

文章编号: 1004 - 7271(2005)02 - 0108 - 08

## 瘤背石磺的胚胎和幼虫发育

王金庆, 成永旭, 吴旭干

(上海水产大学生命科学与技术学院, 农业部水产种质资源与养殖生态重点开放实验室, 上海 200090)

**摘要:**在水温 27 ~ 29℃、气温 27 ~ 31℃ 和海水盐度为 16 的环境条件下人工孵化瘤背石磺的卵块, 根据早期发育的形态变化将其划分为胚胎发育(包括卵裂期、囊胚期、原肠期、卵内担轮幼虫、卵内面盘幼虫)和幼虫发育(包括开口期、大面盘幼虫、附着期、匍匐幼虫)两个阶段。受精卵发育至卵内担轮幼虫需要 51 h, 胚胎发育 89 h 后变态为卵内面盘幼虫, 第 7 天面盘幼虫孵化出卵, 直径增大 1 倍; 第 23 天幼虫变态为匍匐幼虫, 虫体直径为受精卵的 4 倍。分析认为, 瘤背石磺的胚胎发育具备典型的不等全裂、螺旋卵裂特征, 幼虫为典型的腹足纲面盘幼虫形态; 温度对胚胎发育时间影响显著而充气可以加速幼虫孵化出卵; 面盘幼虫需要有适宜的潮间带环境和饵料(如底栖硅藻)才可以正常附着变态。

**关键词:**瘤背石磺; 胚胎发育; 卵内担轮幼虫; 卵内面盘幼虫; 大面盘幼虫; 附着期; 匍匐幼虫

中图分类号: S 961.2 文献标识码: A

## Embryonic and larval development of *Onchidium struma*

WANG Jin-qing, CHENG Yong-xu, WU Xu-gan

(College of Aqua-life Science and Technology, Shanghai Fisheries University, Key Laboratory of Aquatic Genetic Resources and Aquacultural Ecosystem Certificated by the Ministry of Agriculture, Shanghai 200090, China)

**Abstract:** Egg masses of *Onchidium struma* are artificially hatched at water temperature 27 - 29℃, atmospheric temperature 27 - 31℃ and brackish water salinity 16. Based on the morphological change, early development can be divided into 2 stages: embryonic development (including cleavage, blastula, gastrula, egg-trochophora and egg-veliger) and larval development (including weaning stage, big veliger, settlement stage and creeping larvae). The fertilized egg developing into egg-trochophora takes 51 hours, and into egg-veliger 89 hours. On the 7<sup>th</sup> day, veliger hatched out from egg capsule, its diameter doubled. On the 23<sup>th</sup> day, creeping larvae were formed, its length was 4 times than fertilized egg's. It was suggested that embryo of *Onchidium struma* show typical molluscan development of a holoblastic cleavage and spiral cleavage pattern, and the larva have the appearance of characteristic gastropod veligers; temperature-affect embryonic development remarkably, also, aerated process can accelerate larvae hatch; only with inter-tidal environment and optimal food (such as benthic diatoms) could creeping larvae live through settlement stage.

**Key words:** *Onchidium struma*; embryonic development; egg-trochophora; egg-veliger; big veliger; settlement stage; creeping larva

收稿日期: 2004-11-11

基金项目: 上海市科委基础研究重点项目(04JC14067)和长江口航道建设有限公司横向课题

作者简介: 王金庆(1980 -), 男, 山东潍坊人, 硕士研究生, 专业方向为水产动物繁殖与发育生物学。E-mail: jinqwang@163.com

通讯作者: 成永旭(1964 -), 男, 河南济源人, 教授, 博士生导师, 主要从事甲壳动物的繁殖和营养生理研究。E-mail: yxcheng@shfu.

edu.cn

瘤背石磺 (*Onchidium struma*) 在软体动物腹足纲中处于较原始的分类地位<sup>[1,2]</sup>, 是一种具有极高营养和药用价值的经济动物<sup>[3]</sup>, 主要分布在我国江苏、上海的沿海地区。国内对其生态习性和分布状况作了很有价值的研究工作<sup>[3-5]</sup>, 国外未见瘤背石磺的研究报道, 但对石磺科和石磺属其他种类的繁殖生理和习性做了较多工作<sup>[6-11]</sup>。Ruthensteiner 和 Smith 对石磺种类的胚胎和幼虫发育特点进行过较为详细的研究<sup>[12,13]</sup>, 对本文的实验起到了重要启示作用, 国内也未见石磺类胚胎发育方面的报道。

