

CLAM AQUACULTURE STUDY

蛤仔养殖学

张国范 闫喜武 著



科学出版社
www.sciencep.com

蛤仔养殖学

Clam Aquaculture Study

张国范 闫喜武 著

本书献给中国科学院海洋研究所建所六十周年

科学出版社

北 京

内 容 简 介

本书是迄今为止关于蛤仔养殖学方面最为系统和完整的一部专著,详细介绍了蛤仔的基础生物学、繁殖生物学、养殖生态学、苗种繁育、健康养殖、养殖容量、食品安全评价、病害和品种培育等内容。全书共分 11 章,主要内容为作者及其合作者近年的研究成果。在撰写过程中,作者参考了大量资料,以反映国内外最新的发展动态、吸收前人的研究成果、总结各地的生产经验,努力做到既有一定的学术价值,又对生产有一定的指导意义。

本书可供从事海水养殖的科技人员及相关专业的本科生和研究生参考。

图书在版编目(CIP)数据

蛤仔养殖学/张国范,闫喜武著. —北京:科学出版社,2010

ISBN 978-7-03-029116-5

I. ①蛤… II. ①张… ②闫… III. ①帘蛤科-贝类养殖 IV. ①S968.31

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2010) 第 190259 号

责任编辑:王海光 李晶晶 席 慧/责任校对:朱光兰

责任印制:钱玉芬/封面设计:耕者设计工作室

科学出版社 出版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

中国科学院印刷厂 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2010 年 10 月第 一 版 开本:787×1092 1/16

2010 年 10 月第一次印刷 印张:25 3/4 插页:8

印数:1—1 000 字数:597 000

定价:90.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

序

蛤仔是我国四大养殖贝类之一，也是单种产量最高的养殖贝类。我国沿海均有分布，现已成为世界性重要养殖种类。我国是蛤仔养殖第一大国，产量占世界养殖总产量的90%。蛤仔味道鲜美，营养丰富，是国内外市场的大宗海产食品。随着人民生活水平的提高，国内外市场均供不应求，市场潜力巨大。蛤仔养殖产量高，适养范围广，产业地位越来越重要。随着养殖业的发展，苗种不足、缺乏高产抗逆品种、养殖方式落后、病害频发等问题日益突出，严重制约了产业的可持续发展。这种情况促进了相关研究工作的开展，并取得了一系列重要成果，获得了许多新的发现。及时总结国内外最新研究成果和技术，适时出版能指导养殖生产的专著，对推动蛤仔养殖业的健康可持续发展具有十分重要的意义。

由中国科学院海洋研究所张国范研究员和大连海洋大学闫喜武教授合著的《蛤仔养殖学》全面反映了该领域国内外研究的重要成果和最新进展。更难能可贵的是，书中的大部分内容为作者及其研究团队近年在蛤仔养殖方面所取得的成果，内容涉及繁殖生物学、养殖生态学、苗种繁育技术、养成技术、养殖容量、食用安全监测与评价、病害、壳色和壳型品系的定向选育、不同壳色和壳型品系及不同地理群体间的杂交和选择育种等，许多方面都处于国际领先水平。该书既总结了该领域的最新研究成果和进展，又吸收了前人研究工作的精华，并总结了各地的生产经验，因此，该书不仅有一定的学术价值，同时又对生产实践有一定的指导意义。

该书内容丰富全面、图文并茂、文献齐全、文字流畅。本人一直关注蛤仔养殖产业的发展，为该书能够出版而感到由衷高兴。我深信，该书的出版必将极大地推动蛤仔养殖产业的健康可持续发展，提高该领域的研究水平。

特此为序。

刘瑞玉

中国科学院院士

2010年3月

前 言

菲律宾蛤仔 *Ruditapes philippinarum* 俗称杂色蛤、花蛤、沙蚬子等，本书通称为蛤仔。蛤仔属软体动物门 Mollusca、双壳纲 Bivalvia、帘形目 Veneroida、帘蛤科 Veneridae、蛤仔属 *Ruditapes*，是我国四大养殖贝类之一，为广温、广盐性种类，目前已成为世界性养殖贝类。蛤仔在池塘、滩涂、浅海均可养殖，我国宜养面积广大。我国是蛤仔养殖大国，目前年产量约 300 万 t，约占世界总产量的 90%，占我国海水养殖总产量的 20%，占贝类总产量的 30%，是我国产量最高的养殖贝类。蛤仔以浮游植物、有机碎屑为食，食物链短，生态效率高，其养殖对环境有明显的修复作用，属于环境友好型养殖；蛤仔味道鲜美，营养丰富，是国内外市场的大宗海产食品，市场潜力巨大；蛤仔养殖周期短、风险小、投资少、相对成本低、产量高，在整个产业中产量比例呈逐年增加的趋势，地位也越来越重要，而且也最有可能成为现代水产加工业重要养殖原料贝类之一，其产业具有广阔的发展空间。

我国蛤仔生产历史悠久，20 世纪 70 年代随着土池苗种繁育技术的突破而逐渐兴起，近 20 年则得到迅速发展。为适应蛤仔产业发展的需要，我们从 1996 年开始研究蛤仔的群体组成、数量变动、生化遗传等，随后又对蛤仔繁殖生物学、养殖生态学、苗种繁育、健康养殖、养殖容量、食品安全监测与评价、病害和品种培育等，进行了系统而深入的研究，取得了一系列重要进展，积累了大量第一手资料。业内同仁督促和鼓励我们对这些研究成果进行总结，从业者也迫切希望能有一本专著用于指导生产。为此，我们撰写了这本专著。

