

## 不同体重瘤背石磺性腺发育规律

胡冰, 杨筱珍, 吴旭干, 滕炜鸣, 成永旭\*

(上海水产大学 省部共建水产种质资源发掘与利用教育部重点实验室, 上海 200090)

**摘要:** 利用组织学方法研究了瘤背石磺体重(2—28 g)与性腺发育、性腺指数与肝胰腺指数或卵黄腺指数间的关系, 不同体重瘤背石磺性腺内各期生殖细胞的组成与比例以及瘤背石磺卵子和精子发生的规律。结果表明,

(1) 瘤背石磺的性腺指数有随体重增加而增加的特点: 10 g 以上个体性腺指数达到最高且基本无变化; 不同体重瘤背石磺性腺指数与肝胰腺指数和卵黄腺指数有明显的正相关性 ( $P < 0.05$ ); (2) 6 g 以下组的瘤背石磺性腺滤泡管内未发现有雌性生殖细胞, 6 g 以上组的性腺滤泡管内雄性与雌性生殖细胞并存; (3) 所有瘤背石磺个体性腺内均有精子分布, 6 g 以下个体雄性生殖细胞组成以次级精母细胞为主, 而 6 g 以上个体则以精子为主; 6 g 以上组的雌性生殖细胞成熟程度随体重增加有明显增加, 其中 6—8 g 以卵原细胞为主 (57%), 8—10 g 开始出现外源性卵黄合成期的卵母细胞, 10—14 g 时的外源性卵黄合成期的卵母细胞约为 69%, 且开始出现成熟卵母细胞。(4) 卵子发生共经历 6 期: 分别为卵原细胞期、卵黄合成前卵母细胞期、内源性卵黄合成期、外源性卵黄合成期、近成熟期和成熟卵母细胞期, 成熟卵母细胞直径约为  $(59.36 \pm 3.88) \mu\text{m}$ 。精子发生经历精原细胞、初级精母细胞、次级精母细胞、精子细胞和精子共 5 个阶段, 精子长约  $(52.44 \pm 20.65) \mu\text{m}$ 。石磺体重与性腺发育程度密切相关, 10 g 以上的个体可做为亲本使用。

**关键词:** 瘤背石磺; 体重; 性腺发育; 卵子发生; 精子发生

**中图分类号:** Q959.212 **文献标识码:** A **文章编号:** 0254-5853-(2008)02-0145-07

## Development of Gonad in Different Body Weights of *Onchidium struma*

HU Bing, YANG Xiao-zhen, WU Xu-gan, TENG Wei-ming, CHENG Yong-xu\*

(Key Laboratory of Exploration and Utilization of Aquatic Genetic Resources, Shanghai Fisheries University, Ministry of Education, Shanghai 200090)

**Abstract:** The relationship between body weight and gonad development of *Onchidium struma* was studied using a histology method. The relation between the gonadosomatic index (GSI) and hepatopancreas somatic index (HSI) or vitelline somatic index (VSI) were also studied. The composition of germ cells and the percentage difference of phases of germ cells in gonads were analyzed. Spermatogenesis and oogenesis of *O. struma* were observed. The results showed: (1) The development of gonads in *O. struma* matured as body weight increased. The GSI and HIS or VSI had obvious pertinence respectively ( $P < 0.05$ ). (2) The oocytes appeared in individuals whose body weight was above 6 g and from this time the oocytes and sperm cells coexisted in the gonads. (3) The spermatozoa were found in all individuals. The main germ cells were the secondary spermatocyte in individuals whose body weight fell under 6 g and those with body weights above 6 g had spermatozoa. The individuals who were above 6 g; the oocytes matured as body weight increased. The main elements of the germ cells were oogoia (57%), exogenous vitellogenic oocyte(69%) in the 6-8g individuals and 10-14g individuals respectively. The mature oocytes were first found in the 10-14g individuals. (4) The oogenesis can be divided into 6 stages: oogoia, previtellogenic oocyte, endogenous vitellogenic oocyte, exogenous vitellogenic oocyte, nearly-mature oocyte and mature oocyte ( $\Phi = 59.358 \pm 3.88 \mu\text{m}$ ). The spermatogenesis consisted of five stages: spermatogonia, primary spermatocyte, secondary spermatocyte and spermatozoa ( $52.44 \pm 20.65 \mu\text{m}$ ). We can conclude our research in two points: (1) There is a relationship between body weight and development of gonads. (2) The individual with a body weight above 10 g can be a parent.