近几年来, 由于环境污染、人为滥捕对石磺资源的破坏使得该种群数量迅速下降, 有的地区甚至已经绝迹, 开展石磺的人工养殖和苗种培育迫在眉睫; 由于石磺种类独特的生活习性和对环境条件的较高要求增加了科学研究的难度, 使得其完整地生活史仍没有完全搞清楚。近几年国内许多学者开始重视瘤背石磺的生物学研究, 本文对其胚胎、幼虫发育过程进行了深入探索, 并取得了较大的进展。

## 1 材料和方法

瘤背石磺亲本于 2003 年 5 月和 2004 年 5 月采自上海崇明县北角大兴养殖场, 分别在上海水产大学营养繁殖实验室和江苏省南通市莱亚水产有限公司进行孵化育苗实验。卵块在产出后 24 h 内收集, 在新鲜海水中淘净, 100 目筛绢网滤去细泥, 放入盐度为 16 的消毒海水中孵化, 每 2 天换水一次, 每天充气 5 h。气温变化范围 27 ~ 31 °C, 水温变化范围 27 ~ 29 °C, 开口后投喂亚心形扁藻 (*Platymonas subcordiformis*)、角毛藻 (*Chaetoceros miellieri*)、等鞭金藻 (*Isochrysis galbana*)、绿色巴夫藻 (*Pavlova viridis*)。

以刚产出卵堆时间为发育起始时间, 早期每隔 0.5 h, 中期每隔 2 h, 晚期每隔 24 h 显微观察。记录胚胎发育时间、发育状况, 生物拍照。

## 2 结果

2003 年 7 月 12 日在室内培养条件下第一次发现了瘤背石磺的卵群, 2003 年 7 月 14 日发现了自由生活的面盘幼虫。早期发育划分为胚胎发育(包括卵裂期、囊胚期、原肠期、卵内担轮幼虫、卵内面盘幼虫)和幼虫发育(包括开口期、大面盘幼虫、附着期、匍匐幼虫)两个阶段, 各期的主要特征叙述如下:

### 2.1 胚胎发育

瘤背石磺产出的受精卵被包绕在豆荚状的卵室内, 每个卵室两端具有柄, 连成链状, 包绕卵膜; 卵链螺旋缠绕形成二级结构, 类似 DNA 二级结构, 包绕保护膜; 二级结构盘曲缠绕形成大的卵块, 亦有膜保护。卵室长约 347  $\mu\text{m}$ , 卵膜内壁宽 158 ~ 167  $\mu\text{m}$ , 外卵膜 186 ~ 218  $\mu\text{m}$ 。

#### 2.1.1 卵裂期

1 细胞期 刚产出的卵带为受精卵, 直径 78  $\mu\text{m}$ , 金黄色, 核区透明, 含大量卵黄质, 受精卵被卵室内无色透明液体包绕着(图版-1)。

2 细胞期 卵产出后 3.5 h 进行第一次卵裂, 细胞首先拉伸, 从动物极开始分裂, 形成大小相等的两个分裂球; 每个分裂球直径 49  $\mu\text{m}$ , 两个细胞直径共约 98  $\mu\text{m}$ , 之后细胞贴合紧密(图版-2)。

4 细胞期 每个分裂球变为椭球形, 每个细胞形成透明的动物极和富卵黄的植物极两个区域。4 h 后, 开始第二次卵裂, 形成大小相等的四个分裂球, 胚胎大小约 88  $\mu\text{m}$ (图版-3); 4.5 h 每个细胞膨大, 细胞间隙变得紧密(图版-4)。

8 细胞期 第三次卵裂在 5.5 h 进行, 形成八个分裂球; 动物极细胞为植物极的 1/2 大小, 小分裂球与大分裂球成约 45°角, 卵裂方式为不等全裂、螺旋卵裂。整个胚胎大小介于 89  $\mu\text{m}$ , 小分裂球直径 40  $\mu\text{m}$ (图版-5)。

桑椹期 孵化 8 h 后胚胎开始第四、第五次分裂, 细胞分裂不再同步, 动物极分裂加速细胞变小, 很快进入桑椹期, 桑椹胚为 98  $\mu\text{m}$ (图版-6, 7)。在卵裂期, 细胞每次分裂刚刚完成时, 细胞间隙较大, 之后很快紧密排布, 所以出现暂时的胚胎较大现象。