全书共分 11 章，其中第 6 章、第 7 章由国家海洋环境监测中心刘述锡副研究员协助撰写。本书主要内容为作者近年的研究成果。在撰写过程中，我们还参考了大量资料，以反映国内外最新研究动态，吸收前人的研究成果，总结各地的生产经验，努力做到既有一定的学术价值，又对生产有一定的实际指导意义。

本书的撰写得到中国科学院海洋研究所、大连海洋大学的大力支持，也得到中国科学院刘瑞玉院士、中国工程院张福绥院士和唐启生院士等前辈的关注和鼓励，刘瑞玉先生特为本书作序，在此深表谢意！张跃环、霍忠明等研究生为本书的编写付出了辛勤的劳动；本书引用了许多同行的研究成果，并尽可能对出处予以标注（如有遗误，谨表歉意），在此一并致谢！

在成书过程中，尽管我们采取了十分谨慎的态度，但由于水平所限和资料收集的不足，书中难免会有错误和疏漏之处，恳请同行和读者批评指正！

著 者

2010 年 3 月

目 录

序

前言

第 1 章 蛤仔分类、分布、形态构造及经济价值	1
1.1 分类地位	1
1.2 种类分布	1
1.3 外部形态	3
1.4 内部构造	6
1.5 经济价值	11
第 2 章 蛤仔繁殖生物学	13
2.1 基础繁殖生物学	13
2.2 生殖细胞的发生	15
2.3 性腺发育	16
2.4 生物学零度和有效积温	21
2.5 受精生物学	26
2.6 胚胎发育	30
2.7 幼虫的生长发育	33
2.8 附着和变态	34
第 3 章 蛤仔养殖生态学	39
3.1 温度对幼虫生长发育的影响	39
3.2 盐度对蛤仔生长发育的影响	39
3.3 光照对幼虫生长及存活的影响	41
3.4 pH 对孵化率和幼虫生长发育的影响	42
3.5 氨态氮对孵化率和幼虫发育的影响	44
3.6 换水量和换水频率对幼虫发育和水质的影响	46
3.7 海水砂滤对幼虫生长存活的影响	47
3.8 幼虫密度、饵料种类对幼虫生长、存活和变态的影响	49
3.9 附着基和采苗方法对幼虫变态及生长的影响	51
3.10 大蒜对蛤仔幼虫生长发育的影响	53
3.11 饥饿及再投喂对蛤仔幼虫生长发育的影响	58
3.12 夏季饥饿对蛤仔生长、存活及体组分的影响	64
3.13 冬季饥饿再投喂对蛤仔生长、存活和体组分的影响	71
3.14 干露、淡水浸泡和盐度对蛤仔生长及存活的影响	78
3.15 蛤仔稚贝对重金属的毒性反应	84

3.16 蛤仔对重金属的动态富集规律	89
第4章 蛤仔苗种培育	93
4.1 育苗场的选择及总体布局	93
4.2 苗种培育的基本设施	94
4.3 苗种生产过程中的饵料生物培养	98
4.4 室内全人工苗种规模培育	105
4.5 蛤仔垦区土池育苗	108
4.6 蛤仔工程化育苗	115
4.7 蛤仔半人工采苗	122
4.8 蛤仔中间育成及越冬	126
第5章 蛤仔养成	134
5.1 北方海区高效清洁养成	134
5.2 南方海区养成	156
5.3 生态混养	158
5.4 收获与加工	164
第6章 蛤仔现场生态效率和养殖容量	169
6.1 蛤仔现场生态效率	169
6.2 蛤仔养殖容量评估	176
第7章 蛤仔食用安全监测与评价	207
7.1 监测内容与测试方法	207
7.2 检测结果与评价	222
第8章 蛤仔疾病和寄生虫	230
8.1 细菌、真菌、病毒性疾病	230
8.2 蛤仔体内的寄生虫	231
8.3 复殖吸虫	235
第9章 蛤仔定向选育	266
9.1 两种壳型品系的生长发育比较	266
9.2 两个壳色品系的生长发育比较	269
9.3 不同壳色品系 F_1 的生长发育比较	272
9.4 不同壳色品系 F_2 的表型性状研究	277
9.5 不同地理群体的生长发育比较	283
9.6 不同地理群体 F_1 的选择反应和现实遗传力	287
9.7 不同地理群体 F_2 的遗传参数估计	291
第10章 蛤仔杂交育种	299
10.1 两种壳型品系的双列杂交	299
10.2 不同壳型品系的不完全双列杂交	304
10.3 不同壳色品系的双列杂交	308
10.4 两个壳色品系的群体杂交	316

10.5	斑马蛤杂交系 F_2 的表型性状	321
10.6	莆田群体与大连群体的双列杂交	326
10.7	不同地理群体的双列杂交	329
第 11 章	蛤仔家系育种	333
11.1	莆田群体的家系建立及早期生长发育	333
11.2	大连群体家系的建立及中期生长发育	340
11.3	不同地理群体杂交家系的建立及生长发育比较	346
11.4	遗传参数估计	353
11.5	家系选择及近交效应	358
11.6	蛤仔形态性状对重量性状的通径和多元回归分析	365
11.7	家系内的歧化选择	372
11.8	蛤仔橙色家系 F_2 家系选择和个体选择的研究	379
参考文献		386
图版		