收稿日期: 2007-12-19; 接受日期: 2008-02-29

基金项目: 上海市科委基础研究重点项目(04JC14067); 上海市科技兴农重点攻关项目(沪农科攻字 2005D4-3); 江苏省滩涂生物资源与环境保护重点建设实验室开放基金(JLCBE052002)

\* 通讯作者 (Corresponding author), E-mail: yxcheng@shfu.edu.cn

第一作者简介: 胡冰(1983-), 女, 新疆奎屯人, 硕士研究生, 从事水产动物繁殖发育生物学研究。E-mail: hubing124@yahoo.com.cn

**Key words:** *Onchidium struma*; Body weight; Gonad development; Oogenesis; Spermatogenesis

瘤背石磺 (*Onchidium struma*) 隶属于软体动物门 (Mollusca) 腹足纲 (Gastropoda) 肺螺亚纲 (Pulmonata) 柄眼目 (Stylommatophora) 石磺科 (Onchidiidae)。是一种具有重要营养价值和药用价值的经济贝类, 主要分布于我国江、浙、沪沿海咸淡水交汇处的潮间带 (Zhang, 1986; Wang, 2005)。近年来由于环境污染和人为滥捕, 瘤背石磺的自然资源量日趋减少, 迫切需要开展瘤背石磺人工增殖, 以满足市场需求 (Wang, 2006)。

性腺发育状况, 是动物亲本选择的基础。目前, 有关瘤背石磺性腺发育较为详细的研究还比较少, 仅见对瘤背石磺生殖系统和性腺发育进行过简单描述 (Wang, 2006)。石磺的繁殖期常在每年的 5 月中、下旬至 10 月中旬间, 且各时期均能发现不同体重 (多在 2—25 g 左右) 的个体。此段时间的瘤背石磺常在泥面上活动, 且能发现和捕捉, 而小个体 (2—8 g) 石磺间并未发现有如大个体 (10—28 g) 石磺间一样的交配现象 (Teng, 2007)。本文将对这一时期内不同体重瘤背石磺性腺组织结构进行较为详细的观察, 以为瘤背石磺的亲本选择、人工养殖和物种保护等研究提供理论参考资料。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验取材

各体重瘤背石磺于 2007 年 5 月—2007 年 9 月采自上海市崇明岛北支滩涂 (N31°38', E121°41'), 按所采瘤背石磺的体重将其分为 8 组, 分别为: 2—3 g、3—4 g、4—6 g、6—8 g、8—10 g、10—14 g、14—18 g 和 18—28 g (每组瘤背石磺个体的重量均为大于等于下限且小于上限)。每组动物均不少于 10 只。所采样品实验室内称重后进行活体解剖, 取出性腺、肝胰腺和卵黄腺, 分别称重后, 分别计算性腺指数、肝胰腺指数和卵黄腺指数。具体计算公式如下:

性腺指数 (gonadosomatic Index, GSI, %) = 性腺重/体重×100;

肝胰腺指数 (hepatosomatic Index, HSI, %) = 肝胰腺重/体重×100;

卵黄腺指数 (vitellinesomatic Index, VSI, %) = 卵黄腺重/体重×100。

### 1.2 组织切片

用 Bouin's 液固定不同体重瘤背石磺的性腺, 酒精梯度脱水, 二甲苯透明, 石蜡包埋 (56—58℃), Leica RM2016 型切片机连续切片, 切片厚度 5.0 μm, H.E 染色, 在 Olympus BH-2 显微镜下观察拍照。

依据文献 (Zhu, 2005) 将卵细胞分为卵原细胞 (oogonia, OG)、卵黄合成前的卵母细胞 (previtellogenic oocyte, PO)、内源性卵黄合成期卵母细胞 (endogenous vitellogenic oocyte, EN)、外源性卵黄合成期卵母细胞 (exogenous vitellogenic oocyte, EX)、近成熟的卵母细胞 (nearly-mature oocyte, NO) 及成熟期卵母细胞 (mature oocyte, MO)。将雄性生殖细胞分为精原细胞 (spermatogonia, SG)、初级精母细胞 (primary spermatogonia, PSC)、次级精母细胞 (secondary spermatocytes, SSC)、精子细胞 (spermatid, ST) 和精子 (spermatozoa, S)。在显微镜下统计切片上各种卵细胞所占的比例、卵径、核 (N) 及核仁 (Ni) 长度等。计算核质比 (NP) =  $V_n$  (核的体积) /  $V_c$  (细胞的体积), 其中体积根据  $V = 0.523W^2L$  求算 ( $W$  为最大宽度,  $L$  为最大长度) (Xue, 1987), 每个性腺各重复 3—5 个样品。卵细胞和雄性生殖细胞直径的测量均依据 Medina et al (1996) 的方法, 均为有核细胞的长径。

### 1.3 数据分析

采用 SPSS 13.0 软件对实验数据进行统计分析, 用 Levene 法进行方差齐性检验, 不满足齐性方差时对百分比数据进行反正弦或者平方根处理, 采用 ANOVA 对实验结果进行方差分析, 采用 Tukey's 法进行多重比较, 取  $P < 0.05$  为差异显著, 在 Excel 上绘制相关图表。

## 2 结果

### 2.1 不同体重瘤背石磺性腺指数、肝胰腺指数和卵黄腺指数的变化

瘤背石磺性腺指数、肝胰腺指数和卵黄腺指数均有随体重增加而增加的趋势 (图 1)。

性腺指数与肝胰腺指数、卵黄腺指数均有明显的正相关 (图 2) ( $P < 0.05$ )。其中在 10 g 以下组和 10 g 以上组间性腺指数有显著差异 ( $P < 0.05$ ), 10 g 以上组性腺指数 ( $1.42 \pm 0.24$ ) 约为 10 g 以下组 ( $0.74 \pm 0.31$ ) 的 2 倍, 10 g 以上, 性腺指数基本保

