

文章编号:1000 - 0615(2005)04 - 0560 - 05

综述 ·

## 淡水蚌类繁殖生物学研究进展

张根芳<sup>1</sup>, 方爱萍<sup>2</sup>, 李家乐<sup>3</sup>

(1. 金华职业技术学院, 浙江 金华 321007; 2. 金华市威旺养殖新技术有限公司, 浙江 金华 321017;  
3. 上海水产大学生命科学与技术学院, 上海 20001)

关键词: 蚌科(瓣鳃纲); 繁殖生物学; 研究进展

中图分类号: S968.3

文献标识码: A

### A review in reproductive biology of freshwater mussel ( Unionidae)

ZHANG Gen-fang<sup>1</sup>, FANG Ai-ping<sup>2</sup>, LI Jia-le<sup>3</sup>

(1. Jinhua College of Profession and Technology, Jinhua 321007, China;

2. Jinhua Wellwant New Aquaculture Technology Co. Ltd., Jinhua 321017, China;

3. College of Aquar-life Science and Technology, Shanghai Fisheries University, Shanghai 200090, China)

**Abstract:** Unionidae, one major freshwater family of a Bivalvia with many species, is distributed very extensively. Some of them have high economic value. Due to the deterioration of world environment, its resource is declining continually. The development of eygote of freshwater mussel (Unionidae) undergoes in the gill. When it grows to the stage of glochidia, it must live a parasitic life on fish. Because of this breeding feature, the artificial insemination technology has had no breaking-through in long time. With the rapid development of fresh water pearl culture, it is impending for us to develop new breeding technology, select seeds with good productive traits, protect the resources quality and develop new cultivate technology. This paper synthesized the research achievement for the feature of mussel breeding, the gamete growth and formation, reproduction season and embryonic development, the glochidium formation, structure and abnormal breed, and so on. Finally the future research prospects were described. This review could serve as the reference material for future studying on the freshwater mussel reproduction biology and the artificial propagation technology.

**Key words:** Unionidae; reproductive biology; review

淡水蚌类指瓣鳃纲(双壳纲)蚌科[Unionidae (Bivalvia)]的贝类,全世界现有 168 个属,1000 多种<sup>[1]</sup>,其中珠蚌属(Margaritifera)是亚洲、欧洲和美洲大陆都有分布的淡水珍珠贝<sup>[2]</sup>。我国已经发现的蚌科也有 15 属 140 余种<sup>[3]</sup>。它们分布于江河、湖泊、沟渠、池塘中。其中作为培育珍珠和制作珠核用的帆蚌、丽蚌等淡水贝类具有较高的经济价值。由于人口增长、气候变化和环境污染等原因,淡水贝类的资源正在衰退,这已受到生物学和环境科学工作者的关注<sup>[4]</sup>。海洋贝类繁殖生物学和人工繁殖技术研究已日趋成熟,鲍、牡蛎、贻贝、扇贝和珠母贝等的

人工繁殖、工厂化育苗和多倍体培育已逐步走向商业化<sup>[5]</sup>。

由于瓣鳃纲蚌科贝类繁殖生物学的特殊性,其受精卵在鳃腔内完成胚胎发育,钩介幼虫需经宿主鱼寄生才能完成变态发育。所以,尽管蚌类的规模化育苗技术已经突破,但蚌苗生产仍然利用宿主鱼人工采集钩介幼虫,待其变态成稚蚌时,从寄生鱼身上脱落,再进行流水培养<sup>[6]</sup>。

我国淡水育珠业发展迅速,年产量已达 1 200 t,占世界珍珠年产总量的 96%左右<sup>[6]</sup>。淡水蚌类繁殖生物学的

收稿日期:2004-07-06

资助项目:浙江省自然科学基金资助(Y304397)

作者简介:张根芳(1962 - ),男,浙江金华人,副教授,主要从事河蚌育珠和蚌病防治技术的研究。Tel:0579 - 2065738, E-mail:info@wwpearl.com.cn

