| 内蒙古巴彦淖尔 | 生殖隔离测试, 同工酶电泳 | [36, 37] |
| 内蒙古杭锦旗盐池 | 生殖隔离测试, 同工酶电泳 | [6, 36, 37] |
| 内蒙古努合图 | 生殖隔离测试, 同工酶电泳 | [36, 37] |
| 内蒙古苏贝淖尔 | 生殖隔离测试, 同工酶电泳 | [36, 37] |
| 内蒙古水泉子 | 生殖隔离测试, 同工酶电泳 | [36, 37] |
| 内蒙古纳林淖 | 生殖隔离测试, 同工酶电泳 | [36, 37] |
| 内蒙古察汉淖尔 | 生殖隔离测试, 同工酶电泳 | [36, 37] |

4 卤虫属分类中存在的问题

尽管依据现有的卤虫分类标准对卤虫作了如表 1 的分类, 但对卤虫属内种的分类仍存在一些问题:

(1) 由林奈根据形态特征定名的 *A. salina* 在英格兰黎明顿已经灭绝, 但 *A. salina* 是否还存在于其他地方(和表 1 中的某种是同物异名), 现已无从考证。

(2) 不同产地的孤雌生殖卤虫, 其形态学上有一定的差异, 但现行的孤雌生殖卤虫命名方法, 与其说是分类学上的, 还不如说是按地理种群在命名。因此, 对孤雌生殖卤虫的分类标准尚待明确。

(3) 卤虫的生殖隔离有配子隔离和生境隔离两种情况, 一般将两个自然生境隔离的种群也称为两个种, 如 *A. (franciscana) franciscana* 和 *A. (franciscana) monica*, 前者不能在后者的自然生存环境中存活, 后者也不能在前者的自然生存环境中存活, 但是在人工配制的咸水中, 两者可能不存在生殖隔离现象。

(4)同一产地存在不同种卤虫混杂共存现象,给卤虫命名带来困难。Perez 报道,不同的卤虫种会出现在同一盐湖(池)或相邻的盐池中^[42]。Cuellar 报道,在美国犹他州的大盐湖中除 *A. franciscana* 外,还有一种孤雌生殖卤虫存在^[43]。笔者在实验中也发现原有的自然野生种群被外来种所替代的现象(黄旭雄等,河北大清河盐场卤虫生物学的测定,1998)。因此,在对不同来源的两个卤虫种群做生殖隔离测试前,必须确保实验用的任何一个群体中只含有一个种^[44]。

鉴于以上原因,对于一个尚未掌握明确的具有某个卤虫种特征的种群,对它的命名应慎重。

参考文献:

- [1] Sorgeloos Patrick, Lavens Patrick, Leger Philippe, et al. Manual for the culture and use of brine shrimp *Artemia* in aquaculture[M]. Ghent, Belgium: State University of Ghent, Belgium, 1986. 319.
- [2] Claudio Barigozzi. Genus *Artemia*: problems of systematics[C]. In: Persoone G, Sorgeloos P, Roels O, et al. (Eds.). The Brine Shrimp *Artemia*, Vol. 1, Morphology, Genetics, Radiobiology, Toxicology. Wetteren, Belgium: Universa Press, Wetteren, Belgium, 1980. 145-154.
- [3] 梁象秋,方纪祖,杨和荃.水生生物学(形态和分类)[M].北京:中国农业出版社,1996.410.
- [4] Domenech F A. Differentiation in *Artemia* strains from Spain[C]. In: Persoone G, Sorgeloos P, Roels O, et al. (Eds.). The Brine Shrimp *Artemia*, Vol. 1, Morphology, Genetics, Radiobiology, Toxicology. Wetteren, Belgium: Universa Press, Wetteren, Belgium, 1980. 19-40.
- [5] 蔡亚能,高澜.四种两性生殖卤虫雄性抱持器的形态比较[J].青岛海洋大学学报,1992,22(1):90-95.
- [6] 杨光,蔡含筠,侯林.中国六个盐湖卤虫品系生物学特征的研究[J].海洋湖沼通报,1995,(3):39-47.
- [7] 张闰生,刘凤岐,赵晓霞等.卤虫染色体倍性组成的研究[J].动物学报,1990,36(4):412-419.
- [8] 郭保庆,高仁恒,张志端等.山西运城盐湖卤虫核型初报[J].遗传,1990,12(2):28-29.
- [9] 王壬学,蔡亚能,李嘉泳.华北盐场孤雌生殖卤虫克隆及其染色体的研究[J].海洋与湖沼,1991,22(1):1-7.
- [10] 蔡含筠,侯林.辽宁省卤虫核型的研究[J].辽宁师范大学学报(自然科学版),1991,14(1):53-59.
- [11] 张强,孔祥祯,杨承忠.新疆巴里坤湖卤虫核型的初步研究[J].八一农学院学报,1994,17(2):64-66.
- [12] 任波,赵彩霞,任慕莲.中国西北地区内陆盐湖卤虫卵径及染色体倍性研究[M].中国西北部盐湖卤虫生态及资源.哈尔滨:黑龙江科学出版社,1996.244-256.
- [13] 孙易,李海峰.利用克隆的方法对孤雌生殖卤虫染色体倍性的研究[J].天津师范大学学报(自然科学版),1996,16(2):44-49.
- [14] Abreu-Grobois F A. A review of the genetics of *Artemia*[A]. Sorgeloos P, Bengtson D A, Declair W, et al. (Eds.). *Artemia Research and its Applications*, Vol. 1[C]. Wetteren, Belgium: Universa Press, Wetteren, Belgium, 1987. 61-64.
- [15] 高明君,葛兰,蔡亚能.不同地理品系卤虫的同工酶变异初步研究[J].青岛海洋大学学报,1994,24(1):40-46.
- [16] 苏荣,乔辰,高岩.内蒙古卤虫的同工酶研究[M].中国西北部盐湖卤虫生态及资源.哈尔滨:黑龙江科学出版社,1996.257-260.
- [17] 侯林,蔡含筠,邹向阳.我国卤虫两种同工酶的研究[J].辽宁师范大学自然科学学报,1991,14(2):128-132.
- [18] 侯林,蔡含筠,邹向阳.中国十个地理品系卤虫同工酶的研究[J].动物学报,1993,39(1):30-37.
- [19] 侯林,邹向阳,蔡含筠.中国两性生殖卤虫MDH同工酶基因的表达[J].遗传,1998,20(3):19-22.
- [20] 侯林,堵南山,邹向阳.中国卤虫种群 α -淀粉酶同工酶的基因表达特征[J].东海海洋,1998,16(4):1-7.
- [21] Browne R A. Genotype diversity and selection in asexual brine shrimp(*Artemia*)[J]. Evolution, 1990, 44(4): 1035-1051.
- [22] Abreu-Grobois F A, Beardmore J A. International study on *Artemia* II: Genetic characterization of *Artemia* populations — an electrophoretic approach[C]. In: Persoone G, Sorgeloos P, Roels O, et al. (Eds.). The Brine Shrimp *Artemia*, Vol. 1, Morphology, Genetics, Radiobiology, Toxicology. Wetteren, Belgium: Universa Press, Wetteren, Belgium, 1980. 133-146.
- [23] Bowen S T, Sterling G. Esterase and malate dehydrogenase isozyme polymorphisms in 15 *Artemia* populations[J]. Comp Biochem Physiol, 1978, 61: 593-595.
- [24] Bowen S T, Durkin J P, Sterling G, et al. *Artemia* haemoglobins: genetic variation in parthenogenetic and zygotenic populations[J]. Biol Bull, 1978, 155: 273-287.
- [25] 张雷, King C E. 用纤维素乙酸平板电泳测定中国卤虫的同工酶变异[J].青岛海洋大学学报,1991,21(4):37-44.
- [26] Browne Robert A, Bowen Sarane T. Taxonomy and population genetics of *Artemia*[A]. Robert A, Browne, Patrick Sorgeloos, et al. (Eds.), *Artemia Biology*[C]. Boca Raton: CRC Press, 1991. 374.
- [27] 张志峰,周洪军,于利等.中国北方孤雌生殖卤虫发育同工酶的初步研究[J].海洋通报,1997,16(2):93-96.
- [28] 张亚平,施立明.动物线粒体DNA多态性的研究概况[J].动物学研究,1992,13(3):289-298.
- [29] Browne R A. Population genetics and ecology of *Artemia*: Insights into parthenogenetic reproduction[J]. Trends Ecol Evol, 1992, 17(7): 232-

