

牡蛎鳃的发生与研究*

李孝绪

(中国科学院海洋研究所, 青岛)

收稿日期: 1989年5月7日

关键词 软体动物, 牡蛎, 鳃的发生, 演化

提要 本文详细描述了长牡蛎鳃的发生过程。直线铰合后期, 幼虫外套膜两侧各形成一内褶——鳃原基, 变态前它们在足的后方相互愈合, 将外套腔分为上、下两部分, 与此同时, 鳃原基横裂出7~8对鳃丝, 组成左、右内鳃瓣。在鳃的生长过程中, 上、下行鳃丝同时增长, 而不是象过去推测的那样, 先形成下行鳃丝, 顶端折回后再形成上行鳃丝。当稚贝达3~4mm时, 左、右外鳃瓣以相同的方式发生。

双壳类软体动物的鳃是非常重要的呼吸和滤食器官, 很早就得到贝类学者的重视。在形态解剖、结构与功能和生理等方面做了大量的研究工作。一些学者如 Cooke 等^[9]、White^[12]等曾根据鳃的形态解释双壳类的系统演化关系。Yonge 根据贻贝 (*Mytilus edulis*) 的早期发生以及形态与功能相统一的观点讨论了双壳类鳃的演化, 对传统的概念提出了异议, 指出了它们的局限性^[14]。以后 Nelson & Yonge^[11] Ansell^[7]分别对美洲牡蛎 (*Crassostrea virginica*) 和帘蛤 (*Venus striatula*) 内鳃瓣的早期发生作了研究, 证实了 Yonge 的论点。本实验从长牡蛎 (*Crassostrea gigas*) 鳃的发生方式上进一步充实了这一观点。并且根据鳃的早期发生和它们的形态比较, 鉴定了牡蛎的幼贝。

I. 材料和方法

实验用的长牡蛎采自青岛薛家岛附近的海区。实验从1984年6月至10月在中国科学院海洋研究所进行。

从亲贝生殖腺中取得雌、雄生殖细胞, 进行

人工受精, 幼虫培养采用我国目前常用的方法。每天换水后添加等鞭金藻 (*Isochrysis galbana*)、褐指藻 (*Phaeodactylum tricornutum*)、小球藻 (*Chlorella* sp)、扁藻 (*Platymonas* sp) 四种单细胞藻的混合饵料, 投饵密度视发育时期不同而异。培养水温为18~25℃。培养缸放在避光处。变态时, 用牡蛎壳做附着基, 幼贝养在流动的海水中。

从D型幼虫开始在显微镜或解剖镜下连续观察鳃的形态发育。中性红活体染色, 硫酸镁麻醉。在镜下解剖, 并绘制成图。

II. 结果

牡蛎的鳃, 从D型幼虫期开始出现。首先是两侧外套膜向外套腔内褶皱各形成一条状的鳃基(见图1a)。随着幼虫的生长, 鳃基的长、宽不断增加(图1b), 两侧的鳃基在足的后方愈合, 而后横裂形成数条鳃丝(图1c)。至变态时

