

DOI: 10.3724/SP.J.1118.2011.00944

## 淡水蚌类发生与发育研究进展

陈修报<sup>1,2</sup>, 杨健<sup>1,2</sup>

1. 南京农业大学 渔业学院, 江苏 无锡 214081;

2. 中国水产科学研究院 淡水渔业研究中心, 中国水产科学研究院 内陆渔业生态环境与资源重点开放实验室,  
江苏 无锡 214081

**摘要:** 淡水蚌类是水域生物多样性的的重要组成部分, 对水体的物质循环和能量流动起着巨大的作用, 且具有较高的营养、经济和生态价值。由于栖息环境的改变、过度捕捞、水体污染、缺少寄生鱼和受到外来物种的入侵, 其资源状况不容乐观。而且它们繁殖生物学具有特殊性, 生活周期较长, 这就给全面把握其完整生活史带来困难。本文综述了国内外有关淡水蚌类配子的发生、胚胎发育、寄生、稚蚌、幼蚌以及成蚌的生长发育研究的最新进展, 旨在总体上了解其生活史全过程的特点及繁殖生物学意义, 从而为淡水蚌类资源保护和增殖以及生物指示物的开发提供参考。

**关键词:** 淡水蚌类; 发生; 发育; 生活史

中图分类号: Q17

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2011)04-0944-09

淡水蚌类是指软体动物门(Mollusca)、瓣鳃纲(Lamellibranchia)、真瓣鳃目(Eulamellibranchia)、蚌科(Unionidae)的贝类。目前已知的有 142 个属, 在世界主要动物区系的分布为: 古北界 26 属、新北界 51 属、热带界 6 属、新热带界 20 属、东洋界 38 属以及大洋洲界 1 属<sup>[1]</sup>。它们不仅在水生态系统的食物网结构、水质调控和物质循环等方面起着重要作用<sup>[2-4]</sup>, 而且具有较高的经济价值, 如培育珍珠<sup>[5-6]</sup>, 提取抗肿瘤成分<sup>[7]</sup>等。此外, 因其具有分布广泛、营固着生活、对污染物的耐受力强等特点<sup>[8-9]</sup>, 近几年, 一些淡水蚌类[如, 背角无齿蚌(*Anodonta woodiana*)<sup>[10-13]</sup>、无齿蚌 *Anodonta piscinalis*<sup>[14]</sup>]还被用作指示生物监测和评价水体持续性污染物的时空动态。值得注意的是, 由于生境的破坏、过度捕捞、水体污染、寄生鱼的减

少和外来物种的入侵<sup>[15-17]</sup>, 全球淡水蚌类的资源状况令人堪忧。在美国, 70%的淡水贝类已受到威胁<sup>[18-19]</sup>, 中国的情况亦不容乐观。

有关淡水蚌类生活史的研究虽有不少, 但许多种类的发生和生长发育特征仍不明了<sup>[20]</sup>。与海生种类相比, 其繁殖生物学具有特殊性, 即雌蚌将卵细胞排放到鳃腔内并与随水流入的精子受精, 在此处发育成熟的钩介幼虫需经短暂的寄生才能变态为独立生活的幼体<sup>[2, 21-22]</sup>(图 1)。这给研究带来了难度。因此, 有关其发生和发育的研究多局限于某些特定的生活史阶段。本文对迄今淡水蚌类配子的发生、胚胎发育、寄生, 以及稚蚌、幼蚌和成蚌的生长发育等方面较为分散的文献做一综述, 尝试把握其全生活史的一些重要特征, 为淡水蚌类资源保护和增殖, 以及环境生物指示物

收稿日期: 2010-11-11; 修订日期: 2011-01-11.

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31072214); 人事部高层次留学人才回国工作基金资助项目(2-115084); 江苏省 2010 年度普通高校研究生科研创新计划项目(2010CB429000); 中国水产科学研究院内陆渔业生态环境和资源重点开放实验室开放基金课题(YZ2009-03).

作者简介: 陈修报(1983-), 男, 博士研究生, 研究方向为渔业水域生态环境的监测与保护. E-mail: cxbf001@163.com

通信作者: 杨健, 研究员. E-mail: jiany@ffrc.cn

的开发提供参考和理论基础。

1 配子的发生

淡水蚌类多为雌雄异体<sup>[2, 18]</sup>。其生殖腺主要分为滤泡、生殖管和生殖输送管 3 部分<sup>[24]</sup>。滤泡是形成生殖细胞的主要构造。滤泡壁由生殖上皮组织构成, 生殖原细胞可在此发育成卵母细胞或精母细胞, 进而发育成卵细胞或精子。

1.1 卵细胞

卵细胞发生是在卵巢内进行的。其过程可分为增殖期, 生长期和成熟期<sup>[24-25]</sup>。淡水蚌类的卵细胞呈球形或近似球形, 胶质膜较薄, 为均黄卵, 规格相近且多具有受精孔。背角无齿蚌<sup>[26]</sup>、绢丝丽蚌 (*Lamprotula fibrosa*)<sup>[27-28]</sup> 以及池蝶蚌 (*Hyriopsis schlegeli*)<sup>[29]</sup> 的卵细胞直径见表 1。淡水蚌类受精时, 精子由受精孔进入卵细胞内, 因无复杂的顶体反应<sup>[30]</sup>, 精子入卵的阻力可得到减少。

1.2 精子

精子的发生在精巢内进行, 起源于中胚层的

生殖腺上皮经多次有丝分裂形成的原始生殖细胞, 一般要经过增殖期、生长期、成熟期及变态期才能形成具有特殊形态和生理功能的成熟精子<sup>[24, 31]</sup>。淡水蚌类的精子一般为原始鞭毛型, 分为头部、中段和尾部<sup>[26-27, 29-31]</sup>。三角帆蚌<sup>[30]</sup>、褶纹冠蚌<sup>[31]</sup>、背角无齿蚌<sup>[26]</sup>、绢丝丽蚌<sup>[27]</sup>以及池蝶蚌<sup>[29]</sup>精子的规格见表 1。