通讯作者:李家乐, Tel:021 - 65710216, E-mail:jlli@shfu.edu.cn

深入研究,是开展淡水蚌类人工选育、杂交育种与多倍体培育的基础,具有很重要的实践意义。

## 1 淡水蚌类及其繁殖生物学的特殊性

软体动物卵子受精的时间是在第一极体放出前,受精后放出第一与第二极体<sup>[7]</sup>。受精卵在鳃腔内发育,最后成为钩介幼虫(Glochidium)。成熟的钩介幼虫自鳃腔排出后寄生到鱼类(如黄颡鱼、鲮等)的鳃、鳍等组织器官上继续胚后发育,然后变态成为稚蚌而脱入底栖生活<sup>[7]</sup>。因此,蚌类不是完全意义上的体内受精、体内发育形式<sup>[7]</sup>。鱼类和两栖类,绝大多数都还是体外受精,直到爬行类才以体内受精占优势<sup>[8]</sup>。淡水蚌类作为较低等的无脊椎动物物种,鳃的结构具有高度的封闭性,受精卵在鳃腔内发育,可以大大提高受精率和胚胎成活率,它所表现出体内受精的进化趋势具有明显的生物进化意义。

## 2 淡水蚌类配子发生及形态结构

淡水蚌类生殖腺由滤泡(Follicle)、生殖管(Genital canal)和生殖导管(Gonoduct)等三部分组成<sup>[7]</sup>。滤泡是形成生殖细胞的主要部分,由生殖管分枝末端膨大而形成,呈囊泡状;生殖管也是形成生殖细胞的主要部分,密布在网状结缔组织之间,并与滤泡相连接;生殖导管系由许多生殖管汇集而成的较大导管,生殖孔开口紧靠肾孔。

淡水蚌类性腺发育过程分为五个时期<sup>[7]</sup>, (1)增殖期:此期滤泡数量增多,滤泡腔增大,滤泡壁伸展,腔内充满营养颗粒;(2)生长期:雌性滤泡数量增多,腔内充满营养颗粒,卵母细胞分散其中,雄性滤泡壁生殖上皮增生大量精原细胞,并迅速发育为初级、次级精母细胞;(3)成熟期:雌性滤泡中成熟的卵母细胞通过卵膜连成一簇,雄性滤泡腔内密集大量成熟的精子;(4)排放期:成熟生殖细胞排入生殖导管,滤泡壁出现萎缩;(5)休止期:滤泡数量减少,滤泡体积变小,壁褶皱。

### 2.1 卵子发生及其形态特征

根据切片观察结果,淡水蚌类卵子发生一般分为五期<sup>[7,9,10]</sup>。(1)卵原细胞期:卵原细胞紧贴滤泡壁生殖上皮,细胞形状不规则,与滤泡壁相连形成明显的卵柄;(2)生长初期:细胞质内开始积累营养物质——卵黄,卵柄逐渐消失,细胞呈多角形;(3)生长中期:卵母细胞开始形成卵膜,细胞圆形或不规则,卵黄继续增多;(4)生长后期:卵母细胞通过卵膜连成一簇,与滤泡腔中的营养粒隔开,细胞圆形或椭圆形;(5)成熟期:卵细胞呈圆形或椭圆形,体积达最大,表面不太光滑,略有皱褶。

淡水蚌类卵母细胞的卵黄主要通过两种方式形成:异源合成与自身合成。异源合成仅在少数种类<sup>[11,12]</sup>中发现,椭圆背角无齿蚌(*Anodonta woodiana elliptica* Heude)卵子发生可能存在异源合成,同时观察到双核仁结构<sup>[17]</sup>。淡水蚌类卵子呈圆形,胶质膜较薄,为均黄卵,大部分有受

精孔。背角无齿蚌<sup>[14]</sup>卵子受精孔鱼篓状,斜向开口,绢丝丽蚌(*Lamprotula fibrosa* Heude)<sup>[10]</sup>卵子受精孔短管状,竖直突起向外,而长珠蚌(*Unio elongatulus*)<sup>[15]</sup>卵子不具胶膜,在植物极有受精孔,此处电子密度低。淡水蚌类精子和卵子接触时,精子经受精孔区进入卵内进行受精,可以减少精子入卵阻力,而不需要复杂的顶体反应<sup>[16]</sup>。

