

DOI: 10.3724/SP.J.1118.2015.15028

## 山东沿海脉红螺的性腺发育和生殖周期

毕进红<sup>1,2</sup>, 李琪<sup>1</sup>, 张志新<sup>2</sup>, 于红<sup>1</sup>, 赵城南<sup>2</sup>, 田金玲<sup>2</sup>, 孔昊明<sup>2</sup>

1. 中国海洋大学 水产学院, 海水养殖教育部重点实验室, 山东 青岛 266003;

2. 荣成市渔业技术推广站, 山东 威海 264300

**摘要:** 为阐明脉红螺的繁殖生物学特性, 于 2012 年 3 月至 2013 年 2 月对中国山东荣成靖海湾的脉红螺(*Rapana venosa*)的生殖周期及其与环境因子的关系进行了研究。组织学观察表明, 脉红螺全年只有 1 个生殖周期, 且雌雄配子同步发育, 其性腺发育过程可分为 5 个时期: 形成期, 增殖期, 成熟期, 排放期, 恢复期。配子发生始于 9 月, 大部分个体在 5 月至 6 月成熟, 排放的高峰期为 7 月。条件指数和平均卵径随配子发生而增大, 成熟期达到最高值, 产卵后减少。雌雄比例整体符合自然性别比为 1:1 的自然规律。环境因子的分析结果表明, 水温和叶绿素 a 含量存在明显的季节变化, 而盐度无明显季节变化。相关性分析表明, 水温与叶绿素 a 含量显著正相关( $P<0.05$ )。研究结果丰富了脉红螺的繁殖生物学资料, 对脉红螺野生资源的管理保护、开发利用提供了重要的科学依据。

**关键词:** 脉红螺; 配子发生; 生殖周期; 环境因子

中图分类号: S917

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2015)06-1243-10

脉红螺(*Rapana venosa* Valenciennes)是一种大型经济螺类, 隶属于腹足纲(Gastropoda), 新腹足目(Neogastropoda), 骨螺科(Muricidae), 红螺属, 广泛分布于日本、韩国和中国的辽宁以南至福建沿海, 常栖息于潮间带至浅海岩石或泥沙质海底<sup>[1]</sup>。20世纪 40 年代脉红螺成功入侵黑海并成为当地重要的经济物种<sup>[2-3]</sup>, 随后又入侵到欧美的广大地区<sup>[4-5]</sup>, 所以很多国家和地区正设法减小脉红螺对当地生态环境的影响, 而在中国, 脉红螺因肉味鲜美、营养丰富, 且壳、肉、厣均有药用价值, 是一种重要的经济螺类<sup>[6]</sup>。但是由于脉红螺苗种繁育技术未实现产业化, 脉红螺的供应绝大部分依赖采捕野生资源<sup>[7]</sup>。近年来, 随着采捕量越来越大以及人类活动对海洋生态环境的负面影响, 脉红螺的野生资源正逐年减少。为了有效地保护脉红螺的野生资源, 制定合理的资源管理对策并促进脉红螺的人工增养殖技术发展, 有必要了解

脉红螺繁殖的生物学特性。

迄今, 国内外对脉红螺的研究主要集中在形态解剖学<sup>[8-12]</sup>、生态习性<sup>[13-14]</sup>、生态毒理学<sup>[15]</sup>、胚胎和幼虫的发育<sup>[6, 16-17]</sup>、人工育苗和养殖技术<sup>[18-19]</sup>、生态入侵<sup>[5, 20-21]</sup>和脉红螺的分子生物学研究<sup>[22-25]</sup>, 尚未见过有关中国沿海地区脉红螺性腺发育和生殖周期的报道。

本研究结合采样地区的环境因子(温度、盐度、浮游植物的含量)的周年变化情况, 描述山东荣成靖海湾海区脉红螺的生殖周期, 旨在为有效的管理、保护其野生资源和开展人工育苗提供参考资料。

### 1 材料和方法

#### 1.1 样品采集

研究用脉红螺由渔船底拖网采自山东省荣成市靖海湾海区( $122^{\circ}1' - 122^{\circ}8'E$ ,  $36^{\circ}52' - 36^{\circ}43'N$ )。

收稿日期: 2015-01-20; 修订日期: 2015-02-27.

基金项目: 国家自然科学基金项目(31201998); 国家科技支撑计划项目(2011BAD13B01); 国家海洋公益性行业科研专项(201305005).

作者简介: 毕进红(1982-), 女, 工程师, 博士研究生, 从事海洋贝类繁殖生物学研究. E-mail: bijinhong6405194@163.com

通信作者: 李琪, 教授, 博士生导师, 研究方向: 贝类遗传育种. Tel: 0532-82031622; E-mail: qili66@ouc.edu.cn

自 2012 年 3 月至 2013 年 2 月, 每月中旬采样 1 次, 每次采集样品 90~100 个, 共采集 12 批 1093 个样品(壳高: 85.1~119.5 mm, 软体部重: 97.5~230.5 g)。

### 1.2 环境因子测定

采用多参数水质检测仪(U50, HORIBA)现场测定采样海区的水温和盐度。海水中的叶绿素 a 的含量按照《海洋监测规范》(GB 17378.7—2007)<sup>[26]</sup>中的分光光度法测定。

