

DOI: 10.3724/SP.J.1118.2015.14423

## 偏顶蛤的性腺发育和生殖周期

宁军号<sup>1,2</sup>, 常亚青<sup>1,2</sup>, 宋坚<sup>1,2</sup>, 胡盼<sup>1,2</sup>, 经晨晨<sup>1,2</sup>

1. 大连海洋大学 水产与生命学院, 辽宁 大连 116023;
2. 农业部北方海水增养殖重点实验室, 辽宁 大连 116023

**摘要:** 为了探讨偏顶蛤的繁殖规律, 自 2013 年 10 月至 2014 年 9 月, 每月采集大连海区野生偏顶蛤(*Modiolus modiolus*)样品 1 次, 测定采样点水温, 采用组织学方法分析其性腺的季节变化。结果表明, 偏顶蛤性腺发育以 1 年为 1 个周期, 可分为增殖期、生长期、成熟期、排放期、休止期 5 个时期。偏顶蛤卵子的发生可分为卵原细胞期、生长初期、生长中期、生长后期和成熟期。雄性生殖细胞的发生经历了精原细胞、初级精母细胞、次级精母细胞、精细胞和精子等时期, 精原细胞分为 A 型和 B 型 2 种类型。该海区偏顶蛤性腺指数和肥满度最低值均出现在 1 月, 分别为 17.54%和 18.23%; 二者最高值均出现在 8 月, 分别为 32.25%和 38.43%。偏顶蛤繁殖期为 6—11 月, 繁殖期水温在 16.8~22.1℃; 雌雄性腺发育基本同步, 雄性发育略快, 雌雄异体, 二者性比接近 1:1。本研究为偏顶蛤的天然资源保护及大规模人工增养殖的开展提供了基础资料。

**关键词:** 偏顶蛤; 性腺发育; 生殖周期

中图分类号: S917

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2015)03-0469-09

偏顶蛤[*Modiolus modiolus* (Linnaeus, 1758)]隶属于软体动物门(Mollusca), 瓣鳃纲(Lamellibranchia), 贻贝目(Mytiloida), 壳菜蛤科(Mytilidae), 偏顶蛤属, 俗称毛海红、假海红, 主要分布在北半球, 在我国主要分布在黄、渤海。偏顶蛤个体大、肉质鲜美、营养丰富<sup>[1]</sup>, 是一种具有较大养殖开发前景的贝类<sup>[2]</sup>。近年来, 国内市场对海产贝类需求量急剧增加, 导致对偏顶蛤、厚壳贻贝(*Mytilus coruscus*)和翡翠贻贝(*Perna viridis*)的过度捕捞, 加之海洋环境污染严重以及繁殖保护不力, 致使贻贝产业的发展受到制约<sup>[3-5]</sup>。到目前为止, 有关双壳贝类性腺发育、生殖周期、生殖细胞发生和人工繁育等方面的研究已有较多报道<sup>[6-15]</sup>, 而有关偏顶蛤繁殖生物学方面的研究鲜见报道。笔者研究了大连黄海自然海区的偏顶蛤性腺发育周期和生殖腺的组织学特点, 有助于掌握其繁殖规律, 对偏顶蛤的天然资源保护及人工

增养殖的开展具有重要的理论指导意义。

### 1 材料与方法

#### 1.1 材料

实验用偏顶蛤是 2013 年 10 月至 2014 年 9 月逐月从大连黄海自然海区采集的野生样品。共采集固定该贝总数 220 只, 其中雌性 105 只, 占 47.7%; 雄性 115 只, 占 52.3%。总重平均值 94.0 g, 最大值为 142.1 g, 最小值为 52.2 g; 壳长平均值 92.8 mm, 最大值为 117.4 mm, 最小值为 67.1 mm; 壳高平均值 46.3 mm, 最大值为 59.6 mm, 最小值为 34.8 mm; 壳宽平均值 38.7 mm, 最大值为 49.1 mm, 最小值为 29.2 mm。雌雄个体外形无差异, 肉眼不能分辨。

#### 1.2 方法

##### 1.2.1 水温测量 用 YSI 12F100016 型水质仪定

收稿日期: 2014-10-09; 修订日期: 2014-12-03.

基金项目: 国家海洋局海洋公益项目(201105016); 辽宁省科技攻关重大项目(2011203003).

作者简介: 宁军号(1988-), 男, 硕士研究生, 主要从事水产动物繁育方面研究. E-mail: ningjunhaoook@126.com

通信作者: 宋坚, 副研究员, 主要从事水产动物繁育方面研究. E-mail: dlmel@163.com

期测量大连海区野生偏顶蛤栖息水层的水温。

**1.2.2 样本测量** 从每次自采集的样品中取 20 只,用游标卡尺(精确度 0.01 mm)测量其壳长、壳高、壳宽。用电子天平(精确度 0.01 g)称其总重、软体重、去性腺软体重(性腺重=软体重-去性腺软体重)。计算肥满度和性腺指数:

$$\text{肥满度} = \text{软体重} / \text{总重} \times 100\%;$$

$$\text{性腺指数} = \text{性腺重} / \text{软体重} \times 100\%。$$

**1.2.3 切片制作与观察** 另取偏顶蛤 20 只,取其性腺不同部位用 Bouin's 液固定,石蜡包埋,切片厚度 4~6  $\mu\text{m}$ , HE 染色,组织切片用显微镜(NIKON 显微成像系统,型号 50i)观察并拍照。

### 1.3 数据统计

偏顶蛤性腺发育图片用 Photoshop 11.0.1 软件处理。数据经 Excel 2003 软件作初步处理,利用 SPSS17.0 对数据进行统计分析,用单因素方差分析(One-way ANOVA, Duncan)对肥满度和性腺指数的周年变化进行显著性检验,显著水平设为 0.05。性比分析采用卡方检验。数值以平均值 $\pm$ 标准差( $\bar{x} \pm \text{SD}$ )表示。