### 2.2 精子发生及其超微结构

淡水蚌类精子发生分为五期<sup>[7,10,16-18]</sup>。(1)精原细胞期:滤泡壁生殖上皮增生精原细胞,细胞圆形, H. E 染色呈深蓝色;(2)初级精母细胞期:精原细胞移向滤泡腔,不断生长和分裂,形成初级精母细胞;(3)次级精母细胞期:初级精母细胞继续分裂,数量增加,体积减少;(4)精细胞期:次级精母细胞经第二次成熟分裂后,形成圆形精细胞;(5)精子期:精细胞变态后,形成原始鞭毛型精子,精子在滤泡中排列成叶脉状。淡水蚌类精子的典型超微结构:精子为原始鞭毛型,子弹形头部含有浓缩的细胞核,线粒体和中心粒精密组合构成了精子的中段,“9+2”型结构的鞭毛来自远端中心粒,围中心粒器将远端中心粒通过鞭毛领与精子质膜相连。头部由顶体帽、顶体后区、核区和颈部组成,尾部细长为线状,分为中段、主段和终段,很多学者在淡水蚌类精子的尾部中段观察到有一弓形结构,此结构易折断。Peredo 等<sup>[19]</sup>认为精子顶体结构不能作为瓣鳃纲系统发育的分类依据,而邓道贵等<sup>[20]</sup>、Hodgson 等<sup>[21]</sup>通过对其精子超微结构的详细比较,认为精子形态和结构可作为瓣鳃纲系统演化的分类依据之一。因为淡水蚌类的受精作用和胚胎发育都在雌蚌的鳃腔中进行,腔内条件稳定,受水体环境变化的影响小,因此卵的胶质膜较薄,并且大部分有受精孔,导致其成熟精子较许多体外受精的双壳类软体动物精子顶体明显退化。褶纹冠蚌(*Cristaria plicata* Leach)<sup>[20]</sup>、无齿蚌属的巨无齿蚌(*Anodonta grandis*)<sup>[22]</sup>和天鹅无齿蚌(*Anodonta cygnea*)<sup>[23]</sup>、三角帆蚌(*Hyriopsis cumingii* Lea)<sup>[24]</sup>等的精子仅具退化的顶体,由几个小的顶体囊泡融合而成,而弭忠祥等<sup>[25]</sup>没有观察到三角帆蚌精子有明显的顶体结构。智利双齿蚌(*Diplodon chilensis*)<sup>[19]</sup>和许氏帆蚌(*Hyriopsis schlegelii*)<sup>[26]</sup>等的精子不具顶体结构。智利双齿蚌<sup>[19]</sup>、褶纹冠蚌<sup>[20]</sup>、无齿蚌属的巨无齿蚌(*A. grandis*)<sup>[22]</sup>和天鹅无齿蚌(*A. cygnea*)<sup>[23]</sup>、三角帆蚌<sup>[24]</sup>、许氏帆蚌<sup>[26]</sup>等的精子有5个大的球形线粒体;椭圆背角无齿蚌<sup>[17]</sup>以及贻贝科的中形智利壳菜(*Choromytilus meaidiondis*)<sup>[21]</sup>和多形饰贝(*Dreissena polymorpha*)<sup>[27]</sup>等的精子仅具4个线粒体。巨无齿蚌<sup>[22]</sup>、三角帆蚌<sup>[24]</sup>等的精子具鞭毛领结构。

## 3 淡水蚌类繁殖时期及胚胎发育

### 3.1 繁殖期与育儿囊类型

在自然分布区内,三角帆蚌繁殖季节为5-7月,可排卵10余次,褶纹冠蚌每年3-4月底,10-12月共繁殖2

次,每次可排卵 2 - 3 次。绢丝丽蚌<sup>[28]</sup>繁殖期为 10 月至翌年 1 月中旬,属一次性产卵类型,太平背角无齿蚌 (*Anodonta woodiana pacifica* Heude)<sup>[29]</sup>繁殖期为每年 4 - 8 月,5 月为繁殖高峰期,背角无齿蚌<sup>[14]</sup>气候适宜终年可进行繁殖,洞穴丽蚌 (*Lamprotula caveata*)<sup>[30]</sup>、刻裂丽蚌 (*Lamprotula scripta* Heude)<sup>[31]</sup>夏季繁殖,而朝鲜丽蚌 (*Lamprotula coreana*)<sup>[32]</sup>为冬季繁殖,多次产卵类型。