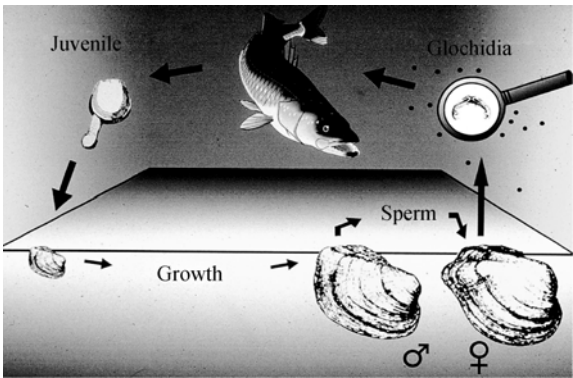


图 1 淡水蚌类典型生活史<sup>[23]</sup>  
Fig. 1 Typical life history of the freshwater mussel <sup>[23]</sup>

表 1 一些淡水蚌类早期发育阶段的规格  
Tab.1 The sizes of several freshwater mussels during early development stages

| 种类<br>species                                 | 样本数<br>n | 卵细胞直径/ $\mu\text{m}$<br>diameter of<br>egg | 精子头部直径/ $\mu\text{m}$<br>diameter of<br>sperm head | 受精卵直径/ $\mu\text{m}$<br>diameter of<br>fertilized egg | 囊胚期直径/ $\mu\text{m}$<br>diameter of blastula<br>embryos | 原肠期直径/ $\mu\text{m}$<br>diameter of gas-<br>trula embryo |
|-----------------------------------------------|----------|--------------------------------------------|----------------------------------------------------|-------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------|
| 背角无齿蚌 <sup>[26]</sup><br><i>A. woodiana</i>   | —        | —                                          | 3.3×1.6                                            | —                                                     | —                                                       | —                                                        |
| 绢丝丽蚌 <sup>[27, 28]</sup><br><i>L. fibrosa</i> | —        | 192.62                                     | 3.5×1.5                                            | 164.96                                                | 214.61                                                  | 239.94                                                   |
| 池蝶蚌 <sup>[29]</sup><br><i>H. schlegeli</i>    | —        | 199.81                                     | 4.7×1.6                                            | —                                                     | —                                                       | —                                                        |
| 三角帆蚌 <sup>[30]</sup><br><i>H. cumingii</i>    | 30       | —                                          | 4.0×1.7                                            | 146.23                                                | 172.32                                                  | 179.23                                                   |
| 褶纹冠蚌 <sup>[31]</sup><br><i>C. plicata</i>     | —        | —                                          | 3.0×1.5                                            | —                                                     | —                                                       | —                                                        |
| 背瘤丽蚌 <sup>[32]</sup><br><i>L. leai</i>        | 30       | —                                          | —                                                  | 210.8                                                 | —                                                       | 146.3                                                    |

注: “\*”表示长径×短径, “—”表示未知  
Note: “\*”means long diameter×short diameter. “—”means unknown

2 胚胎发育

淡水蚌类的胚胎发育在雌蚌的鳃腔内完成, 因此, 雌蚌鳃的这一特殊部位又被称作“育儿囊” (marsupium)<sup>[2, 20, 23]</sup>。育儿囊与水体在一定程度上相通, 但又具有很高的封闭性<sup>[33]</sup>。在胚胎发育期间, 母体会为幼体输送养分<sup>[22]</sup>, 如提供钙以形成

钩介幼虫的双壳等<sup>[33-34]</sup>。淡水蚌类的胚胎发育过程总体分为 5 个时期, 即受精卵期、卵裂期、囊胚期、原肠期和钩介幼虫期。

2.1 受精卵期

受精卵一般呈圆球形或椭圆形, 卵黄颗粒致密均匀, 在雌蚌的鳃腔中呈片状排列, 卵膜吸水后与卵细胞之间有很大的围卵周隙。三角帆

蚌<sup>[35]</sup>、背瘤丽蚌<sup>[32]</sup>和绢丝丽蚌<sup>[28]</sup>卵径的规格见表 1。在分裂过程中,淡水蚌类的卵膜直径不会发生显著变化。

2.2 卵裂期

受精卵进行螺旋不等完全卵裂,经二细胞期、四细胞期、八细胞期的不断地分裂形成了桑椹胚。三角帆蚌<sup>[35]</sup>受精后 12 h 可发现动物极隆起并开始进行细胞分裂。绢丝丽蚌<sup>[28]</sup>受精后 1 d,胚胎进行第 1 次卵裂。椭圆背角无齿蚌(*Anodonta woodiana elliptica*)<sup>[36]</sup>在分裂球中普遍观察到多核、多核融合以及多核仁等特殊现象,其分子机制与生理意义尚待进一步探讨。

2.3 囊胚期

桑椹胚进一步发育,大分裂球已不明显,所有分裂球包围在囊胚腔周围,胚胎发育到囊胚期。绢丝丽蚌<sup>[28]</sup>的囊胚为圆球形,三角帆蚌<sup>[35]</sup>的囊胚为椭球形,它们的大小见表 1。

2.4 原肠期

继囊胚期之后,胚胎通过内陷和外包方式形成一个双胚层或三胚层的原肠胚。植物极的胚孔

最终发育形成口,原肠将来发育为消化管,而动物极的原胚孔以后则发育成肛门<sup>[24]</sup>。在原肠期,背瘤丽蚌<sup>[32]</sup>、绢丝丽蚌<sup>[28]</sup>以及三角帆蚌<sup>[35]</sup>胚胎大小亦如表 1 所示。