### 1.3 条件指数

每月取 10 个脉红螺个体用于条件指数的分析, 将软体部与壳分离并在 105 烘箱中烘干至恒重, 分别称量软体部干重和壳干重, 计算条件指数, 公式如下:

$$\text{条件指数} = (\text{软体部干重}/\text{壳干重}) \times 100\%^{[27]}$$

### 1.4 组织学

脉红螺的性别外观可根据交接器的有无来判断, 我们又对每一个脉红螺样品进行性腺组织学分析以进一步准确判断脉红螺性别并研究其性腺发育规律。用小锤将脉红螺的外壳轻击裂开, 分片去除外壳, 将软体部用新鲜海水冲洗干净, 迅速取出性腺, 性腺位于内脏螺旋的后部, 卵巢为杏黄色, 精巢为淡黄色, 切割厚度约 5 mm 的性腺组织于 Bouin 氏液中固定 24~36 h, 70% 酒精保存。制作切片时, 将性腺组织取并依次经过 70%、80%、95% 和 100%(两次)酒精脱水; 随后进行二甲苯透明, 将性腺组织依次经过 1/2 无水乙醇和 1/2 二甲苯的混合物、二甲苯(两次), 最后进行石蜡渗透包埋。待蜡块凝固后对蜡块进行修整, 用组织切片机(KEDEE-KD-2508)连续 5 μm 切片, 用生物组织摊片机(KEDEE-KD-T)进行展片, 37°C 烤片, 用爱氏苏木精-曙红(H.E.)染色法对组织染色并以中性树脂封片, 在显微镜(Olympus BX51)下观察每张切片, 用 Canon EOS500D 相机进行拍照。每个月随机选取 10 张雌性个体切片, 每张切片上测量 100 个清晰可见的卵细胞的直径(ImageJ 1.44 软件), 求平均值以确定脉红螺性腺发育的成熟度。

### 1.5 数据分析

数据统计分析采用 SPSS 19.0 分析软件处理。

条件指数和卵母细胞直径的月间差异采用单因素方差分析, 多重比较采用 Duncan 检验( $P < 0.05$ )。卡方( $\chi^2$ )检验用于分析性比。

## 2 结果与分析

### 2.1 环境因子的季节变化

图 1 显示了采样海区的水温、盐度和叶绿素 a 含量的周年变化。水温呈现明显的季节变化, 从 3 月(4.6°C)开始, 水温不断升高, 至 8 月达到全年最高值(25.8°C), 从 9 月至次年 1 月, 水温不断下降, 1 月降至最低值(0.9°C)。叶绿素 a 含量的变化与水温的变化趋势相似, 春天随着水温的升高, 叶绿素 a 含量也逐渐升高, 峰值出现在 9 月份(10.6 μg/L), 最低值出现在 1 月份(0.46 μg/L)。水体中叶绿素 a 含量与水温存在显著的正相关关系(Pearson correlation,  $r = 0.673, P < 0.01$ )。该海区的盐度介于 30.2~32.0, 无明显的季节变化。

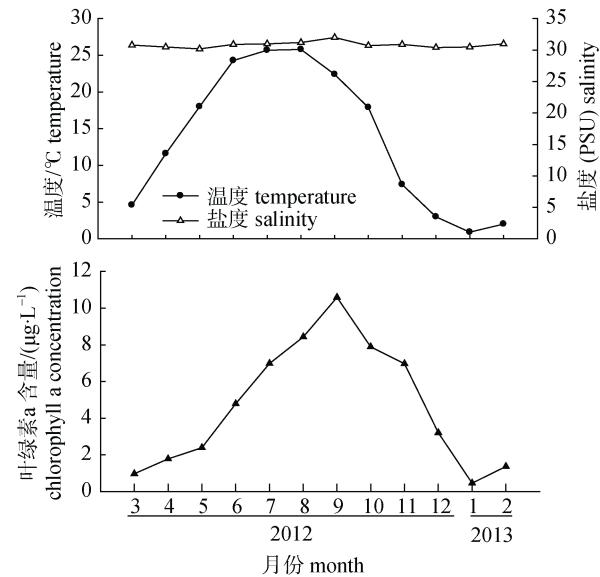


图 1 采样海区水温、盐度和叶绿素 a 含量的周年变化

Fig. 1 Seasonal variation in surface seawater temperature, chlorophyll a concentration and salinity at Station Jinghai Bay

### 2.2 条件指数的周年变化

图 2 显示了脉红螺条件指数的周年变化。随着配子的发育, 从 3 月开始, 脉红螺的条件指数不断上升, 6 月达到最大值 41.0%, 随后开始下降, 9 月份降至最低值 17.2%, 随后开始上升, 条件指数在月份之间存在显著差异( $P < 0.05$ )。

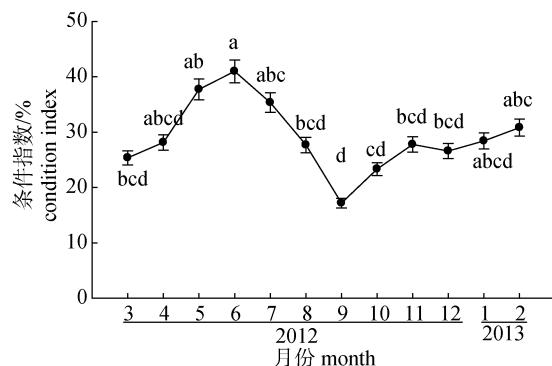


图2 脉红螺条件指数的周年变化

字母不同表示月份间存在显著差异( $P<0.05$ )。

Fig. 2 Seasonal variations in condition index of *Rapana venosa*. Different letters show significant difference between months ( $P<0.05$ ).

### 2.3 性比

脉红螺的性别比例的周年变化如表1所示。本研究周年共采集脉红螺样品1093个，其中50.5%为雌性，为49.5%为雄性，未发现雌雄同体现象。雌雄比例为1:1.02，经过 $\chi^2$ 检验，该比值与期望比值(雌:雄=1:1)间无显著差异( $P>0.05$ )。从各个月份来看，雌雄比例在2012年3—6月、9月、11月、12月和2013年1月、2月保持平衡( $P>0.05$ )，而雄螺在2012年7月占优势( $P<0.05$ )，雌螺在2012年8月、10月占优势( $P<0.05$ )。

