

# 扁玉螺早期发育的实验观察

刘庆 孙振兴\*

(鲁东大学生命科学学院 烟台 264025)

**摘要:** 在实验室条件下人工孵化扁玉螺 (*Neverita didyma*) 的卵块, 观察了其胚胎发育和幼虫发育过程。扁玉螺的早期发育属间接发生型, 其胚胎发育包括卵裂期、囊胚期、原肠胚、膜内担轮幼虫、膜内面盘幼虫; 幼虫发育包括面盘幼虫、后期面盘幼虫和匍匐幼虫; 匍匐幼虫经变态后发育为稚螺。在水温 25 ~ 26 条件下, 受精卵发育至膜内面盘幼虫约需 38 h, 5 ~ 6 d 后面盘幼虫冲破卵膜而孵化。扁玉螺面盘幼虫的显著特点是具有 1 对眼点和 1 对平衡囊, 面盘呈双叶状; 后期面盘幼虫的面盘为 4 叶, 呈蝴蝶状, 足发达, 幼虫既能浮游, 又能爬行。后期面盘幼虫进一步生长发育, 逐渐转入匍匐生活。

**关键词:** 扁玉螺; 胚胎; 面盘幼虫; 发育

**中图分类号:** Q954.4 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263(2008)05-99-05

## Experimental Observation on the Early Development of *Neverita didyma*

LIU Qing SUN Zhen-Xing\*

(Life Science College, Ludong University, Yantai 264025, China)

**Abstract:** The embryonic and larval developments of the prosobranch gastropod mollusk *Neverita didyma* were observed under laboratory conditions with artificially hatched from egg masses. Early development of *N. didyma* belong to indirect developmental type. Embryonic development stages include cleavage, blastula, gastrulae, trochophore, and intra-membrane veliger. Larval development stages include veliger, late veliger and groveling larva. Groveling larvae metamorphosed to juvenile. The fertilized egg developed to intra-membrane veliger in about 38 hours and hatched in 5 to 6 days after veligers at temperature 25 - 26 . Morphological characteristics of *N. didyma* veliger can be concluded as: there are a pair of eyes, a pair of statoliths and bi-lobed velum; the velum of late veliger is four-lobed as butterfly, the foot showing broadened; larvae can free-swimming and creeping; late veligers get more growth and gradually become groveling juveniles.

**Key words:** *Neverita didyma*; Embryo; Veliger; Development

扁玉螺 (*Neverita didyma*) 属于软体动物门 (Mollusca) 腹足纲 (Gastropoda) 前鳃亚纲 (Prosobranchia) 中腹足目 (Mesogastropoda) 玉螺科 (Naticidae) 玉螺属, 广泛分布于我国南北沿海、朝鲜半岛、日本北海道南部以及印度-西太平洋海域, 是一种广温性的中型贝类<sup>[1]</sup>。由于近年来过度采捕, 其资源量逐渐减少。因此, 开展扁玉螺的发育生物学研究有着重要的意义。

有关扁玉螺的研究, 主要集中在形态与生态<sup>[2]</sup>、消化系统解剖<sup>[3]</sup>、呼吸与排泄生理<sup>[4]</sup>、营

养成分<sup>[5]</sup>等方面, 迄今国内外尚未见有关扁玉螺早期发育的报道。本文对扁玉螺的胚胎发育和胚后发育进行了较详细的观察, 以期进一步丰富腹足纲贝类的发育生物学资料, 并为扁玉螺的人工繁殖打下基础。

基金项目 山东省教育厅实验技术研究项目 (No. 2005-396);

\* 通讯作者, E-mail: sunzx @public. ytppt. sd. cn;

第一作者介绍 刘庆, 男, 硕士研究生; 研究方向: 贝类繁殖生物学; E-mail: lduxinghua @163. com。

收稿日期: 2008-03-10, 修回日期: 2008-06-24

## 1 材料与方法

**1.1 材料** 在扁玉螺繁殖季节的 5~8 月,从烟台近海潮间带采集扁玉螺的卵块,带回实验室。

**1.2 方法** 将卵块置于室内水族箱中孵化,水温 25~26℃,盐度 32‰。在显微镜下观察时,用解剖针从卵块中分离出卵囊,以正常受精卵为发育起始时间,采用连续观察法,记录发生过程,在 Olympus DP-70 显微数码摄影系统下拍照。