Simpson<sup>[33]</sup>把淡水蚌类的育儿囊分为外鳃类和内鳃类,并把其特征作为科或属的重要分类依据之一。背角无齿蚌<sup>[14]</sup>、绢丝丽蚌<sup>[28]</sup>、朝鲜丽蚌<sup>[32]</sup>、圆顶珠蚌 (*Unio douglasiae* Gray)、鱼尾楔蚌 (*Cuneopsis pisciculus* Heude)、卵形尖脊蚌 (*Acuticosta ovata* Simpson)、中国尖脊蚌 (*Acuticosta chinensis* Lea) 等<sup>[34]</sup>以两片外鳃为育儿囊,属外鳃类同生型。而洞穴丽蚌、角月丽蚌 (*Lamprotula cornuulnae* Heude)、刻裂丽蚌<sup>[35,36]</sup>等以四片鳃为育儿囊。圆顶珠蚌、中国尖脊蚌、真柱矛蚌 (*Lanceolaria eucylindrica* Lin)、剑状矛蚌 (*Lanceolaria gladiola* Heude) 等<sup>[34,35]</sup>育儿囊中有胶质索,受精卵进入鳃水管后按一定方式排列,并与鳃上皮细胞分泌的粘液粘合在一起,粘液硬化后形成“米粒”大小的胶质结构。

### 3.2 胚胎发育

淡水蚌类胚胎发育在鳃腔内完成,胚胎发育与鳃瓣外观特征有明显相关性,在卵裂期,鳃瓣外形质感较硬、腹缘较尖,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,钩介幼虫成熟时变为桔黄色。淡水蚌类胚胎发育过程分四期<sup>[17,37]</sup>: (1) 受精卵:圆球形,在雌蚌外鳃的鳃水管中排列成片状;(2) 卵裂期:进行螺旋不等完全卵裂,经二细胞期、四细胞期、八细胞期到囊胚期;(3) 原肠期:继囊胚期后,胚胎以内陷法进行原肠作用,原肠期可以看到胚体的原胚孔,以后发育形成口,其相对的一端为以后发育成肛门的另一个原胚孔;(4) 钩介幼虫期:当原壳完全包裹胚体后,胚胎发育到钩介幼虫期,钩介幼虫在育儿囊继续发育,形成其特有的壳钩、内足丝、闭壳肌丝、刚毛、外足丝等结构。

## 4 钩介幼虫形态结构及寄生变态发育

近年来,由于扫描电镜技术的应用,钩介幼虫形态学特征尤其是一些细微结构研究不断深入,为蚌类物种的鉴定提供了新的信息,引起了分类学家极大的兴趣。钩介幼虫的研究不仅使淡水蚌类物种描述更加全面,也能为研究其系统发育积累资料。

### 4.1 钩介幼虫的形态结构

钩介幼虫包括左右两个贝壳,背部由铰合韧带相连。两壳腹缘近中央处有一对壳钩 (hook),壳钩由一个硬脊 (ridge) 和两片与腹缘相连的薄翼 (wing) 组成。脊、翼的外表面及壳缘分布有棘刺,脊上有大的棘刺,粗壮且长,翼的外表面及壳缘的棘刺小而密。闭壳肌着生在两壳之

间,司两壳启闭功能,壳内外套膜组织中有幼虫丝 (larval thread),幼虫丝一端紧贴左壳内表面,绕闭壳肌 2 ~ 3 圈,常称内幼虫丝,幼虫丝螺旋式伸展变细,向外套腔突出成细长丝状,常称外幼虫丝。感觉毛位于壳腹缘和中央,数目随种类而异。鱼尾楔蚌钩介幼虫较大,壳高明显大于壳长,等边楔形;圆顶珠蚌、中国尖脊蚌钩介幼虫较小,壳长和壳高近乎相等,前者三角形,后者瓢形;卵形尖脊蚌钩介幼虫则为宽三角形,壳长明显大于壳高;上述 4 种蚌以及真柱矛蚌、剑状矛蚌、褶纹冠蚌、圆顶珠蚌等的钩介幼虫是有壳钩,称为有钩型 (hooked)<sup>[34 - 36,38,39]</sup>。洞穴丽蚌、刻裂丽蚌、椭圆丽蚌 (*Lamprotula gottschei*) 等<sup>[36,38]</sup>、角月丽蚌、三角帆蚌等<sup>[35]</sup>的钩介幼虫为无钩型 (hookless)。