### 2.1.2 囊胚期

13.5 h 分裂球进入囊胚期,表面细胞直径较小但界限仍很明显,颜色均匀。囊胚期继续发育,表层不能分辨单个细胞;胚胎扁盘形,盘高 69  $\mu\text{m}$ ,宽 89  $\mu\text{m}$ ,胚胎周围颜色浅近乎透明,中央黄褐色区域由植物极发育而成,为营养物质贮存区域(图版-8,9,10)。

### 2.1.3 原肠期

23 h 胚胎在进入原肠胚阶段,通过内陷和外包两种方式进行,动物极细胞逐渐下移,将植物极大细胞包入胚胎中央,胚胎中央出现“U”形区域。“U”形区中心和原口位置颜色稍浅,胚胎大小约为 91  $\mu\text{m}$ (图版-11,12)。

胚胎继续发育,由圆形转变为近似三角形,原口位置向内凹陷,进入到典型的原肠期阶段。46 h 时,胚胎开始在卵室中微微转动,并形成模糊的贝壳(图版-13)。

### 2.1.4 卵内担轮幼虫

孵化 51 h 胚体进入担轮幼虫阶段,近似椭圆形(图版-14)。从贝壳形成到面盘活动之前为担轮幼虫阶段,担轮幼虫初期形态变化很不规则,有时甚至类似畸形,但大多数胚胎仍可正常变态到正常成虫。依据幼虫形态的变化分成“T”形幼虫、“L”形幼虫和蘑菇形幼虫。

“T”形幼虫期 胚胎发育形成贝壳后,透明的贝壳背向原口方向增大,形成较大空腔,原口突起位于贝壳中央,近似“T”,大小约为 100  $\mu\text{m}$ (图版-15)。

“L”形幼虫期 胚胎直径约 118  $\mu\text{m}$ ,贝壳和内脏团向一方生长,于是口突起位于另一侧,像字母“L”(图版-16)。

蘑菇形幼虫期 88 h 胚胎进入蘑菇形幼虫阶段,口部生长加快,开始形成面盘和厴、腹足的原基,足原基上出现一对球状平衡囊,并可见鞭毛的摆动,面盘和厴还不能活动;壳口处界限模糊,整个幼虫形态像一个蘑菇(图版-17),直径在 163  $\mu\text{m}$ ,占据了几乎 2/3 的卵室。贝壳逐渐分化为腹足纲常见的面盘幼虫甲壳形态。以上过程体长的增加主要是由于贝壳增大,而内脏增加很缓慢,造成了体内很大的中空部分。

### 2.1.5 卵内面盘幼虫

89 h 后,面盘和厴开始活动,面盘一对,可见到每个面盘中央有一黑色眼点,面盘通过边缘纤毛的摆动,搅动口部附近的卵室液循环流动;面盘幼虫贝壳变得清晰透明,卵黄球集中在贝壳尾部腹面。内脏团有膜包绕,末端悬挂在贝壳上;内脏膜和贝壳之间空隙仍很大(图版-18)。厴为一半圆形的结构,高 39.2  $\mu\text{m}$ ,附有腹足的原基,此时的腹足原基结构不均一,具有较多脂滴,并有一对平衡囊清晰可见。面盘幼虫贝壳不断生长,体长达到 178  $\mu\text{m}$ (包括面盘伸出的长度),高 109  $\mu\text{m}$ ,致使卵室明显变形,长度缩短到 257  $\mu\text{m}$ ,内壁宽度增至 169  $\mu\text{m}$ 。幼虫生长受到卵膜的限制,当幼虫在卵膜内发育到 7d 时,幼虫撑破卵膜从卵内孵出,营自由生活(图版-19)。

## 2.2 幼虫发育

刚出膜幼虫卵黄粒充满贝壳中部,腹面朝上在水中游泳,有趋光习性,静止时聚集成斑状漂浮在水面,充气使大量的幼虫粘贴到玻璃缸壁上,而且幼虫本身也会通过面盘的摆动移动,在缸壁上可以达到水面以上 1~4 cm 高度范围。厴附在腹足的原基上,足原基边缘排布有数个球形脂滴,不均匀(图版-20)。

9 d 可见贝壳尾部的卵黄球总共由 7~9 个大颗粒组成,内脏团开始变小;只有厴和面盘可以自由运动,内脏和足不能活动(图版-21)。

### 2.2.1 开口期

11 d 后消化道开始蠕动,幼虫开始摄食。卵黄球粒变为 6 个,厴上两个平衡囊之间的距离是 40  $\mu\text{m}$ ,贝壳 168  $\mu\text{m}$ 。

