

# 孕育对褶纹冠蚌滤食率的影响及鳃微结构变化

闻海波<sup>①</sup> 许洪洪<sup>②</sup> 曹哲明<sup>①</sup> 顾若波<sup>①\*</sup> 徐钢春<sup>①</sup> 华丹<sup>③</sup> 徐跑<sup>①</sup>

<sup>①</sup> 中国水产科学研究院淡水渔业研究中心 农业部淡水鱼类遗传育种与养殖生物学重点开放实验室 无锡 214081;

<sup>②</sup> 江苏省泗洪县生产力促进中心 泗洪 223900; <sup>③</sup> 弗吉尼亚理工及州立大学 弗吉尼亚 美国 24061

**摘要:** 对比了褶纹冠蚌(*Cristaria plicata*)孕育蚌、未孕雌蚌和雄蚌的滤食率,并运用组织学、扫描电镜和透射电镜对实验蚌的鳃结构进行比较观察,以此探讨鳃结构变化对滤食功能的影响。滤食实验结果表明:孕育事件显著降低了雌蚌的滤食率,而未孕雌蚌与雄蚌的滤食率无显著差异。孕育雌蚌内外鳃均由两鳃小瓣愈合而成,每一鳃小瓣由成排的鳃丝组成,在中介区鳃丝之间通过丝间隔连接,在内部侧区则通过瓣间隔相连。雌蚌内鳃的鳃间隔为外鳃的2~3倍,而雄蚌的内外鳃无差异。孕育雌蚌外鳃在初级水管、瓣间隔等出现明显的变化,并出现了二级水管结构,而内鳃未发现显著变化。扫描电镜显示:在褶纹冠蚌鳃丝表面存在3种类型的纤毛(前纤毛、前侧纤毛和侧纤毛),其形态结构和分布各具特点,长径58~85 μm 椭圆形的鳃小孔成排相间分布于鳃丝之间,而3组实验蚌的内外鳃丝之间无明显差异。透射电镜观察发现:孕育雌蚌鳃丝表皮细胞表面形成突起,显著增加了表面微绒毛的数量,可能有利于雌蚌在孕育期间由于初级水管转化成育儿囊后对呼吸、滤食等功能的补偿,与其他蚌科物种报道类似。综合实验表明,孕育雌蚌外鳃结构的变化,尤其是初级水管的结构改变和二级水管、鳃丝表面褶皱的出现可能是影响孕育雌蚌滤食功能的主要原因。

**关键词:** 褶纹冠蚌;孕育;滤食率;育儿囊;鳃结构

中图分类号:Q954, Q955 文献标识码:A 文章编号:0250-3263(2011)04-84-08

## Effects of Propagation on Filtration Rate and Variation of Gill Microstructure in Wrinkle Comb Pearl Mussel *Cristaria plicata*

WEN Hai-Bo<sup>①</sup> XU Hong-Hong<sup>②</sup> CAO Zhe-Ming<sup>①</sup> GU Ruo-Bo<sup>①\*</sup>

XU Gang-Chun<sup>①</sup> HUA Dan<sup>③</sup> XU Pao<sup>①</sup>

<sup>①</sup> Key Laboratory of Genetic Breeding and Aquaculture Biology of Freshwater Fishes, Ministry of Agriculture,

Freshwater Fisheries Research Center, Chinese Academy of Fishery Sciences, Wuxi 214081;

<sup>②</sup> Sihong Productivity Promotion Center of Jiangsu, Sihong 223900, China;

<sup>③</sup> Virginia Polytechnic Institute and State University, Blacksburg, VA 24061, USA

**Abstract:** The filtration rate of gravid females is significantly less than that of non-gravid females or males, whereas filtration rates of non-gravid females and males are similar in the wrinkle comb pearl mussel *Cristaria plicata*. Microstructure and ultrastructure of the inner and outer demibranchs of *C. plicata*, observed by histology, SEM, and TEM, show that a number of longitudinally arranged branchial filaments on each demibranch are connected by interfilamentary junctions in the intermediary zone, and by interlamellar septa in

**基金项目** 公益性行业(农业)科研专项(No. 200903028), 2007年财政部修购淡水贝类实验室项目, 国家基础性工作重点专项(No. 2002DEB10052);

\* 通讯作者, E-mail: gurb@ffrc.cn;

**第一作者简介** 闻海波,男,助理研究员;研究方向:淡水贝类种质资源保护及利用;E-mail: wenhb@ffrc.cn.

收稿日期:2010-12-10, 修回日期:2011-04-25

the lateral zone. The interlamellar septum of the inner demibranch of the female was about 2 to 3 times larger than those of the outer demibranch. The outer demibranches of gravid mussels are observably broader than those in non-gravid female and male mussels. There are no significant differences between sexes or gravidity in the distribution of the frontal, laterofrontal, and lateral cilia on the surface of the branchial filaments. Rows of interfilament canals, 58–85  $\mu\text{m}$  in major axis, are located between adjacent filaments. The ultrastructure of the protuberances and microvilli of the gill epidermal cells, observed through TEM, is consistent with previous observations on other Unionidae species. Ultimately, differences in the structure of the outer demibranch of gravid mussels, especially modification of primary water tube and appearance of secondary water tube, increasing folds on the surface of filament epithelium appear to affect their filtration rate.