表1 脉红螺性别比例的周年变化

Tab. 1 Monthly variations in sex ratio of *Rapana venosa*

年-月份 year-month	雌螺数量 no. of females	雄螺数量 no. of males	总数 total number	雌雄性比 sex ratio, F : M	P
2012-3	48	36	84	1.33	>0.05
2012-4	50	40	90	1.25	>0.05
2012-5	42	48	90	0.88	>0.05
2012-6	40	45	85	0.89	>0.05
2012-7	33	60	93	0.55	<0.05
2012-8	50	30	80	1.67	<0.05
2012-9	45	55	100	0.82	>0.05
2012-10	60	39	99	1.54	<0.05
2012-11	42	54	96	0.78	>0.05
2012-12	39	50	89	0.78	>0.05
2013-1	57	39	96	1.46	>0.05
2013-2	46	45	91	1.02	>0.05
总数 total	552	541	1093	1.02	>0.05

### 2.4 脉红螺的性腺发育周期

依据肉眼观察和显微组织观察滤泡的发育程度及生殖细胞的分化成熟度，将脉红螺的性腺发育分为以下5个时期<sup>[28-31]</sup>(图版I):

I期(形成期, 图版I-a): 肉眼观察，脉红螺性腺位于内脏螺旋的后面，紧贴肝胰脏，很薄且半透明的一层。从卵巢组织切片看，滤泡壁较厚，滤泡壁细胞不同程度地向滤泡腔内延伸，卵黄形成前卵母细胞出现，且多数以短柄附着于滤泡壁上。从精巢组织切片看，能看到结缔组织，滤泡形状不规则，滤泡壁增厚，大量的颜色深体积小的精原细胞从滤泡壁分裂增殖，并进入滤泡腔内。

II期(增殖期, 图版I-b): 肉眼观察，脉红螺性

腺增厚，透明度降低，直至不透明，紧贴肝胰脏向内脏团顶端扩展延伸。从卵巢组织切片看，卵母细胞的细胞质中开始出现卵黄颗粒，卵母细胞的直径不断增大，卵黄颗粒也越来越多。从精巢组织切片看，结缔组织减少，滤泡腔内形成大量的精原细胞和精母细胞。

III期(成熟期, 图版I-c): 肉眼观察，性腺非常饱满，轻轻挤压很有弹性，雌性性腺为橙黄色，雄性性腺为淡黄色。组织切片观察，卵巢为全年最饱满的时期，滤泡间的间隙消失，成熟的卵细胞相互挤压，形状上为多边形，里面充满成熟的卵黄颗粒。雄性滤泡内里面充满大量的成熟的精子，精子呈辐射状排列。

IV 期(排放期, 图版 I-d): 肉眼观察, 性腺逐渐消瘦。组织切片观察, 由于成熟精卵排放, 滤泡内的生殖细胞大量减少, 滤泡中出现大小不等的空腔, 滤泡体积减少, 雌性滤泡腔内的卵细胞密度降低, 雄性滤泡内精子辐射状排列消失, 但仍能看到少数的精子以及精原细胞和精母细胞。

V 期(恢复期, 图版 I-e): 肉眼观察, 性腺逐渐萎缩, 慢慢变的薄而透明。从卵巢组织切片看, 卵巢滤泡萎缩变小, 残留的卵细胞溶解、再吸收。从精巢组织切片看, 结缔组织开始变的明显, 滤泡萎缩变小, 虽然能看到少量的精原细胞和精母细胞, 但基本上处于不活动的休止状态。

脉红螺配子发育始于 9 月, 分别有 14.2% 和 12.5% 的雌雄个体处于形成期(图 3), 成熟期的个体最早见于 4 月, 5—6 月大批量个体成熟, 排放期始于 5 月, 且持续到 8 月份, 排放的高峰期为 7 月, 分别有 71.4% 和 68.2% 的雌雄个体处于排放期。伴随着精卵的排放, 8—12 月, 部分脉红螺处于恢复期。

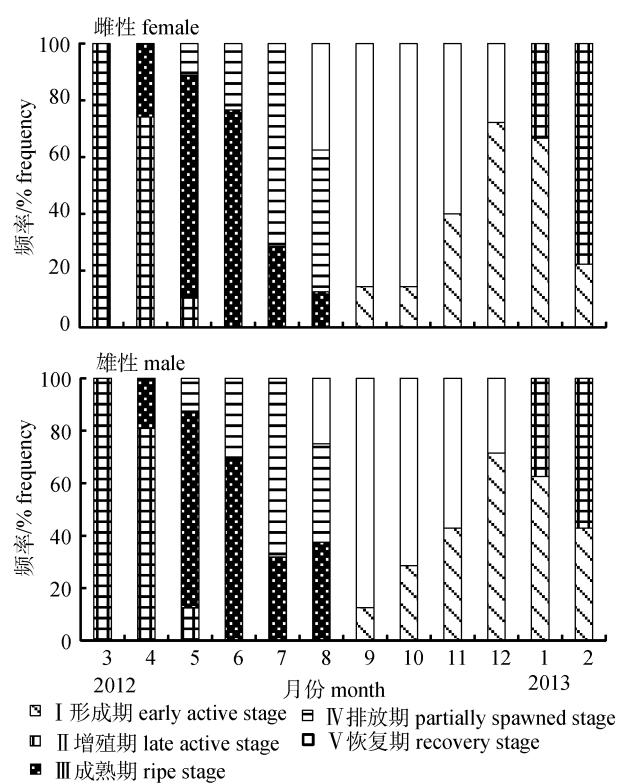


图 3 脉红螺性腺发育的周年变化

Fig. 3 Seasonal variations in gonad development of *Rapana venosa*

图 4 显示了脉红螺卵母细胞直径的周年变化。从 3 月起, 脉红螺的卵径不断增大, 并在 6 月增大到全年的最高值(258.7  $\mu\text{m}$ ), 随着产卵的进行, 卵径开始下降, 至 9 月降至最低值 17.1  $\mu\text{m}$ , 从 10 月到次年的 3 月, 随着配子的发育, 卵子的直径不断增大。卵径在月份之间存在显著差异( $P<0.05$ )。

