

魁蚶生殖生物学初步研究*

郭学武

(中国水产科学研究院黄海水产研究所·青岛 266071)

【摘要】 通过组织学观察,结合人工育苗实践,魁蚶的生殖周期可分为 5 期,即形成期、生长期(小生长期和大生长期)、成熟与排放期、退化期和休止期。魁蚶性腺在春天水温回升至 4℃ 以上时开始发育;性腺发育的最适温度为 14~20℃;产卵季节是 6 月下旬~8 月下旬,7 月为产卵盛期;产卵适温 20~25℃。

关键词: 魁蚶 滤泡 生殖细胞 性腺发育 生殖周期 产卵季节

由于魁蚶 *Scapharca broughtonii* Sekrenck 野生资源日益减少,魁蚶增殖殖业已迅速兴起,特别是随着群众性人工育苗的开展,人们迫切需要了解魁蚶的生殖生物学,尤其是魁蚶性腺的发育规律。日本曾于 80 年代,对笠户湾人工笼养的 1~4 龄魁蚶进行了性腺组织学研究,将性腺的发育分为 5 期,即未熟期、成长前期、成长后期、成熟与放出期和放出终止期。产卵盛期为 8 月下旬~9 月下旬的最高水温期。并发现魁蚶的性腺发育年龄雌性为 2 龄,雄性为 3 龄^(1,2)。至于黄海区野生魁蚶的性腺发育过程和生殖周期,目前尚未见报道,通过性腺的组织学观察,结合多年来人工育苗实践,对魁蚶性腺的初发时间,产卵季节、生殖周期、性腺发生过程中各期的发育规律以及生殖活动和水温的关系等进行了初步研究,旨在为人工育苗中适时掌握对亲贝的促熟和诱导产卵,进行提前升温育苗以及对有关魁蚶野生资源保护措施的制订等提供科学依据。

1 材料与方法

实验材料于 1990 年 6 月~1991 年 12 月分别采集于莱州市桑沟湾和烟台市近岸海域。生殖腺的检查主要通过组织切片,结合肉眼观察并和生产实验密切联系。组织切片采用 1% 恩氏液或 10% 福尔马林固定,苏木精-伊红双重染色,切片厚度 5~8 μm。

2 结果

2.1 性腺解剖

魁蚶的性腺分布在足上部的内脏团外部肌肉层和内部消化腺之间。在繁殖季节里,

* 1994 年 5 月 23 日收到,7 月 19 日收到修改稿

性腺可覆盖到消化腺表面。魁蚶是雌雄异体,偶尔也发现雌雄同体的现象。繁殖季节里雌性性腺呈桔红色,雄性性腺呈乳白色;产过卵的个体,雌性内脏团呈血紫色,雄性内脏团呈灰白色。魁蚶的生殖器官和其他双壳类一样,可分为三部分:滤泡、生殖管和生殖输送管。

2.1.1 滤泡

滤泡是生殖器官最重要的部分,呈囊状,由生殖枝管末端膨大而成,分布于足上部内脏团的肌肉层和消化腺之间,成熟季节可完全包被消化腺。滤泡是产生生殖细胞的器官,生殖原细胞由滤泡壁上的滤泡细胞分化而成,并不断增殖发育成生殖母细胞,最后经减数分裂形成精细胞或卵细胞,滤泡数量的多少与性腺发育的成熟度有着密切的联系。在繁殖季节里,滤泡数量多,分布广,是性腺分期的重要依据之一。

2.1.2 生殖管

生殖管在产卵之前由于滤泡分布浓密,一般难以看到。但在产过卵后,可见到内脏团上具有相连的网状分枝,这就是生殖管,它的末端和滤泡相连。

2.1.3 生殖输送管

由许多生殖管汇合而成的较大导管,它缺乏生殖上皮,生殖孔开在肾孔附近,左右各一。

2.2 生殖周期

2.2.1 卵巢的发育分期

根据对魁蚶卵巢的周年切片观察,卵巢发育可以分为5期,即形成期,生长期,成熟与排放期,退化期和休止期。

2.2.1.1 形成期

3月下旬~4月中旬,在卵巢的形成期内,滤泡稀疏,数量较少。在内脏团的肌肉层和消化腺之间堆积起较厚的结缔组织,滤泡从靠近肌肉层的部位开始,沿着结缔组织逐渐形成(图版1-1)。