第 1 章 蛤仔分类、分布、形态构造及经济价值

1.1 分类地位

菲律宾蛤仔 *Ruditapes philippinarum* 俗称花蛤、蛤蜊、蚬子、沙蚬子等，属软体动物门 Mollusca、双壳纲 Bivalvia、帘形目 Veneroida、帘蛤科 Veneridae、蛤仔属 *Ruditapes*。菲律宾蛤仔贝壳形态变化很大，壳色和壳面颜色极为丰富，表现出复杂的多态性。早期分类学家根据壳色和壳面花纹把这一物种订为 *Tapes* 属下的 7 个种 *denticulata*、*indica*、*violascens*、*japonica*、*semidecussata*、*bifurcata* 和 *philippinarum*。由于不断有人合并，近期的文献较多的出现是 *japonica*、*semidecussata* 和 *philippinarum*。国外的文章也不统一，有人用 *semidecussata*，但大多用 *philippinarum*。

由于 *semidecussata* 是 Deshayes 在 1853 年以手稿形式发表的，不符合国际动物命名法则，而后有人把正式发表 *semidecussata* 的 Reeve (1864, *Conch. Icon.* XIV) 作为这一物种的订名人。*philippinarum* 是 Adams 和 Reeve 于 1850 年发表的，为最早。1951 年 Keen 把 *Ruditapes* 列为 *Tapes* 的亚属，1971 年 Fischer-Piette 等把 *Ruditapes* 提升为与 *Tapes* 并列的属，*philippinarum* 列于 *Ruditapes* 属下，故本种订名为 *Ruditapes philippinarum* (Adams et Reeve, 1850) (庄启谦, 2001)。

1.2 种类分布

蛤仔属除菲律宾蛤仔外，还有杂色蛤仔 *R. variegata*，二者是两个完全独立的种。但国内在对它们的识别鉴定方面混乱了几十年，往往把花色缤纷的菲律宾蛤仔定名为杂色蛤仔，在分布点的叙述上也十分混乱。为此，庄启谦、林惠琼和梁羨圆重新检查、鉴定我国南北沿海各采集点采到的两种蛤仔标本共 3000 多个，从贝壳外形和组织切片方面对二者进行了详细的比较研究，从而弄清了这两种蛤仔的形态差别和在我国的分布情况。表 1-1 为这两种蛤仔主要特征的比较。

表 1-1 菲律宾蛤仔与杂色蛤仔主要形态比较 (庄启谦, 2001)

特征	菲律宾蛤仔	杂色蛤仔
厚薄	坚厚	较薄
形状	卵圆形	长卵圆形
壳顶	稍突	稍突出，微向前弯曲
小月面	椭圆形	细长，呈披针状或不甚明显
楯面	梭状	不明显
韧带	长且极突出	细长突出壳面
主齿	2 个	3 个
外套痕	明显，外套窝宽而深	明显，外套窝深
水管	基部愈合，只在先端小部分分离	从基部完全分离
放射肋	放射肋隆起，细密，数目为 90~100 条	放射肋较平，数目为 50~70 条

除形态差别外,菲律宾蛤仔的天然产量很高,而杂色蛤仔天然产量很低。简言之,福建平潭以北中国近海自然分布的蛤仔属贝类只有菲律宾蛤仔一个物种,在这个范围内,以前被称为杂色蛤仔的,都应当是非菲律宾蛤仔。

我国渤海、黄海、东海及南海均有菲律宾蛤仔分布。

为叙述方便,本书将菲律宾蛤仔简称为蛤仔。

1.2.1 栖息环境

蛤仔营底栖生活,潮间带、潮下带及浅海是蛤仔的主要栖息地。泥、砂、碎贝壳混杂的底质都适合蛤仔的生存,但蛤仔更喜欢栖息在风浪较小、水流畅通并有淡水注入的中低潮区的泥沙滩或砂泥滩上,以含砂量为70%~80%的砂泥滩数量最多。在含砂量很少的泥滩和含泥量极少的砂质或砾石地带,虽也有发现,但数量甚少。不同发育阶段的蛤仔栖息环境有所差别。幼苗多分布在周围有山、风平浪静、潮流缓慢、流速为10~40cm/s、底质含砂量为50%~80%(个别在90%以上)的地方;壳长5mm左右的蛤仔,一般在表层浮泥中生活,但受海流、波浪、潮汐等影响有迁移现象。随着个体生长,潜入底质1~2cm处生活,栖息地开始稳定;成年蛤仔生活在开阔、流速为40~100cm/s、底质含砂量为80%左右的滩涂上。

栖息环境对蛤仔生长有重要影响。在潮间带中上部,底质通常为粗砂、小石砾,含泥量较少。由于滩面露空时间长,摄食时间短,饵料相对缺乏,蛤仔生长慢于潮间带下部和潮下带,肥满度也较低;在潮下带以及浅海,蛤仔生活在有机质较丰富的泥砂或砂泥底质中,无露空时间,摄食时间长,饵料相对丰富,蛤仔生长较快,肥满度较高。