## 2 结果与分析

### 2.1 偏顶蛤肥满度的周年变化

由图 1 可见,偏顶蛤肥满度与海水温度变化趋势相似。从 10 月开始,肥满度随水温的降低开始逐渐下降,其峰值出现在翌年水温最低的 1 月,肥满度降至 18.23%,此阶段为生殖腺由排放期进

入休止期;2—8 月,肥满度随水温的升高逐渐上升,到 8 月份肥满度达最高水平(为 32.25%),此阶段为偏顶蛤性腺的生长发育积累营养物质。进入 9 月份肥满度有所降低,说明偏顶蛤生殖腺已进入排放期。

### 2.2 偏顶蛤卵巢发育分期

本研究参考双壳贝类性腺发育分期的相关研究,根据生殖细胞的发育特点以及处于不同发育期的生殖细胞在滤泡中所占比例,将偏顶蛤性腺发育分为 5 期<sup>[6-9]</sup>,各期发育特点如表 1 和图 2 所示。

### 2.3 偏顶蛤卵细胞的发生

根据偏顶蛤卵细胞的发生将其发育时期分为卵原细胞期、生长初期、生长中期、生长后期和成熟期<sup>[9]</sup>,各期发育特点见表 2 和图 3。

### 2.4 偏顶蛤精巢发育分期

偏顶蛤雄性生殖腺发育分期以及各期发育特点详见表 3 和图 4。

### 2.5 偏顶蛤精子的发生

偏顶蛤精子发生分别经历了精原细胞、初级精母细胞、次级精母细胞、精细胞和精子等 5 个时期,各期发育特点如表 4 和图 5 所示。

### 2.6 偏顶蛤性腺发育各期的周年分布规律

由表 5 可见,所取 220 只野生偏顶蛤,雌雄性比为 1:1.095,雄性略多于雌性,未发现雌雄同体的个体。经卡方检验,偏顶蛤雌雄性比与期望比值(1:1)间差异不显著( $\chi^2=0.500$ ;  $\text{df}=2$ ;  $P>0.05$ )。雌性偏顶蛤性腺成熟期集中出现于 5—9 月,排放期主要出现在 8—11 月,12 月至翌年 1 月

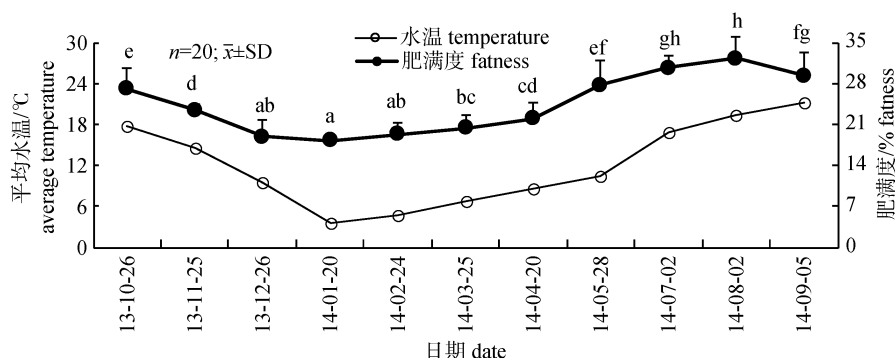


图 1 偏顶蛤性腺肥满度与水温的月变化

不同字母表示不同日期间差异显著( $P<0.05$ )。

Fig. 1 Monthly change curves of water temperature and the fatness of *Modiolus modiolus*. Values with different letters indicate significant differences at the 0.05 level.

表 1 偏顶蛤卵巢发育特点  
Tab. 1 The features of gonadal development in *Modiolus modiolus*

发育分期 development stage	各期发育特点 the development features of each stage
增殖期(I 期) proliferating stage(I stage)	雌性生殖腺滤泡开始增生, 结缔组织发达。滤泡多为空腔, 且大小不等、形状各异。该期后期滤泡壁开始增厚, 泡壁上的生殖细胞处在活跃分裂期, 卵原细胞在滤泡壁上排列不紧密, 且在卵原细胞之间, 开始分化出少量初级卵母细胞(图 2: a-b)。
生长期(II 期) growing stage(II stage)	滤泡内具卵柄的卵母细胞数量增多, 聚在一起呈葡萄状, 结缔组织相应减少。卵母细胞体积增大, 以卵柄与滤泡壁相连, 另一端突向滤泡腔(图 2: c)。后期除卵柄基部外, 卵母细胞外被卵膜, 有些卵母细胞脱离滤泡壁游离在滤泡腔中, 随着发育, 卵母细胞间的空隙逐渐变小(图 2: d)。
成熟期( III 期) maturing stage(III stage)	滤泡此期最为发达, 滤泡之间的空隙已基本消失, 滤泡壁上仅剩少量的卵原细胞和初级卵母细胞。大多数附着在泡壁上的卵子柄断裂, 成熟卵子和大生长后期的卵母细胞游离在滤泡腔中, 卵母细胞在泡腔内相互挤压, 形状不规则(图 2: e-f)。
排放期(IV 期) spawning stage(IV stage)	滤泡因成熟卵子排放逐渐变得空虚, 滤泡壁变薄, 有的滤泡甚至因排卵而破裂。滤泡腔内遗留着少数成熟卵子和一定数量的未成熟卵细胞, 它们在泡腔中存在一定时间后, 将逐渐自溶或退化被吸收。排放后的滤泡开始萎缩或破裂消失, 滤泡间的结缔组织由少增多(图 2: g-h)。
休止期(V 期) resting stage(V stage)	排放期后, 滤泡又逐渐变为大小不等、形状各异的空腔, 滤泡壁变得很薄, 因而呈粗线状。泡壁上仍可观察到个别卵母细胞和卵原细胞。本期末, 滤泡间空隙增大, 结缔组织快速增生, 直到滤泡完全退化消失, 卵巢发育完成了 1 个周年变化(图 2: i-j)。