Lefevre<sup>[40]</sup>报道美国珠蚌钩介幼虫为无钩型,而 Heard<sup>[41]</sup>认为 Ortamann 观察的幼虫很可能是未成熟的标本,并且指出有些幼虫的壳钩要到幼虫成熟的晚期才出现;Wood<sup>[42]</sup>报英国两种珠蚌钩介幼虫无壳钩,但 Pekkarinen<sup>[43]</sup>研究了几种珠蚌的钩介幼虫,认为欧洲珠蚌的钩介幼虫是有壳钩的。显然,关于钩介幼虫有无壳钩等比较形态学研究有待深入,并为淡水蚌类的分类提供可靠的依据。

### 4.2 钩介幼虫寄生变态发育

成熟钩介幼虫利用母蚌的闭壳反应随水流一起飘出,利用启闭双壳游泳运动,钩介幼虫能寄生于鱼的须、鳍、鳃丝等部位,但是寄生到须和鳍等部位的钩介幼虫先后脱落,只有鳃丝上的钩介幼虫才能完成变态发育。钩介幼虫成功寄生后,内外足丝逐渐消失,肉足逐渐长出,以后肠、肾脏和鳃原基等也逐渐形成。绢丝丽蚌<sup>[44]</sup>钩介幼虫在平均水温 8 ℃ 时,能在体外存活 28d,洞穴丽蚌<sup>[30]</sup>、刻裂丽蚌<sup>[31]</sup>和圆顶珠蚌<sup>[45]</sup>等的钩介幼虫在体外只能存活 24h。

在平均水温 8 ℃,绢丝丽蚌<sup>[44]</sup>钩介幼虫寄生完成变态时间长达 4 个月,洞穴丽蚌<sup>[30]</sup>和刻裂丽蚌<sup>[31]</sup>等的钩介幼虫在水温 32 ℃ 时,寄生期 5 d,圆顶珠蚌<sup>[45]</sup>的钩介幼虫在水温 20 ℃ 时,需 14 d,三角帆蚌的钩介幼虫在水温 20 ℃ 时为 12 d,30 ℃ 为 6 d,褶纹冠蚌的钩介幼虫在水温 12 ~ 20 ℃ 时,需用 14 - 20d。

研究用于寄生的鱼种类有沙鳢、黄魮、栉虾虎鱼、乌鳢、兴凯刺鲃、麦穗鱼、草鱼、青鱼、鲢、鳙、鲤、鲫、黄颡鱼、泥鳅、黄鳝等,Wang<sup>[46]</sup>认为刻裂丽蚌选择草鱼更具可行性,而三角帆蚌选择黄颡鱼寄生效果较好。

## 5 淡水蚌类繁殖生物学研究热点及前景

随着淡水珍珠养殖业的发展,淡水蚌类繁殖生物学研究领域逐渐成为一大研究热点。在淡水蚌类繁殖习性、配子发生及其形态结构、育儿囊类型、胚胎发育、钩介幼虫变态发育等方面都有相关报道。但是这些相关研究主要集中在形态学研究方面、部分涉及组织学内容。