1.2.2 水平分布

蛤仔原产亚洲太平洋和印度洋沿岸,北起鄂霍次克海、萨哈林岛(库页岛),南到印度、印度尼西亚。20世纪30年代随长牡蛎 *Crassostrea gigas* 引种被偶然从日本引到北美西海岸,七八十年代出于商业目的又陆续被引到法国、西班牙、英国、爱尔兰、意大利、挪威、澳大利亚等地(Gosling, 2002)。目前蛤仔已成为北美地区第二重要的商业性养殖双壳类,在欧洲市场的重要性也日益提高。

我国北起辽宁(庄河、海洋岛、大连、长兴岛)、河北(北戴河),南至广东(海门、汕尾、上川岛、雷东、碇洲岛)、香港等地均有蛤仔分布。从目前掌握的资料看,我国南北沿海养殖的只有蛤仔一种,杂色蛤仔还只是野生种,分布面较窄,产量也十分有限。

1.2.3 垂直分布

已有资料显示,蛤仔在潮间带、潮下带及浅海均有分布,但主要分布于2~10m水深范围内,最深可达30m(吴耀泉, 1992; 刘瑞玉, 2008)。

蛤仔穴居深度随季节和个体大小而异,在潮间带的幼苗潜入深度一般为3~7cm,成蛤潜入深度可达15cm左右。冬春季个体大的潜居较深;秋季产卵后及小个体的蛤仔

潜居较浅。在黄、渤海北部,冬季较冷,在蛤仔密集地带,尤其是底质较硬的滩涂上,可形成几个分布层,个别个体大的蛤仔下潜深度可达50cm。

1.3 外部形态

1.3.1 贝壳形态

蛤仔贝壳卵圆形,较厚而且膨胀,左、右两壳大小、厚薄相等。壳顶稍突出,先端尖细,略向前弯曲,位于背缘靠前方。由壳顶到贝壳前端的距离约等于贝壳全长的 $1/3$ 。小月面宽,椭圆形或略呈梭形、椭圆形、椭圆梭形,韧带长,突出。贝壳前端边缘椭圆,后缘略呈截状。贝壳表面颜色或花纹变异特多。壳面放射肋较细密,与同心生长纹交织形成的布目格通常呈长方形。放射肋在壳顶部极细,至腹面逐渐加粗并隆起成脊。

据庄启谦(2001)报道,蛤仔放射肋数目为90~100条。但据张跃环(2008)对大连石河群体的观察,放射肋数目为43~130条,且放射肋数目在群体中呈连续分布。有关这种现象产生的原因还有待于进一步探讨。

蛤仔贝壳内面多为灰白色或淡黄色,铰合部白色,在潮间带上部采到的蛤仔壳后部常呈紫色。铰合部主齿板较长,其腹缘略弯曲。左壳中央主齿明显分叉。前闭壳肌痕半圆形,后闭壳肌痕圆形。外套痕明显,外套窝深,前端圆形。水管长,基部愈合,前端小部分分离,入水管的口缘触手不分叉。

1.3.2 壳型变化

蛤仔壳形变化很大,不仅不同地理群体间存在差异,而且还存在同一海区垂直水平的差异,在不同的发育阶段壳型也要发生一系列的变化。目前,大多学者认为这种壳型的变化是由环境决定的,而最近的研究结果表明,壳型差异主要由遗传基因决定,同时受环境因子影响(张跃环,2008)。

1.3.2.1 水平分布中的壳型变化

蛤仔的壳型是典型的数量性状,受遗传和环境共同影响。张跃环等(2008)研究表明,在相同环境下培育的蛤仔,莆田群体成贝壳壁薄,壳型细长,属于壳窄(扁)型;大连和日本群体成贝壳壁厚,壳型短粗,属于壳宽型。从成贝鲜重上看,莆田群体较轻,但壳长较大;而大连和日本群体较重,但壳长较小。莆田群体成贝的壳长、壳高、壳宽比与大连群体和日本东京群体相比差异显著($P<0.05$);三个群体的椭圆与小月面比例差异显著($P<0.05$)(表1-2)。

影响蛤仔形态的环境因素包括底质类型、温度和饵料等。一般生活在砾石、粗砂等坚硬底质环境中的蛤仔,大多表现为壳宽型;而生活在泥砂、泥等相对较软的底质环境中的蛤仔,几乎均表现为壳窄型。南方生长期较长,饵料充足,蛤仔的生长较快,通常表现为壳窄型;北方生长期较短,蛤仔生长速度较慢,形成的生长纹较多且粗糙,壳型大多为壳宽型。

表 1-2 不同地理群体蛤仔形态比较

项目	莆田	大连	东京
壳长×壳高×壳宽 /(mm×mm×mm)	(36.51±1.87)×(23.89± 1.34)×(14.65±0.91)	(32.74±1.54)×(23.65± 1.26)×(16.70±0.73)	(32.52±1.07)×(24.00± 1.20)×(17.27±0.89)
楕面×小月面/(mm×mm)	(17.36±0.80)× (10.68±0.37)	(18.61±0.58)× (9.84±0.45)	(17.56±0.64)× (10.21±0.40)
壳长:壳高:壳宽	2.49 ^a :1.63 ^a :1	1.96 ^b :1.42 ^b :1	1.88 ^b :1.39 ^b :1
楕面:小月面	1.63 ^a :1	1.89 ^b :1	1.72 ^c :1
鲜重/(g/个)	8.24 ^a ±1.34	8.37 ^a ±1.30	8.46 ^a ±1.17