表 2 偏顶蛤卵子发育特点  
Tab. 2 The development features of egg cells of *Modiolus modiolus*

发育分期 development stage	各期发育特点 the development features of each stage
卵原细胞 oogonium	位于滤泡壁基膜上, 数量较少, 在泡壁上排列疏松。其长轴与基膜基本平行, 多呈圆形或椭圆形, 直径为 12.8~15.5 $\mu\text{m}$ , 胞质染色较深。核仁圆形, 核径为 4.9~6.3 $\mu\text{m}$ , 核质染色深, 核仁常偏位, 显微观察发现卵原细胞正进行有丝分裂(图 3: a-b)。
生长初期卵母细胞 oocyte in initial phase of growth	长椭圆形, 直径为 27.5~32.4 $\mu\text{m}$ , 体积较卵原细胞明显增大, 胞质较多, 胞内出现一透亮的生发泡, 近圆形, 生发泡中有一染色较深的大核仁, 直径为 5.8~7.6 $\mu\text{m}$ 。随着不断发育, 初期卵母细胞游离端突向滤泡中, 同时可以看到突向滤泡的一端开始出现卵膜, 但此时期还没有卵黄粒出现(图 3: c-d)。
生长中期卵母细胞 oocyte in metaphase of growth	胞体进一步增大, 卵柄逐渐变得狭长, 细胞呈长椭圆形, 直径为 29.1~37.8 $\mu\text{m}$ 。细胞近滤泡壁一端有卵黄形成, 但分布不均匀。该期细胞染色较浅, 核仁多居于核中央(图 3: e-f)。
生长后期卵母细胞 oocyte in later phase of growth	直径为 30.3~35.8 $\mu\text{m}$ , 核仁多偏离核中央。卵黄粒均匀分布于胞质内, 染色较浅, 卵柄变得细短, 除卵柄基部外, 卵的周围已包被卵膜, 且卵膜明显加厚(图 3: g-h)。
成熟期卵细胞 mature oocyte	成熟卵细胞从卵柄处脱离滤泡壁进入滤泡腔中, 直径 29.5~31.2 $\mu\text{m}$ , 外被卵膜, 细胞呈圆形、椭圆形, 也有的呈多边形。细胞内卵黄分布均匀, 染色较浅。核仁明显, 直径为 5.5~7.1 $\mu\text{m}$ (图 3: i-j)。

表 3 偏顶蛤精巢发育特点  
Tab. 3 The development features of spermary in *Modiolus modiolus*

发育分期 development stage	各期发育特点 the development features of each stage
增殖期(I 期) proliferating stage(I stage)	结缔组织间滤泡开始出现, 数量逐渐增多, 多为体积较小、形状近椭圆形的空腔, 滤泡壁薄, 着色很浅。滤泡壁细胞仅 1~2 层, 基本上是精原细胞, 也有少量精母细胞(图 4: a-b)。
生长期(II 期) growing stage(II stage)	滤泡数量增多, 泡壁加厚, 体积也有所增大。滤泡壁上的精原细胞快速分化并分裂增殖, 滤泡内逐渐充满精细胞, 有些精细胞已变态为成熟精子。滤泡内精细胞多层排列, 可见精原细胞至精子各不同发育阶段的雄性生殖细胞(图 4: c-d)。
成熟期( III 期) maturing stage(III stage)	滤泡内不同发育阶段的生殖细胞(精细胞和精子为主)密集排列, 呈菊花状或辐射状, 几乎充满整个滤泡腔。后期随着成熟精子数量增多, 呈雾状, 本期成熟精子占 50%以上(图 4: e-f)。
排放期(IV 期) spawning stage(IV stage)	随着精子的排放, 滤泡腔逐渐变空虚, 精子呈流水状排列, 精子数量已明显减少(图 4: g-h)。
休止期(V 期) resting stage(V stage)	精子排放后, 滤泡变为大空腔, 形状不规则, 滤泡壁变薄, 滤泡内遗留的各期雄性生殖细胞存在一定时期后, 逐渐退化或被吸收消失。结缔组织增生填充到各个空隙, 滤泡腔被压得逐渐变小, 一直到滤泡完全消失时, 雄性性腺发育完成 1 个周期(图 4: i-j)。

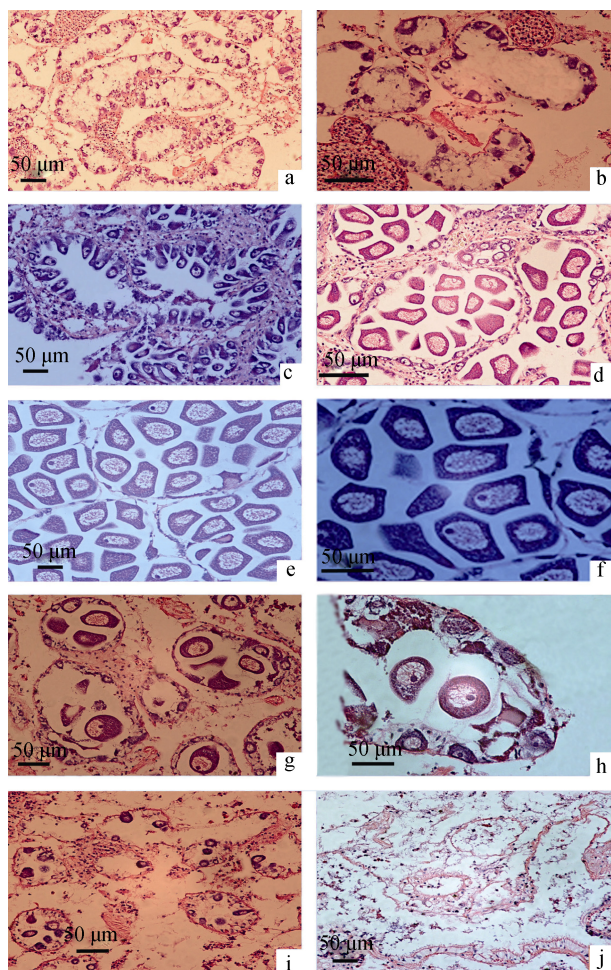


图 2 偏顶蛤卵巢不同发育阶段组织切片

a-b: 增殖期; c-d: 生长期; e-f: 成熟期; g-h: 排放期; i-j: 休止期。

Fig. 2 Histological section in different gonadal development stages of *Modiolus modiolus*

a-b: Proliferating stage; c-d: Growing stage; e-f: Maturing stage; g-h: Spawning stage; i-j: Resting stage.