持不变约为  $1.42 \pm 0.24$ ; 肝胰腺指数在 14g 以上组为最大, 约为  $6.51 \pm 0.17$ ; 卵黄腺在 4—6g 组才能明显分辨出来, 并随着体重增加卵黄腺指数逐渐增大。

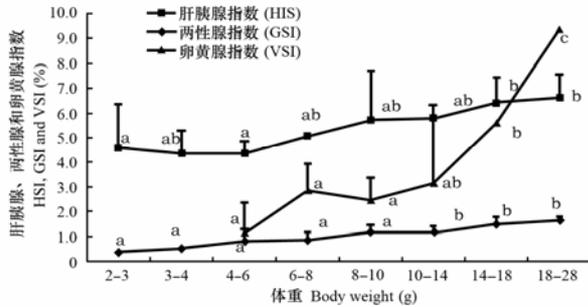


图 1 不同体重 (2—28 g) 瘤背石磺性腺指数、肝胰腺指数和卵黄腺指数变化情况

Fig. 1 The change in the GSI, HIS and VSI in different body weight groups of *Onchidium struma* (2-28g)

雄性生殖细胞分布为主, 未发现有雌性生殖细胞。腺泡管中常同时含有各期雄性生殖细胞, 且同期雄性生殖细胞常聚集在一起, 呈簇排列 (图 5A)。

6g 以上瘤背石磺性腺腺泡管内开始出现雌性生殖细胞, 此时在性腺腺泡管内各期雄性生殖细胞和雌性生殖细胞同时存在 (图 5B)。其中 6g 以下的瘤背石磺雄性生殖细胞组成以次级精母细胞为主, 6g 以上组以精子为主 (图 3), 在性腺中央可见明显的收集管, 管内聚集着大量精子 (图 5C, S)。6g 以上组随体重增加雌性生殖细胞的成熟程度明显增大 (图 4) ( $P < 0.05$ ), 其中 6—8g 组的个体性腺中生殖细胞主要以卵原细胞为主, 约占卵细胞的 57%。8—10g 组开始出现内源性卵黄合成期卵母细胞 (图 5D, EN), 在 10—14g 时其性腺生殖细胞以外源性卵黄合成期卵母细胞为主 (比例约为 69%) (图 5E, EX)。18—28g 组的个体性腺中开始出现大量近成熟卵母细胞 (图 5G, NO), 并出现产卵亲体。

### 2.3 卵子发生

瘤背石磺卵子发生始于 6g 以上的个体, 卵细胞由腺泡基膜处发育, 在靠近基膜常见不同发育期的卵细胞 (图 5F)。卵细胞的发育经历了卵原细胞期(OG)、卵黄合成前卵母细胞期(PO)、内源性卵黄合成期(EN)、外源性卵黄合成期(EX)、近成熟期(NO)和成熟卵母细胞期(MO), 共 6 期。各期的卵细胞主要特征见表 1。卵细胞由卵原细胞至成熟卵母细胞,

### 2.2 不同体重瘤背石磺性腺的组织学

对各瘤背石磺 (2—28g) 性腺组织切片进行观察后发现, 6g 以下的瘤背石磺性腺腺泡管内以各级

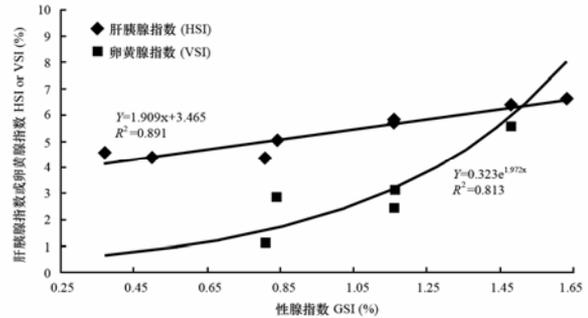


图 2 不同体重 (2—28 g) 瘤背石磺性腺指数、肝胰腺指数及卵黄腺指数的相关性

Fig. 2 The relationship between GSI, HSI and VSI in different body weights of *Onchidium struma* (2-28g)

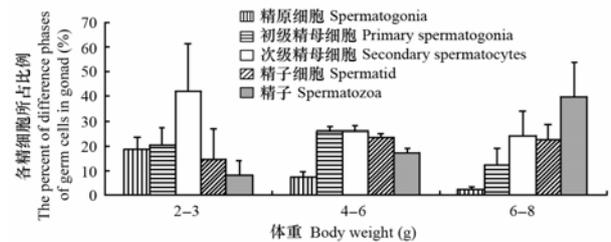


图 3 不同体重 (2—8g) 瘤背石磺性腺中各雄性生殖细胞所占比例

Fig. 3 The percentage difference of phases of germ cells in gonads in different body weight groups of *Onchidium struma* (2-8g)