注:同行中字母相同者差异不显著($P>0.05$),字母不同者差异显著($P<0.05$)。

1.3.2.2 垂直分布中的壳型变化

在相同海区的同一区域,因水深的不同,生活环境的差异,蛤仔在壳型上也有所不同。例如,对河北北戴河、山东荣成、福建平潭和辽宁大连潮间带上部及山东青岛、浙江嵊山、福建平潭和辽宁大连潮下带蛤仔的测量表明,生活在不同海区和同一海区不同垂直分布的蛤仔,壳型是不同的(表 1-3)。庄启谦(2001)将蛤仔分为两种生态类型,一种是生活在潮间带中上部的蛤仔,由于潮汐作用,摄食时间相对较短,蛤仔生长缓慢,贝壳壳壁较厚,放射肋粗而隆起,壳内面多为紫色,大多为壳宽型;另一种是生活在潮间带下部和浅海的蛤仔,由于摄食时间相对较长,蛤仔生长迅速,贝壳壳壁较薄,放射肋细而平滑,壳内面多为白色,大多为壳窄型。

表 1-3 潮间带上部及潮下带蛤仔形态(庄启谦,2001;张跃环等,2008a)

采样地点		壳长/mm	壳高/mm	壳宽/mm	壳长：壳高：壳宽
潮间带上部	河北北戴河	42.00	33.00	22.00	1.91：1.50：1
	山东荣成	42.00	31.00	22.00	1.91：1.41：1
	福建平潭	32.00	25.00	18.00	1.78：1.39：1
	辽宁大连	31.27	22.95	16.54	1.89：1.39：1
潮下带	山东青岛	46.00	31.00	22.00	2.09：1.41：1
	浙江嵊山	46.00	30.00	20.00	2.30：1.50：1
	福建平潭	28.00	19.00	13.00	2.15：1.46：1
	辽宁大连	39.92	28.32	16.91	2.36：1.67：1

1.3.2.3 不同生长发育阶段的壳型变化

在蛤仔生活史中,壳型随着生长发育而变化。浮游期,随着幼虫生长,壳型由长变圆,壳高与壳长的比值由小变大,由 D 形幼虫的 0.77 变为下潜前的 0.92 以上。达到变态规格时壳高与壳长的比值达最大,为 0.98 ± 0.03 ,以后随着生长该比值逐渐下降,到成体时达到最小,大连蛤仔为 0.68,莆田蛤仔 0.67。蛤仔整个发育阶段壳高与壳长比值的变化见图 1-1,图中各组别的壳长见表 1-4。也有壳高/壳长大于 1.0 的情况,这样的稚贝是否属于畸形尚有待观察。大连群体和莆田群体蛤仔在壳型上存在明显差异。

说明壳型作为数量性状符合数量性状的一般特征，即是可以度量的，呈连续性变异，其表现容易受到环境的影响，遗传受多基因控制。

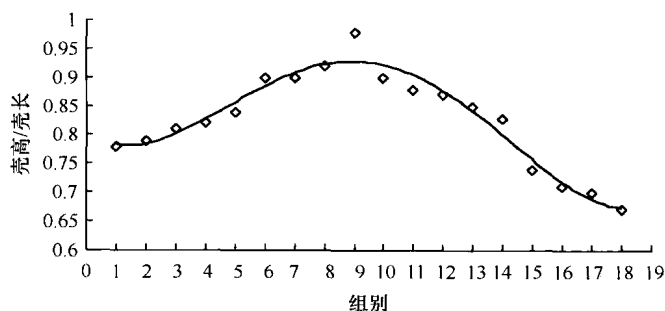


图 1-1 蛤仔生活史中壳高与壳长比值的变化

表 1-4 各组别的壳长范围

组别	壳长/ μm	组别	壳长/ μm
1	100~105	10	300~500
2	105~110	11	500~700
3	110~120	12	700~800
4	120~130	13	900~1 200
5	130~140	14	1 200~1 400
6	140~160	15	3 000~4 000
7	160~180	16	5 000~12 000
8	180~200	17	12 000~24 000
9	200~220	18	>30 000

1.3.3 壳色及壳面花纹

1.3.3.1 壳色的划分

蛤仔的壳色存在复杂的多态现象。长期以来，人们认识到了这种多态现象，但对其产生的原因研究甚少。Taki (1941) 对蛤仔壳色的多态现象进行了描述，将其分成 4 种类型，即放射条带、花纹、白化和杂色。他认为对称壳色的不同壳面花纹与白色蛤仔左壳上有一条放射条带是同样的情况。之后，Gerard (1978a) 研究了蛤仔贝壳条纹的分布，Richardson (1987, 1988) 研究了条纹形成与潮汐节律的关系；Peignon 等 (1995) 通过不同壳色蛤仔的近缘杂交，分析了蛤仔壳色的决定机制。近几年，闫喜武、张跃环等成功获得了不同壳色的选育系（两道红、两道白、玛瑙黑、海洋红、珍珠白、斑马蛤、波纹蛤）和杂交系（黑斑马、红斑马、白斑马）。在此基础上，根据蛤仔壳色和壳面花纹特征，作者将其划分为 5 种类型：对称性（两壳是否壳色一致）、放射条带（两道蛤仔、三道蛤仔等）、壳面花纹（斑马蛤、波纹蛤等）、背景颜色（玛瑙黑、海洋红、珍珠白等）、壳面斑块（壳面上有不规则的斑块）。任何蛤仔的壳色均可由上述 5 种类型来描述，可能是单纯的只有一种类型表达，也可能是多种类型的混合表达。