为休止期; 雄性偏顶蛤性腺成熟期集中出现在 5—8 月, 排放期主要出现于 8—12 月, 翌年 1 月进入休止期。雌雄偏顶蛤性腺发育各期的周年变化基本一致, 雄性略显早熟, 性腺指数在 7—9 月显著高于其他月份 ( $P < 0.05$ ), 10 月由于成熟精卵的排放导致性腺指数开始下降, 翌年 1 月达最低值。这表明偏顶蛤的性腺发育在大连黄海海区为 1 年 1 个周期, 其繁殖期为 6—10 月, 繁殖高峰期有 1 个, 在 8 月中旬至 10 月初。

### 3 讨论

#### 3.1 偏顶蛤性腺发育分期

研究贝类性腺发育分期, 目的是了解其性腺

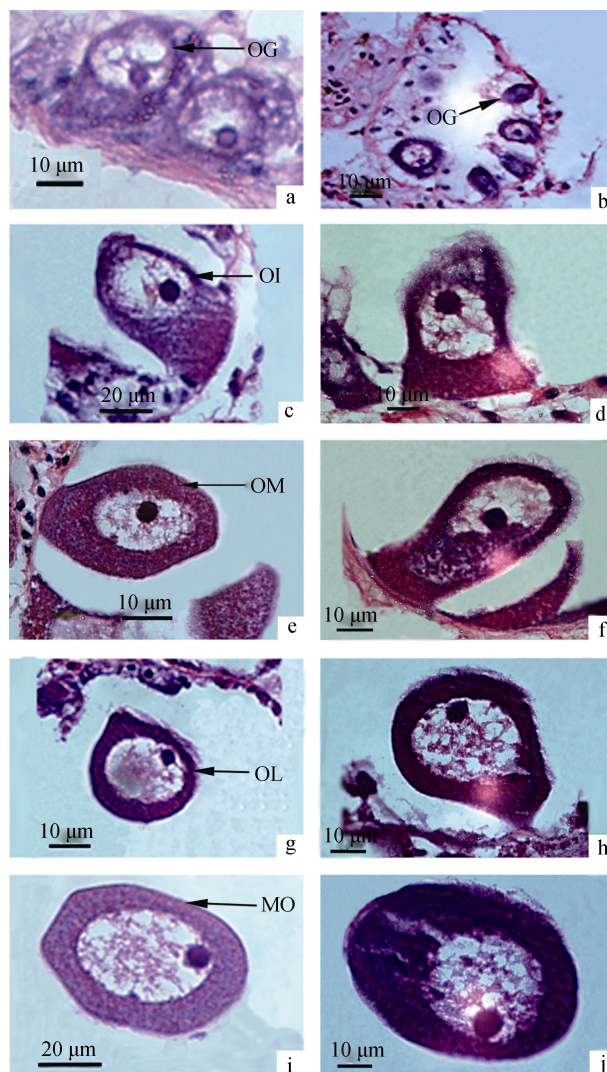


图 3 偏顶蛤卵细胞的发生

a-b: 卵原细胞(OG); c-d: 生长初期卵母细胞(OI); e-f: 生长中期卵母细胞(OM); g-h: 生长后期卵母细胞(ML); i-j: 成熟卵细胞(MO)。

Fig. 3 Development of egg cells of *Modiolus modiolus*  
a-b: Oogonium(OG); c-d: Oocyte in initial phase of growth (OI); e-f: Oocyte in metaphase of growth(OM); g-h: Oocyte in later phase of growth(OL); i-j: Mature oocyte(MO).

发育的规律和生殖周期以确定其繁殖季节。目前, 关于双壳贝类性腺发育分期尚未形成统一标准, 众多学者的意见也并不完全一致<sup>[6-15]</sup>。多数学者综合滤泡发育情况以及滤泡中不同发育阶段生殖细胞的比例和发育特点等特征, 将性腺发育分为增殖期、生长期、成熟期、排放期、休止期(耗尽期)5 个时期<sup>[6-9]</sup>。据此, 笔者将偏顶蛤性腺发育分为上述 5 期, 与王如才等<sup>[16]</sup>将贻贝性腺发育分为