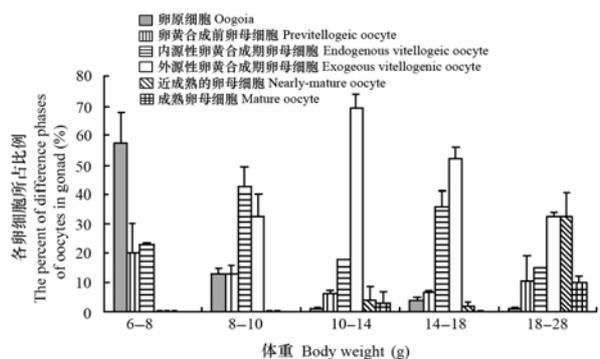


图 4 不同体重 (6—28g) 瘤背石磺性腺中各卵细胞所占比例

Fig. 4 The percentage difference of phases of oocytes in gonads in different body weight groups of *Onchidium struma* (6-28g)

表 1 瘤背石磺各类卵细胞的主要特征  
Tab. 1 The characteristics of oocyte stages of *Onchidium struma*

指标 Index	卵原细胞 Oogonia	卵黄合成前 卵母细胞 Previtellogenic oocyte	内源性卵黄合 成期卵母细胞 Endogenous vitellogenic oocyte	外源性卵黄合 成期卵母细胞 Exogenous vitellogenic oocyte	近成熟卵 母细胞 Nearly-mature oocyte
平均卵径 Average diameter of eggs ( $\mu\text{m}$ )	13.81 $\pm$ 2.25 <sup>e</sup>	19.05 $\pm$ 4.13 <sup>d</sup>	30.86 $\pm$ 8.55 <sup>e</sup>	50.1 $\pm$ 11.49 <sup>b</sup>	59.98 $\pm$ 7.86 <sup>a</sup>
核长度或直径 Average diameter of nuclear ( $\mu\text{m}$ )	7.69 $\pm$ 1.77 <sup>e</sup>	9.93 $\pm$ 1.81 <sup>d</sup>	14.53 $\pm$ 2.90 <sup>e</sup>	14.53 $\pm$ 2.90 <sup>b</sup>	29.23 $\pm$ 3.48 <sup>a</sup>
核仁长度或直径 Average diameter of nucleolus ( $\mu\text{m}$ )	1.37 $\pm$ 0.24 <sup>d</sup>	1.87 $\pm$ 0.49 <sup>c</sup>	2.56 $\pm$ 0.53 <sup>b</sup>	3.82 $\pm$ 0.73 <sup>a</sup>	3.92 $\pm$ 0.77 <sup>a</sup>
核质比 NP	0.24 $\pm$ 0.11 <sup>a</sup>	0.23 $\pm$ 0.07 <sup>ab</sup>	0.19 $\pm$ 0.05 <sup>b</sup>	0.16 $\pm$ 0.04 <sup>bc</sup>	0.13 $\pm$ 0.04 <sup>c</sup>

同一行数据右上角的不同字母代表组间差异显著( $P<0.05$ )。

The different letters on the top right corner of the same line dates shows the remarkable differences among the same group ( $P<0.05$ ).

平均卵径逐渐增加, 近成熟卵母细胞卵径约是卵原细胞的 4 倍, 核径也随着卵细胞的发育逐渐增加, 核质比则逐渐下降。卵原细胞发育至内源性卵黄合成期卵母细胞, 期间胞质较为致密, H.E 染色呈嗜碱性(图 5D, EN)。外源性卵母细胞胞体较大, 胞质松散呈强嗜酸性(图 5E, EX)。近成熟卵母细胞与成熟卵母细胞卵径基本接近, 完全或部分脱离腺泡基膜, 但胞核仍存在, 胞浆内未见有脂滴分布(图 5G, NO)。成熟卵母细胞近圆形, 直径约为 59.358 $\pm$ 3.88  $\mu\text{m}$ , 胞浆中有大量脂滴分布, 细胞完全脱离细胞基膜位于腺泡中部(图 5H, MO)。

#### 2.4 精子发生

各期雄性生殖细胞在不同(2—28g)的瘤背石磺个体性腺中均有分布。精子发生经历精原细胞(SG)、初级精母细胞(PSC)、次级精母细胞(SSC)、精子细胞(SC)和精子(S), 共 5 个阶段。同期的雄性生殖细胞常成群分布。随着雄性生殖细胞发育, 细胞胞体逐渐减小。精原细胞长径约为(12.18 $\pm$ 1.74)  $\mu\text{m}$ , 初级精母细胞和次级精母细胞胞体长径分别为(8.97 $\pm$ 0.64)  $\mu\text{m}$ 和(5.83 $\pm$ 0.65)  $\mu\text{m}$ , 精子细胞的长径仅为(1.28 $\pm$ 0.24)  $\mu\text{m}$ 。瘤背石磺精子长约(52.44 $\pm$ 20.65)  $\mu\text{m}$ , 早期成簇分布, 头部为球形(图 5B, S), 后期头部变成梭形或直线形(图 5C', S)。