1.3.3.2 不同发育阶段的壳色表达

蛤仔的壳色在不同的生长发育阶段表现不同。在幼虫及早期稚贝阶段，壳色尚未表现出来，壳面均为无色透明或半透明状。当稚贝壳长达到 2mm 左右时，壳面花纹逐渐表现出来，此时，在显微镜下可以清晰地看到壳面花纹；当稚贝壳长达到 3mm 左右时，壳面颜色开始出现，用肉眼即可分辨；当稚贝壳长达到 4mm 左右时，壳色和壳面花纹得到完全表达，与成体一致。黑色蛤仔有些例外，其壳色在壳长 8~10mm 以前均为黑色，此后逐渐向墨绿色转化，成体为墨绿色。蛤仔在 3 龄前，壳色和壳面花纹鲜艳清晰，但 3 龄以后，随着年龄的增长，会出现褪色现象，4 龄以上的蛤仔壳色和壳面花纹开始模糊。

1.3.3.3 不同壳色蛤仔所占比例

同一群体不同壳色或壳面花纹蛤仔在天然群体中所占的比例不同，不同群体这一比例也有差异。由表 1-5 可见，大连和莆田群体斑马蛤和红色蛤仔在天然群体中所占比例相似，其他壳色或壳面花纹蛤仔在天然群体中所占比例差异很大。不同群体间蛤仔的壳色差异目前国内外尚无报道。据笔者研究和观察，莆田群体蛤仔壳色比大连群体更为丰富，壳面花纹更细腻清晰。

表 1-5 不同群体中几种壳色所占比例 (%)

类别	斑马蛤	珍珠白	海洋红	两道条带	三道条带
大连群体	0.20	16.20	0.40	4.50	17.00
莆田群体	0.24	3.80	0.43	0.92	0.00

1.3.4 壳色的适应机制

贝类壳色和壳面花纹作为可遗传的质量性状除受遗传控制外，还与贝类本身生态行为、生长存活、生理特性以及生态环境有关，如 Newkirk (1980a) 注意到，由于壳色深浅影响对光和热的吸收，不同壳色的贻贝 *Mytilus edulis* 在高温季节生长快慢不同。作者也注意到，莆田群体蛤仔壳色比大连群体要浅些，自然海区的红色蛤仔在室内遮光条件下培育一段时间有褪色现象，底播养殖比网袋吊养的蛤仔壳色更深。这是因为浅壳色能减少对光和热的吸收，有利于抵抗南方海区夏季常常出现的高温；而室内遮光条件下的褪色显然是对光照条件变化的暂时适应；底播养殖比网袋吊养的蛤仔壳色更深则是对光照和温度条件共同适应的结果。莆田和大连群体不仅壳色和壳面花纹存在差异，某些壳色和壳面花纹蛤仔在天然群体中所占比例也不尽相同，这与两个群体的遗传差异有关，也与它们生活的海区条件不同有关，这种现象在海湾扇贝中也存在（郑怀平等，2004b）。

1.4 内部构造

蛤仔的内部构造可以分为运动器官、呼吸器官、消化器官、循环系统、生殖器官、

排泄器官、神经系统等(图1-2)。

1.4.1 外套膜

外套膜边缘部分肌肉发达,称为外套肌,中央部分极薄,可透视内脏各器官。在外套膜后端和腹侧,有两个愈合点,形成了出、入水管。背面为出水管,腹面为入水管。水管壁厚,大部分愈合,仅在末端分离,管口周围具不分支的触手,伸展状态下的水管约为体长的1.5倍。

1.4.2 足和闭壳肌

蛤仔身体腹腔前端有一呈斧刃状的发达斧足。足部肌肉分为3层,斜肌组成足表皮1或2层肌肉,第3层构造复杂,外为环肌,内为横肌,并杂从纵肌、环肌。足内层肌肉中有发达的足腺。其基部背方有近卵圆形的前闭壳肌;体后方水管基部背侧为卵圆形或梨形的后闭壳肌。在前闭壳肌之后和后闭壳肌之前,各有一肌肉束,即前、后收足肌。

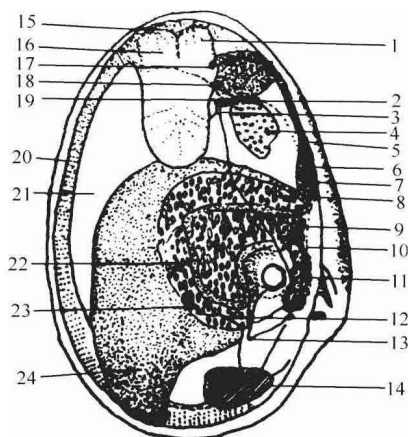


图1-2 蛤仔的内部构造(王如才等,1993)