表 4 偏顶蛤精子发育特点  
Tab. 4 The development features of sperm in *Modiolus modiolus*

发育分期 development stage	各期发育特点 the development features of each stage
精原细胞 spermatogonium	位于滤泡壁基膜上, 数量较多, 在泡壁上排列紧密, 分为 A 型和 B 型精原细胞 2 种类型。A 型精原细胞呈圆形或椭圆形, 胞体直径为 5.2~5.9 μm, 染色质疏松, 着色较浅, A 型精原细胞较多, 分布于各发育阶段精巢的泡壁上。B 型精原细胞呈圆形, 胞体稍小, 为 4.9~5.4 μm, 核物质分布集中, 无核仁, 核染色加深, 主要分布于增殖期精巢滤泡中, 分布较广, 有的紧靠 A 型精原细胞(图 5: a)。
初级精母细胞 primary spermatocyte	圆形或椭圆形, 胞体直径为 4.3~4.7 μm, 核几乎占满整个细胞, 核仁消失, 核内染色体清晰(图 5: b-c)。
次级精母细胞 secondary spermatocyte	胞体较小, 核圆形, 直径为 4.0~4.5 μm, 胞质少染色浅, 核质染色深但不均匀。该期存在时间短, 很快进入减数分裂而形成精细胞(图 5: c-d)。
精细胞 spermatid	分为 A 型和 B 型(图 5: e), 二者大小相近, 约为 1.9~2.3 μm。A 型精细胞核物质均匀, 染色深; B 型精细胞数量少, 核物质分布在核膜周围, 形成一透亮的环。它们分布于滤泡中央, 生长期末和成熟期的滤泡中才出现。
精子 sperm	精子鞭毛型, 头部圆形, 着色深, 直径为 1.8~2.1 μm。精子集中分布于精巢滤泡的中央, 头部朝向滤泡壁, 尾部朝向滤泡腔。初期呈辐射状排列, 成熟期充满整个滤泡腔, 呈雾状(图 5: f)。

表 5 大连地区偏顶蛤性腺发育各期的周年分布  
Tab. 5 Distribution of gonadal development stages of *Modiolus modiolus* in coastal Dalian in a whole year

取样日期 date	性腺指数/% gonadal-somatic index	♀:♂	雌性发育分期 female development stage					雄性发育分期 male development stage				
			I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V
2013-10-26	26.16±4.66 <sup>cd</sup>	1.22 : 1				5	6				7	2
2013-11-25	23.77±3.11 <sup>c</sup>	0.82 : 1				2	7				6	5
2013-12-26	20.13±1.58 <sup>ab</sup>	0.54 : 1					7				4	9
2014-01-20	17.54±1.08 <sup>a</sup>	0.67 : 1	1				7	3	1			8
2014-02-24	21.08±1.76 <sup>b</sup>	1 : 1	4	2			4	5	2	2		1
2014-03-25	24.70±4.07 <sup>cd</sup>	0.82 : 1	3	6				1	9	1		
2014-04-20	26.81±2.39 <sup>d</sup>	1.22 : 1	3	8				2	7			
2014-05-28	31.44±1.94 <sup>e</sup>	0.82 : 1		4	5				3	8		
2014-07-02	36.68±4.83 <sup>f</sup>	1 : 1			10					10		
2014-08-02	38.43±4.07 <sup>f</sup>	1 : 1			9	1				6	4	
2014-09-05	37.32±2.66 <sup>f</sup>	1.22 : 1			5	6				2	7	

注: 第 2 列不同字母表示差异显著( $P<0.05$ ); 第 4~13 列数字表示个体数。  
Note: Values with different letters in the second line indicate significant differences at the 0.05 probability level; Figures in line 4 to line 13 are individual numbers.

性腺形成期、性分化期、产卵期、耗尽期或休止期 4 个时期有所不同。还有些学者将双壳贝类的性腺发育分为 6 期<sup>[10, 17]</sup>, 不同地区同种贝类的性腺发育也可能存在不同的分期<sup>[15]</sup>。因此, 双壳贝类性腺发育分期不同的原因可能是多方面的, 如不同贝类性腺发育存在差异, 同种贝类在不同环境中性腺发育不同步, 不同专家学者对贝类性腺发育分期有自己独到的见解等。

3.2 偏顶蛤繁殖期的判定

贝类繁殖期和性腺成熟期在时间上并不一定吻合, 有时性腺发育到成熟期, 繁殖期的到来还

需一段时间的准备<sup>[12]</sup>。从组织切片上看, 5 月底偏顶蛤性腺已发育成熟, 一直持续到 8 月初雨季、水温达 20℃左右时, 才出现排放个体。表明大连海区偏顶蛤性腺发育到成熟期, 只完成了繁殖期所需营养物质的积累, 可能还需要到达夏季雨季, 满足一定的海水温度、盐度等理化因子才能到达繁殖期, 廖承义等<sup>[8]</sup>和阎斌伦等<sup>[18]</sup>均先后得出过相似的结论。偏顶蛤性腺成熟度的判断标准从宏观上看性腺丰满, 雌雄性腺易辨别, 性腺指数达 30%以上。从微观上, 成熟精子具鞭毛, 头部呈三角形, 经海水活化后能快速运动; 在卵巢切片中,

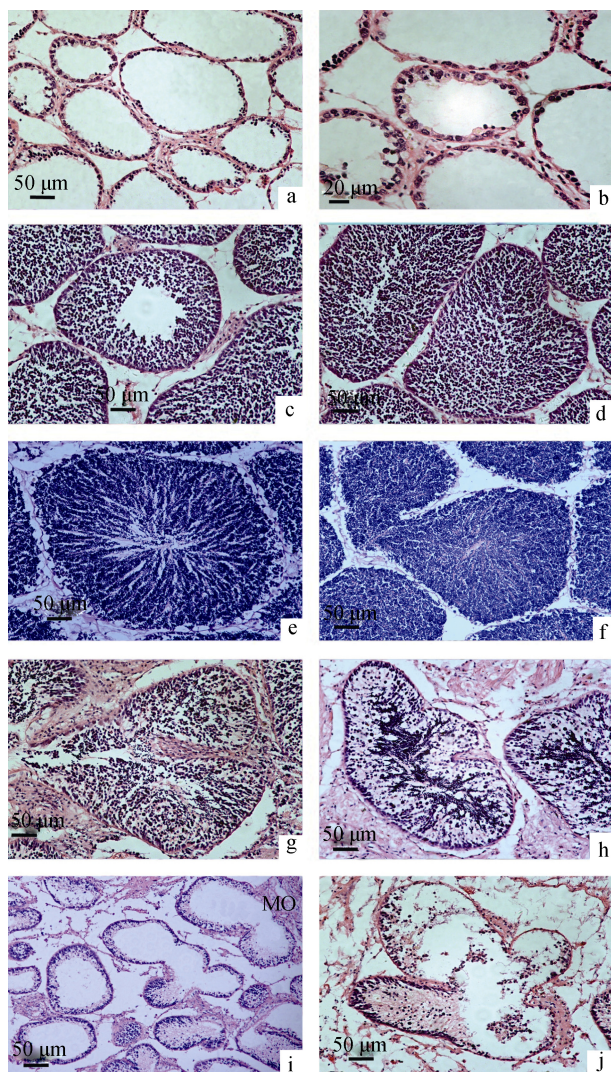


图 4 偏顶蛤精巢不同发育阶段组织切片

a-b: 增殖期; c-d: 生长期; e-f: 成熟期; g-h: 排放期; i-j: 休止期.  
Fig. 4 Histological section in different spermary development stages of *Modiolus modiolus*