2.5 钩介幼虫期

当原壳完全包裹胚体后,胚胎发育即进入钩介幼虫期,可出现特有的壳钩、内足丝、闭壳肌丝、刚毛、外足丝等结构。刚破膜的钩介幼虫,贝壳上会有许多大小不等的孔穴,在孔中央和周围有一些无定形的白色点状物分布,随着外套膜的分泌物继续通过小孔从内向外排出而不断钙化填满孔隙<sup>[26]</sup>。根据形态结构,钩介幼虫可分为无钩型(hookless)、有钩型(hooked)和斧头型(axe-head)三类<sup>[37]</sup>(表 2)。壳钩是钩介幼虫附着鱼体完成寄生过程的主要器官<sup>[28]</sup>,无钩型和斧头型的钩介幼虫只能寄生在宿主鱼的鳃丝上,而有钩型的幼虫甚至可寄生在鱼鳍上<sup>[37]</sup>。成熟的钩介幼虫受到外源性化学和物理的刺激后会立即紧闭双壳。

值得注意的是,胚胎发育程度与鳃瓣外观特征有明显相关性<sup>[38, 43]</sup>。在卵裂期,鳃瓣外形质感

表 2 常见淡水双壳类钩介幼虫的规格与类型  
Tab.2 Sizes and types of glochidia of common freshwater mussels

| x̄±SD                                             |          |                 |                 |                 |                            |                        |
|---------------------------------------------------|----------|-----------------|-----------------|-----------------|----------------------------|------------------------|
| 种类<br>species                                     | 样本数<br>n | 类型<br>type      | 壳长/μm<br>length | 壳高/μm<br>height | 铰合线长/μm<br>length of hinge | 壳高/壳长<br>height/length |
| 三角帆蚌 <sup>[35]</sup><br><i>H. cumingii</i>        | 30       | 有钩型<br>hooked   | 218.27±6.4      | 268.41±6.6      | 148.12±8.25                | 1.23                   |
| 背瘤丽蚌 <sup>[32]</sup><br><i>L. leai</i>            | —        | 无钩型<br>hookless | 204.80±6.5      | 243.80±10.2     | 131.60±5.6                 | 1.19                   |
| 椭圆背角无齿蚌 <sup>[38]</sup><br><i>A. w. elliptica</i> | 30       | 有钩型<br>hooked   | 255.74±6.95     | 301.10±7.39     | 197.84±6.56                | 1.177                  |
| 圆背角无齿蚌 <sup>[39]</sup><br><i>A. w. pacifica</i>   | —        | 有钩型<br>hooked   | 248.26±10.2     | 298.68±14.23    | 193.95±6.1                 | 1.203                  |
| 鱼尾楔蚌 <sup>[40]</sup><br><i>L. leai</i>            | 50       | 有钩型<br>hooked   | 228.10±7.7      | 258.70±8.2      | 178.10±5.9                 | 1.134                  |
| 褶皱冠蚌 <sup>[41]</sup><br><i>C. plicata</i>         | —        | 有钩型<br>hooked   | 233.90±12.0     | 256.80±10.1     | 174.50±17.8                | 1.098                  |
| 背角无齿蚌 <sup>[41]</sup><br><i>A. woodiana</i>       | —        | 有钩型<br>hooked   | 273.90±14.0     | 321.60±10.2     | 210.80±10.3                | 1.174                  |
| 剑状矛蚌 <sup>[41]</sup><br><i>L. gladiola</i>        | —        | 有钩型<br>hooked   | 196.70±15.0     | 208.80±16.3     | 117.90±13.0                | 1.062                  |
| 圆顶珠蚌 <sup>[41]</sup><br><i>U. douglasiae</i>      | —        | 有钩型<br>hooked   | 170.0±5.4       | 147.50±4.5      | 131.30±3.3                 | 0.868                  |
| 刻裂丽蚌 <sup>[41]</sup><br><i>L. scripta</i>         | —        | 无钩型<br>hookless | 188.90±2.6      | 203.40±3.9      | 115.90±2.6                 | 1.077                  |
| 洞穴丽蚌 <sup>[41]</sup><br><i>L. caveata</i>         | 30       | 无钩型<br>hookless | 184.10±3.8      | 199.40±6.9      | 114.40±4.5                 | 1.083                  |
| 紫踵劈蚌 <sup>[42]</sup><br><i>Potamilus alatus</i>   | —        | 斧头型<br>axe-head | —               | —               | —                          | —                      |

较硬, 乳白色; 随着胚胎发育的进行, 鳃瓣变得柔软、饱满并且富有弹性, 颜色逐渐变为浅黄色或浅褐色; 钩介幼虫成熟时外鳃的颜色变为桔黄色或黑褐色。

3 寄生

寄生是淡水蚌类生活史中最为特殊的阶段<sup>[37, 44]</sup>。成熟的钩介幼虫对鱼鳍的摆动、鱼鳃的滤水以及低浓度的鱼血等轻微刺激能立即做出闭壳反应<sup>[42]</sup>, 附着于宿主鱼(黄颡鱼、鲢、鳙、罗非鱼、鲫等)的鳃丝、鳍条和(或)鱼须上, 但直到被这些结构包埋之后, 钩介幼虫才算完成真正的寄生<sup>[2]</sup>。寄生期间, 幼虫以双壳中残留的鱼体组织、自身退化的闭壳肌, 以及直接汲取宿主鱼的组织液作为营养来源<sup>[37, 45]</sup>, 以保证变态的顺利完成。从钩介幼虫变态为稚蚌一般经过 2 个阶段<sup>[46]</sup>: 第 1 阶段包括钩介幼虫闭壳肌的退化和蘑菇体(mushroom body)的形成, 并伴随 DNA 的复制和转录以及蛋白质的合成; 第 2 阶段包括稚蚌主要结构与器官(斧足、肠道、心脏、鳃等器官及神经中枢)的形成, 亦伴随相关的基因表达。寄生前后, 绝大多数的钩介幼虫形态规格并不发生显著的变化。