## 2 结果

**2.1 卵的形态** 扁玉螺雌雄异体,交尾后将受精卵以卵块(egg mass)的形式产出体外,卵块的形状为围领状,上部圆径小、下部圆径大(图版 :1);卵块中的卵囊(egg capsule)与细沙被产卵时输卵管腺体分泌的胶质粘在一起,卵囊包裹在沙粒之间。刚产出的卵块较柔软,卵囊与沙粒粘连不易分离。每个卵囊中含一个受精卵。正常受精卵呈圆球形(图版 :2),直径 180~210 μm,卵囊直径 240~300 μm。卵子沉于海水底部,显微镜下可见卵黄颗粒密集呈深褐色,但动物极与植物极之间无明显分界,属沉性间黄卵。

### 2.2 胚胎发育

**2.2.1 卵裂期** 扁玉螺的受精卵在水温 25℃条件下,1 h 20 min 后在动物极相继出现第一极体和第二极体。第二极体出现不久,约 2 h 后开始第一次卵裂,细胞拉伸,从动物极开始经裂,形成 2 个大小基本相等的分裂球,两分裂球的界限明显,为 2 细胞期(图版 :3)。

2 h 40 min 左右进行第二次经裂,分裂面与第一次卵裂面垂直,形成大小相等的 4 个分裂球,为 4 细胞期(图版 :4)。前两次卵裂为全裂等裂。

第三次卵裂在 4 h 后开始,此次卵裂为纬裂,分裂形式为全裂不等裂,形成 8 个分裂球,动物极 4 个小分裂球,植物极 4 个大分裂球,小分裂球位于 2 个大分裂球之间,表现为典型的

螺旋卵裂。此后,细胞不断分裂(图版 :5),分裂速度也逐渐不同步,往往可见同一卵块中的许多卵子处于不同分裂期。

产卵后 9 h 左右,随着分裂球数量逐渐增多、体积逐渐变小,分裂球之间的界限逐渐变得模糊,胚胎发育进入桑椹期。

**2.2.2 囊胚期** 10 h 20 min 左右,胚胎略呈椭圆形,此时细胞明显外凸,植物极细胞大于动物极细胞,发育到囊胚期(图版 :6)。

**2.2.3 原肠胚** 囊胚和早期原肠胚在外形上不易区分,随着动物极细胞向植物极延伸外包,同时,植物极细胞逐渐内陷形成原口。胚体形状变化不大,仍呈椭圆形。11~12 h,在原口附近出现稀少的纤毛,此时胚体借助纤毛的摆动,可在卵膜内缓慢转动,为典型的原肠胚(图版 :7)。

**2.2.4 膜内担轮幼虫** 经过 17~18 h,随着胚体逐渐拉长,胚体表面出现短而细的纤毛,摆动能力也较弱;此后胚体明显拉长呈梨形,纤毛逐渐增多而且变得明显,靠纤毛摆动在卵膜内转动,即为膜内担轮幼虫(图版 :8)。但未见担轮幼虫形成明显的口前和口后纤毛环及顶板,纤毛均匀地分布于整个胚体表面。担轮幼虫在膜内作间歇性旋转,一般为逆时针方向旋转。

**2.2.5 膜内面盘幼虫** 产卵后 38 h 左右达到膜内面盘幼虫期(图版 :9,10)。此时幼虫体积明显增大,在头部形成面盘,面盘上纤毛密布,在膜内频繁摆动。出现足原基,并在足基部出现无色透明的长圆形盾,盾逐渐变圆增厚呈圆盘状;胚壳薄而透明。幼虫营养仍依靠卵黄物质,随着发育时间的延长逐渐被消耗而变得稀少,在幼虫的身体后部仍可见部分卵黄物质。膜内面盘幼虫在卵膜内作间歇性活动,有时收缩面盘和足,处于短暂的静止状态。

**2.3 孵化** 在水温 25~26℃条件下,产卵后 5~6 d,幼虫的面盘不断伸缩,活动频繁,可见面盘幼虫在膜内不时旋转,并不断用面盘和胚壳撞击卵膜,最终冲破卵膜而孵化,成为自由生活的面盘幼虫。孵化时的面盘幼虫长为 180~210 μm,宽为 130~160 μm。此时如进行换水,由于