### 3 讨论

#### 3.1 不同体重瘤背石磺性腺指数、肝胰腺指数和卵黄腺指数变化规律

本研究发现不同体重瘤背石磺性腺指数与肝胰腺指数和卵黄腺指数均有正相关性: 随着石磺体重的增加, 其性腺指数、肝胰腺指数和卵黄腺指数

也逐渐增加。这与 Teng(2007)对瘤背石磺不同性腺发育阶段, 性腺指数与肝胰腺指数和卵黄腺指数的相关研究结果一致, 但其并没有探讨体重与性腺的关系。有研究认为瘤背石磺性腺指数、肝胰腺指数和卵黄腺指数均有正相关的趋势, 可能与瘤背石磺肝胰腺能向性腺提供高不饱和脂肪酸, 而卵黄腺由于含有较高的蛋白成分, 为性腺发育贮存蛋白有关(Teng, 2007), 也有人认为瘤背石磺卵黄腺所分泌的蛋白, 在排卵过程中包裹于受精卵周围, 为胚胎发育提供营养(Deshpande, 1983)。有关肝胰腺和卵黄腺对性腺发育的真正作用还有待于更为深入的研究。

#### 3.2 瘤背石磺性腺发育规律及其应用

瘤背石磺为雌雄同体动物, 本研究发现较小的瘤背石磺(6g以下), 性腺腺泡内以雄性生殖细胞为主, 未见有雌性生殖细胞的分布, 这与许多低等动物雄性生殖细胞先发育的规律一致(Yu, 2003; Liu, 2003, 2007)。雌性生殖细胞出现在6g以上, 而成熟的卵母细胞出现在10g以上的性腺中, 鉴于成熟精子在各组性腺中均有发现, 我们认为野外收集石磺亲本可选择10g以上的石磺个体。

有关雌雄同体生殖细胞组成的研究, 目前在双壳类动物中已有总结。认为在在双壳类性腺腺泡的生殖细胞组成主要有两种类型(Wang, 1999): 一是滤泡混合型, 即两性生殖细胞在同一滤泡中出现; 二是滤泡并存型, 即雌雄生殖细胞分别位于不同的滤泡中, 雌雄滤泡并存于性腺中的不同区域。虽然 Yu (2003)对与石磺同属于腹足纲的软体动物泥螺性腺进行了观察, 也发现泥螺是雄性先熟的个体, 但对性腺滤泡生殖细胞组成类型并没有进行描述。石磺的进化程度与双壳类动物相近, 本研究结果显