1.4.3 呼吸器官

鳃左、右两对,每对有鳃瓣两片,分别称外鳃叶和内鳃叶。外鳃叶比内鳃叶短而钝,前端始于内脏团中部,内鳃叶前则接近于唇瓣。内、外鳃叶在背缘愈合,形成鳃上腔。鳃瓣由许多密生纤毛的鳃丝排列而成。除鳃作为呼吸器官外,外套膜表面和唇瓣中的血管也有辅助呼吸的功能。

1.4.4 消化器官

蛤仔的唇瓣呈三角形,位于鳃的前方,两对,每对由内唇瓣和外唇瓣组成。内、外唇瓣大小不等,外唇瓣稍大于内唇瓣。内、外唇瓣相对面有皱折,为褶皱面,其上有纤毛,用于输送食物。相背一面表面光滑,为光滑面。内、外唇瓣在基部相连形成侧口沟,与口相通。扫描电镜下,蛤仔唇瓣的光滑面和褶皱面特征明显不同。低倍镜下,褶皱面表面具有与基部平行的沟和嵴(图1-3A),嵴宽70~80 μm ,嵴上生有浓密的纤毛(图1-3C),沟内纤毛极少;高倍镜下,可见嵴上纤毛形态较特殊,其末端不是变细,而是膨大呈圆形或椭圆形,并形成一凹陷,极像小勺子(图1-3E);所有纤毛结构相近,每条纤毛除了末端膨大外,其他各处粗细也比较均匀。纤毛直径约0.2 μm ,末端勺状膨大的长径 $\times$ 短径约为1 $\mu\text{m} \times 0.7\mu\text{m}$ 。光滑面表面无沟嵴(图1-3B),较平滑,表皮细胞排列紧密,轮廓清晰;高倍镜下,可观察到在每一细胞表面,有长度一致、排列

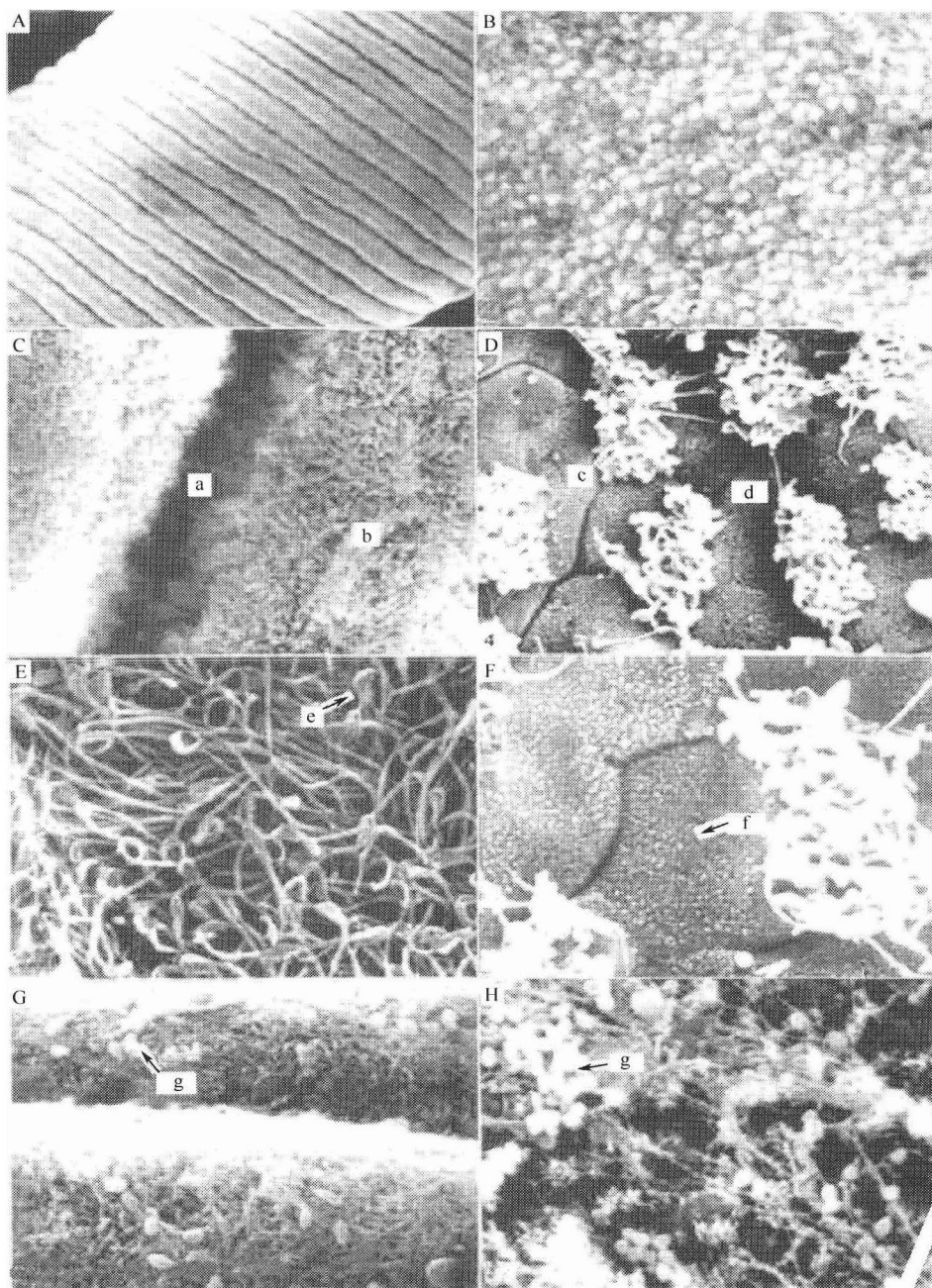


图 1-3 蛤仔唇瓣的表面结构 (范瑞青等, 2003)