13 d 后全长增至 198  $\mu\text{m}$ ,胃泡明显可见,胃部形成食物涡流,消化道有节律收缩,约 36 次/min;贝壳尾部的卵黄球消失殆尽。贝壳表面开始出现附着物,对幼虫的游泳和摄食造成不良影响。

14 d后足前部变尖,不再随意漂浮,开始平稳游泳,仍有卵黄粒;面盘呈布袋状,中间向内凹陷,壳口朝向正前方,外张(图版-22)。

16 d后幼虫体长达到 200  $\mu\text{m}$ ,肠“S”迴旋形成(图版-26)。当头部伸出活动时,消化道迴旋被拉直;直肠清晰可见,肛门开口在体后端体膜和贝壳之间的间隙。

17 d后肠弯曲由“S”形添加一个迴转变为弓形。

18 d后卵黄球转为黑色,颗粒直径 59  $\mu\text{m}$ ,贝壳以壳顶为圆心螺旋逆时针生长。

### 2.2.2 大面盘幼虫期

19 d后体长生长至 270  $\mu\text{m}$ ,生长至  $1\frac{1}{4}$ 圈螺旋,仍有少量卵黄球集中在尾端。出现螺旋沟,可见壳口附近放射状的生长纹。面盘呈耳状,照片显示面盘上肌纤维清晰可见,面盘边缘有两层结构,纤毛从内面生出类似眼睫毛,又称睫状缘(图版-23);眼点分别位于两面盘中央,平衡囊为一对透明圆球,为眼点的两倍大,腹足原基前端出现尖角。摄食良好,胃部因摄入单胞藻类显出黄绿色,肝胰脏部因为卵黄球完全消失,显示暗褐色。此时仍然是仰泳阶段。

20 d后贝壳 250  $\mu\text{m}$ ,全长 300  $\mu\text{m}$ 以上,壳口部加厚,看不清内脏器官。

### 2.2.3 附着变态期

21 d后身体全长 320  $\mu\text{m}$ ,长至  $1\frac{1}{2}$ 圈螺旋,足原基内脂滴已经消失,开始发育,原基突起加厚,做间歇性起伏运动,显微观察质地柔和;身体不能完全收缩到贝壳内,旋转游泳后可以间歇性沉入水底。

22 d后体长增至 340  $\mu\text{m}$ ,第一螺层内(原卵黄球所在位置)肝胰脏可以活动(图版-25),口部位于两面盘基部中央,为一圆孔,非常明显。此时外套膜与头部的界线也变得清晰(石磺面体前部的外套与头部分离并将头部覆盖起来,此处指幼虫开始形成革质外套膜),革质外套膜近乎形成,面盘萎缩。腹足可以突起伸出,呈舌状(图版-25),足的跖面较窄,后部附着庵(图版-24);对身体的控制能力增加,腹面朝下游泳。

### 2.2.4 匍匐幼虫期

23 d后面盘幼虫开始爬行,足可以伸出很长,爬行时贝壳是歪斜的;腹面朝下间歇性游泳,面盘大部分时间缩回,成为触角,眼泡明显。贝壳直径达到 250  $\mu\text{m}$ 后停止生长。

24 d后基本附着,体长达到 350  $\mu\text{m}$ ;两耳状面盘缩回形成石磺前触角的原基,有时会展开进行游泳,原面盘的眼点部位突起,形成一对眼泡;腹足变得有力,能够背起贝壳自由运动(图版-27)。

接下来的几天,在同样的养殖环境中,幼虫不再变态,贝壳上附着物增多,继而死亡。模拟潮间带放置海泥斜面继续培育,不能顺利跟踪观察幼虫活动和发育状态。

## 3 讨论

### 3.1 幼虫发育对环境的要求

成体石磺生活在潮间带高潮区,所以幼虫的发育必然对环境也有较为苛刻的要求。卵产在湿润的泥块上的,从产卵习性看阳光直射和干燥对卵的发育不利。本文将卵放在湿润的泥块上孵化和放入水中比较,胚胎在卵内均可成功发育至面盘幼虫;但出卵面盘幼虫具有完善的游泳器官和水体生活特征,推测自然状态下是生活在水中的;Ruthensteiner 和 Schaefer<sup>[12]</sup>采用充气的微孔过滤海水培养石磺(*Onchidium cf. branchiferum*)幼虫,幼虫成功存活了 22 d。自然状态下,幼虫的出卵时间为一周,恰好大潮时水流将泥面上即将出卵的幼虫带入海水中;所以本文采用 Ruthensteiner 和 Schaefer 的方法进行幼虫的培养过程。