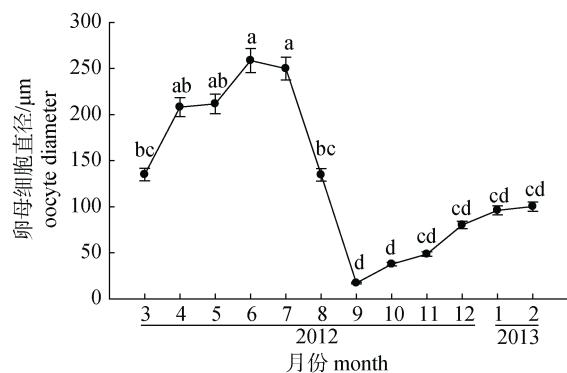


图 4 脉红螺卵母细胞直径的周年变化

字母不同表示月份间存在显著差异( $P<0.05$ )。

Fig. 4 Monthly variations in oocyte diameters of *Rapana venosa*

Different letters show significant difference between months ( $P<0.05$ ).

### 3 讨论

各种环境因子如海水的温度、盐度、叶绿素 a、悬浮物及营养盐含量等均会影响到贝类的生殖周期<sup>[32-34]</sup>, 不同年份及不同地理环境也会使贝类的繁殖行为发生变化<sup>[35-37]</sup>, 对每一个种群而言, 研究其性成熟周期、产卵时间与环境的关系非常重要<sup>[38]</sup>。相关研究表明, 水温被认为是决定贝类配子发育和产卵的重要环境因素<sup>[39-42]</sup>。贝类的繁殖需特定的温度范围, 较低的温度会限制贝类配子的成熟和排放<sup>[37, 43]</sup>。Delgado 等<sup>[44]</sup>通过实验设置不同的水温观察菲律宾蛤仔(*Ruditapes philippinarum*)的性腺发育, 其性腺发育速率与水温密切相关, 当食物资源丰富时, 升高水温会加快性腺发育速率。本研究表明, 脉红螺在山东沿海全年只有 1 个繁殖周期, 配子发育始于 9 月, 此时水温达到 22.4 °C; 进入冬季, 海水的低温并未阻止脉红螺配子的发育, 其卵母细胞直径缓慢

增长。3月,伴随着海区水温的回升,脉红螺配子生长迅速,至5~6月,当水温在18.0~24.3℃时,配子大量成熟,此时卵母细胞直径也达到最大值。7月,当水温达到24.5℃时,进入配子排放的旺盛时期,随后卵母细胞直径逐渐缩小。8月以后,随着水温的下降,部分脉红螺转入了恢复期。

食物的可得性也是影响贝类繁殖的一个重要因素,充足的食物资源能为配子发育提供足够的营养,与贝类性腺发育速率有直接关系<sup>[34, 44~45]</sup>。据调查,靖海湾海区春末夏初贻贝、毛蚶及牡蛎等双壳类资源丰富<sup>[46~47]</sup>,这段时间正是脉红螺配子增长最为迅速的阶段,可以推断丰富的食物来源(双壳类)为脉红螺的配子发育提供了物质和能量,促进了脉红螺的配子发育。叶绿素a浓度常用来反映海区的浮游植物含量的丰歉<sup>[48]</sup>,一些研究表明,浮游植物能诱导贝类产卵,Starr等<sup>[49]</sup>发现当自然海域浮游植物丰富时,会刺激海胆(*Strongylocentrotus droebachiensis*)及紫贻贝(*Mytilus edulis*)的产卵。柯巧珍等<sup>[50]</sup>报道青蛤选择在浮游植物繁盛的夏末及初秋产卵。本研究中发现,脉红螺排卵期叶绿素a含量逐渐升高,可确保浮游幼虫排入海区后有足够的食物资源,增加幼虫的成活率。

水产养殖及渔业管理通常需要快速的确定野生种群的生殖状态<sup>[39]</sup>,与性腺组织学分析相比,条件指数是一个简单而又快捷的衡量贝类性腺成熟度的方法<sup>[51~52]</sup>。在*Spisula solidula*,条件指数伴随着配子发育而增大,并随排卵的进行而减小<sup>[53]</sup>。在太平洋牡蛎(*Crassostrea gigas*),随着排卵的进行,体重和条件指数快速下降,当食物资源丰富时体重开始恢复,同时条件指数达到最大值<sup>[54]</sup>。本研究有相似的观察结果,在形成期和增殖期,脉红螺条件指数明显增大,在成熟期达到最大值,并随排卵的进行而减小,排卵之后条件指数上升。条件指数可以作为判断脉红螺性腺成熟度的一个良好指标。

定量分析卵径也是描述贝类的繁殖周期的一个很好指标<sup>[52~53]</sup>。本研究发现,卵径随着配子发

育的进行而增大,并在成熟期达到最大值,后随配子排放卵径大幅度减小。该结果验证了利用卵径来反映性腺成熟度的可靠性。本研究周年共取样1093个,雌雄比例整体为1:1,与韩国西海岸脉红螺性比的调查结果相同<sup>[31]</sup>。个别月份雌雄比例不平衡,可能与雌雄不同的生长速率,迁移、摄食、死亡率等有关系<sup>[55~56]</sup>。有机锡化物能引起腹足类的雌性个体产生不正常的雄性特征,即性畸变<sup>[57~58]</sup>。据调查,在美国切萨皮克湾<sup>[59~60]</sup>、中国的渤海湾<sup>[61]</sup>均有脉红螺性畸变的现象,但在本研究中尚未发现脉红螺性畸变个体。

山东沿海脉红螺在5~6月大量成熟,7月为产卵的旺盛期,故应在此阶段保护成熟个体,在产卵之后再进行采捕。脉红螺产卵期的确定,对于建立人工苗种培育技术,成功获得野生苗种非常必要。在脉红螺育苗过程中,条件指数和卵母细胞直径可以作为一个简单有效的指标来判断脉红螺亲体的性腺成熟度。脉红螺性腺发育和生殖周期的研究结果为深入探讨脉红螺的繁殖生物学特性,开展脉红螺野生资源的管理和保护提供了重要的基础资料。