钩介幼虫的变态发育与水温密切相关, 故在经济或濒危蚌种的增殖过程中要根据水温变化来预计采苗时间, 以提高苗种的成活率。背角无齿蚌<sup>[47]</sup>钩介幼虫的寄生时间, 在水温 15℃时, 约需 14 d; 在 27℃时可缩短至 6 d; 而在 33℃的条件下, 钩介幼虫虽可很快从鱼体脱落但极易导致变态失败。刻裂丽蚌在平均水温 32℃时, 寄生时间需要 5~6 d<sup>[48]</sup>。三角帆蚌钩介幼虫寄生时间与水温的关系见表 3。生物学零度和有效积温是变温动物个体和种群的基本生物学参数, 不仅可作为衡量变温动物对环境温度适应性的重要指标, 而且被广泛地应用到了经济动物的人工育苗生产中。椭圆

背角无齿蚌<sup>[38]</sup>钩介幼虫寄生于黄颡鱼鳃丝发育到稚蚌的生物学零度为 8.89℃, 有效积温为 86.39℃·d。三角帆蚌<sup>[49]</sup>钩介幼虫附着于黄颡鱼鳃丝完成变态的生物学零度为 8.4℃, 有效积温为 165℃·d。

不过在自然界中, 也有少数种类如 *Strophitus edentulus*<sup>[51]</sup>和 *Anodonta imbecillis*<sup>[52]</sup>不需要经过寄生就能在母体的育儿囊中直接发育为稚蚌。双峰无齿蚌(*Anodonta bigibba*)<sup>[53]</sup>是中国首次报道的非寄生变态种类, 孕育母蚌排出体外的即是已长出 1~4 圈新壳、具有带纤毛的足并能够营独立生活的稚蚌。在排幼过程中, 双峰无齿蚌不仅分批逐渐排放, 而且能够借助母体的移位运动, 使幼体分散分布, 具有积极的生态适应意义。这与寄生种类借助宿主鱼携带传播后代具有等同的作用<sup>[53]</sup>。该现象验证了 Howard<sup>[52]</sup>关于非寄生淡水蚌类母体的育儿囊具有散布后代功能的观点。除此以外, Howard<sup>[52]</sup>还认为非寄生种类的幼体可能具有随水流漂动的能力, 同样也起到传播的作用。

近年来, 钩介幼虫体外培养逐渐成为贝类种质资源恢复较为先进的手段之一, 已在 *Ligumia rect*<sup>[54]</sup>、*Lampsilis ovata*<sup>[54]</sup>、*Hyriopsis myersiana*<sup>[43]</sup>和 *Anodonta cygnea*<sup>[55]</sup>获得了初步成功。这对抢救和恢复那些缺乏寄生鱼资料的濒危淡水贝类种群会起到积极的作用, 但该手段是否适应于其他淡水蚌类尚待进一步验证。

4 稚蚌的生长发育

钩介幼虫从宿主鱼身上破囊脱落下来的幼体被称为稚蚌<sup>[24]</sup>。刚脱落稚蚌的外部形态和钩介幼虫相似, 两者间的最大区别是稚蚌具有发达的斧足, 并能伸缩进行自由爬行。刚从宿主鱼体脱落稚蚌的规格见表 4。早期稚蚌的生活方式与幼蚌、成蚌截然不同: 不是用鳃去滤食(此时的鳃仅处

表 3 三角帆蚌钩介幼虫寄生时间与水温的关系<sup>[50]</sup>  
Tab.3 Relationship between average water temperature and parasitic period of glochidia of *Hyriopsis cumingii*<sup>[50]</sup>

|                                  |       |       |       |       |       |
|----------------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|
| 平均水温/℃ average water temperature | 18-19 | 20-21 | 23-24 | 26-28 | 30-35 |
| 寄生时间/d parasitic period          | 14-16 | 12-13 | 10-12 | 6-7   | 5-6   |

表 4 刚脱落稚蚌的规格  
Tab.4 Sizes of early free-living juveniles just dropped off the host fish

| 种类<br>species                                  | 壳长/ $\mu\text{m}$<br>length | 壳高/ $\mu\text{m}$<br>height | 铰合线长/ $\mu\text{m}$<br>length of hinge | 壳高/壳长<br>height/length |
|------------------------------------------------|-----------------------------|-----------------------------|----------------------------------------|------------------------|
| 椭圆背角无齿蚌 <sup>[38]</sup> <i>A. w. elliptica</i> | 265.58                      | 297.42                      | 210.56                                 | 1.120                  |
| 刻裂丽蚌 <sup>[48]</sup> <i>L. scripta</i>         | 190.43                      | 201.19                      | 110.28                                 | 1.057                  |
| 绢丝丽蚌 <sup>[59]</sup> <i>L. fibrosa</i>         | 253.37                      | 273.26                      | 179.96                                 | 1.079                  |
| 背角无齿蚌 <sup>[60]</sup> <i>A. woodiana</i>       | 242.57                      | 279.82                      | 195.78                                 | 1.154                  |
| 三角帆蚌 <sup>[61]</sup> <i>H. cumingii</i>        | 221.88                      | 249.45                      | 155.73                                 | 1.124                  |

于发育的初始阶段),而是通过斧足和外套膜上的纤毛来获取食物<sup>[23, 56]</sup>。淡水蚌类的饵料一般有浮游动物、藻类、细菌以及底泥等<sup>[2, 57]</sup>,但不同生长发育阶段的蚌类对饵料是否有选择性及不同饵料所发挥的作用皆不清楚。稚蚌的生命力脆弱,很容易受到底质和季节的影响<sup>[58]</sup>,且食性变化也很大,故自然死亡率很高,是经济蚌类增殖的关键阶段。控制水流的大小、维持水温的相对稳定及提供充足的生物饵料能够在一定程度上提高成活率,但机理尚待研究。