滤泡腔为一空腔,滤泡壁上出现较多的未分化的原始生殖细胞和极少数已分化出的卵原细胞。未分化的原始生殖细胞向滤泡腔中凸出,高倍镜下呈不规则卵圆形或圆形,核区很大,几乎充满整个细胞,核内有明显的原生质块,原生质区很小。

卵原细胞原生质区较大,形状不规则,以较扁平的一面连接在滤泡壁上。生殖细胞的大小为 $3.5\sim 6.3\mu\text{m}$,平均为 $4.6\mu\text{m}$ 。在肉眼观察下,只见到内脏团肌肉层和消化腺之间有一薄层细软组织,无法区分雌雄。

2.2.1.2 生长期

4月下旬~5月中旬,根据滤泡数量的变化和卵原细胞发育的程度,魁蚶卵巢的生长期又可分为小生长期和大生长期两个阶段。

小生长期 随着原始生殖细胞不断分化为卵原细胞,卵原细胞进入一个不断分裂增殖时期。滤泡壁上卵原细胞的数量逐渐增加,且细胞体积变大,大小达 $8.5\sim 20.0\mu\text{m}$,平均 $13.9\mu\text{m}$ 。卵原细胞仍然以较扁平的一面连接在滤泡壁上,滤泡腔仍为一空腔。滤泡数量增多,滤泡组织层明显加厚,尤其在靠近内脏团肌肉层一侧,滤泡变的密集,而在消

化腺和滤泡组织之间,仍存在较厚的结缔组织(图版 1—2,3)。

大生长期 此期最明显在特征是卵细胞生长迅速,在短期内即达到最后的体积,卵母细胞逐渐充满整个滤泡腔。卵母细胞的生长主要表现在细胞原生质迅速增加和卵黄颗粒的快速积累。在不到 30d 的时间内,卵母细胞的大小增加到 $50\sim 92.5\mu\text{m}$,平均为 $64.6\mu\text{m}$ 。卵母细胞呈不规则长形,原生质膜多处凹陷,和滤泡壁的连接面越来越小,逐渐变成柄着生形式,且有少数卵母细胞已脱离滤泡壁进入滤泡腔。卵母细胞核区透明,形状因质膜的凹陷而不规则,核膜不清晰,核仁明显,大小约 $5.0\mu\text{m}$ 。卵黄颗粒较小,密布于原生质中。

随着卵母细胞的生长,滤泡变大,滤泡壁变薄,相邻滤泡的滤泡壁紧贴在一起,滤泡壁上,滤泡细胞和卵原细胞的数量显著减少。在滤泡组织层的消化腺之间,结缔组织不再发达,大部被滤泡代替。肉眼观察,此期内脏团呈桔红色,越来越丰满。

2.2.1.3 成熟与排放期

紧接在大生长期之后,蛭蚶卵巢进入了成熟和排放期。滤泡中堆积较多的成熟卵细胞,此外还有卵母细胞和少量卵原细胞。成熟的卵细胞一旦条件适宜即可排放。已排放的滤泡,滤泡腔中空隙明显,卵细胞排列比较疏松,相邻滤泡壁间的厚度增加。卵细胞和卵母细胞的大小为 $54.0\sim 80.0\mu\text{m}$,平均 $64.3\mu\text{m}$,核膜清晰,核仁胀大,大小为 $5.9\mu\text{m}$ 。(图版 1—4,5)

滤泡中生殖细胞的组成情况,决定了蛭蚶产卵的多次性,并使成熟和排放相互交叉,成熟期和排放期不能截然分开。

蛭蚶的成熟与排放发生在 6 月下旬~8 月下旬,而以 7 月最盛。7 月,性腺切片中卵细胞的大小平均 $67.4\mu\text{m}$,核仁 $6.6\mu\text{m}$;8 月,卵细胞大小平均 $61.7\mu\text{m}$,核仁 $5.5\mu\text{m}$,排放现象最明显。处于此期的性腺,用手轻轻挤压可挤出卵细胞。