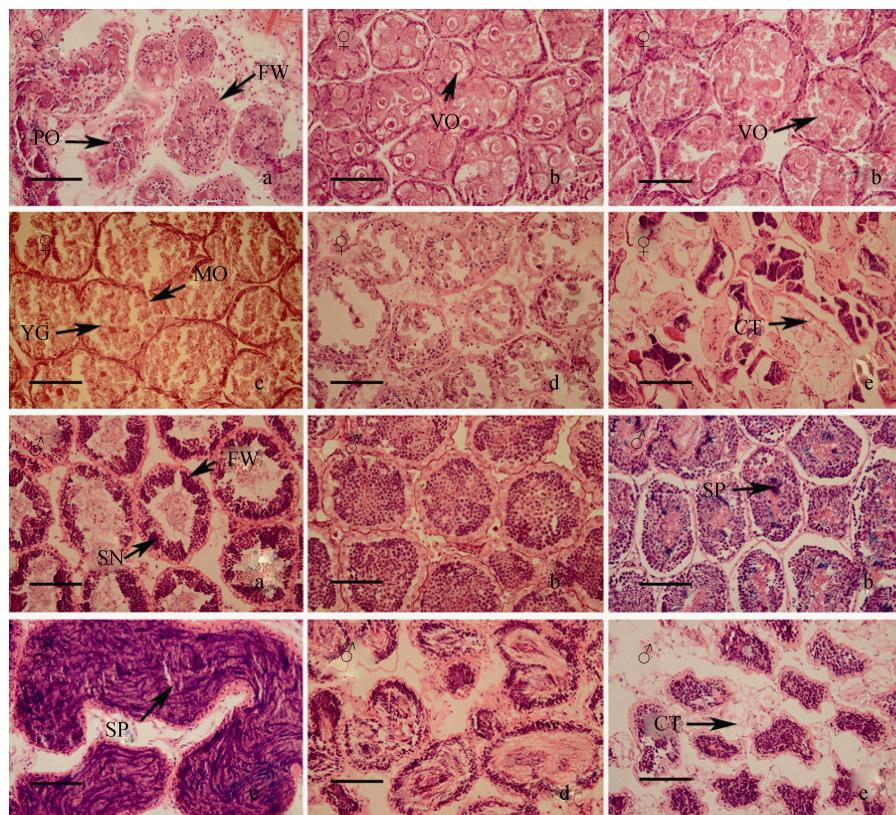
#### 参考文献:

- [1] Zhang S P. Atlas of Marine Mollusks in China[M]. Beijing: China Ocean Press, 2008: 178.[张素萍. 中国海洋贝类图鉴[M]. 北京: 海洋出版社, 2008: 178]
- [2] Drapkin E. Effect of *Rapana bezoar* Linne (Mollusca, Muricidae) on the Black Sea fauna[J]. Dokl Akad Nauk SSSR, 1963, 151(3): 700~703.
- [3] Kos'yan A R. Comparative analysis of *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) from different biotopes of the Black Sea based on its morphological characteristics[J]. Oceanology, 2013, 53(1): 47~53.
- [4] Harding J M, Mann R. Observations on the biology of the Veined Rapa whelk, *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) in the Chesapeake Bay[J]. J Shellfish Res, 1999, 18(1): 9~17.
- [5] Carranza A, de Mello C, Ligrone A, et al. Observations on the invading gastropod *Rapana venosa* in Punta del Este, Maldonado Bay, Uruguay[J]. Biol Invasions, 2010, 12(5): 995~998.
- [6] Wei L P, Qiu S Y, Wang B G, et al. Studies on the reproductive biology of *Rapana venosa*[J]. Journal of Fisheries of China, 1999, 23(2): 150~155.[魏利平, 邱盛尧, 王宝钢, 等]