稚蚌的生长速度会较寄生阶段显著增加(通过生长线的疏密程度呈现出来),且内部器官逐渐发育完全。根据外壳的变化,稚蚌的发育可划分为贝壳增厚期、壳顶突出期、两翼形成期以及帆/背角生长期 4 个阶段<sup>[60-61]</sup>。水温 26.5~32.0℃时,三角帆蚌需经过 60 d 才能完成稚蚌发育<sup>[61]</sup>,在此期间,稚蚌全长的总平均日增长率为 6.15%,全长与日龄关系式为  $L = 329.39e^{0.059t}$  ( $r = 0.968$ ),壳高与壳长的关系为  $H = 0.776L - 103.36$  ( $r = 0.997$ )。水温 29.0~33.0℃的条件下,背角无齿蚌经过 40 d 即完成稚蚌发育<sup>[60]</sup>,在此期间,稚蚌全长的总平均日增长率为 9.79%,全长与日龄的关系为  $L = 370.11 - 32.66t + 14.27t^2 - 0.15t^3$  ( $r = 0.976$ )。室内养殖的 *Hyriopsis myersiana*<sup>[62]</sup>,在 0~120 d 期间,壳长与壳高的关系满足  $lH = 0.828lL - 0.147$  的关系。

5 幼蚌生长发育

壳长达到 1 cm 以上,体形近似于成体的个体可称为幼蚌<sup>[24]</sup>。幼蚌的各种内部器官(包括鳃)均已发育完全,成活率也趋于稳定。蚌类的生长可

分为终生生长型和阶段生长型两类。不同种类蚌的生长回归方程差别明显,即使是同一种蚌在不同生长阶段或不同生境条件下表现出来的生长特征亦不相同。置于塑料方盒吊养于土池中的 *H. myersiana*<sup>[62]</sup>,在 120~270 d 期间,壳长与壳高的关系为  $lH = 0.909lL - 0.211$ ,壳长与体质量的关系为  $lW = 2.674lL - 3.747$ 。在接下来的 270~360 d 期间,将其转移到网箱内吊养,壳长与壳高的关系为  $lH = 0.951lL - 0.264$ ,壳长与体质量的关系为  $lW = 2.976lL - 4.149$ 。目前,关于幼蚌生长发育特征的报道尚少,可能与该阶段持续的时间较长且很多种类的人工繁育关键技术尚未突破有关。在今后的研究中需要加以重视。

随着生物化学和分子生物学技术的发展,基于分子水平上的研究逐渐被用于蚌类的物种分类鉴定、种群分化以及生物多样性评估(包括当前和古代的生物多样性)等方面。16S rRNA<sup>[63]</sup>、细胞色素 C 氧化酶 I (CO I)<sup>[64-65]</sup>、细胞色素氧化酶 (CO)<sup>[66]</sup>、谷胱甘肽过氧化物酶(GPX)<sup>[67]</sup>、超氧化物歧化酶(SODs)<sup>[68]</sup>以及核糖体转录间隔区(ITS)<sup>[69]</sup>的基因片段的克隆与序列分析,在遗传多样性、亲缘关系及功能特征上均表现出巨大的优越性,同时,而且水体污染对蚌类 DNA 造成的损伤亦引起了关注<sup>[70]</sup>。

中国主要淡水育珠蚌(三角帆蚌、褶纹冠蚌、池蝶蚌和背角无齿蚌)一般 3 龄即可性成熟,开始进入繁殖期。性成熟的雌蚌和雄蚌在个体大小、壳的厚度、内脏团颜色和丰满度以及外鳃上鳃丝间隔等方面具有一些不同的特征。其中三角帆蚌的性状鉴定见表 5。

表 5 三角帆蚌雌蚌和雄蚌的性状鉴别<sup>[50]</sup>  
Tab.5 The different characters between female and male of *Hyriopsis cumingii*<sup>[50]</sup>

| 项目<br>item             | 雌蚌<br>female                        | 雄蚌<br>male                       |
|------------------------|-------------------------------------|----------------------------------|
| 蚌壳形状<br>shape of shell | 在相同环境下, 同龄的个体比雄蚌稍大, 两壳较膨且较宽, 后缘较圆钝. | 在相同环境下, 同龄的个体比雌蚌稍小, 蚌壳较狭长, 后端略尖. |
| 外鳃形状<br>shape of gill  | 鳃丝排列紧密, 鳃丝数 100~120 条.              | 鳃丝排列稀疏, 鳃丝数 60~80 条.             |
| 性腺颜色<br>color of gonad | 生殖期间性腺呈桔黄色, 用针刺后有颗粒状物质流出.           | 生殖期间性腺呈乳白色, 用针刺后有白色浆液流出.         |

6 结论与展望

综上所述, 淡水蚌类的发生和发育是一个既复杂而又特殊的过程。它们都是在雌蚌的鳃腔内受精并发育至钩介幼虫, 应该属于一种介于体外受精与体内受精之间的特殊受精方式。这是因为雌雄之间没有交接器官和交配行为, 雄蚌排出的精子也不是直接进入雌蚌体内, 而是随水流入; 同时, 鳃作为呼吸器官, 鳃腔与外界水环境在一定程度上是相通的, 不是完整意义上的体内受精。可是其鳃的封闭程度很高, 且有众多的血管广布于鳃丝和鳃瓣中, 故鳃腔内的受精又确实与完全的体外受精不同。虽然自然界中有极少数的种类的钩介幼虫无需寄生即可完成变态发育, 亦有部分种类能够通过的体外培养成功变态, 但短暂的寄生仍是绝大多数淡水蚌类必须经历的生活史过程。为提高钩介幼虫成活率, 目前亟需关注的课题是其和宿主鱼之间有否物质交换, 哪些是发育关键的营养物质等等。稚蚌、幼蚌的生长发育的研究同样很薄弱(可能由于其成活率相对稳定而被忽视或可能是由于许多种类的全人工繁育尚未突破, 因而很难采集自然的稚、幼贝进行研究所致), 而且目前的研究主要集中于形态学和解剖学。今后可以从具有较大应用潜质和处于濒危的种类的人工繁育着手, 进行连续的全生活史的分析, 并从分子生物学方面深入研究。由于自然分布和种群间基因流动的改变及有效种群数量的减少, 引起蚌类栖息地物理和化学改变的因素就有可能导致群体遗传多样性降低。因此, 对它们的保护策略来说, 不仅要保护它们与宿主鱼的多样性, 也要保护其遗传的多样性。另外, 淡水蚌类性别分化是受遗传机制, 还是受环境机制所控制;