腹足纲幼虫附着时对环境和食物要求会相应提高,嵌线螺属的金口嵌线螺(*Cymatium nicobaricum*)和纯洁嵌线螺(*C. parthenopeum*)等可以延期 120 d 变态,指出无脊椎动物大部分经过浮游和匍匐幼虫期,变态之前的幼虫随即寻找附着物质;若碰不到合适的附着基质或诱导物质,则会延长浮游幼虫期同

时降低对附着基的要求,最终因未能及时变态过了浮游期限而死亡<sup>[14]</sup>。从瘤背石磺所生活的潮间带环境来看,其附着基质无非是芦苇、水草的茎叶和河岸泥滩;本文中幼虫附着后,由于革质外套膜已经形成,贝壳不再透明,并且腹足发育良好,面盘退化,显露出变态为成体的迹象;对于其成功变态和附着,适宜的泥滩条件、富含诱导变态物质(如天冬氨酸和谷氨酸等,底栖硅藻富含此类氨基酸<sup>[14]</sup>)和营养全面的底栖藻类无疑是重要的。

### 3.2 发育时间比较

将本实验的幼虫发育时间与 Smith 和 Kenny<sup>[13]</sup>的报道的结果作比较表明(表 1):(1)瘤背石磺发育到囊胚需要时间较戴氏石磺(*O. damelii*)要迟两倍多,而从囊胚到面盘幼虫的发育时间两者是相近的;瘤背石磺种类所处纬度较高,自然界水温也相对较低,所以该种类的早期卵裂也表现得较慢。(2)幼体孵出卵膜的时间较沃氏石磺(*O. verruculatum*)和戴氏石磺却明显提前,对于后两种类的幼虫培育方式在文中并没有提到是否进行充气;本文在幼虫出膜之前一直对水体进行大量充气。幼虫孵出卵膜之后,由于幼虫静止时漂浮在水面上,并且具有明显的趋光和附壁习性,所以减少了充气量。幼虫发育到卵内面盘幼虫期后,卵室内的营养物质基本被吸收到幼虫体内,此后至出膜的这段时间主要是组织器官的完善过程;幼虫通过面盘、厣的运动和贝壳的增大将卵膜撑破,从卵中孵出。充气能够加速水体流动,有利于幼虫孵化出膜,从结果来看作用是很明显的。(3)值得注意的是,Smith 和 Kenny 实验结果同本文相似,没有完成石磺的幼虫培育过程,沃氏石磺和戴氏石磺在培育 20 d 左右死亡,文中未提到足的发育和附着期;本文观察到幼虫的足的发育过程和成功附着,但没有看到幼虫将贝壳蜕去,实现幼虫到成体的转变。实验中发现,到附着期后幼虫必须立即到适宜的环境中附着和变态,本文在有斜坡的泥面上加入适量沙滤海水培养该期幼虫,由于幼虫个体太小、透明,并且密度也已经不能达到要求,所以在加入细泥的海水中很难发现幼虫,不能顺利观察其后续的发育变态情况。Deshpande<sup>[11]</sup>研究表明,沃氏石磺 12 月初产出卵后,最早可以在 12 月最后一周见到小的个体,可见它的胚胎发育过程只要 20 多天,这与本文结果非常一致。但是,要搞清楚附着后一周的发育情况,仍然需要大量的更深入细致的工作。

表 1 瘤背石磺与石磺科几种相近种类发育时间的比较

Tab.1 Comparison on embryonic development time between *Onchidium struma* and other Onchidiidae species

发育阶段	瘤背石磺 ( <i>Onchidium struma</i> )	沃氏石磺 ( <i>O. verruculatum</i> )	戴氏石磺 ( <i>O. damelii</i> )	海蛞蝓 ( <i>Onchidella nigricans</i> )
囊胚期	13.5h	—	6h	—
面盘幼虫期	4d	5d	4d	—
出卵幼虫	7d	15d	12d	25d
死亡时间	24d	20d	19~22d	32d