环境变化的刺激,膜内面盘幼虫可在短时间内大量孵化出膜。

## 2.4 幼虫发育

**2.4.1 面盘幼虫** 孵化后的面盘幼虫在水中营浮游生活,其面盘明显地扩张为左、右两叶,幼虫具有 1 对眼点和 1 对平衡囊(图版 :11, 12);透过幼虫壳可见位于幼虫身体背面心囊中的心开始搏动,以及胃和肠等消化管道的雏形。面盘幼虫既可在水体上层快速游动,借助纤毛的摆动摄食小球藻(*Chlorella saccharophila*)、角毛藻(*Chaetoceros muelleri*)等单细胞藻类,又时而用足在水体底部缓慢活动。此期如条件适宜,幼虫生长很快,但个体大小差异也较为明显,其壳长范围为 200 ~ 370  $\mu\text{m}$ ,壳宽范围为 150 ~ 250  $\mu\text{m}$ 。

**2.4.2 后期面盘幼虫** 产卵后 7 ~ 9 d,幼虫形态发生明显变化,左右两叶面盘的中部凹陷,面盘形成 4 叶,边缘部有少许褐色色素,整个面盘的俯面观呈蝴蝶状(图版 :13);足发达呈靴状,并频繁伸出作匍匐运动,此时幼虫既能浮游,又能爬行(图版 :14)。随着发育,后期面盘幼虫的壳逐渐加厚,贝壳上的环纹更加清晰,幼虫时而将面盘伸出贝壳外,时而将身体缩入贝壳内(图版 :15,16),匍匐活动逐渐增多。此期幼虫壳长范围为 350 ~ 500  $\mu\text{m}$ ,壳宽范围为 230 ~ 350  $\mu\text{m}$ 。

**2.4.3 匍匐幼虫** 后期面盘幼虫再经 3 ~ 5 d,当壳长增至 500  $\mu\text{m}$  以上时,足进一步发育,幼虫运动时的爬行速度加快,并经常用足吸附在基面上;面盘逐渐萎缩退化,失去游泳能力,完全营匍匐生活;匍匐幼虫经变态后发育为稚螺。

扁玉螺的整个早期发育过程见表 1。

## 3 讨 论

**3.1 扁玉螺胚胎发育的特点** 扁玉螺胚胎发育过程中,在卵裂阶段,从第三次卵裂开始,小分裂球总是位于两个大分裂球的交界处,且分裂沟沿一定角度倾斜,表现为典型的不均等螺旋卵裂,这与其他前鳃类动物的卵裂方式<sup>[6]</sup>相同。但扁玉螺的囊胚与原肠胚在发生时间上间

表 1 扁玉螺的早期发育过程(水温 25 ~ 26 )

Table 1 Early development of *Neverita didyma*  
(at water temperature 25 - 26 )

发育阶段 Developmental stage	时间 Time	大小(壳长 × 壳宽, $\mu\text{m}$ ) Size (Shell length × Shell width, $\mu\text{m}$ )
受精卵 Fertilized egg	0 h	直径 Diameter 180 ~ 210
第一和第二极体 First and second polar body stage	1 h 20 min	
2 细胞期 2-cell stage	2 h	
4 细胞期 4-cell stage	2 h 40 min	
8 细胞期 8-cell stage	4 h	
桑椹期 Morula stage	9 h	
囊胚期 Blastula stage	10 h 20 min	
原肠胚 Gastrulae stage	11 ~ 12 h	
膜内担轮幼虫 Trochophore in egg membrane	17 ~ 18 h	
膜内面盘幼虫 Intra-membrane veliger	38 h	
孵化 Hatch	5 ~ 6 d	(180 ~ 210) × (130 ~ 160)
面盘幼虫 Veliger	5 ~ 7 d	(200 ~ 370) × (150 ~ 250)
后期面盘幼虫 Late veliger	7 ~ 9 d	(350 ~ 500) × (230 ~ 350)
匍匐幼虫 Grovelling larva	10 ~ 14 d	壳长 Shell length > 500