从刚脱落的稚蚌发育至性成熟的成蚌, 其饵料组成有何特点; 不同生活史阶段的个体的食性是否会发生变化等课题都需在今后进一步探索。这些课题的解决将对中国淡水蚌类资源的保护、增殖以及环境生物指示蚌种的开发起到巨大的推动作用。

参考文献:

[1] Bogan A E. Global diversity of freshwater mussels (Mollusca, Bivalvia) in freshwater [J]. Hydrobiologia, 2008, 595: 139-147.

[2] Nedeau E J, Smith A K, Stone J, et al. Freshwater Mussels of the Pacific Northwest (second edition) [M]. The Xerces Society in Portland, Oregon, 2009.

[3] Aldridge D C. The morphology, growth and reproduction of Unionidae (Bivalvia) in a Fenland waterway [J]. J Mollus Stud, 1999, 65: 47-60.

[4] Harper E M, Taylor J D, Crame J A. The Evolutionary Biology of the Bivalvia [M]. London: Special Publications, 2000.

[5] 施志仪, 杨显祥, 李勇, 等. 体外培养三角帆蚌外套膜细胞的生物学特征及有核珍珠培育[J]. 中国水产科学, 2007, 14(1): 149-154.

[6] 白志毅, 李家乐, 汪桂玲. 三角帆蚌产珠性能与生长性状和插片部位的关系[J]. 中国水产科学, 2008, 15(3): 493-499.

[7] Liu J, Gu B, Bian J, et al. Antitumor activities of liposome-incorporated aqueous extracts of *Anodonta woodiana* (Lea, 1834) [J]. Eur Food Res Technol, 2008, 227: 919-924.

[8] Tanabe S, Prudente M S, Kan-atireklap S, et al. Mussel watch: marine pollution monitoring of butyltin and organochlorines in coastal waters of Thailand, Philippines and India [J]. Ocean Coast Manage, 2000, 43(8-9): 819-839.

[9] Tanabe S. Asia-Pacific mussel watch progress report [R]. Mar Pollut Bull, 2000, 40(8): 651.