2.2.1.4 退化期

9 月,产卵季节过后,蛭蚶卵巢进入退化状态。此期滤泡稀疏,滤泡腔破裂,空虚或残留几个未排出的卵细胞。滤泡壁上,滤泡细胞数量增多,对苏木精着色较深,标志其活跃的消化与吸收功能。这些滤泡细胞大小 $4\sim 7\mu\text{m}$,平均 $5.3\mu\text{m}$ (图版 1—6)。

滤泡从靠近消化腺的部位开始逐渐消失,最后只剩下靠近肌肉层部位的一些滤泡。消失的滤泡被结缔组织代替,在一些发达的结缔组织中有许多消失的滤泡所残留下的滤泡细胞。肉眼检查,退化期的蛭蚶内脏团透明、充水,呈血紫色。

2.2.1.5 休止期

10 月~翌年 3 月,滤泡的退化停止,只在靠近内脏团肌肉层的部位残留零散的滤泡组织,内脏团肌肉层和消化腺之间的结缔组织层变薄,其中的滤泡细胞基本消失。性腺活动处于休止状态。肉眼观察,在内脏团肌肉层和消化腺之间只有一薄层细软组织,无法区分雌雄。

2.2.2 精巢的发育分期

蛭蚶精巢的发育分期和卵巢发育分期一致,也分为 5 期,各期发育时间一致,滤泡的消长过程也基本一致。

2.2.2.1 形成期

在形成期要想区分雌雄是比较困难的,只有通过观察滤泡中是否具有卵原细胞或精原细胞来区别。卵原细胞一般较扁,且以扁平的一面附着于滤泡壁上。而精原细胞从一开始便突出到滤泡腔中,呈棒槌形,长度 $7\sim 10\mu\text{m}$,以较细的一端附着于滤泡壁上;细胞核位于靠中间的位置,大小 $3\sim 4\mu\text{m}$,和细胞的宽度差不多。另一显著特点是,未分化的生殖细胞数量,在雄性滤泡中较同期滤泡密度相似的雌性滤泡中要多的多(图版Ⅰ-1)。

2.2.2.2 生长期

小生长期 滤泡中精原细胞不断分裂增殖,使得滤泡壁上精原细胞排列密集。增殖产生的精原细胞多呈圆形或椭圆形,大小 $4\sim 6\mu\text{m}$,细胞核无明显变化。随着数量的不断增多,精原细胞逐渐向滤泡腔内散开。刚分化出的精原细胞仍呈棒槌形,并和滤泡壁相连(图版Ⅰ-2)。

大生长期 除靠近滤泡壁的精原细胞继续分裂增殖外,较早进入滤泡腔的精原细胞停止分裂并进入精母细胞生长期。精母细胞的生长期比较短暂,很快便分裂产生了精细胞。精母细胞的大小、形状及内部结构在光镜下和精原细胞无明显区别,这说明精母细胞不需要较长的时间以完成体积上的生长。

精细胞的大量产生,使滤泡腔完全充满,并在滤泡腔内排列成旋涡状或放射状。精细胞大小约 $2\mu\text{m}$,其细胞核较精原细胞更容易被苏木精染色(图版Ⅰ-3)。

由于滤泡壁上有一层排列整齐的精原细胞,使得相邻滤泡间的分界格外明显。肉眼观察,此期的内脏团呈乳白色,越来越丰满。

2.2.2.3 成熟与排放期

随着精细胞变态而为精子,雄性性腺进入了成熟与排放期。成熟的精子在光镜下分为头部和尾部两部分,头部较扁呈“屋山”形,长约 $4\mu\text{m}$,尾部细长呈鞭状,长约 $56\mu\text{m}$ (图1),成熟的精子一旦条件适宜即可排放。

发生排放的滤泡,滤泡腔中央出现空隙,精子的排列变得较疏松;多次排放之后,精子的排列现象将不复存在(图版Ⅰ-4,5)。



图1 魁蚶成熟精子示意图

Fig. 1. Diagram of ripe sperm of *S. broughtansi*

2.2.2.4 退化期

精巢停止排放,滤泡内未排出的精子发生退化并被消化吸收。滤泡壁上原先排列整齐的精原细胞此时变得尤其发达,呈棒槌形突出于滤泡腔,长 $7.5\sim 15\mu\text{m}$,平均 $10.2\mu\text{m}$,对苏木精染色敏感。此后这些精原细胞和精子逐渐消失,滤泡被结缔组织代替,在发达的结缔组织之间散布大量的滤泡细胞(图版Ⅰ-6)。