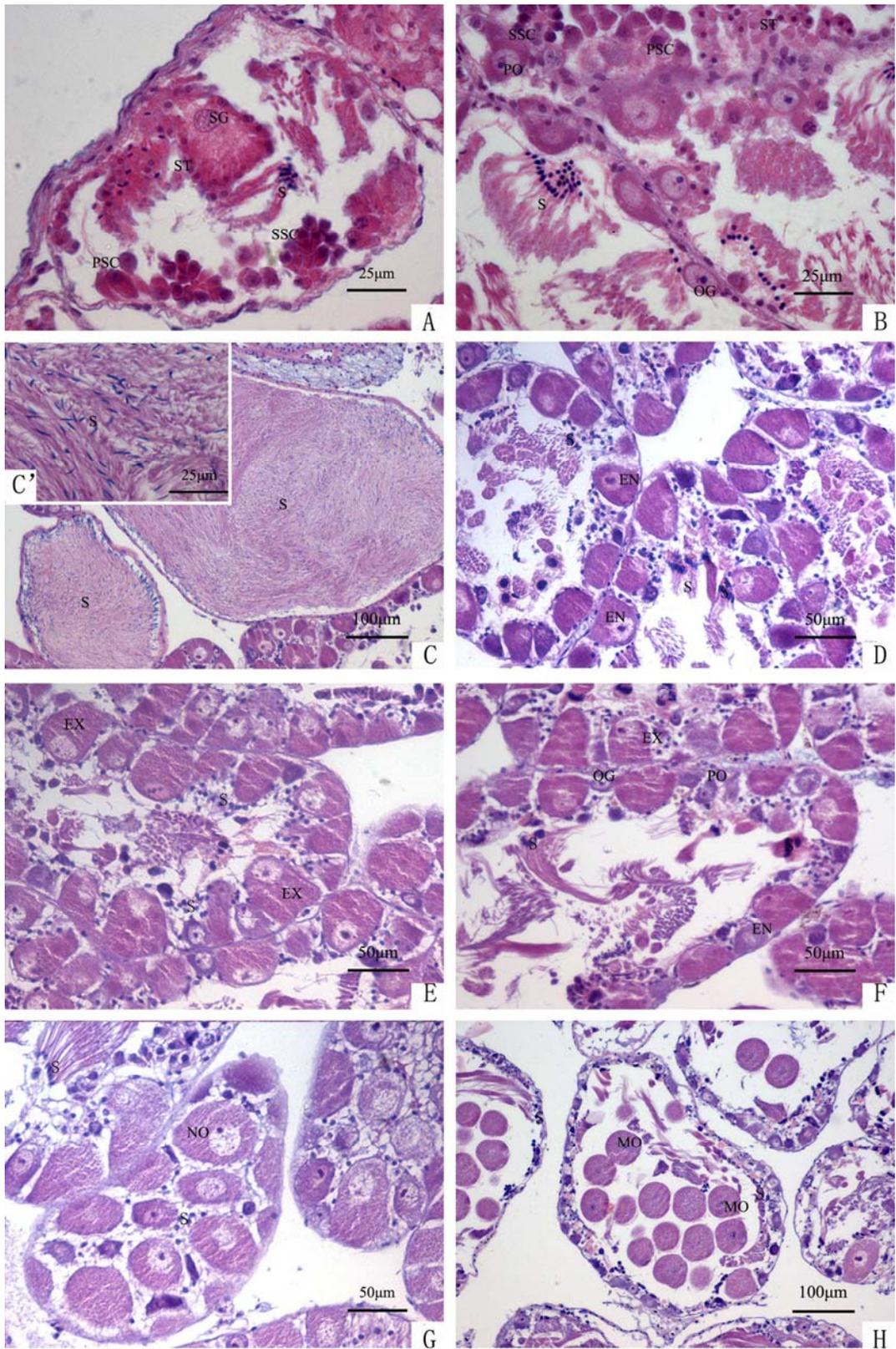


图 5 不同体重瘤背石磺性腺的组织结构

Fig. 5 Histological configuration of gonads in different body weight groups of *Onchidium struma*

SG: 精原细胞(Spermatogonia); PSC: 初级精母细胞(Primary spermatocyte); SSC: 次级精母细胞(Secondary spermatocyte); ST: 精子细胞(Spermatid); S: 精子(Spermatozoa); OG: 卵原细胞(Oogonia); PO: 卵黄合成前期卵母细胞(Previtellogenic oocyte); EN: 内源性卵黄合成期卵

母细胞(Endogenous vitellogenic oocyte); EX: 外源性卵黄合成期卵母细胞(Exogenous vitellogenic oocyte); NO: 近成熟期卵母细胞(Nearly-mature oocyte); MO: 成熟期卵母细胞(Mature oocyte)。

A: 2—3g瘤背石磺性腺, 未发现雌性生殖细胞, 各级雄性生殖细胞并存, 呈簇状(The gonad of 2-3g *Onchidium struma*, the oocytes can not be found, difference phases of germ cells coexisted);

B: 6—8g瘤背石磺性腺, 开始出现雌性生殖细胞(The oocytes appeared in the gonad of 6-8g *Onchidium struma*);

C: 8—10g瘤背石磺性腺中部收集管, 其中充满大量成熟精子(The collected pipe in the gonad of 8-10g *Onchidium struma*, full in spermatozoas);

C': 示将收集管内精子放大部分(Showed the amplified photograph of spermatozoas);

D: 8—10g瘤背石磺性腺, 腺泡中主要以内源性卵母细胞为主(The gonad of 8-10g *Onchidium struma*, the main type cell is endogenous vitellogenic oocyte);

E: 10—14g瘤背石磺性腺, 腺泡中主要以外源性卵母细胞为主(The gonad of 10-14g *Onchidium struma*, the main type cell is exogenous vitellogenic oocyte);

F: 性腺中各级卵细胞贴近基膜生长发育(Difference phases of oocytes closely distributed in basal membrane);

G: 18—28g瘤背石磺性腺, 示大量近成熟卵母细胞(The gonad of 18-28g *Onchidium struma*, showed the amount of mature oocyte);

H: 排卵期瘤背石磺性腺, 充满成熟期卵细胞(The gonad of ovulated *Onchidium struma*, showed the mature oocyte)。

示: 6g以上瘤背石磺性腺滤泡中, 同时并存雌雄生殖细胞属滤泡混合型。这与尖紫蛤(*Hiatula acuta*)的滤泡类型(Yang, 1994)一致, 均属滤泡混合型。但与海湾扇贝(*Argopecten irradians*)和黄边糙鸟蛤(*Trachycardium flavum*)生殖腺同时存在雄性腺泡和雌性腺泡, 两种腺泡交错排列, 雄性生殖细胞在雄性腺泡内发育成熟, 雌性生殖细胞在雌性腺泡内发育成熟属滤泡并存型不同(Shen, 1996; Wu, 2004)。Wu(2002)观察发现波纹巴非蛤存在两种滤泡结构类型, 但由雌性逆转为雄性时, 其生殖腺雌性滤泡内卵细胞退化后, 同一滤泡, 其壁上的原始精原细胞开始生长发育。这些研究结果的差异可能与动物的物种及进化程度不同有关。

在光镜下, 各种贝类各期雄性生殖细胞和雌性生殖细胞形态非常相似, 但精子的形状种间有较大差异, 波纹巴非蛤(*Paphia undulata*)、虾夷扇贝(*Patinopecten yesoensis*)和贻贝(*Mussel mytiluse-*