今后更需要从细胞生物学、组织化学和分子生物学等方面深入研究其发育机理,达到基础研究与应用研究的衔接,为淡水蚌类全人工繁育的突破提供技术支持。

### 5.1 受精机理与人工授精

淡水蚌类人工繁殖,首先需要解决受精机理的问题。蚌类从雌性生殖腺排到育儿囊的是一个具有受精能力的卵母细胞,尽管胞质中已积累了大量卵黄颗粒,却没有进行减数分裂,而是被阻断于减前期或早中期,这在瓣鳃纲中是一个普遍现象<sup>[7]</sup>。关于这一现象的分子机理尚未完全清楚,这方面的研究主要也集中在海洋贝类方面。Kadam 等<sup>[47]</sup>人从实厚蛤卵母细胞中分离到一种相对分子质量不到 1 000 的非蛋白质因子,与减数分裂的阻断有关;另一方面,减数分裂的重新起始过程,正逐步揭示出来,Dube<sup>[48]</sup>发现  $\text{NH}_4\text{Cl}$  可人工诱导大多数海水贝类卵母细胞启动减数分裂, $\text{KCl}$  在胞外  $\text{Ca}^{2+}$  浓度大于  $0.8 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  时也可以起到相同的作用。

减数分裂重新起始的细胞内机制,则已有突破性进展,Krantic 等<sup>[49]</sup>研究发现,启动细胞信号系统,可引起  $\text{Ca}^{2+}$  的流入和细胞内蛋白激酶(PKC)的活化,PKC 通过磷酸化作用而激活其它与减数分裂相关的蛋白质因子,最终导致减数分裂的进行。

对于淡水蚌类而言,情况可能有所不同。首先一般江河湖泊等淡水水系中, $\text{Ca}^{2+}$  的浓度远低于海水中的浓度,能否达到有效刺激而使淡水蚌类也具有这一机制尚未可知;其次,育儿囊与水体在一定程度上相通,但又具有很高的封闭性,能为受精卵提供特殊的生理生态环境,能否提供其它特殊的信号因子激活减数分裂的进行尚未得到证实;淡水蚌类人工授精的相关研究也未见报道。

在三角帆蚌的繁殖生物学研究中还发现成熟卵子一遇水即开始排放第一极体,另外,精子在水中存活时间较长,特别是人工授精试验更使我们对授精机理产生新的推测。淡水蚌类的授精时机、授精地点等尚值得进一步探讨。

### 5.2 育儿囊生理机制与胚胎体外培养

已有的针对育儿囊的研究主要集中在其类型与形态上。虽然育儿囊与外界水环境在一定程度上相通,但是蚌类的鳃属真瓣鳃型,具有很高封闭性,育儿囊的鳃丝和鳃瓣有大量血管,因此育儿囊与外界环境又有差异。在胚胎发育过程中,育儿囊仅仅是胚胎发育的场所还是能为胚胎的发育提供某些特殊的信号因子和营养物质尚无相关文献报道。

笔者通过拟生态的实验思路,反复探索淡水蚌类人工授精、胚胎体外培养的实验条件并取得了初步成果。用自配的培养液能使三角帆蚌胚胎成功发育到钩介幼虫前期,但未获得成功破膜的钩介幼虫。精、卵人工授精,胚胎的体外培养是淡水蚌类全人工繁育的基础,关于蚌类胚胎发育的机理研究目前仍然缺乏,今后应深入进行。

### 5.3 钩介幼虫寄生研究

钩介幼虫的胚后发育能否人工培养是一个饶有兴趣的生物学命题,是无脊椎动物发育生物学的重要组成部分,同时也是淡水蚌类全人工繁育需要解决的难题。绢丝丽蚌<sup>[44]</sup>成熟钩介幼虫在体外可存活 28 d,并且一直保持寄生能力,其它种类的钩介幼虫一般体外存活 24 h,钩介幼虫在体外必须寄生到宿主鱼体上后才能进行变态发育。寄主鱼仅仅为钩介幼虫提供营养物质还是能提供某种信号因子激活钩介幼虫的变态发育,以及如何维持其变态发育的继续进行都有待进一步研究。

本文承蒙中科院动物研究所刘月英研究员、南京地质古生物研究所黄宝玉研究员两位贝类学前辈的指导,谨致谢意!