a-b: Proliferating stage; c-d: Growing stage; e-f: Maturing stage; g-h: Spawning stage; i-j: Resting stage.

成熟卵子的核区着色浅、无核仁; 而未成熟卵母细胞核深染且核仁明显。实验中还发现, 偏顶蛤自然排放的卵子多呈圆形, 胞质均匀; 而直接解剖取卵, 卵子奇形怪状、胞质不均一, 因而无法受精, 表明偏顶蛤卵母细胞需通过胚泡破裂的成熟过程, Wourms<sup>[19]</sup>也有相似论断。综上, 可判断偏顶蛤是否已到繁殖期。

### 3.3 偏顶蛤生殖周期及其影响因素

偏顶蛤营底栖固着生活, 在大连海区海水温度呈周期性变化。本研究表明, 该海区的偏顶蛤

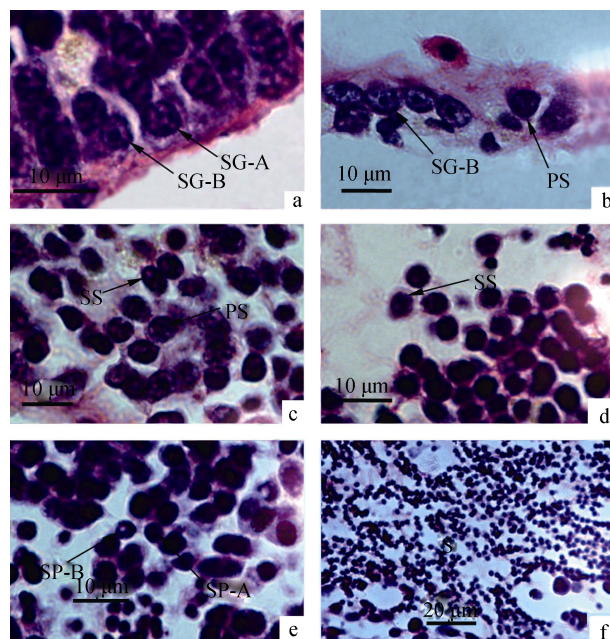


图 5 偏顶蛤精子的发生

a-b: 精原细胞(SG); b-c: 初级精母细胞(PS); c-d: 次级精母细胞(SS); e: 精细胞(SP-A, SP-B); f: 精子(S).

Fig. 5 Development of sperm in *Modiolus modiolus*  
a-b: Spermatogonium (SG); b-c: Primary spermatocyte (PS); c-d: Secondary spermatocyte (SS); e: Spermatid (SP-A, SP-B); f: Sperm (S).

性腺发育具有明显的分期, 且 1 年为 1 个周期; 其成熟排放期从 6 月至 11 月, 长达 6 个月之久, 期间 8 月中旬至 10 月初为繁殖高峰期, 这比贻贝在辽宁的繁殖季节要晚 2~3 月, 但与贻贝在山东的第 2 个繁殖期为秋季 9~10 月相近<sup>[16]</sup>。有些贝类如波纹巴非蛤(*Paphia undulata*), 周年都可见性腺成熟饱满的个体<sup>[12]</sup>。这表明不同地区、不同种类的贝类的生殖周期存在较大差异。

温度是影响海洋无脊椎动物生殖周期的重要因素, 能控制双壳贝类的生殖活动<sup>[9, 16, 20-21]</sup>。在适宜温度范围内, 贝类的新陈代谢旺盛, 因而对其性腺发育和繁殖均能产生积极作用<sup>[15-16]</sup>。偏顶蛤虽属冷水性广分布种, 但在大连海区繁殖温度较高, 性腺发育与水温变化密切相关。研究表明, 该海区偏顶蛤肥满度和性腺指数的周年变化与海水温度的周年变化相一致。当水温由最低值开始回升时, 性腺指数增长最明显。在大连黄海海域水温达 10.5℃时, 偏顶蛤性腺发育到成熟期, 当逢雨季且水温超过 20℃即进入到繁殖盛期。除水

温外, 食物保障、水的透明度及贝类个体大小等因素对贝类的生殖周期也有重要的影响<sup>[9]</sup>, 这些因子对偏顶蛤生殖周期的具体影响效果有待于进一步研究探讨。

### 3.4 偏顶蛤精原细胞类型

关于双壳类精子发生已有一些相关研究<sup>[5, 9, 22]</sup>。根据曹伏君等<sup>[9]</sup>对施氏獭蛤(*Lutraria sieboldii*)精子发生的研究, 笔者将偏顶蛤精原细胞分为A型精原细胞和B型精原细胞。A型精原细胞分布在精巢泡壁上, B型分布在滤泡各部位; 在数量上, A型精原细胞数量多, B型少; A型在精巢发育各个阶段均有分布, B型主要出现在增殖期的精巢, 这与曹伏君等研究结果一致。关于精原细胞的功能, 曹伏君等<sup>[9]</sup>认为A型精原细胞为分化细胞, 而B型精原细胞是干细胞。而吴洪流等<sup>[17]</sup>所持观点有所不同, 认为A型精原细胞代表静止期, 因而作为干细胞; 而B型精原细胞可以经生长发育、分化, 最后变态为精子。笔者根据组织切片上2种精原细胞的特点, 认为B型精原细胞能够在增殖期快速分裂增殖, 核内染色质集中, 视为干细胞; A型精原细胞分布在精巢发育各个时期, 核内染色质稀疏, 视为分化细胞。而这2种类型精原细胞到底所执何种功能, 在特定时期是否可相互转化, 有待于进一步深入研究。