隔很短,而且在外形上也不易区分,这可能是囊胚尚未完全结束时原肠作用已经开始,即植物极细胞仍在分裂时,动物极细胞已经逐渐开始向下包。而且,扁玉螺的原肠作用是外包与内陷共同作用的结果。

动物发育过程中,各种形态结构的形成与其功能有着十分密切的关系。扁玉螺的担轮幼虫不形成明显的口前纤毛环、口后纤毛环及顶板,这一点既与原始腹足目鲍科的担轮幼虫具有纤毛环和顶纤毛<sup>[6]</sup>不同,也与中腹足目嵌线螺科毛嵌线螺(*Cymatium pileare*)无明显的担轮幼虫阶段<sup>[7]</sup>有所不同,这可能由于鲍科在担轮幼虫阶段孵化,需要发达的纤毛环和顶纤毛冲破卵膜,而其他类似扁玉螺在面盘幼虫阶段孵化的前鳃类,其担轮幼虫往往不发达。

**3.2 扁玉螺面盘幼虫的分期与形态** 动物的个体发育是一个连续的过程,人为分期只是为

了便于叙述。国内学者一般将前鳃类的面盘幼虫分为前(早、初)期、中期、后(晚)期<sup>[7-9]</sup>,国外有学者将后期面盘幼虫称为足面盘幼虫(pediveliger)<sup>[10]</sup>。扁玉螺的前期面盘幼虫是在卵膜内发育的,到中期面盘幼虫才破膜孵化,而后期面盘幼虫在形态和生活习性上都发生了较大变化。基于此,本文将扁玉螺的面盘幼虫分为膜内面盘幼虫、面盘幼虫和后期面盘幼虫三个阶段。

扁玉螺刚孵化的面盘幼虫在形态上与许多前鳃类动物的早期面盘幼虫并无显著差别,甚至与鲍科的初期面盘幼虫<sup>[6]</sup>相差无几。但随着幼虫的不断发育,即使与玉螺科的其他种相比,其形态也有很大的差异。乳玉螺属的 *Polinices pulchellus*<sup>[10]</sup> 和 *P. lewisii*<sup>[11]</sup> 的面盘幼虫发育过程中的显著特点都是面盘和颜色的变化,二者后期面盘幼虫的面盘中部明显凹陷变为 4 只膜状臂,而且臂的末梢区域出现红色素沉淀。本实验中,虽然扁玉螺的后期面盘幼虫也出现了面盘中部凹陷,但凹陷的程度比这两种乳玉螺要轻得多,仅仅使面盘呈蝴蝶状,并未形成膜状臂,而且扁玉螺后期面盘幼虫的面盘未出现明显的色素沉淀。

从面盘幼虫的形态特点看,本文观察到的扁玉螺面盘幼虫的双叶状面盘,与斑玉螺(*Natica tigrina*)早期面盘幼虫的形态<sup>[8]</sup>相似;而后期面盘幼虫与新腹足目骨螺科的脉红螺(*Rapana venosa*)面盘幼虫的形态<sup>[9]</sup>更为接近。由此可见,前鳃亚纲贝类在面盘幼虫阶段既存在一定的种间差异,又有更多相似之处,前者揭示了不同种发育过程中的独自特点,后者则反映了发育过程中形态上的共性。

**3.3 扁玉螺的发育类型** 扁玉螺的胚胎在卵囊中发育至面盘幼虫孵化,幼虫经历浮游生活、匍匐生活,再变态为稚螺,属间接发生型。这与前鳃亚纲中腹足目和新腹足目的大多数种类相似,如中腹足目的斑玉螺<sup>[8]</sup>和毛嵌线螺<sup>[7]</sup>、新腹足目的脉红螺<sup>[9]</sup>和台湾东风螺(*Babylonia lutosa*)<sup>[12]</sup>等,都是胚胎发育至面盘幼虫从卵囊(或卵袋)中孵化的间接发生型。从动物发生的

角度来看,间接发生属于较低等的类型。但对于生活在海洋中的无脊椎动物,卵囊或卵袋可以不同程度地保护发育中的胚胎,减轻环境对胚胎的不利影响,并可抵御捕食者的攻击;而自由生活的浮游幼虫,具有暂时避免与成体竞争食物、减少在海底的死亡率和在下一次繁殖时近亲交配的可能,增加对环境的适应能力等优势;而且来自其他群体的浮游幼虫的持续补充,有利于种群进化<sup>[13]</sup>。