### 参考文献:

- [1] Mark H H, Paul W P. Prehistoric and modern freshwater mussel (Bivalvia: Unionoidea) faunas of the Tennessee River: Alabama, Kentucky, and Tennessee [J]. *Regulated Rivers: Research & Management*, 1999, 15(1-3): 25-42.
- [2] Araujo R, Ramos M A. Status and conservation of the giant European freshwater pearl mussel (*Margaritifera auricularia*) (Spengler, 1793) (Bivalvia: Unionoidea) [J]. *Biological Conservation*, 2000, 96(2): 233-239.
- [3] 刘月英,张文珍,王跃先,等.中国经济动物志—淡水软体动物[M].北京:科学出版社,1979.68-132.
- [4] Hastie L C, Cosgrove P J, Ellis N, et al. The threat of climate change to freshwater pearl mussel populations[J]. *Ambiol*, 2003, 32(1): 40-46.
- [5] 常亚青,王子臣,杨旦光.贝类多倍体育种研究现状[J].水产科学,2002,21(1): 31-36.
- [6] 张根芳,方爱萍.浙江省淡水珍珠产业化发展思考[J].中国渔业经济研究,2003,106(3): 7-9.
- [7] 蔡英亚,张英,魏若飞.贝类学概论[M].上海:上海科学技术出版社,1982.
- [8] 武汉大学(编).普通动物学[M].北京:人民教育出版社,1978.
- [9] 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.
- [10] 龚世园,朱子义,张训蒲,等.绢丝丽蚌的配子发生[J].水产学报,1998,22(1): 81-84.
- [11] Eckelberger K J, Bogan E V, Coan F G, et al. Structure of the ovotestis and evidence for hetero-synthetic incorporation of yolk precursors in the oocytes of the nudibranch mollusk, *Spurilla neapolitana* [J]. *J Morph*, 1989, 201: 105-118.
- [12] Bottke W, Mikkelsen R J. Immunolocalization of ferritin polypeptides in oocytes of the freshwater snails [J]. *Cell Tiss Res*, 1986, 243: 397-404.
- [13] Adiyodi K G, Adiyodi R G. Reproductive biology of Invertebrates (Vol. I) [M]. London: John Wiley & Sons Ltd, 1983. 297-335.