注:瘤背石磺数据来自本文实验;其它数据根据参考文献[13]。

### 3.3 胚胎、幼虫发育特点

瘤背石磺的卵裂方式为不等全裂,螺旋卵裂;Smith 和 Kenny<sup>[13]</sup>报道戴氏石磺从单细胞到囊胚阶段展示了典型的软体动物螺旋卵裂模式。卵块表层和内部的卵粒胚胎发育不一致,受水流状况、温度、溶解氧影响很大,通常卵块表层发育较快。如果受到恶劣环境抑制,胚胎发育会减缓或暂时停止,待条件适宜时继续进行。后期面盘幼虫的形态与鲍面盘幼虫极为相似,只是瘤背石磺具有一对面盘,而鲍幼虫只具有单面盘。Smith 和 Kenny<sup>[13]</sup>认为它具有典型的腹足纲面盘幼虫的特征,透明的贝壳,带着厣的小足,一对平衡囊,完整地消化道,和发育良好的牵引肌。张玺和齐钟彦<sup>[1]</sup>指出肺螺亚纲动物一般无面盘幼虫阶段,即使有也是在卵膜内度过,可见瘤背石磺是肺螺亚纲的一个特例。

在贝壳形成之前,受精卵浸泡在卵室液中,以受精卵内的卵黄为营养来源;胚胎发育到担轮幼虫期开始形成贝壳,整个担轮幼虫过程中,贝壳不断增大形成很大的空腔;贝壳的生物滤膜作用值得重视,幼虫的代谢废物通过贝壳和卵膜将废物排到外界环境中;胚胎早期通过贝壳两侧的渗透作用将卵室内的液体吸收到幼虫体内,而胚胎内的卵黄是不增加的,同时这种渗透压也反过来促进了贝壳的增大生长过

程,另一种可能是卵室液是贝壳的物质来源;卵室液被幼虫吸收后造成卵膜失去滋养液,也容易破裂。卵内贝壳是柔软的(图版-19),这不仅有利于贝壳的生长,也有利于幼虫孵出卵膜。幼虫孵出卵膜的过程是随机的,潮流的冲刷会造成卵膜的破裂,或完全依靠幼虫自身的生长和运动出卵,这种随机性决定了刚出卵的幼虫主要依靠卵黄球的营养;在幼虫开口后卵黄球还可以维持很长一段时间(7 d),给幼虫充分的时间实现营养源的转化过程,所以在幼虫开口早期只需要投少量的饵料即可,饵料过多只会败坏水质而不能被完全利用。

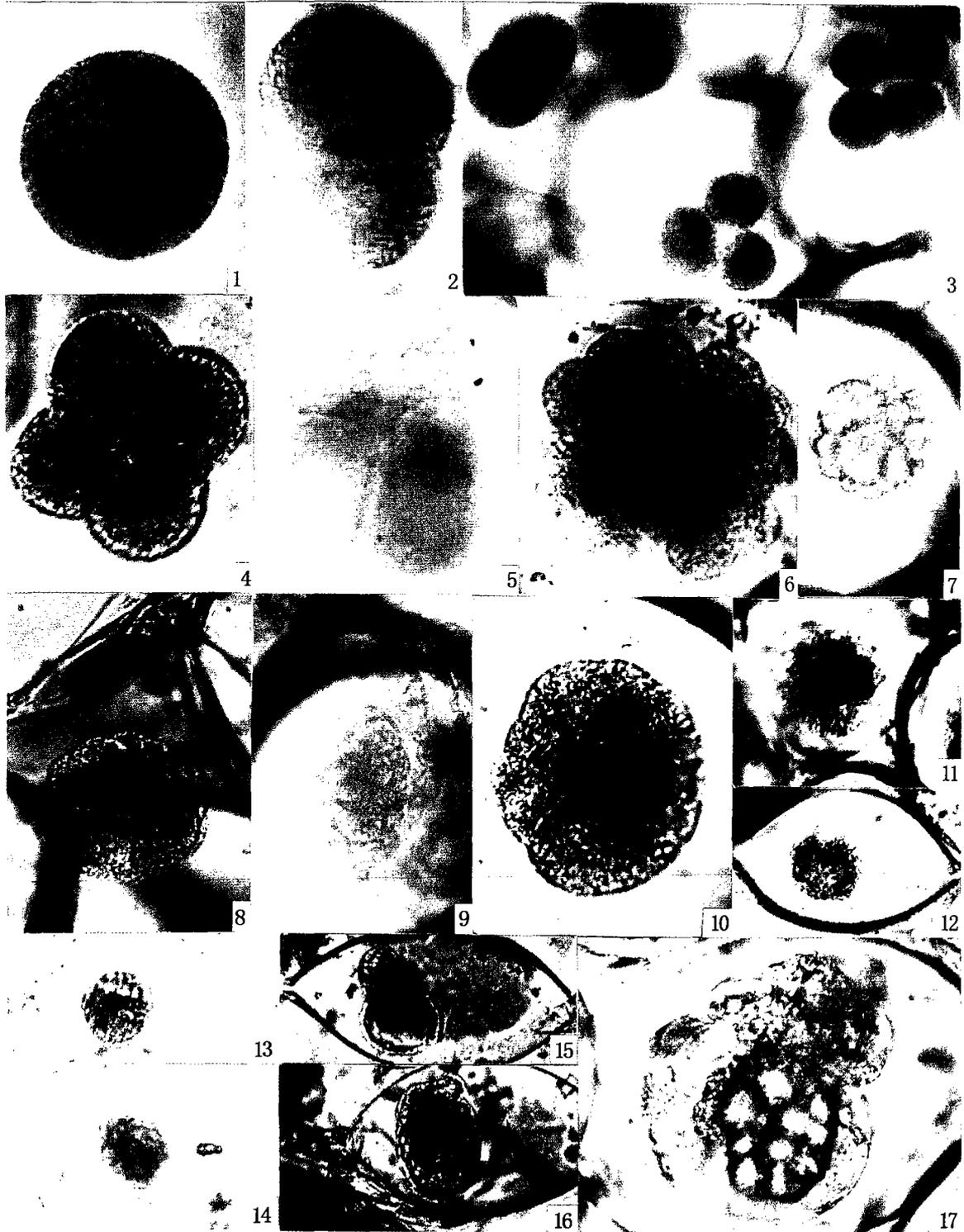
由于卵膜的限制,从受精卵发育到出卵面盘幼虫身体直径仅增加了一倍,而在出卵后一段时间身体增长为原先的四倍还多。瘤背石磺面盘幼虫的贝壳变化范围是 168 ~ 250  $\mu\text{m}$ , Smith 和 Kenny<sup>[13]</sup> 研究发现戴氏石磺面盘幼虫贝壳变化范围是 150 ~ 260  $\mu\text{m}$ , 而 *Onchidella celtica* 总长度 300  $\mu\text{m}$ <sup>[15]</sup>, *O. nigricans* 面盘幼虫大小为 210  $\mu\text{m}$ , *O. flavescens* 270  $\mu\text{m}$ , *O. campbelli* 300  $\mu\text{m}$ <sup>[16]</sup>;可见瘤背石磺的幼虫大小处于相近各种类的中间地位。