- 脉红螺繁殖生物学的研究[J]. 水产学报, 1999, 23(2): 150–155.]
- [7] Ban S J, Xue D X, Zhang T, et al. Variance analysis of three color morphs of *Rapana venosa* based on morphological traits and mt16S rRNA and *CO I* partial sequences[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2012, 43(6): 1209–1217. [班绍君, 薛东秀, 张涛, 等. 三种壳口颜色脉红螺(*Rapana venosa*)形态学和线粒体16S rRNA与*CO I*基因片段差异比较分析[J]. 海洋与湖沼, 2012, 43(6): 1209–1217.]
- [8] Hou S T, Cheng J M, Hou L, et al. Morphology of reproductive system of *Rapana venosa* (Velencienne) (Gastropoda)[J]. Acta zoologica sinica, 1990, 36(4): 398–405. [侯圣陶, 程济民, 侯林, 等. 脉红螺 *Rapana venosa* (Velencienne)生殖系统的组织解剖学研究[J]. 动物学报, 1990, 36(4): 398–405.]
- [9] Li G H, Cheng J M, Wang Q Y, et al. Anatomy the nervous system of *Rapana venosa*[J]. Acta Zoologica Sinica, 1990, 36(4): 345–352. [李国华, 程济民, 王秋雨, 等. 脉红螺(*Rapana venosa*)神经系统解剖的初步研究[J]. 动物学报, 1990, 36(4): 345–352.]
- [10] Hou L, Cheng J M, Hou S T, et al. Morphology of the digestive system of *Rapana venosa* (Valenciennes) Gastropoda[J]. Acta zoologica sinica, 1991, 37(1): 7–15. [侯林, 程济民, 侯圣陶, 等. 脉红螺消化系统的形态学研究[J]. 动物学报, 1991, 37(1): 7–15.]
- [11] Wang Q Y, Li Q, Li Y, et al. Morphologic study on the cardiac cells of *Rapana venosa*[J]. Journal of Liaoning University, 1995, 22(2): 55–57. [王秋雨, 李绮, 李颖, 等. 脉红螺(*Rapana venosa*)心肌纤维的形态学研究[J]. 辽宁大学学报, 1995, 22(2): 55–57.]
- [12] Tian L, Lang Y Y, Wang Q Y, et al. Anatomic study of circulatory system of *Rapana venosa*[J]. Progress of Anatomical Sciences, 2001, 7(4): 319–322. [田力, 郎艳燕, 王秋雨, 等. 脉红螺(*Rapana venosa*)循环系统的解剖研究[J]. 解剖科学进展, 2001, 7(4): 319–322.]
- [13] Liu J M, Ren F H, Yang H. Preliminary study on the ecological characteristic of *Rapana venosa* (Valenciennes)[J]. Fisheries Science, 2003, 22(1): 17–18. [刘吉明, 任福海, 杨辉. 脉红螺生态习性的初步研究[J]. 水产科学, 2003, 22(1): 17–18.]
- [14] Ban S J, Zhang T, Pan H Q, et al. Effects of temperature and salinity on the development of embryos and larvae of the veined rapa whelk *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846)[J]. Chin J Oceanol Limnol, 2014, 32(4): 773–782.
- [15] Moncheva S, Namiesnik J, Apak R, et al. *Rapana venosa* as a bioindicator of environmental pollution[J]. Chem Ecol, 2011, 27(1): 31–41.
- [16] Pan Y, Qiu T L, Zhang T, et al. Morphological studies on the early development of *Rapana venosa*[J]. Journal of Fisheries of China, 2013, 37(10): 1503–1512. [潘洋, 邱天龙, 张涛, 等. 脉红螺早期发育的形态观察[J]. 水产学报, 2013, 37(10): 1503–1512.]
- [17] Hao Z L, Yu Y Y, Song J, et al. Observation on early development of snail *Rapana venosa*[J]. Journal of Dalian Ocean University, 2014, 29(1): 1–4. [郝振林, 于洋洋, 宋坚, 等. 脉红螺早期发育的观察[J]. 大连海洋大学学报, 2014, 29(1): 1–4.]
- [18] Yang D Z, Zhou Y B, Guan Z C, et al. Technique for industrial breeding in *Rapana venosa* Valenciennes[J]. Fisheries Science, 2007, 26(4): 237–239. [杨大佐, 周一兵, 管兆成, 等. 脉红螺工厂化人工育苗试验[J]. 水产科学, 2007, 26(4): 237–239.]
- [19] Wang J, Wang Z Q, Yang G Y, et al. Preliminary study on cultivating *Papana venosa* with raft in the Laizhou Bay[J]. Shandong Fisheries, 1997, 14(5): 7–9. [王健, 王振岐, 杨哥跃, 等. 莱州湾脉红螺筏式养殖的初步研究[J]. 齐鲁渔业, 1997, 14(5): 7–9.]
- [20] Harding J M, Mann R. Veined rapa whelk (*Rapana venosa*) range extensions in the Virginia waters of Chesapeake Bay, USA[J]. J Shellfish Res, 2005, 24(2): 381–385.
- [21] Lezama C, Carranza A, Fallabrino A, et al. Unintended backpackers: bio-fouling of the invasive gastropod *Rapana venosa* on the green turtle *Chelonia mydas* in the Río de la Plata Estuary, Uruguay[J]. Biol Invasions, 2013, 15(3): 483–487.
- [22] Chandler E A, McDowell J R, Graves J E. Genetically monomorphic invasive populations of the rapa whelk, *Rapana venosa*[J]. Mol Ecol, 2008, 17(18): 4079–4091.
- [23] Yang J M, Li Q, Kong L F, et al. Genetic structure of the veined rapa whelk (*Rapana venosa*) populations along the coast of China[J]. Biochem Genet, 2008, 46(9): 539–548.
- [24] Xue D X, Zhang T, Liu J X. Microsatellite evidence for high frequency of multiple paternity in the marine gastropod *Rapana venosa*[J]. PLoS ONE, 2014, 9(1): e86508.
- [25] Xue D X, Zhang T, Liu J X. Isolation and characterization of 24 polymorphic microsatellite loci for the veined rapa whelk, *Rapana venosa*[J]. Conserv Genet Resour, 2014, 6(1): 131–133.
- [26] China State Bureau of Technical Supervision. The Specification for Marine Monitoring Part 7: Ecological Survey for Offshore Pollution and Biological Monitoring. GB 17378.7—2007[S]. Beijing: Standards Press of China, 2007: 24–25. [中国国家质量监督检验检疫总局. 海洋监测规范第 7 部分: 近海, 污染生态, 调查和生物监测. GB 17378.7—2007[S].]