* 中国科学院海洋研究所调查研究报告第1696号; 本实验是在齐钟彦、张福绥先生指导下完成的, 在此深表感谢。

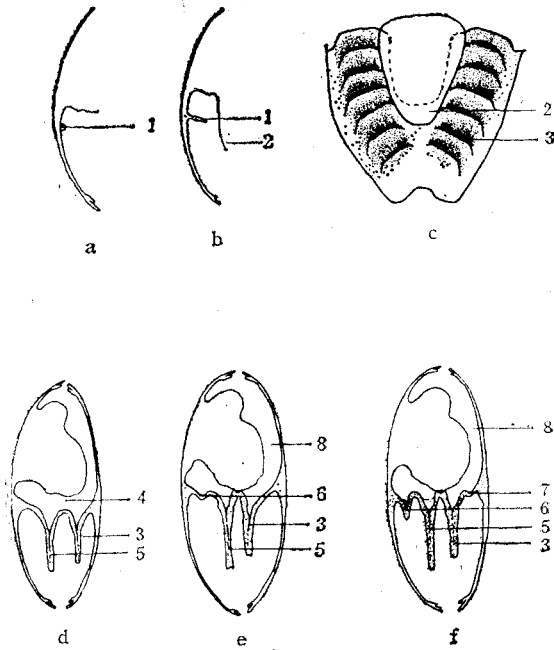


图1 长牡蛎鳃的发生

Fig. 1 Gill development of *Crassostrea gigas*

a—c. 幼虫期, d—f. 幼贝

1. 鳃基; 2. 足; 3. 右侧内鳃瓣; 4. 鳃上腔; 5. 左侧内鳃瓣; 6. 左侧外鳃瓣; 7. 右侧外鳃瓣; 8. 侧水腔

每侧已具7~8条鳃丝(见图2)。这些鳃丝将发育成鳃的左、右两个内鳃瓣,但此时它们并不具有成体鳃的结构与功能(见图4,左)。由于愈合,鳃将幼虫的外套腔分为鳃上腔和鳃下腔两个部分。变态后,鳃丝的数目迅速增加。随着足、前闭壳肌、面盘的消失,鳃的位置向前移至唇瓣的后方。与此同时,鳃丝的中部向下生长,上、下行鳃丝的长度同时增加,两侧各形成一个“V”字形的内鳃瓣(图1d)。而且各侧的鳃丝之间开始由丝状结构在顶端(每侧上、下行鳃丝的交界处)相连。鳃上纤毛逐渐形成,并开始滤食和驱动水流(见图4,左)。

牡蛎的外鳃瓣出现较晚,而且两侧异律发生。壳长为3mm和4mm时,左、右外鳃瓣分别形成,但二者的发生方式完全相同(见图1, e, f)。首先是内鳃瓣下行鳃丝与外套膜的交界处水平加长,形成许多鳃丝,这便是外鳃瓣的雏

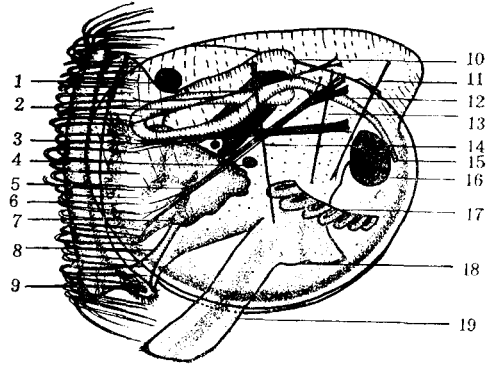


图2 变态期长牡蛎幼虫的形态

Fig. 2 Larva of *Crassostrea gigas* at metamorphosis

1. 前闭壳肌; 2. 前面盘缩肌; 3. 中面盘缩肌; 4. 眼点; 5. 后面盘缩肌; 6. 面盘; 7. 消化盲囊; 8. 食道; 9. 口; 10. 胃; 11. 后缩足肌; 12. 肠; 13. 中缩足肌; 14. 前缩足肌; 15. 肛门; 16. 后闭壳肌; 17. 鳃; 18. 足丝腺; 19. 足

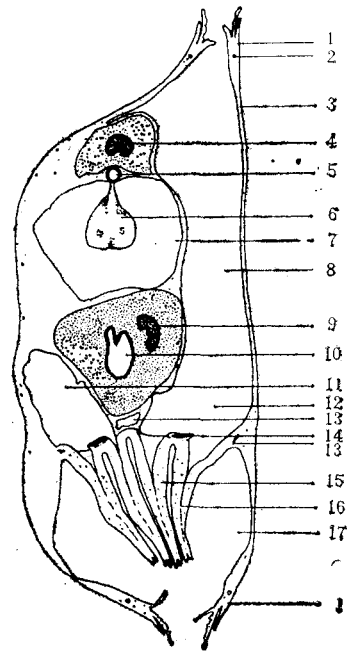


图3 长牡蛎的横切面

Fig. 3 Transverse section of *Crassostrea gigas*

1. 外套缘; 2. 外套动脉; 3. 外套膜; 4. 直肠; 5. 后大动脉; 6. 心室; 7. 围心腔; 8. 侧水腔; 9. 肠; 10. 胃; 11. 左侧鳃上腔; 12. 右侧鳃上腔; 13. 入鳃血管; 14. 出鳃血管; 15. 内鳃瓣; 16. 外鳃瓣; 17. 鳃上腔