卵膜的结构特点、卵黄的足够贮量是石磺种类在长期进化过程中形成的繁殖特征,这归因于脆弱的幼虫要在短短的一个月内实现从水生动物到陆生动物的巨大转变;潮间带高潮区环境所获得水源具有不确定性,成体将卵产在湿润的泥块上而不能产在水中,较长时间的高气温或日光直射都会造成卵的干燥死亡;石磺种类的产卵量很大,不同种类从几万到几百万粒不等<sup>[13]</sup>,本文粗略估算一个 14 cm  $\times$  3 cm  $\times$  0.2 cm 的卵块可孵化出 30 万个幼虫;尽管足够大的产卵量、层层保护的卵膜、充分的营养储备为幼虫的存活提供了物质保障,可是独特的生活习性仍然使石磺在自然环境中处于劣势,Smith 和 Kenny 认为石磺是海洋肺螺类侵入陆地的证据<sup>[13]</sup>,Deshpande 认为石磺是海洋和陆地肺螺动物之间的进化纽带<sup>[11]</sup>,可见,该种类的早期发育对环境要求苛刻,但只要摸清规律,完全可以实现石磺的人工养殖开发。

致谢:上海水产大学生命学院 2003 级硕士研究生陈石林和王宗凯参与基地的苗种培育,2004 级硕士研究生滕炜鸣协助进行生物照相,2002 级硕士研究生王丽娟提供室内育苗的生物饵料,江苏南通莱亚水产有限公司为实验提供场所,茅惠兵总经理、杨洪建经理和全体员工在实验过程中给予了大力帮助,在此一并表示感谢!