*dulis*)的精子呈三角形或子弹形(Wu, 2000; Chen, 1999; Leng, 1999), 而瘤背石磺和黄边糙鸟蛤(*T. flavum*)的精子均呈长梭形。长形精子的分布形状也有差异, 瘤背石磺后期精子的分布呈线状, 而黄边糙鸟蛤(*T. flavum*)和波纹巴非蛤(*P. undulata*)的精子分布则呈云雾状或涡流状(Wu, 2000, 2004)。

本研究通过对这一时期内(5—10月间)不同体重瘤背石磺性腺组织结构进行仔细观察后发现, 瘤背石磺的性腺有随体重增加而发育越成熟的规律, 说明同一时期由于石磺的差异, 可能存在着不同性腺发育阶段的石磺, 通过衡量其体重的高低即能初步判定出其性腺发育状况。直至10g以上石磺性腺中均有成熟精子和卵母细胞的分布, 我们认为10g以上石磺个体可作为亲本, 这一研究结果将为人工繁殖石磺亲体的选择提供很有意义的参考资料。

## 参考文献:

- Britton KM. 1984. The onchidiacea(Gastropoda, Pulmonata) of Hong Kong with a worldwide review of the genera [J]. *Journal of Molluscan Studies*, **50**(3):179-191.
- Chen LJ, Ning SX, Li CM. 1999. Histology studies on the male reproductive system in of Scallop *Patinopecten yesoensis* (Lamellibranchia, Mollusca)[J]. *Fisheries Science*, **18**(2):7-11.[陈立江, 宁淑香, 李春茂. 1999. 虾夷扇贝雄性生殖系统的组织学研究. 水产科学, **18**(2):7-11.]
- Deshpande UD, Nagabhushanam R. 1983. Annual reproductive cycle of the marine pulmonate, *Onchidium verruculatum*(Cuvier) and its control by environmental factors [J]. *Indian Journal of Marine Sciences*, **12**(2): 122-124.
- Du NS, Lai W, Cheng PC, et al. 1999. Study on vitellogenesis of eriocheir sinensis [J]. *Acta Zoologica Sinica*, **45**(1): 88-92. [堵南山, 赖伟, 陈鹏程, 等. 1999. 中华绒螯蟹卵黄形成的研究[J]. 动物学报, **45**(1): 88-92.]
- Hong SG. 1992. Studies on oogenesis in prawn penaeus peniciliatus II: vitellogenesis[J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, **23**(3): 280-284. [洪水根. 1992. 长毛对虾卵子发生的研究 II: 卵黄发生. 海洋与湖沼, **23**(3): 280-284.]
- Leng CL, Li CM, Chi ZH. 1999. Histology of the female reproductive system in *Mussel mytilus edulis* (Lamellibranchia, Mytiloidea)[J]. *Fisheries Science*, **18**(3): 26-29. [冷春玲, 李春茂, 迟庄宏. 1999. 贻贝雌性生殖系统的组织学研究. 水产科学, **18**(3): 26-29.]
- Liu DJ, Xie KE. 2003. Reproductive biology of *Coelomaetra antiquata*[J]. *Chinese Journal of Zoology*, **38**(4): 10-15. [刘德经, 谢开恩. 2003. 西施舌的繁殖生物学. 动物学杂志, **38**(4): 10-15.]
- Liu HJ, Sun CH. 2007. Histological studies on sex differentiation and gonad development of *Paralichthys olivaceus*[A]. Collection of Literatures on China's Saltwater Aquaculture[C]. 77.[刘海金, 孙朝徽. 2007. 牙鲆性别分化及性腺发育的组织学研究. 全国海水养殖学术研讨会论文集摘要集, 77.]
- Medina A, Vila Y, Mourente G, et al. 1996. A comparative study of the ovarian development in wild and pond-reared shrimp, *Penaeus*