## 参 考 文 献

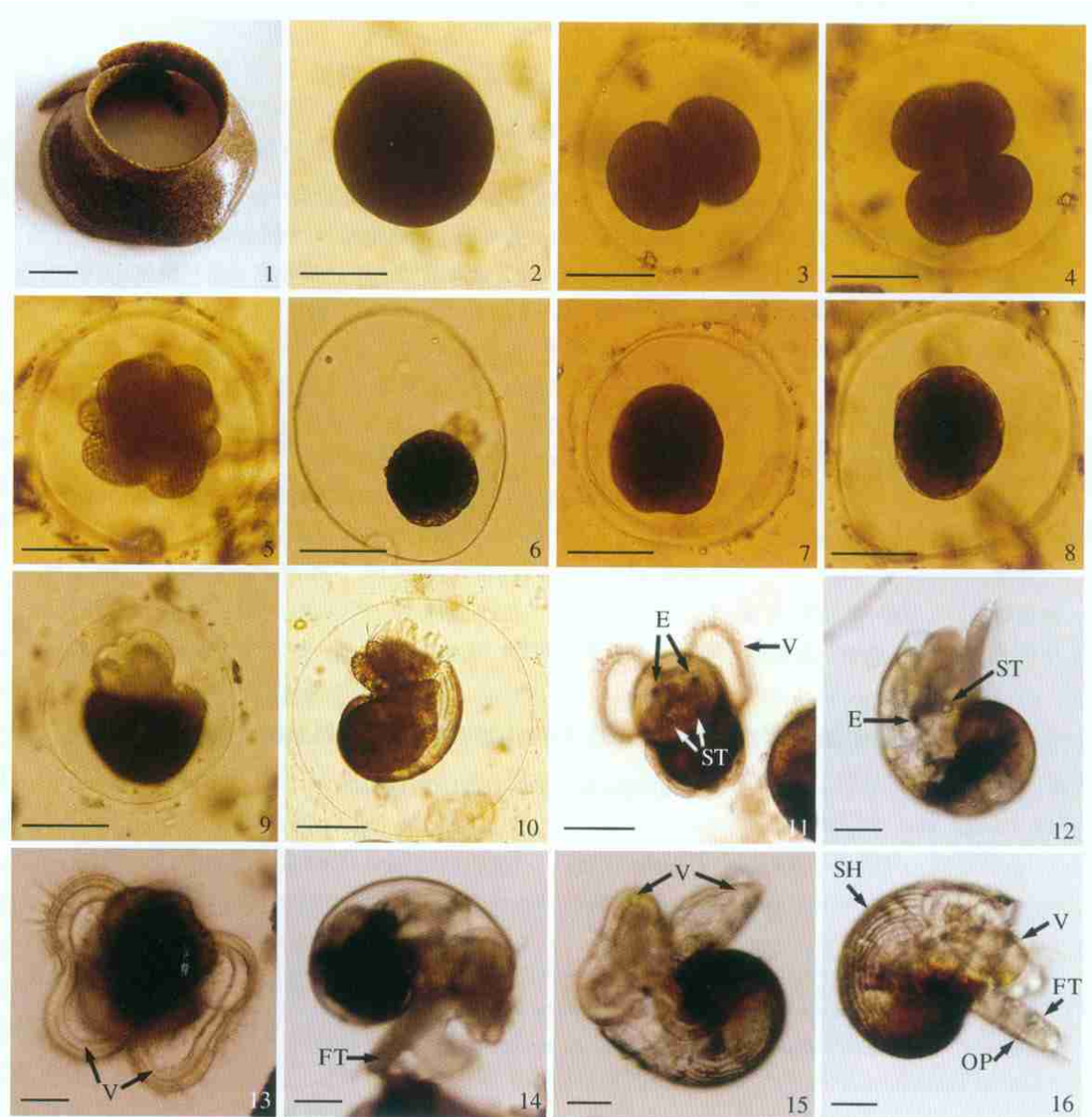
- [1] 齐钟彦,马绣同,王祯瑞等. 中国经济软体动物. 北京: 中国农业出版社, 1998, 255 ~ 263.
- [2] 张素萍. 中国近海玉螺科研究. 乳玉螺亚科. 动物学杂志, 2003, 38(4): 101 ~ 110.
- [3] 崔龙波,唐慧,刘晨临等. 扁玉螺消化系统的形态学研究. 烟台大学学报(自然科学与工程版), 1999, 12(2): 122 ~ 126.
- [4] 王资生,彭斌. 温度和规格对扁玉螺耗氧率和排氮率的影响. 盐城工学院学报(自然科学版), 2003, 16(4): 50 ~ 54.
- [5] 郑怀平,高健. 扁玉螺蛋白质、脂肪含量的季节变化. 海洋科学, 2002, 26(4): 52 ~ 55.
- [6] 蔡英亚,张英,魏若飞. 贝类学概论(修订版). 上海: 上海科学技术出版社, 1995, 162 ~ 183.
- [7] 周永灿,陈国华,潘金培. 毛嵌线螺的研究 I. 繁殖及幼虫发生特征. 海洋学报, 2000, 22(3): 97 ~ 104.
- [8] 钟幼平,丁元录,陈小妮. 斑玉螺生物学初步研究. 厦门水产学院学报, 1996, 18(1): 42 ~ 49.
- [9] 魏利平,邱盛尧,王宝钢等. 脉红螺繁殖生物学的研究. 水产学报, 1999, 23(2): 150 ~ 155.
- [10] Smith K P R, Richardson C A, Seed R. Growth and development of the veliger larva and juveniles of *Polinices pulchellus* (Gastropoda: Naticidae) Risso 1826. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2005, 85(1): 171 ~ 174.
- [11] Pedersen R V K, Page L R. Development and metamorphosis of the planktotrophic larvae of the moon snail, *Polinices lewisii* (Gould, 1847) (Caenogastropoda: Naticoidea). *The Veliger*, 2000, 43(1): 58 ~ 63.
- [12] 吴进锋,张汉华,陈利雄等. 台湾东风螺人工繁殖及苗种生物学的初步研究. 海洋科学, 2006, 30(9): 92 ~ 95.
- [13] Pechenik J A. On the advantages and disadvantages of larval stages in benthic marine invertebrate life cycles. *Marine Ecology Progress Series*, 1999, 177: 269 ~ 297.