- [10] Krolak E, Zdanowski B. The bioaccumulation of heavy metals by the mussels *Anodonta woodiana* (Lea, 1834) and *Dreissena polymorpha* (Pall.) in the heated Konin lakes [J]. Arch Pol Fish, 2001, 9: 229–237.
- [11] Uno S, Shiraishi H, Hatakeyama S, et al. Accumulative characteristics of pesticide residues in organs of Bivalves (*Anodonta woodiana* and *Corbicula leana*) under natural conditions [J]. Arch Environ Con Tox, 2001, 40: 35–47.
- [12] Yang J, Harino H, Liu H B, et al. Monitoring the organotin contamination in the Taihu Lake of China by Bivalve mussel *Anodonta woodiana* [J]. B Environ Contam Tox, 2008, 81: 164–168.
- [13] Liu H B, Yang J, Gan J L. Trace element accumulation in bivalve mussels *Anodonta woodiana* from Taihu Lake, China [J]. Arch Environ Contam Toxicol, 2010, 59: 593–601.
- [14] Koistinen J, Herve S, Ruokojärvi P, et al. Persistent organic pollutants in two Finnish watercourses: Levels, congener profiles and source estimation by mussel incubation [J]. Chemosphere, 2010, 80: 625–633.
- [15] Henley W F. Evaluation of diet, gametogenesis, and hermaphroditism in freshwater mussels (Bivalvia: Unionidae) [D]. USA: Virginia Polytechnic Institute and State University, 2002.
- [16] Skinner A, Young M, Hastie L. Ecology of the freshwater pearl mussel [M]. Peterborough: Conserving Natura 2000 Rivers Ecology Series No. 2 English Nature, 2003.
- [17] Liberty A J. An Evaluation of the survival and growth of juvenile and adult freshwater mussels at the Aquatic Wildlife Conservation Center (AWCC), Marion, Virginia [D]. USA: Virginia Polytechnic Institute and State University, 2004.
- [18] Williams J D, Warren M L, Cummings K S, et al. Conservation Status of freshwater mussels of the United States and Canada [J]. Fisheries, 1993, 18(9): 6–22.
- [19] Neves R J, Bogan A E, Williams J D, et al. Status of aquatic mollusks in the southeastern United States: A downward spiral of diversity [A]. In Benz G W, Collins D E, eds. Aquatic Fauna in Peril: The Southeastern Perspective. Special Publication 1. Southeast Aquatic Research Institute, Decatur, GA, USA, 1997: 43–85.
- [20] Jirka K J, Neves R J. Reproductive biology of four species of freshwater mussel (Mollusca: Unionidae) in the New River, Virginia and West Virginia [J]. J Freshwater Ecol, 1992, 7(1): 35–44.
- [21] Haag W R, Staton J L. Variation in fecundity and other reproductive traits in freshwater mussels [J]. Freshwater Biol, 2003, 48: 2118–2130.
- [22] Wang N, Ingersoll C G, Ivey C D, et al. Sensitivity of early life stages of freshwater mussels (Unionidae) to acute and chronic toxicity of lead, cadmium, and zinc in water [J]. Environ Toxicol Chem, 2010, 22(9): 2053–2063.
- [23] Watters G T. A brief look at freshwater mussel (Unionacea) biology [A]. In Farris J L, Van Hassel J H, eds. Freshwater Bivalve Ecotoxicology. Florida: CRC Press, Boca Raton, Florida, and SETAC Press, Pensacola, 2007: 51–64.
- [24] 常亚青. 贝类增养殖学[M]. 北京: 中国农业出版社, 2007.
- [25] 陈竟春, 石安静. 椭圆背角无齿蚌卵子发生的研究[J]. 四川大学学报: 自然科学版, 2002, 39(3): 546–551.
- [26] 石安静. 背角无齿蚌生殖细胞及钩介幼虫的扫描电镜观察[J]. 动物学杂志, 1995, 30(1): 10–13.
- [27] 龚世园, 朱义, 张训蒲, 等. 绢丝丽蚌的配子发生[J]. 水产学报, 1998, 22(1): 81–84.
- [28] 杨学芬, 龚世园, 张训蒲, 等. 绢丝丽蚌胚胎发育的研究[J]. 水生生物学报, 1999, 23(4): 359–362.
- [29] 余颖, 洪一江, 邱齐骏, 等. 池蝶蚌胚胎发育与繁殖季节性腺的观察[J]. 动物学杂志, 2008, 43(3): 102–107.
- [30] 郭延平, 谈奇坤, 陈士超. 三角帆蚌精子的形态及超微结构[J]. 动物学杂志, 2002, 37(2): 10–13.
- [31] 邓道贵, 谈奇坤. 褶纹冠蚌精子发生的研究[J]. 水生生物学报, 2000, 24(1): 63–66.
- [32] Silverman H, Kays W T, Dietz T H. Maternal calcium contribution to glochidial shells in freshwater mussels (Eulamellibranchia: Unionidae) [J]. J Exp Zool, 1987, 242: 137–146.
- [33] Pynnonen K. Accumulation of  $^{45}\text{Ca}$  in the freshwater Unionids *Anodonta anatina* and *Unio turnidus*, as influenced by water hardness, protons, and aluminum [J]. J Exp Zool, 1991, 260: 18–27.
- [34] 王宏, 白志毅, 李家乐, 等. 三角帆蚌胚胎在外鳃育儿囊内形态变化初步研究[J]. 上海水产大学学报, 2007, 16(3): 219–223.
- [35] 张根芳, 许式见, 方爱萍. 背瘤丽蚌胚胎发育的初步研究[J]. 动物学杂志, 2009, 44(4): 96–101.
- [36] 陈竟春, 石安静. 椭圆背角无齿蚌受精细胞学观察[J]. 水产学报, 1998, 21(1): 78–80.
- [37] Arey L B. The nutrition of glochidia during metamorphosis. A microscopical study of the sources and manner of utilization of the nutritive substances [J]. J Morphol, 1932, 53(1): 201–221.