2.2.2.5 休止期

精巢活动停止。内脏团肌肉层和消化腺之间, 结缔组织萎缩, 在靠近肌肉层的一侧有零散的残留滤泡组织。

2.3 性腺发育季节变化

3龄以上的魁蚶3月下旬~4月中旬, 性腺开始活动, 滤泡形成, 并有少量的原始生殖细胞出现, 不易区分雌雄。4月下旬至5月中旬, 魁蚶性腺进入小生长期, 生殖原细胞开始分裂增殖, 通过组织切片可区分雌雄。5月下旬~6月中旬, 魁蚶性腺进入生长期, 滤泡组织迅速增加, 滤泡中生殖原细胞的分裂增殖旺盛, 生殖母细胞处于迅速成熟分化时期, 性腺的生长最明显。6月下旬~8月, 性腺发育进入成熟排放期, 生殖活动最强, 只要条件适宜便可产卵、排精。其中7月份为产卵盛期。8月中旬~9月, 性腺在完成排放之后进入退化期, 未排出的生殖细胞被消化吸收, 滤泡被结缔组织代替, 个体明显消瘦。10月~翌年2月, 魁蚶性腺处于休止状态, 内脏团肌肉层和消化腺之间结缔组织层萎缩。

2.4 生殖活动和水温的关系

魁蚶的生殖活动和海水温度的变化密切相关(图2)。春天气温回升至4℃以上时, 性腺开始活动。水温8℃以上时, 性腺进入小生长期, 水温14~20℃之间, 性腺发育进入大生长期, 在这个范围内, 水温越高, 生长越快, 水温达20℃以上时, 性成熟并开始排卵。7月下旬~8月中旬, 随着水温逐渐达到最高值(26℃), 卵细胞的生长曲线下降, 表明较大的卵细胞已陆续排出。高温期过后的短时间内, 魁蚶仍然能够产卵, 但随后卵细胞生长曲线迅速下降, 产卵活动遂告结束。

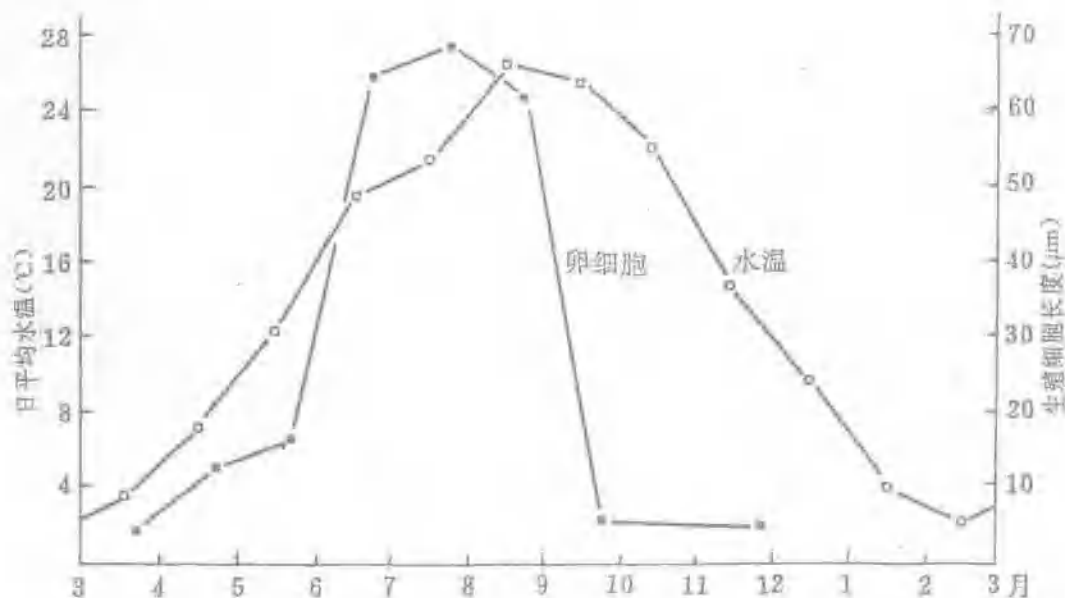


图2 魁蚶卵细胞发育与水温的关系

Fig. 2. Relationship between egg development of *N. broughtonii* and water temperature