### 3.5 偏顶蛤为雌雄异体

在海产双壳贝类中雌雄同体现象已有很多报道, 如栉孔扇贝(*Patinopecten yessoensis*)<sup>[8]</sup>、施氏獭蛤<sup>[9]</sup>、虾夷扇贝(*Chlamys farreri*)<sup>[11]</sup>和波纹巴非蛤(*Paphia undulata*)<sup>[22]</sup>等。笔者在220只偏顶蛤切片观察中, 未发现偏顶蛤有雌雄同体的现象, 推测偏顶蛤可能为雌雄异体的贝类。

### 参考文献:

- [1] Song J, Cheng L, Chang Y Q, et al. Analysis and evaluation of nutrient composition in different tissues of *Modiolus modiolus*[J]. Journal of Dalian Ocean University, 2014, 29(2): 167–170.[宋坚, 程龙, 常亚青, 等. 偏顶蛤不同组织营养成分的分析及评价[J]. 大连海洋大学学报, 2014, 29(2): 167–170.]
- [2] Qi Z Y, Ma X T, Wang Z R, et al. Mollusca of Huanghai and

- Bohai[M]. Beijing: Agriculture Press, 1987: 164–166.[齐钟彦, 马绣同, 王祯瑞, 等. 黄渤海的软体动物[M]. 北京: 农业出版社, 1987: 164–166.]
- [3] Chang K M, Wu J F. Study on artificial propagation of mussel *Mytilus coruscus*[J]. South China Fisheries Science, 2007, 3(3): 26–30.[常抗美, 吴剑锋. 厚壳贻贝人工繁殖技术的研究[J]. 南方水产, 2007, 3(3): 26–30.]
- [4] Firth L B, Knights A M, Bell S S. Air temperature and winter mortality: Implications for the persistence of the invasive mussel, *Perna viridis* in the intertidal zone of the south-eastern United States[J]. J Exp Mar Biol Ecol, 2011, 400(1): 250–256.
- [5] Li T W, Li C M. Histology and ultrastructure of male reproductive system of *Mytilus edulis* Linnaeus (Mollusca: Lamellibranchia)[J]. Zoological Research, 1999, 20(3): 168–171.[李太武, 李春茂. 贻贝雄性生殖系统的组织学和超微结构[J]. 动物学研究, 1999, 20(3): 168–171.]
- [6] Lin Z H, Shan L Z, Chai X L, et al. Study on the gonad development and reproductive cycle of *Meretrix meretrix* Linnaeus[J]. Journal of Fisheries of China, 2004, 28(5): 510–514.[林志华, 单乐州, 柴雪良, 等. 文蛤的性腺发育和生殖周期[J]. 水产学报, 2004, 28(5): 510–514.]
- [7] Lin Z H, Shan L Z, Chai X L, et al. The reproductive biology of hard clam *Mercenaria mercenaria* (Linnaeus, 1758)[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2005, 36(5): 430–436.[林志华, 单乐洲, 柴雪良, 等. 硬壳蛤 (*Mercenaria mercenaria*) 繁殖生物学研究[J]. 海洋与湖沼, 2005, 36(5): 430–436.]
- [8] Liao C Y, Xu Y F, Wang Y L. Reproductive cycle of the scallop *Chlamys farreri* (Jones et Etpreston) at Qingdao[J]. Journal of Fisheries of China, 2005, 7(1): 1–13.[廖承义, 徐应馥, 王远隆. 栉孔扇贝的生殖周期[J]. 水产学报, 2005, 7(1): 1–13.]
- [9] Cao F J, Liu Y, Zhang C F, et al. Studies on the sex gonad development and reproductive cycle of *Lutraria sieboldii*[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2012, 43(5): 976–982.[曹伏君, 刘永, 张春芳, 等. 施氏獭蛤(*Lutraria sieboldii*)性腺发育和生殖周期的研究[J]. 海洋与湖沼, 2012, 43(5): 976–982.]
- [10] Ruan F T, Gao S, Li L, et al. Gonad development and biochemical composition in the ark shell *Scapharca broughtonii* from coast of Shandong Peninsula[J]. Journal of Fisheries of China, 2014, 38(1): 47–55.[阮飞腾, 高森, 李莉, 等. 山东沿海魁蚶繁殖周期与生化成分的周年变化[J]. 水产学报, 2014, 38(1): 47–55.]
- [11] Gao Y M, Tian B, Yu Y G, et al. The gonadal development and reproductive cycle of Japanese scallop *Patinopecten yessoensis* in Tahe Bay in Dalian[J]. Journal of Dalian Ocean