- 北京: 中国标准出版社, 2007: 24–25.]
- [27] Walne P R. Experiments on the culture in the sea of the butterfish *Venerupis decussata* L.[J]. Aquaculture, 1976, 8(4): 371–381.
- [28] Liu Y F, Liu Y X, Sui X L, et al. A study on reproductive cycle of disk abalone (*Haliotis discus hannai* Ino) in Dalian coast[J]. Journal of Fisheries of China, 1985, 9(4): 311–319.[刘永峰, 刘永襄, 隋锡林, 等. 大连海区皱纹盘鲍生殖周期的研究[J]. 水产学报, 1985, 9(4): 311–319.]
- [29] Ke C H, Li F X. Histology of gonad and reproductive cycle of *Babylonia formosae*[J]. Journal of Oceanography in Taiwan Strait, 1991, 10(3): 213–296.[柯才焕, 李复雪. 台湾东风螺的生殖腺组织学和生殖周期[J]. 台湾海峡, 1991, 10(3): 213–296.]
- [30] Liu Q, Sun Z X. Histology of gonad and reproductive cycle of *Neverita didyma*[J]. Transactions of Oceanography and Limnology, 2009(2): 67–72.[刘庆, 孙振兴. 扁玉螺的生殖腺组织学和生殖周期[J]. 海洋湖沼通报, 2009(2): 67–72.]
- [31] Chung E Y, Kim S Y, Park K H, et al. Sexual maturation, spawning, and deposition of the egg capsules of the female purple shell, *Rapana venosa* (Gastropoda: Muricidae)[J]. Malacologia, 2002, 44(2): 241–257.
- [32] Giese A C. Comparative physiology: annual reproductive cycles of marine invertebrates[J]. Annu Rev Physiol, 1959, 21: 547–576.
- [33] Okumuş I, Stirling H P. Seasonal variations in the meat weight, condition index and biochemical composition of mussels (*Mytilus edulis* L.) in suspended culture in two Scottish sea lochs[J]. Aquaculture, 1998, 159(3–4): 249–261.
- [34] Serdar S, Lök A. Gametogenic cycle and biochemical composition of the transplanted carpet shell clam *Tapes decussatus*, Linnaeus 1758 in Sufa (Homa) Lagoon, Izmir, Turkey[J]. Aquaculture, 2009, 293(1–2): 81–88.
- [35] MacDonald B A, Thompson R J. Influence of temperature and food availability on the ecological energetics of the giant scallop *Placopecten magellanicus*. II. Reproductive output and total production[J]. Mar Ecol Prog Ser, 1985, 25: 295–303.
- [36] Magnesen T, Christoffersen G. Reproductive cycle and conditioning of translocated scallops (*Pecten maximus*) from five broodstock populations in Norway[J]. Aquaculture, 2008, 285(1–4): 109–116.
- [37] Suja N, Muthiah P. The reproductive biology of the baby clam, *Marcia opima*, from two geographically separated areas of India[J]. Aquaculture, 2007, 273(4): 700–710.
- [38] Ruiz C, Abad M, Sedano F, et al. Influence of seasonal environmental changes on the gamete production and biochemical composition of *Crassostrea gigas* (Thunberg) in suspended culture in El Grove, Galicia, Spain[J]. J Exp Mar Biol Ecol, 1992, 155(2): 249–262.
- [39] Gribben P E, Helson J, Jeffs A G. Reproductive cycle of the New Zealand geoduck, *Panopea zelandica*, in two north island populations[J]. Veliger, 2004, 47(1): 53–65.
- [40] Cantillanez M, Avendaño M, Thouzeau G, et al. Reproductive cycle of *Argopecten purpuratus* (Bivalvia: Pectinidae) in La Rinconada marine reserve (Antofagasta, Chile): Response to environmental effects of El Niño and La Niña[J]. Aquaculture, 2005, 246(1–4): 181–195.
- [41] Uddin M J, Park K I, Kang D H, et al., Comparative reproductive biology of Yezo scallop, *Patinopecten yessoensis*, under two different culture systems on the east coast of Korea[J]. Aquaculture, 2007, 265(1–4): 139–147.
- [42] Qiu T L, Zhang T, Bai Y C, et al. Gonad development of the pen shell *Atrina pectinata* from Shandong Province, China[J]. J Shellfish Res, 2014, 33(2): 465–471.
- [43] Mann R. Some biochemical and physiological aspects of growth and gametogenesis in *Crassostrea gigas* and *Ostrea edulis* grown at sustained elevated temperatures[J]. J Mar Biol Assoc UK, 1979, 59(1): 95–110.
- [44] Delgado M, Camacho A P. Influence of temperature on gonadal development of *Ruditapes philippinarum* (Adams and Reeve, 1850) with special reference to ingested food and energy balance[J]. Aquaculture, 2007, 264(1–4): 398–407.
- [45] Ruiz C, Martínez D, Mosquera G, et al. Seasonal variations in condition, reproductive activity and biochemical composition of the flat oyster, *Ostrea edulis*, from San Cibran (Galicia, Spain)[J]. Mar Biol, 1992, 112(1): 67–74.
- [46] Feng J X, Dong S L, Gao Q F, et al. The effects of jellyfish (*Rhopilema esculentum* Kishinouye) farming on the sediment nutrients and macrobenthic community[J]. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31(4): 964–971.[冯建祥, 董双林, 高勤峰, 等. 海蜇养殖对池塘底泥营养盐和大型底栖动物群落结构的影响[J]. 生态学报, 2011, 31(4): 964–971.]
- [47] Feng J X, Gao Q F, Dong S L, et al. Trophic relationships in a polyculture pond based on carbon and nitrogen stable isotope analyses: A case study in Jinghai Bay, China[J]. Aquaculture, 2014, 428–429: 258–264.
- [48] Hao L H, Sun P X, Hao J M, et al. The spatial and temporal distribution of chlorophylla and its influencing factors in Sanggou Bay[J]. Ecology and Environmental Sciences, 2012, 21(2): 338–345.[郝林华, 孙丕喜, 郝建民, 等. 桑沟湾海域叶绿素a的时空分布特征及其影响因素研究[J]. 生态环境学报, 2012, 21(2): 338–345.]
- [49] Starr M, Himmelman J H, Therriault J C. Direct coupling of marine invertebrate spawning with phytoplankton blooms[J].