- [14] 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.
- [15] Focarelli R, Renieri T, Rosati F. Polarized site of sperm entrance in the egg of a freshwater bivalve *Unio elongatulus* [J]. Dev Biol, 1988, 127: 443 - 451.
- [16] 郭延平, 谈奇坤. 三角帆蚌精子的发生[J]. 动物学杂志, 2002, 37(1): 2 - 5.
- [17] 杜世章, 石安静, 陈维琼. 椭圆背角无齿蚌的精子发生[J]. 四川大学学报(自然科学版), 1994, 31(专辑): 194 - 199.
- [18] 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.
- [19] Peredo S, Garrido O, Parada E. Sperm iogenesis and sperm ultrastructure in the freshwater mussel *Diplodon chilensis* (Mollusca: Bivalvia) [J]. Invert Reprod and Develop, 1990, 17(3): 171 - 179.
- [20] 邓道贵, 谈奇坤. 褶纹冠蚌精子的超微结构研究[J]. 水生生物学报, 2001, 25(5): 481 - 485.
- [21] Hodgson A N, Berbard R T. Ultrastructure of the sperm and spermatogenesis of three species of Mytilidae (Mollusca: Bivalvia) [J]. Gamete Research, 1986, 15: 123 - 135.
- [22] Lynn J W. The ultrastructure of the sperm and motile spermatozeug mata released from the freshwater Mussel *Anodonta grandis* (Mollusca, Bivalvia, Unionidae) [J]. Can J Zool, 1994, 72: 1452 - 1461.
- [23] Rocha E, Azevedo C. Ultrastructural study of the spermatogenesis of *Anodonta cygnea* L (Bivalvia, Unionidae) [J]. Invert Reprod and Develop, 1990, 18(3): 169 - 176.
- [24] 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.
- [25] 弭忠祥, 王大威, 王国夫, 等. 三角帆蚌精子超微结构的观察[J]. 电子显微学报, 2002, 21(5): 578 - 579.
- [26] Higashi S. Electron microscope studies on spermatogenesis of the freshwater Mussel, *Hyriopsis schlegelli* [J]. Bull Jap Soc Sci Fish, 1964, 30: 564 - 569.
- [27] Franzen Ake, Ultrastructural studies of spermatozoa in three Bivalvia species with notes on evolution of elongated sperm nucleus in primitive spermatozoa [J]. Gamete Research, 1983, 7: 199 - 214.
- [28] Zheng G M, Wei Q S. Studies on the Reproductive Characteristics of Female *Anodonta woodiana* pacifica Heude in South Lake, Wuhan [J]. J Huazhong Agriculture Univ, 2000, 19(5): 490 - 493.
- [29] 朱子义, 龚世园, 张训蒲, 等. 绢丝丽蚌的繁殖习性研究[J]. 华中农业大学学报, 1997, 16(4): 374 - 379.
- [30] 王玉凤, 魏青山. 洞穴丽蚌的繁殖生物学[A]. 中国动物学会成立 60 周年纪念文集[C]. 北京: 中国科学技术出版社, 1994. 492 - 495.
- [31] 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.
- [32] Choick C. Ecological studies on the *Lamprotula coreana*: (1) on the breeding season and the larva, glochidia [J]. The Korean Journal of Zoology, 1965, 8(2): 67 - 72.
- [33] Simpson C T. Synopsis of the Naiades or pearly freshwater Mussels (XXII) [M]. Washington: Government Printing Office, 1900. 501 - 514.
- [34] 吴小平, 梁彦龄, 王洪铸. 蚌科钩介幼虫比较形态学研究. 四个种幼虫形态[J]. 水生生物学报, 1999, 23(2): 141 - 145.
- [35] 吴小平, 梁彦龄, 王洪铸, 等. 蚌科钩介幼虫的比较形态学研究. 六个种幼虫的形态[J]. 水生生物学报, 2000, 4(3): 252 - 256.
- [36] 魏青山, 傅彩虹, 王玉凤, 等. 珠蚌科六种钩介幼虫形态的比较研究[J]. 水生生物学报, 1994, 18(4): 303 - 308.
- [37] 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.
- [38] Park G M, Scheltema F G, Thompson M, et al. A comparative study of morphology of the freshwater Unionidae glochidia (Bivalvia: Palaeoheterodonta) in Korea [J]. Malacol Rev, 1993, 26: 63 - 70.
- [39] Kwon O K. Seanning electron microscope studies of the minute shell structure of glochidia of three species of Unionidae (Bivalvia) from Korea [J]. Malacol Rev, 1993, 26: 63 - 67.
- [40] Lefever G. Reproduction and parasitism in the Unionidae [J]. J Exp Zool, 1910, 9: 79 - 115.
- [41] Heard W H, Hastie L C, Young M R. A re-evaluation of the recent Unionacea (Deleacyopoda) of North America [J]. Malacol, 1970, 10(2): 333 - 335.
- [42] Wood D E. Development and morphology of glochidium larva of *Anodonta cygna* (Mollusca: Bivalvia) [J]. J Zool, 1974, 171: 1 - 13.
- [43] Pekkarinen M. Description of the Unionacean glochidial in Finland, Archi [J]. Hydrobiol, 1995, 134: 379 - 391.
- [44] 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.
- [45] 傅彩虹. 圆顶珠蚌育儿囊及钩介幼虫的研究[A]. 中国动物学会成立 60 周年纪念文集[C]. 北京: 中国科学技术出版社, 1994. 12 - 15.
- [46] Wang Y F, Wei Q S, Peng Y. Fish host requirements of *Lamprotula scripta* Hude (Mollusca: Unionidae) [J]. J Central China Normal Univ (Nat Sci), 2001, 35(1): 72 - 76.
- [47] Kadam A L. Inhibition of serotonin induced oocytes maturation by a spissula factor [J]. J Exp Zool, 1990, 255(2): 239 - 243.
- [48] Dube L D. An ultrastructural analysis of *Dentalium vulgare* gametes with special reference to early events of fertilization [J]. J Ultrastr Res, 1983, 83: 242 - 257.
- [49] Krantic S, Kabat A R, Subba Rao N V, et al. Meiosis reinitiation in surf clam oocytes is mediated via a 5-hydroxytryptamine membrane receptor and a vitelle envelope associated high affinity binding site [J]. J Biol Chem, 1993, 268: 7983 - 7989.