- 237.
- [30] Valverde J R, Batuecas B, Moratilla C, et al. The complete mitochondrial DNA sequence of the crustacean *Artemia franciscana*[J]. J Mol Evol, 1994, 39(4): 400 - 408.
- [31] Bossier P, Van Stappen G, Abatzopoulos T J, et al. Long-Primer Rapd for Authentication of Artemia Species[M]. Poster presented at the Annual ICES symposium, Cascais, 16 - 19 September 1998.
- [32] Persoone G, Sorgeloos P, Roels O, et al. (Eds). Editorial note on the taxonomy of *Artemia*[A]. Persoone G, Sorgeloos P, Roels O, et al. (Eds). The brine shrimp *Artemia*. Vol. 1, 2, 3[C]. Universa Press, Wetteren, Belgium, 1980. 345, 664, 456.
- [33] Cai Yaneng. A redescription of the brine shrimp(*Artemia sinica*)[J]. Wasmann J Biol, 1989, 47(1-2): 105 - 110.
- [34] 高明君, 葛 兰, 蔡亚能. 中国孤雌生殖和两性生殖卤虫关系的同工酶研究[J]. 海洋学报, 1994, 16(5): 92 - 98.
- [35] 乔 辰, 高 岩, 苏 荣. 伊盟和锡盟卤虫同工酶的研究[J]. 内蒙古林学院学报, 1996, 18(4): 11 - 14.
- [36] 侯 林, 杨 光, 蔡含筠. 中国两性生殖卤虫 11 个品系间的生殖隔离[J]. 海洋湖沼通报, 1997, (1): 48 - 51.
- [37] 侯 林, 蔡含筠, 邹向阳等. 中国两性生殖卤虫同工酶基因的表达及分类地位[J]. 动物学报, 1997, 43(2): 184 - 191.
- [38] Abatzopoulos T, Zheng B, Sorgeloos P. *Artemia tibetiana*: preliminary characterization of a new *Artemia* species found in Tibet (People's Republic of China)[J]. International Study on *Artemia*. LIX. Int J Salt Lake Res, 1998, 7: 41 - 44.
- [39] Pilla E J S, Beaulacore J A. Genetic and morphometric differentiation in Old World bisexual species of *Artemia*(the brine shrimp)[J]. Heredity, 1994, 73(1): 47 - 56.
- [40] 唐森铭, 林 昱. 旧金山湾卤虫在同安盐田实验池中种群动态的初步分析[J]. 台湾海峡, 1993, 12(1): 55 - 60.
- [41] 张 波, 郭金昌, 商占恒等. 旧金山湾卤虫在中国渤海湾地区的引种[J]. 海湖盐与化工, 1993, 22(3): 7 - 9.
- [42] Perez R. Cyst production of *Artemia* in salt ponds in South-Sastern Spain[A]. Sorgeloos P, Bengtson D A, Decleir W, et al. (Eds.), *Artemia* Research and its Applications, Vol. 3[C]. Wetteren, Belgium: Universa Press, Wetteren, Belgium, 1987. 215 - 220.
- [43] Cuellar O. Probable parthenogenesis in a New World brine shrimp *Artemia salina*(L. 1758)(Branchiopoda Anostraca)[J]. Crustaceana, 1991, 61 (1): 103 - 105.
- [44] Bowen Sarane T, Davis Mary L, Fenster Steven R, et al. Sibling species of *Artemia*[A]. Persoone G, Sorgeloos P, Roels O, et al. (Eds.). The Brine Shrimp *Artemia*, Vol. I, Morphology, Genetics, Radiobiology, Toxicology[C]. Wetteren, Belgium: Universa Press, Wetteren, Belgium, 1980. 155 - 169.