- Science, 1990, 247(4946): 1071–1074.
- [50] Ke Q Z, Li Q, Chen C J, et al. The reproductive biology of the venus clam, *Cyclina sinensis* Gmelin, from the Yellow River Delta[J]. Periodical of Ocean University of China, 2010, 40: 99–104.[柯巧珍, 李琪, 陈常杰, 等. 黄河三角洲青蛤的繁殖生物学研究[J]. 中国海洋大学学报, 2010, 40: 99–104.]
- [51] Kim S K, Rosenthal H, Clemmesen C, et al. Various methods to determine the gonadal development and spawning season of the purplish Washington clam, *Saxidomus purpuratus* (Sowerby)[J]. J Appl Ichthyol, 2005, 21(2): 101–106.
- [52] Peharda M, Mladineo I, Bolotin J, et al. The reproductive cycle and potential protandric development of the Noah's Ark shell, *Arca noae* L.: Implications for aquaculture[J]. Aquaculture, 2006, 252(2–4): 317–327.
- [53] Joaquim S, Matias D, Lopes B, et al. The reproductive cycle of white clam *Spisula solidissima* (L.) (Mollusca: Bivalvia): Implications for aquaculture and wild stock management[J]. Aquaculture, 2008, 281(1–4): 43–48.
- [54] Dridi S, Romdhane M S, Elcabsi M. Seasonal variation in weight and biochemical composition of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* in relation to the gametogenic cycle and environmental conditions of the Bizert lagoon, Tunisia[J]. Aquaculture, 2007, 263(1–4): 238–248.
- [55] Gribben P E, Creese R G. Protandry in the New Zealand geoduck, *Panopea zelandica* (Mollusca, Bivalvia)[J]. Invertebr Reprod Dev, 2003, 44(2–3): 119–129.
- [56] Mangold K. *Octopus vulgaris*[M]//Boyle P. Cephalopod Lifecycle: Species Accounts. London: Academic Press, 1983, 1: 335–363.
- [57] Gibbs P E, Bryan G W. Reproductive failure in populations of the dogwhelk, *Nucella lapillus*, caused by imposex induced by tributyltin from antifouling paints[J]. J Mar Biol Assoc UK, 1986, 66(4): 767–777.
- [58] Stickle W B, Zhang Z Y. Long-term trends in imposex in six populations of *Stramonita haemastoma*[J]. Bull Mar Sci, 2003, 72(3): 685–694.
- [59] Mann R, Harding J M, Westcott E. Occurrence of imposex and seasonal patterns of gametogenesis in the invading veined rapa whelk *Rapana venosa* from Chesapeake Bay, USA[J]. Mar Ecol Prog Ser, 2006, 310: 129–138.
- [60] Harding J M, Unger M A, Mann R, et al. *Rapana venosa* as an indicator species for TBT exposure over decadal and seasonal scales[J]. Mar Biol, 2013, 160(12): 3027–3042.
- [61] An L H, Zhang Y Q, Song S S, et al. Imposex effects on the veined rapa whelk (*Rapana venosa*) in Bohai Bay, China[J]. Ecotoxicology, 2013, 22(3): 538–547.



图版 脉红螺性腺发育分期

a: 形成期; b: 增殖期; c: 成熟期; d: 排放期; e: 恢复期.

FW: 滤泡壁; CT: 结缔组织; PO: 卵黄形成前卵母细胞; VO: 卵黄卵母细胞; MO: 成熟卵母细胞; YG: 卵黄颗粒; SN: 精原细胞; SP: 精子. 标尺: 100 μm.

Plate Photomicrographs of gonadal stage of *Rapana venosa*

a: early active stage; b: late active stage; c: mature stage; d: partially spawned stage; e: restored stage.

FW: follicle wall; CT: Connective tissue; PO: previtellogenic oocyte; VO: vitellogenic oocyte; MO: mature oocyte; YG: yolk granules; SN: spermatogonia; SP: sperm. scale bars: 100 μm.

## Gonadal maturation and the reproductive cycle of *Rapana venosa* along the coast of Shandong Province

BI Jinhong<sup>1,2</sup>, LI Qi<sup>1</sup>, ZHANG Zhixin<sup>2</sup>, YU Hong<sup>1</sup>, ZHAO Chengnan<sup>2</sup>, TIAN Jinling<sup>2</sup>, KONG Haoming<sup>2</sup>

1. Key Laboratory of Mariculture, Ministry of Education; Ocean University of China, Qingdao 266003, China;

2. Rongcheng Fishery Technical Extension Station, Weihai 264300, China

**Abstract:** The veined rapa whelk, *Rapana venosa*, (Valenciennes 1846), which is in the family Muricidae, is a large predatory marine gastropod native to the coasts of China, Korea, and Japan. In the mid-1940s, it invaded the Black Sea and is now known worldwide as a notorious invasive species. In China, *R. venosa* is an economically important molluscan species, but the wild resource has decreased dramatically in the last 20 years because of over-exploitation and deterioration of environmental conditions. Large-scale production of whelks has not been accomplished; therefore, understanding the reproductive cycle of this species is crucial for establishing aquaculture techniques for seed production. In the current study, the reproductive cycle of *R. venosa* in Jinghai Bay, Shandong Province, China was investigated from March 2012 to February 2013 in relation to environment factors. Water temperature at the sampling site showed a typical seasonal pattern of the temperate zone, with a unimodal peak in August and a minimum in January. The chlorophyll *a* concentrations exhibited a similar pattern, with a peak observed in September and a minimum in January. The chlorophyll *a* concentrations were significantly related to seawater temperature. Gonadal development of *R. venosa* was observed using tissue slices stained with hematoxylin and eosin, and the gametogenic stages were categorized into early active stage (stage I), late active stage (stage II), ripe stage (stage III), partially spawned stage (stage IV), and recovery stage (stage V). Gametogenesis was initiated in September, continued slowly during the winter, followed by rapid gonad development during spring and summer. Most individuals were ripe between May–June, and gametes were released May–August. The spawning peak occurred in July, and the gonads recovered August–November. *R. venosa* had synchronized gonadal development in both sexes, and no hermaphrodites were found. Among 1093 specimens, 552 were females and 541 were males, resulting in a balanced sex ratio. The condition index and oocyte diameter clearly varied seasonally; increased at the beginning of gametogenesis, reached a peak at gonad maturity, and then declined after gamete release. This is the first study to establish the gametogenic pattern of *R. venosa* along on the coast of Shandong Province, China. The data obtained from this study will be useful for sustainable management of wild stocks and future aquaculture of this species.

**Key words:** *Rapana venosa*; gametogenesis; reproductive cycle; environment factors

**Corresponding author:** LI Qi. E-mail: qili66@ouc.edu.cn