A. 蛤仔唇瓣的褶皱面 ($\times 50$); B. 蛤仔唇瓣的光滑面 ($\times 220$); C. 蛤仔唇瓣褶皱面的沟和嵴 ($\times 830$), a. 沟; b. 嵴; D. 蛤仔唇瓣光滑面的纤毛和表皮细胞 ($\times 3700$), c. 纤毛, d. 表皮细胞; E. 蛤仔唇瓣褶皱面的纤毛 ($\times 6500$), e. 纤毛末端膨大; F. 蛤仔唇瓣光滑面 ($\times 6500$), f. 微绒毛; G. 蛤仔唇瓣褶皱面 ($\times 680$), g. 黏液细胞; H. 蛤仔唇瓣的光滑面 ($\times 650$), g. 黏液细胞

整齐而密集的微绒毛，呈珊瑚状（图 1-3F）；纤毛较褶皱面少，生长于细胞间隙中，呈簇状分布（图 1-3D），长度较褶皱面短，在每一纤毛末端也呈勺状膨大（图 1-3F）。在唇瓣两面的纤毛间，均有大量的黏液细胞（图 1-3G、H）。

蛤仔属于埋栖型双壳贝类，一般倒立埋栖于 3~10cm 的泥砂中。摄食方式为滤食。在潮间带，当潮水上涨时，蛤仔也随之上升，并伸出水管。由于鳃纤毛的摆动，产生进水水流，海水经进水管进入鳃腔；水中的食物经鳃过滤后，较小的颗粒通过鳃瓣基部纤毛的摆动被送至唇瓣，唇瓣进行再选择，并将食物运输至口中。在此过程中，纤毛起了重要作用，它的摆动是食物运输的主要动力。由于蛤仔的摄食方式是被动性的，因而对食物一般没有选择性。底栖硅藻、浮游生物（主要是浮游植物）、有机碎屑等，只要颗粒大小适宜均可被摄取。滤食器官的结构特点与其功能是相适应的。扫描电镜观察，蛤仔唇瓣表面有非常密集的纤毛和大量的微绒毛，纤毛末端具勺状膨大，可大大提高纤毛摆动时对水的作用力，增强水的流动和对食物的选择。在唇瓣光滑面表面，除纤毛外，每一表皮细胞表面都整齐排列着丰富的微绒毛，大大增加了细胞表面的运输面积。

蛤仔唇瓣表面纤毛末端呈勺状膨大，在光滑面和褶皱面的纤毛间，都分布大量的黏液细胞，这是与贻贝、栉孔扇贝和长牡蛎等其他生活方式贝类的不同之处。纤毛和黏液在食物选择和运输中起重要作用。

水管、鳃、外套膜和唇瓣表面结构有相似之处，在整个摄食过程中相互配合，协同作用，它们都具有选择和运输食物的功能。水管末端有触手，可阻止较大颗粒进入体内。鳃纤毛摆动，将含有食物的水流引入鳃腔，大型悬浮颗粒在到达鳃表面之前就已沉降到外套膜上，然后靠外套膜表面纤毛的运动输送排出，被鳃丝滤下的食物颗粒送到鳃瓣的基部，依靠鳃瓣基部纤毛的运动被送到唇瓣。从鳃瓣基部运送过来的食物小颗粒，经过唇瓣再选择，才能入口。蛤仔外套膜的表面结构与唇瓣的结构非常相似，外套膜内表皮表面的纤毛呈簇状分布，纤毛末端也呈勺状膨大，表皮细胞表面也具有丰富的微绒毛；内表皮也有大量纤毛，它本身就是外套膜形成的。

蛤仔的口位于前闭壳肌和内脏团之间，为一横裂，后接一短小食道。食道壁薄，末端与胃相连。胃壁薄，为不规则囊状，全部被消化腺包围。消化腺一对，称为消化盲囊，有消化腺管通入胃内，腺管细小呈白色，分布于胃的两侧和前下方。此外，自胃部延伸到足部前端的是胃盲囊，其中有一条紫褐色透明的晶杆体，起研磨食物作用。消化道管壁由黏膜层和黏膜下层组成，但缺乏肌层。黏膜层由单层上皮组成，主要为纤毛柱状细胞，另有数量不等的黏液细胞。黏膜下层为疏松结缔组织，除直肠外的消化道借该层与身体其他脏器相连接。

食道内壁有几个大的纵行褶皱，纤毛柱状细胞的纤毛较稀疏，黏液细胞数量较多。胃内壁形成许多大小不一的褶皱，其上皮细胞高低不一（图 1-4），但黏液细胞数量较少。胃盲囊在基部前后分别与胃和肠相连，其横切面可分为两个明显的区域：晶杆区和肠区。前者黏膜上皮细胞主要为纤毛发达的柱状细胞，细胞排列整齐，细胞核位于中部，纤毛长而密集，腔内含晶杆。该区域有一小段排列极为紧密的高柱状细胞，细胞质嗜碱性。可利用纤毛的摆动来旋转晶杆，而晶杆的旋转可对