## 刘 庆等:扁玉螺早期发育的实验观察

图版

LIU Qing *et al.*: Experimental Observation on the Early Development of *Neverita didyma*

Plate



扁玉螺的卵、胚胎和幼虫形态,图 1 标尺 = 2 cm,其余标尺 = 100 μm。

1. 卵块, ×0.25; 2. 剥掉卵囊的受精卵, ×100; 3. 二细胞期, ×100; 4. 四细胞期, ×100; 5. 多细胞期, ×100; 6. 囊胚期, ×100; 7. 原肠胚, ×100; 8. 膜内担轮幼虫, ×100; 9. 膜内面盘幼虫, ×100; 10. 膜内面盘幼虫侧面观, ×80; 11. 面盘幼虫背面观, ×80; 12. 面盘幼虫, ×50; 13. 正在游泳的面盘幼虫, ×50; 14. 正在爬行的面盘幼虫, ×50; 15. 后期面盘幼虫, ×50; 16. 面盘幼虫将身体缩入贝壳, ×50。E. 眼点; ST. 平衡囊; V. 面盘; FT. 足; SH. 贝壳; OP. 厣。

Morphology of egg, embryo and veliger of *Neverita didyma*, Bar of figure 1 = 2 cm, All other bars = 100 μm.

1. Egg mass, ×0.25; 2. A fertilized egg without a capsule, ×100; 3. Two-cell stage, ×100; 4. Four-cell stage, ×100; 5. Many cells stage, ×100; 6. Blastula stage, ×100; 7. Gastrulae, ×100; 8. Trochophore in egg membrane, ×100; 9. Intra-membrane veliger, ×100; 10. Intra-membrane veliger lateral view, ×80; 11. Veliger dorsal view, ×80; 12. Veliger, ×50; 13. Swimming veliger, ×50; 14. Creeping veliger, ×50; 15. Late veliger, ×50; 16. Veliger retracted into its shell, ×50.

E. Eyespot; ST. Statolith; V. Velum; FT. Foot; SH. Shell; OP. Operculum.