根据多年来的观察结果,我们发现,水温超过 25°C ,对魁蚶的生殖活动将产生不利影响,亲贝死亡率升高,性腺退化严重,产卵率和孵化率都大大降低。图2显示,卵细胞生长曲线的急速下降也正是发生在水温 25°C 以上的时间范围内。因此,魁蚶产卵的适温范围为 $20\sim 25^{\circ}\text{C}$,发生在夏季水温达到最高以前的时期。

3 讨论

3.1 魁蚶产卵时间的地理差异

由于不同海区水文条件的差异,尤其是海水温度的变化不同,魁蚶在自然条件下产卵的开始时间也不尽相同。夏季水温升高较快的海区,魁蚶的产卵时间便会较早。例如桑沟湾的魁蚶产卵开始时间一般在6月下旬~7月上旬,而烟台近海的魁蚶则发生在7月中旬,在日本的山口县笠户湾,魁蚶的产卵盛期是在8月下旬至9月下旬的最高水温期^[1]。而山东半岛,在夏季水温达到最高以前的7月份。

3.2 关于提前升温育苗

当性腺开始发育后,在控温条件下给予一定数量的饵料,能促进性腺提前成熟,排放精卵,这是提前育苗和多茬育苗的生物学根据。

魁蚶性腺发育的小生长期开始于水温 8°C 以上,所以,若要提前升温育苗,在海水温度升到 8°C 左右时即可采捕亲贝,在饵料充足的条件下,逐渐提高营养水温促使性腺快速发育。

由于性腺发育的大生长期在水温 $14\sim 20^{\circ}\text{C}$,而产卵水温在 20°C 以上,所以,在雌性生殖细胞未达到最大体积(长度指标 $64\mu\text{m}$)以前,应该控制温度上限在 20°C 。大生长期之后,才可将水温提高到 $20\sim 25^{\circ}\text{C}$ 范围,以促进性腺的成熟和排放。

王子臣等^[13]曾报道,室内暂养的魁蚶亲贝,在 $15\sim 20^{\circ}\text{C}$ 温度范围内,生殖腺指数有迅速增长,而卵细胞的成熟却需要比 20°C 再高一些的温度。这和我们的研究结果是一致的。