- University, 2007, 22(5): 335–339.[高悦勉, 田斌, 于永刚, 等. 大连塔河湾海区虾夷扇贝的性腺发育与繁殖规律[J]. 大连水产学院学报, 2007, 22(5): 335–339.]
- [12] Zhao Z J, Li F X, Ke C H. Studies on the sex gonad development and reproductive cycle of clam *Paphia Undulata*[J]. Journal of Fisheries of China, 1991, 15(1): 1–8.[赵志江, 李复雪, 柯才焕. 波纹巴非蛤的性腺发育和生殖周期[J]. 水产学报, 1991, 15(1): 1–8.]
- [13] Lv H, Yu D Z. Conadial development of Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) and the relationship between condition index and accumulative temperature[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 1998, 5(1): 18–24.[吕豪, 于德州. 太平洋牡蛎控温条件下的性腺发育, 条件指数与积温的关系[J]. 中国水产科学, 1998, 5(1): 18–24.]
- [14] Chang Y Q, Song J, Wang G D, et al. Seeds breeding of hard clam *Mercenaria mercenaria*[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2002, 9(1): 43–47.[常亚青, 宋坚, 王国栋, 等. 硬壳蛤的人工育苗技术[J]. 中国水产科学, 2002, 9(1): 43–47.]
- [15] Li X, Liang J, Yan X W, et al. The relationship between water temperature and periodic variation of histology with gonad development of Manila clam *Ruditapes philippinarum* in different redions[J]. Journal of Fisheries of China, 2007, 31(6): 853–859.[李霞, 梁峻, 闫喜武, 等. 人工控温促熟条件下不同海域菲律宾蛤仔的性腺发育[J]. 水产学报, 2007, 31(6): 853–859.]
- [16] Wang R C, Wang Z P, Zhang J Z, et al. Science of Marine Shellfish Culture[M]. Qingdao: Ocean University of China Press, 2008.[王如才, 王昭萍, 张建中, 等. 海水贝类养殖学[M]. 青岛: 中国海洋大学出版社, 2008.]
- [17] Wu H L, Wang H Y. Developmental stage of the gonad of the clam *Paphia (Paratapes) undulata*[J]. Natural Science Journal of Hainan University, 2002, 20(1): 41–47.[吴洪流, 王红勇. 波纹巴非蛤性腺发育分期的研究[J]. 海南大学学报: 自然科学版, 2002, 20(1): 41–47.]
- [18] Yan B L, Xu X H, Zheng J S, et al. Study on the development of sex gonad and reproductive cycle of *Scapharca subcrenata* (Lischke)[J]. Transactions of Oceanology and Limnology, 2006 (4): 92–98.[阎斌伦, 许星鸿, 郑家声, 等. 毛蚶的性腺发育和生殖周期[J]. 海洋湖沼通报, 2006 (4): 92–98.]
- [19] Wourms J P. Reproduction of marine invertebrates[M]. Pacific Grove: The Boxwood Press, 1987: 50–179.
- [20] Sastry A N. Temperature effects in the reproduction of the bay scallop *Argopecten irradians*[J]. Biol Bull, 1966, 130: 118–143.
- [21] Loosanoff V L, Davis H C. Temperature requirements for maturation of gonads of Northern oyster[J]. Biol Bull, 1952, 103: 80–96.
- [22] Wu H L, Wu C Y, Chen X F, et al. Histology studies on the female gonad of *Paphia (Paratapes) undulata* (Born)[J]. Natural Science Journal of Hainan University, 2000, 18(2): 170–174.[吴洪流, 伍春雨, 陈雪芬, 等. 波纹巴非蛤雄性生殖腺的组织学观察[J]. 海南大学学报: 自然科学版, 2000, 18(2): 170–174.]



## Gonadal development and the reproductive cycle of *Modiolus modiolus*

NING Junhao<sup>1,2</sup>, CHANG Yaqing<sup>1,2</sup>, SONG Jian<sup>1,2</sup>, HU Pan<sup>1,2</sup>, JING Chenchen<sup>1,2</sup>

1. College of Fisheries and Life Science, Dalian Ocean University, Dalian 116023, China;

2. Key Laboratory of Mariculture & Stock Enhancement in the North China Sea, Ministry of Agriculture, Dalian 116023, China

**Abstract:** The wild *Modiolus modiolus* resource has experienced a dramatic decline in abundance over the past few decades because of overfishing, declining seawater quality, and a lack of proper protection. The reproductive cycle and gonadal development of *M. modiolus* from the coast of Heishijiao, Dalian city were investigated from October 2013 to September 2014 to develop management strategies and optimize hatchery-based seed production. Specimens were collected monthly, and seawater column temperatures were recorded simultaneously. Shell size, total weight, tissue weight, and gonad weight of *M. modiolus* were measured to calculate fatness and the gonadosomatic index, and histological techniques were used to analyze the seasonal gonadal cycle. The histological analysis showed a unimodal gametogenic cycle with one spawning season (August–October) annually. Although shellfish gonadal development stages have no unified standard, *M. modiolus* gonadal development was divided into five stages according to previous studies: the proliferating stage, growing stage, maturing stage, spawning stage, and resting stage. Oogenesis was divided into the oögonial stage, early growth stage, middle growth stage, late growth stage, and mature stage, according to the oocyte developmental characteristics and the proportions of different oocyte developmental stages in the follicle. Spermatogenesis of *M. modiolus* included five stages of spermatogonium, primary spermatocyte, secondary spermatocyte, spermatid, and spermatozoon. Spermatogonia were morphologically divided into types A and B. Type A spermatogonia distributed in all developmental stages, and their nuclear chromatin was arranged loosely. Type B spermatogonia occurred during the proliferating stage, and the nuclear chromatin was concentrated. Thus, types A and B spermatogonia were considered differentiated cells and stem cells, respectively. The peak gonadosomatic index of 32.25% and fatness of 38.43% were observed in January, and the maximum values for both occurred in August. The breeding season was from June to November, when the average seawater temperature was 16.8–22.1 °C. *M. modiolus* gonads matured by the end of May, but they did not spawn until August of the rainy season, indicating that the mature gonads of the parental shellfish only provided a material basis for reproduction and that the reproductive process requires particular conditions for induction, such as temperature and salinity. The developmental rate of the male gonad was slightly faster than that of the female. Gonochorism existed, and the female to male ratio was 1 : 1. These results provide basic information about *M. modiolus* reproduction to help with natural resources protection, and will aid in developing a large-scale artificial breeding program.

**Key words:** *Modiolus modiolus*; gonadal development; reproductive cycle

**Corresponding author:** SONG Jian. E-mail: dlmel@163.com