形,随着鳃丝的中部向下伸长,上、下行鳃丝同时形成。然后它们与内鳃瓣以相同的方式继续

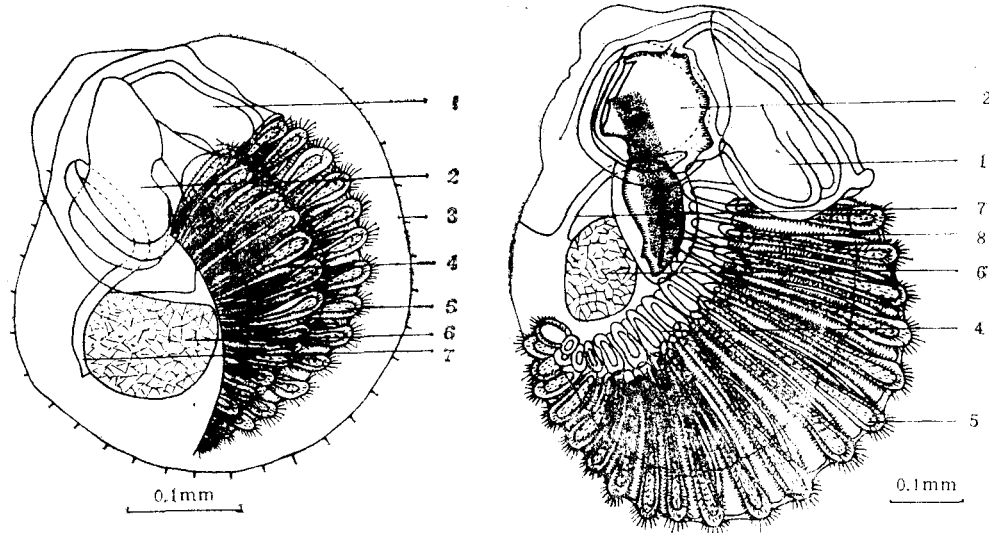


图4 牡蛎幼贝 左: 长牡蛎; 右: 食用牡蛎(从 Yonge)。

Fig. 4 Oyster spats. Left: *Crassostrea gigas*; right: *Ostrea edulis* (from Yonge)

1.唇瓣; 2.胃; 3.外套膜; 4.右侧内鳃瓣; 5.左侧内鳃瓣; 6.闭壳肌; 7.直肠; 8.晶杆

生长。壳长约 8mm 时, 内鳃瓣的丝间联系已达 4 条左右。每隔 12 条鳃丝, 内鳃瓣的上、下行鳃丝彼此愈合, 形成板间联系(将发育成鳃间隔膜)。左、右内鳃瓣的交界处形成一条入鳃血管; 每侧内、外鳃瓣的交界处各形成一条出鳃血管, 鳃板间通过板间联系开始出现一些血管。与此同时, 内鳃瓣鳃丝的顶端变平, 其中部向内略陷便形成食物沟。随着丝间联系的继续增多, 鳃丝数目的不断增加和鳃的结构逐渐完善, 鳃已基本达到成体时的形态。

至成体(见图 3), 外套腔中、内鳃瓣上行鳃丝的基部与内脏团相连, 各鳃的基部又彼此互联, 这样便形成一个双“W”型。鳃的基部有 5 条鳃血管。每侧“W”型鳃的中央基部各有一支出鳃血管, 左、右两侧鳃的连接处及鳃与外套膜的连接处各有一条入鳃血管。鳃上还有许多将鳃瓣分割成许多小室的鳃间膜。

后生壳约 0.6mm 时, 长牡蛎两侧的鳃丝长度几乎相等, 而后左侧内鳃瓣的生长速度略快于右侧。壳长约为 1mm 时, 左侧具 16~20 条鳃丝, 右侧具 15~19 条鳃丝, 右侧鳃丝的长度是对应的左侧鳃丝的四分之三左右(见图 4,

左)。

III. 讨 论

根据实验, 长牡蛎 (*C. gigas*) 鳃的早期发生(两侧内鳃瓣的发生)与 Nelson & Yonge^[11]对美洲牡蛎 (*C. virginica*), Ansell^[7]对帘蛤 (*Venus striatula*) 的描述基本一致, 即幼虫后期形成的水平鳃丝的中部向下生长(上、下行鳃丝同时生长), 每侧各形成一“V”字型的内鳃瓣。这种发生过程与以往 Cooke^[9]等学者的推测差异较大。过去根据形态解剖提出双壳类的鳃应起源于彼此相互独立的两排鳃丝, 这些鳃丝逐渐加长, 形成下行鳃丝, 达到一定程度时顶端折回, 鳃丝再向上生长, 形成上行鳃丝, 鳃丝之间出现纤毛连接; 进一步演化, 鳃的上行板分别与足(内脏团)或外套膜愈合, 鳃板之间出现板间联系; 最后丝间和板间的纤毛联系都由结缔组织替代^[9]。从鳃的结构与功能彼此统一的观点考虑, 假如鳃是以传统假设的方式演化, 那么“在食物沟完全形成以前, 鳃将不具有滤食的功能”^[14]。一般来说, 幼虫附着后, 很快就转入以鳃为主的滤食方式获得食物。以牡蛎为例, 变

态后不久,鳃顶端的纤毛便向口端摆动形成水流和食物流,以达到摄食的目的。再则,牡蛎每侧的内、外鳃瓣都是由外套膜的同处以次分化形成,也就是说鳃基仅向一个方向生长,在鳃的发生过程中逐次分化形成内鳃瓣和外鳃瓣,而不是向两个方向生长,分别形成内、外鳃瓣。显然牡蛎的鳃是不可能以传统推测的方式发生。因此, Yonge 曾假设“双壳类的鳃应起源于两端固定的水平鳃基(如 *Nucula*),此原基以中部生长形成一个“V”型半鳃。这样,在鳃的发生过程中始终保持食物沟所在的区域相对不动。只要当所需的纤毛出现,鳃便马上起到自己的作用”^[14]。本实验从牡蛎鳃发生的角度证实了 Yonge 的假设。所以,用传统的观点推断双壳类的系统演化是不合适的。