3.3 亲贝暂养促熟的最佳时机

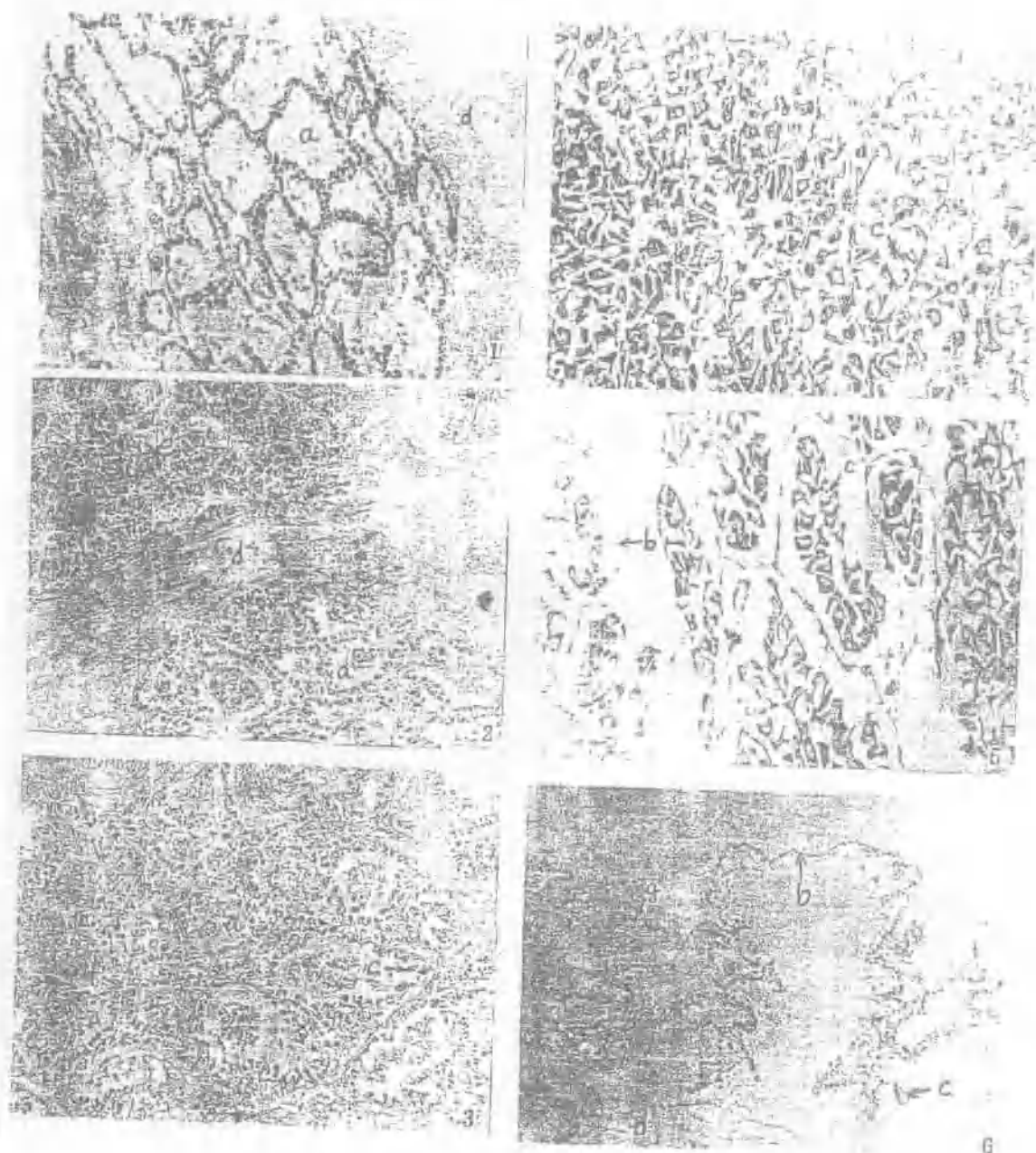
就常温育苗而言,何时采捕亲贝最好,是个必须考虑的问题。虽然在繁殖季节魁蚶可以多次产卵,但第一批卵的质量却是最好的,因此应该抓住时机,及时采捕亲贝。做到既尽可能缩短亲贝入池的暂养时间,又尽可能早一些培育幼体,早出池,延长稚贝在当年的生长期。

鉴于魁蚶性腺在自然水温升到 20°C 时已基本完成大生长期,而产卵水温要在 20°C 以上。我们认为采捕亲贝的最佳时机,是在魁蚶栖息海区自然水温将近 20°C 时,这个时间采捕的亲贝,入池后供以质优量足的饵料,经短时间的培养即可催产取卵,从而大大提前第一批稚贝的出池时间。