#### 参考文献:

- [1] 张玺,齐钟彦. 贝类学纲要[M]. 北京: 科学出版社, 1961. 97 - 115. 165 - 172.
- [2] 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, 1995. 156 - 183.
- [3] 张媛溶,周昭曼,卢卫平,等. 上海沿海蛤蜊石磺的初步研究[A]. 贝类学会论文集第二辑[C], 1986, 153.
- [4] 邱立言. 苏沪沿海瘤背石磺的形态和习性[J]. 动物学杂志, 1991, 26(3): 33 - 36.
- [5] 黄金田,沈伯平,王资生. 瘤背石磺的生态习性观察[J]. 海洋渔业, 2004, 26(2): 103 - 109.
- [6] Nanaware S G, Gonjari G R. Studies on the reproductive physiology of molluscs; 6. Histochemical observations on the mucosubstances of spermatheca of marine slug *Onchidium verruculatum* (Cuv.) [J]. Comparative Physiology and Ecology, 1989, 14(3): 149 - 154.
- [7] Healy J M. Electron microscopic observations on the spermatozoa of a marine "pulmonate" slug, *Onchidium damellii* (Gastropoda, Onchidiacea) [J]. J Submicrosc Cytol, 1986, 18(3): 587 - 594.
- [8] Kenny R, Smith A J. Emergence behaviour of *Onchidium damellii* Semper, 1882 (Gastropoda, Onchidiidae) [J]. J Malac Soc Aust, 1988, 9: 19 - 20.
- [9] Deshpande U D, Nagabhushanam R, Hanumante M M. Reproductive ecology of the marine pulmonate, *Onchidium verruculatum* [J]. Hydrobiologia, 1980, 71(1-2): 83 - 85.
- [10] Deshpande U D, Nagabhushanam R. Seasonal changes in the biochemical composition of the chiton *Chiton iatricus* (Polyplacophora: Mollusca) and the marine pulmonate *Onchidium verruculatum* (Gastropoda: Mollusca) in relation to their reproductive cycles [J]. Marine Biology, 1983, 72(3): 227 - 234.
- [11] Deshpande U D, Nagabhushanam R. Annual reproductive cycle of the marine pulmonate, *Onchidium verruculatum* (Cuvier) and its control by environmental factors [J]. Indian J Mar Sci, 1983, 12(2): 122 - 124.
- [12] Ruthensteiner B, Schaefer K. The cephalic sensory organ in veliger larvae of pulmonates (Gastropoda: Mollusca) [J]. J Morphol, 2002, 251(1): 93 - 102.
- [13] Smith A J, Kenny R. Reproduction and development of *Onchidium damellii* Semper, 1882 [J]. Malac Soc Aust, 1987, 8: 37 - 39.
- [14] 康庆浩,郑家声,金炳鹤. 诱导皱纹盘鲍浮游幼虫附着和变态的物质[J]. 水产学报, 2003, 27(2): 131 - 136.
- [15] Fretter V. Studies on the functional morphology and embryology of *Onchidella celtica* (Forbes and Hanley) and their bearing on its relationships [J]. J Mar Biol Ass U K, 1943, 25(4): 685 - 720.
- [16] Stringer B L. The species of New Zealand Onchidiidae (Mollusca, Gastropoda) and their distribution [J]. N Z J Mar Freshwat Res, 1969, 3: 29 - 45.
- [17] 齐秋贞. 菲律宾蛤仔的生活史[J]. 水产学报, 1987, 11(2): 111 - 118.
- [18] 熊燕,曾和期,谢嗣光. 低旋巴蜗牛胚胎发育的初步研究[J]. 四川动物, 1999, 18(4): 157 - 159.



图版 Plate

1. 受精卵,  $\times 400$ ; 2. 2细胞期, 孵育3.5 h,  $\times 400$ ; 3. 2~4细胞期过渡阶段,  $\times 200$ ; 4. 4细胞期,  $\times 400$ ; 5. 8细胞期,  $\times 400$ ; 6. 桑椹期初期,  $\times 400$ ; 7. 桑椹期,  $\times 200$ ; 8. 囊胚期顶面观,  $\times 300$ ; 9. 囊胚期侧面观,  $\times 300$ ; 10. 囊胚晚期,  $\times 400$ ; 11. 原肠胚,  $\times 200$ ; 12. 原肠期,  $\times 100$ ; 13. 原肠期胚胎开始转动,  $\times 100$ ; 14. 早期担轮幼虫,  $\times 100$ ; 15. "T"形幼虫, 贝壳形成,  $\times 100$ ; 16. "L"形幼虫,  $\times 100$ ; 17. 蘑菇形幼虫,  $\times 250$ 。



图版 Plate

18. 卵内面盘幼虫期, ×200; 19. 正在出卵的面盘幼虫, ×200; 20. 出卵面盘幼虫, ×200; 21. 开口面盘幼虫, ×400; 22. 晚期开口面盘幼虫, ×200; 23. 大面盘幼虫的面盘, ×500; 24. 开始发育的腹足, ×500; 25. 附着期, ×200; 26. 胃泡和“S”形肠道弯曲, ×500; 27. 匍匐幼虫, ×200。