Nelson & Yonge^[11] 仅描述过美洲牡蛎左侧内鳃瓣的早期发生过程。本实验观察的长牡蛎以及近江牡蛎(*Crassostrea rivularis* Gould)的两侧内鳃瓣均是同时发生。变态前,二者在足的后方相互愈合,将幼虫外套腔分为上、下两个部分(鳃上腔和鳃下腔),变态后,鳃丝的生长方式与他们的报道完全一致。

牡蛎鳃的早期发生,在不同属之间的差别比较明显(见图4)。长牡蛎和近江牡蛎的幼虫变态后,左、右两侧内鳃瓣几乎同步生长。壳长约为1mm时,两侧鳃丝的数目几乎相等,此时右侧鳃丝的长度是对应的左侧鳃丝的四分之三左右。根据 Yonge 的报道,食用牡蛎(*O. edulis*)左、右内鳃瓣鳃丝的生长速度差异很大^[13]。从图4右可以看出,当后生壳达1.2mm时,左侧的鳃丝已达相当的长度(约0.3mm),而右侧的鳃丝却刚分化。在鳃丝的数目上差别也很大,左侧为20条鳃丝,右侧只有13条。因

此,我们可以根据这些特征将这两类牡蛎分开,为研究幼贝的分类提供依据。

为避免出现混乱,本文仍借助上行鳃丝(板)和下行鳃丝(板)这两个词来描述鳃的结构和鳃的发生,但它已失去了原来的涵义。

参考文献

- [1] 曲漱惠、李嘉泳等,1980。动物胚胎学。人民教育出版社,72~83页。
- [2] 张玺、齐钟彦,1961。贝类学纲要。科学出版社,195~198页。
- [3] 张玺、楼子康,1956。中国牡蛎的研究。动物学报8(1): 65~94。
- [4] 张玺、楼子康,1959。牡蛎。科学出版社,28~68页。
- [5] 张玺、谢玉坎,1959。近江牡蛎的养殖。科学出版社,16~21页。
- [6] 蔡难儿,1963。贻贝(*Mytilus edulis* Linne)生活史的研究。海洋科学集刊4: 81~103。
- [7] Ansell, A. D., 1962. The functional morphology of the larva and the post-larva development of *Venus striatula* (Da Costa). *Journ. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 42: 419—443.
- [8] Atkins, D., 1937. On the ciliary mechanisms and interrelationships of lamellibranchs. Part II and III. *Quart. Jour. Micros. Sci.* 79: 315—421.
- [9] Cooke, A. H., Shipley, A. E. & F. R. C. Reed, 1927. Molluscs and Brachiopods. Macmillan and co., Ltd, 150—176.
- [10] Morton, B., 1981. The biology and functional morphology of *Periploma (Offadesma) angasai* (Bivalvia: Anomalodesmata: Periplomatidae). *J. Zool., Lond.* (1981) 193: 39—70.
- [11] Nelson, T. C. & C. M. Yonge, 1947. On the early development of the gill of the oyster and its bearing upon the phylogeny of ctenidia of Lamellibranchia. *Ana. Rec. (Abstr. 110)* 99: 607.
- [12] White, K. M., 1937. *Mytilus*. *Memoirs of the Liverpool Marine Biological Committee* 31: 40—44.
- [13] Yonge, C. M., 1926. The structure and physiology of the organs of feeding and digestion in *Osireia edulis*. *Journ. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 14: 295—386.
- [14] Yonge, C. M., 1945. The pallial organs in the Aspidobranch Gastropoda and their evolution throughout the Mollusca. *Phil. Trans. B.* 232: 443—518.

ON THE DEVELOPMENT OF GILLS IN THE OYSTER *CRASSOSTREA GIGAS**

Li Xiaoxu

(Institute of Oceanology, Academia Sinica, Qingdao)

Received: May 7, 1989

Key Words: Mollusc, Oyster, Gill development, Evolution

Abstract

The development of gills in oyster, *Crassostrea gigas* (Thunberg), is described. At the straight-hinge stage, the mantle wall produces an elevation on either side of the posterior portion of the body, then these original gills project farther outward. Before metamorphosis, the right and left inner demibranches were mixed with each other behind the foot, dividing the mantle cavity into two parts (inhalant and exhalant chambers). Each demibranch bears 7 to 8-paired filaments. Then both filaments of a pair grow simultaneously throughout their length. When spat is about 3mm to 4mm in length, the left and the right outer demibranch develop respectively in the same way as their inner demibranch.

* Contribution No. 1696 from the Institute of Oceanology, Academia Sinica.