- [38] 陈修报, 杨健, 闻海波, 等. 椭圆背角无齿蚌发育关键阶段形态结构以及寄生有效积温的研究[J]. 南京农业大学学报, 2010, 33(4): 100–104.
- [39] 闻海波, 徐钢春, 华丹. 圆背角无齿蚌寄生变态发育的初步观察[J]. 上海水产大学学报, 2006, 15(2): 252–256.
- [40] 舒凤月, 吴小平. 钩介幼虫壳表面结构的扫描电镜观察[J]. 生命科学研究, 2005, 9(1): 73–76.
- [41] 魏青山, 傅彩红, 王玉凤, 等. 珠蚌科六种蚌的钩介幼虫形态比较研究[J]. 水生生物学报, 1994, 18(4): 303–307.
- [42] Hoggarth M A, Gaunt A S. Mechanics of glochidia attachment (Mollusca: Bivalvia: Unionidae) [J]. J Morphol, 1988, 198: 71–78.
- [43] Uthaiwan K, Noparatnaraporn N, Machado J. Culture of glochidia of the freshwater pearl mussel *Hyriopsis myersiana* (Lea, 1856) in artificial media [J]. Aquaculture, 2001, 195: 61–69.
- [44] Araujo R, Ramos M A. Description of the glochidium of *Margaritifera auricularia* (Spengler 1793) (Bivalvia, Unionoidea) [J]. Philos T Roy Soc B, 1998, 353(1375): 1553–1559.
- [45] Fisher G R, Dimock R V. Ultrastructure of the mushroom body: Digestion during metamorphosis of *Utterbackia imbecillis* (Bivalvia: Unionidae) [J]. Invertebr Biol, 2002, 121: 126–135.
- [46] Fisher G R, Dimock R V. Morphological and molecular changes during metamorphosis in *Utterbackia imbecillis* (Bivalvia: Unionidae) [J]. J Mollus Stud, 2002, 68: 159–164.
- [47] Dudgeon D, Morton B. Site selection and attachment duration of *Anodonta woodiana* (Bivalvia: Unionacea) glochidia on fish hosts [J]. J Zool, 1984, 204: 355–362.
- [48] 王玉凤, 魏青山. 刻裂丽蚌的繁殖生物学[J]. 华中农业大学学报, 1994, 13(2): 170–174.
- [49] 白志毅, 李家乐, 杨光. 三角帆蚌钩介幼虫发育的生物学零度和有效积温初步研究[J]. 特产研究, 2008, 1: 12–14.
- [50] 河蚌育珠技术规范[S]. 浙江省地方标准, DB33/T402. 1–2003.
- [51] Lefevre G, Curtis W C. Metamorphosis without parasitism in the Unionidae [J]. Science, 1911, 33: 863–865.
- [52] Howard A D. A second case of metamorphosis without parasitism in the Unionidae [J]. Science, 1914, 40: 353–355.
- [53] 魏青山, 傅彩红, 吴素宁. 双峰无齿蚌 *Anodonta bigibba* (Heude)非寄生变态发育的研究[J]. 湖泊科学, 1993, 5(4): 345–350.
- [54] Isom B G, Hudson R G. In vitro culture of parasitic freshwater mussel glochidia [J]. Nautilus, 1982, 96(4): 147–151.
- [55] Lima P, Kovitvadhi U, Kovitvadhi S, et al. In vitro culture of glochidia from the freshwater mussel *Anodonta cygnea* [J]. Invertebr Biol, 2006, 125(1): 34–44.
- [56] Yeager M M, Cherry D S, Neves R J. Feeding and burrowing behaviors of juvenile rainbow mussels, *Villosa iris* (Bivalvia: Unionidae) [J]. J N Am Benthol Soc, 1994, 13: 217–222.
- [57] Christian A D, Smith B N, Berg D J, et al. Trophic position and potential food sources of 2 species of unionid bivalves (Mollusca: Unionidae) in 2 small Ohio streams [J]. J N Am Benthol Soc, 2004, 23: 101–113.
- [58] Jones J W, Mair R A, Neves R J. Factors affecting survival and growth of juvenile freshwater mussels cultured in recirculating aquaculture systems [J]. N Am J Aquacult, 2005, 67: 210–220.
- [59] 杨学芬, 龚世园, 张训蒲, 等. 绢丝丽蚌寄生变态发育的研究[J]. 应用生态学报, 2000, 11(1): 131–134.
- [60] 刘士力, 李家乐, 张根芳, 等. 背角无齿蚌稚蚌形态发育与生长特性[J]. 上海海洋大学学报, 2009, 18(3): 269–274.
- [61] 刘士力, 李家乐, 张根芳, 等. 三角帆蚌稚蚌形态发育与生长特性[J]. 水产学报, 2009, 33(4): 604–609.
- [62] Kovitvadhi S, Kovitvadhi U, Sawangwong P, et al. Morphometric relationship of weight and size of cultured freshwater pearl mussel, *Hyriopsis (Limnoscapha) myersiana*, under laboratory conditions and earthen pond phases [J]. Aquacult Int, 2009, 17: 57–67.
- [63] Lewter J A, Szalanski A L, Yamashita T. DNA sequence analysis of the freshwater mussel *Lampsilis hyadiana* (Bivalvia: Unionidae) in Select Ozark and Ouachita Mountain streams of Arkansas [J]. J Arkansas Acad Sci, 2003, 57: 216–220.
- [64] Gustafson G R, Iwamoto E M. A DNA-based identification key to Pacific Northwest freshwater mussel glochidia: Importance to salmonid and mussel conservation [J]. Northwest Sci, 2005, 79(4): 233–245.
- [65] 李家乐, 王建军, 汪桂玲, 等. 我国五大淡水湖三角帆蚌群体 mtDNA CO<sub>1</sub> 基因片段变异分析[J]. 水生生物学报, 2008, 32(5): 779–782.
- [66] 林巧惠, 曾柳根, 刘芳兰, 等. 池蝶蚌(*Hyriopsis Schlegelii*)线粒体 DNA CO<sub>1</sub> 基因的序列分析[J]. 南昌大学学报: 理科版, 2010, 34(2): 185–188.
- [67] 李西雷, 汪桂玲, 李家乐, 等. 三角帆蚌 *GPX* 基因 cDNA

- 全序列的克隆及其编码蛋白的结构分析[J]. 遗传, 2010, 32(4): 360–368.
- [68] Xu H H, Ma H, Hu B Q, et al. Molecular cloning, identification and functional characterization of a novel intracellular Cu-Zn superoxide dismutase from the freshwater mussel *Cristaria plicata* [J]. Fish Shellfish Immun, 2010, 29: 615–622.
- [69] 戈志强, 陆丽萍, 左开俊. 背角无齿蚌和三角帆蚌的 rDNA 基因 ITS1 及 ITS2 序列的初步研究[J]. 水产学杂志, 2010, 23(2): 1–5.
- [70] Štambuk A, Pavlica M, Malović L, et al. Persistence of DNA damage in the freshwater mussel *Unio pictorum* upon exposure to Ethyl methanesulphonate and hydrogen peroxide [J]. Environ Mol Mutagen, 2008, 49: 217–225.

## Gametogenesis and development of freshwater bivalve molluscs: A Review

CHEN Xiubao<sup>1,2</sup>, YANG Jian<sup>2</sup>

1. Fisheries College, Nanjing Agricultural University, Wuxi 214081, China ;

2. Key Open Laboratory of Ecological Environment and Resources of Inland Fisheries, Freshwater Fisheries Research Center, Chinese Academy of Fishery Sciences, Wuxi 214081, China

**Abstract:** Freshwater bivalve molluscs (Mollusca:Unionidae) are an important components of the aquatic biodiversity. They also play a vital role in food webs, water quality, and nutrient cycling of freshwater ecosystems with high economic values. However, declines in species richness and abundance of this faunal group have been attributed to habitat alteration, commercial harvest, and competition from the exotic mussel and pollution. Freshwater mussels are one of the most endangered groups of animals in the world and in urgent need of protection and conservation, but it's difficult to recognize the characters of their whole life-history due to the long life cycle and the unique reproductive biology. The present paper reviews the recent advances in existing literatures on gametogenesis, embryonic development, parasitism, development and growth of juvenile and adult Unionidae. It is helpful to understand integratedly the characteristics at each stage. Furthermore, the paper will provide useful reference bases for captive breeding, resource conservation, and bioindicator development of Unionid mussels.

**Key words:** Unionidae; gametogenesis; development; life history

**Corresponding author:** YANG Jian. E-mail: jiany@ffrc.cn