3.4 关于魁蚶资源保护

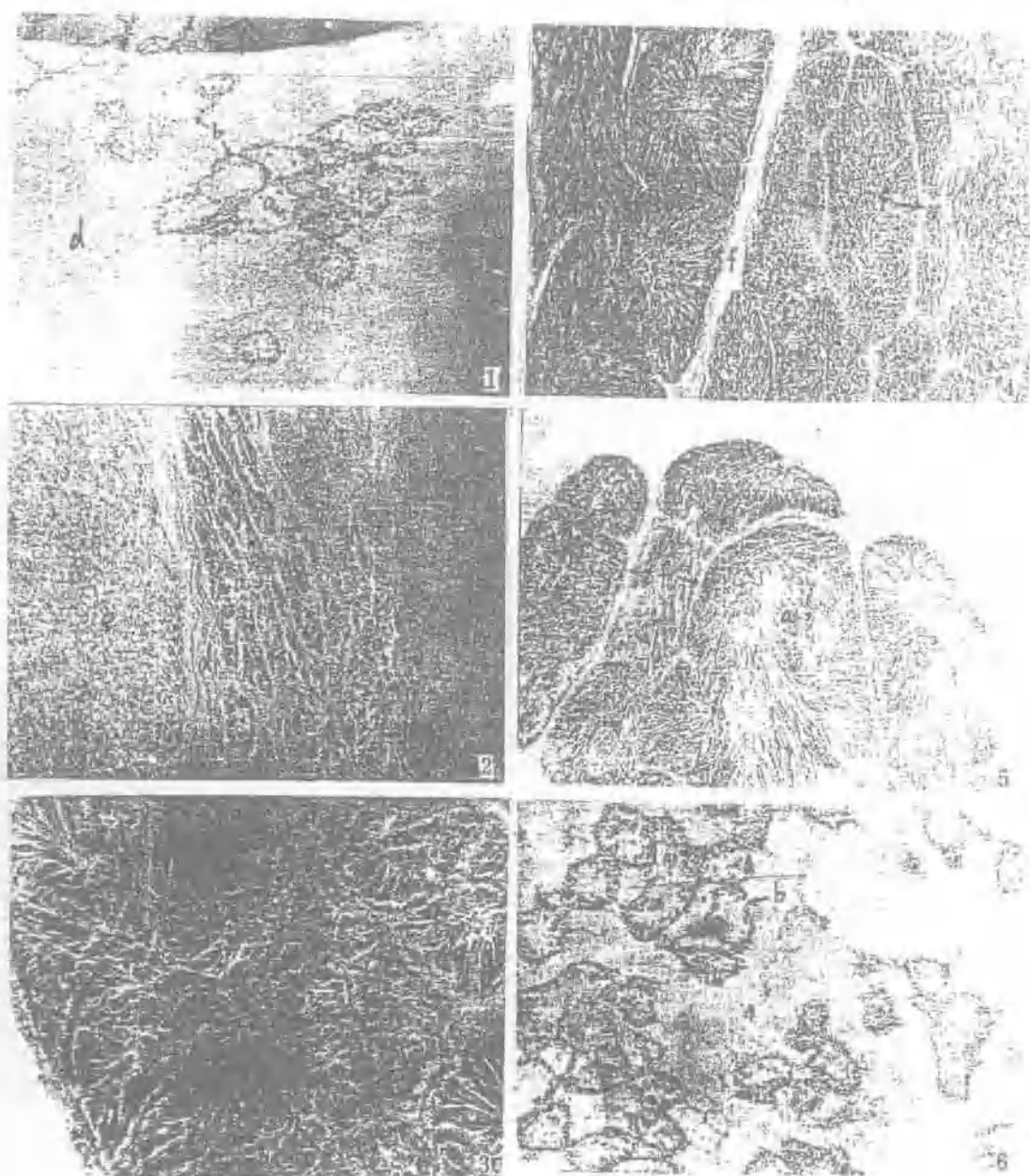
为了保护现有魁蚶资源,使之不至崩溃并逐渐恢复,决策部门应制定相应的政策措

施, 在魁蚶的繁殖季节限制或禁止拖捕魁蚶, 根据实验结果, 我们建议在山东沿海以6月中旬到8月下旬为魁蚶资源的产卵保护期。



图版1 魁蚶雄性性腺组织切片($\times 25$)

1. 形成期 2. 3. 小生长期 4. 成熟与排放期之成熟相 5. 成熟与排放期的排放相 6. 退化期
a. 滤泡 b. 滤泡壁 c. 生殖细胞 d. 结缔组织 e. 消化腺组织 f. 滤泡间隔 g. 肌纤维组织
Plate 1. Optical micrographs of the male gonads of *S. broughtonii* ($\times 25$)
1. initial stage, 2. 3. slow growing stage, 4. maturing and spawning stage, maturing feature,
5. maturing and spawning stage, spawning feature, 6. degenerating stage,
a. follicle, b. follicle wall, c. oocyte, d. connective tissue, e. digestive gland tissue,
f. follicle interval, g. muscular fibrous tissue



图版 I 魁蚶雄性性腺组织切片($\times 25$)

1. 形成期 2. 小生长期 3. 大生长期 4, 5. 成熟与排放期 5. 退化期
a. 滤泡 b. 滤泡壁 c. 结缔组织 d. 消化腺组织 e. 滤泡间隔 f. 肌纤维组织

Plate. I - Optical micrographs of the male gonads of *S. broughtonii* ($\times 25$)

1. initial stage, 2. slow growing, 3. speed growing stage,

4, 5. maturing and spawning stage, 5. degenerating stage.

a. follicle, b. follicle wall, c. connective tissue, d. digestive gland tissue,

f. follicle interval, g. muscular fr-