- kerathurus* (Forsk., 1775) [J]. *Aquaculture*, **148**: 63-75.
- McFarlane ID. 1981. In the intertidal homing gastropod on *Chidium verruculatum* (Cuv.) The outward and homeward trails have a different information content [J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **51**(2-3): 207-218.
- Marcus Edu BR. 1971. On some euthyneuran gastropods from the Indian and Pacific oceans [J]. *Proc Malacol Soc Lond*, **395**: 355-368.
- Ma XT. 1982. Biology and collection of seashells in China[M]. Beijing: Ocean Press, 40. [马绣同. 1982. 我国海产贝类及其采集. 北京: 海洋出版社, 40.]
- McFarlane I D. 1980. Trail-following and trail-searching behaviour in homing of the intertidal gastropod mollusk, *Onchidium verruculatum* [J]. *Mar Behav Physiol*, **7**(1): 95-108.
- Ruthensteiner B, Schaefer K. 2002. The cephalic sensory organ in veliger larvae of *Pulmonates* (Gastropoda: Mollusca) [J]. *Journal of Morphology*, **251**(1): 93-102.
- Shen JF, Yang AG, Yan JP. 1996. On the sex gonad development and reproductive cycle of clam *Paphia undulata*[J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, **27**(6): 632-636. [沈决奋, 杨爱国, 燕敬平. 1996. 海湾扇贝性腺发育的初步研究. 海洋与湖沼, **27**(6): 632-636.]
- Teng WM. 2007. Studies on biochemical composition changes and reproductive technology of *Onchidium struma*[D]. Master thesis from Shanghai Fisheries University. 27-35. [滕炜鸣. 2007. 瘤背石磺繁殖技术及其生化组成的变化研究. 上海水产大学硕士学位论文, 27-35.]
- Wang JQ, Cheng YX, Wu XG, et al. 2005. Morphological Characteristics, Living Habitus and Reproductive Behavior of *Onchidium struma*[J]. *Chinese Journal of Zoology*, **40** (1): 32-40. [王金庆, 成永旭, 吴旭干, 等. 2005. 瘤背石磺的形态、习性和生殖行为. 动物学杂志, **40** (1): 32-40.]
- Wang JQ, Cheng YX, Wu XG, et al. 2006. Reproductive system and gonadal development of *Onchidium struma*[J]. *Chinese Journal of Zoology*, **40** (1): 19-26. [王金庆, 成永旭, 吴旭干, 等. 2006. 瘤背石磺的生殖系统和性腺发育. 动物学杂志, **40** (1): 19-26.]
- Wang XF, Yu XY, Wang JY, 1999. The Hermaphrodites and Sex-reversal of *Atrina pectinata* Linnaeus and *Pinna bicolor* Gmelin [J]. *Journal of Zhanjiang Ocean University*, **19**(4): 6-1. [王梅芳, 余祥勇, 王君彦. 1999. 两种栉江珧雌雄同体及性转化现象. 湛江海洋大学学报, **19**(4): 6-1.]
- Wu HL, Wang HY, Zhao PS, Zeng JF, Cheng ZX. 2004. Histological studies on gonad of *Trachycardium flavum*(Linnaeus) [J]. *Natural Science Journal of Hainan University*, **22** (2): 143-150. [吴洪流, 王红勇, 赵平孙, 曾纪锋, 陈振贤. 2004. 黄边糙鸟蛤生殖腺的组织学研究. 海南大学学报自然科学版, **22** (2): 143-150.]
- Wu HL, Wu CY, Chen XF et al. 2000. Histological studies on male gonad in *Paphia(Paratapes)undulata*[J]. *Natural Science Journal of Hainan University*, **18**(2): 169-174. [吴洪流, 伍春雨, 陈雪芬, 等. 2000. 波纹巴非蛤雄性生殖腺的组织学观察. 海南大学学报自然科学版, **18**(2): 169-174.]
- Xue LZ, Du NS, Lai W. 1987. Histology of female reproductive system in Chinese mitten-handed crab, *Eriocheir sinensis*—crustacea, decapoda[J]. *Journal of East China Normal University(Natural Science)*, (3): 88-96. [薛鲁征, 堵南山, 赖伟. 1987. 中华绒螯蟹雌性生殖系统的组织学研究. 华东师范大学学报(自然科学版), (3): 88-96.]
- Yang YC, Li FX. 1994. A study on the reproductive cycle of *Hiatula acuta*[J]. *Tropic Oceanology*, **13**(2): 61-67. [杨耀聪, 李复雪. 1994. 尖紫蛤生殖周期的研究. 热带海洋, **13**(2): 61-67.]
- Yu H, Wang YN, Wang GL, Su WF. 年代? Histology of the Reproductive System in *Bullacta exarata*[J]. *Chinese Journal of Zoology*, **38**(4): 5-9. [於宏, 王一农, 王国良, 苏文锋. 2003. 泥螺生殖系统的组织学. 动物学杂志, **38**(4): 5-9.]
- Zhang YR, Zhou SM, Lu WP, He L, Chen KP. 1986. A preliminary study on the *Onchidium* sp. in Shanghai area. In: Chinese Mollusk Society Ed[A]. Collection of Literatures on Mollusk (No. 2) [C]. Beijing: Science Press, 153. [张媛溶, 周昭曼, 卢卫平, 等. 1986. 上海沿海蛤类石磺的初步研究. 贝类学论文集第二辑. 中国贝类学会编. 北京: 科学出版社, 153.]
- Zhu DF, Wang CL, Yu HW. 2005. Oogenesis, oocyte activation and early cleavage of *Portunus trituberculatus* [J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, **6**(5): 423-429. [朱冬发, 王春琳, 余红卫. 2005. 三疣梭子蟹 (*Portunus trituberculatus*) 卵子发生、激活与早期卵裂的细胞学观察. 海洋与湖沼, **6**(5): 423-429.]
- Zhao ZJ, Li FX, Ke CH. 1991. On the sex gonad development and reproductive cycle of clam *Paphia undulata*[J]. *Journal of Fisheries of China*, **15**(1): 1-8. [赵志江, 李复雪, 柯才焕. 1991. 波纹巴非蛤的性腺发育和生殖周期. 水产学报, **15**(1): 1-8.]