**Key words:** *Cristaria plicata*; Gravidity; Filtration rate; Marsupia; Gill microstructure

随着水环境污染、湖泊富营养等问题的出现,淡水双壳类由于其特殊的滤水习性被用于内陆富营养水体生物净化和水环境监测<sup>[1-2]</sup>。淡水双壳类的鳃是重要的呼吸和滤食器官,对于蚌科的雌蚌,鳃还是受精卵发育的场所。为了探讨双壳类鳃的滤食<sup>[3-4]</sup>、呼吸机理<sup>[5]</sup>及物种进化关系<sup>[6-8]</sup>,国内外不少学者利用组织切片、扫描电镜、透射电镜、激光共聚焦等技术对双壳类鳃微细结构及功能进行了研究和探讨,而关于滤食功能与孕育期鳃结构的变化研究甚少。仅 Tankersley 等<sup>[9-10]</sup>通过鳃结构观察和理论推算出,无齿蚌属的 *Anodonta cataracta* 在孕育期间育儿囊的滤水功能显著下降,并通过进一步的生理试验得到证实。国内蚌类的相关研究尚未开展。

褶纹冠蚌 (*Cristaria plicata*) 是我国重要的淡水育珠的优良品种之一,由于分布广泛、对栖息环境要求不严格<sup>[11]</sup>,在富营养水体净化上具有良好的应用前景。邓道贵等<sup>[12]</sup>曾对褶纹冠蚌孕育期的外鳃瓣结构变化进行了组织学和扫描电镜观察,但关于孕育对雌蚌滤食功能的影响及与鳃结构变化的关系未见相关报道。本文对褶纹冠蚌孕育雌蚌、未孕雌蚌及雄蚌的滤食率进行对比实验,运用组织学、扫描电镜和透射电镜等方法对实验蚌的鳃结构进行了比较观察,以期发现孕育事件对褶纹冠蚌滤食率产生的影响,为净水试验提供参考;分别从不同组织结构水平探讨滤食功能产生变化可能的原因,为双壳类的鳃结构与滤食功能研究积累基础资料。

## 1 材料与方法

**1.1 实验用蚌** 实验用褶纹冠蚌 2008 年 3 月采集于江苏无锡太湖,清洗蚌外壳表面附着物后暂养于淡水渔业研究中心淡水贝类实验室。用开壳器打开双壳,观察蚌外鳃形态,鉴别雌雄及孕育情况。实验用蚌的判断标准:外鳃鳃间隔密集的为雌蚌,鳃间隔较宽的为雄蚌;外鳃膨胀且能观察到胚胎的为孕育雌蚌,外鳃膨胀但无胚胎的雌蚌为未孕雌蚌。分别选出规格相似的孕育雌蚌、未孕雌蚌、雄蚌。每天投喂椭圆小球藻 (*Chlorella ellipsoidea*) 与过 100 目筛网池塘底泥混合饵料进行驯养,藻类密度控制在  $7 \times 10^8$  个/L 左右。

**1.2 滤食率测定** 实验前 24 h 停止投喂,每 6 h 换水 1 次,每次换水 1/2。实验在 30.0 cm  $\times$  19.5 cm  $\times$  15.0 cm 规格的玻璃缸中进行,水体体积为 4 L,饵料密度为  $7 \times 10^8$  个/L 左右,每缸放 1 只实验蚌,以不放实验蚌为空白对照,每组设 3 个重复。实验用水为曝气 3 d 的自来水,水温 ( $16.5 \pm 0.5$ )  $^{\circ}\text{C}$ ,溶氧 11.0 ~ 12.5 mg/L, pH 为 7.2 左右。实验过程中气泵充气以保持实验缸中饵料均匀分布,分别于实验开始时、实验 2 h 后各取水样 10 ml,加 1 ml 鲁哥氏液固定,24 h 后按魏复盛<sup>[13]</sup>方法进行藻类计数。实验结束用游标卡尺(精度为 0.02 mm)测量壳长、壳高、壳宽,PC8000 电子天平(精度为 0.1 g)测量整个软体部重。计算褶纹冠蚌的滤食率,计算方法参照 Reeders 等<sup>[14]</sup>,公式为  $F = V/t[(\ln C_i - \ln C_f) - (\ln C'_i - \ln C'_f)]$ ,式中, $F$

为滤食率,  $C_i$  为实验开始水体藻类浓度(个/L),  $C_f$  为实验结束时水体藻类浓度(个/L),  $V$  为实验水体体积(L),  $t$  为实验时间(h),  $C'$  为空白对照组水体藻类浓度。

**1.3 鳃组织结构观察** 切断实验蚌的前后闭壳肌, 剪取一侧的内外鳃丝, 用波恩氏液固定, 按安利国<sup>[15]</sup>石蜡组织切片方法制片, 切片厚度为 5  $\mu\text{m}$ , H. E 染色, Nikon E600 和 JVC TK-C 1380 彩色显微摄像系统进行观察并拍照。

**1.4 电镜样品制备与观察** 将另一侧内外鳃丝, 用 PBS(0.2 mol/L, pH 7.2) 洗鳃丝表面附着物, 用 2.5% 的戊二醛固定 2 h。分别取鳃基部、中部、近腹部 0.5 cm  $\times$  0.5 cm 大小的鳃组织, 按常规方法乙醇梯度脱水, 叔丁醇置换, Hitachi ES-2030 型冷冻干燥仪干燥 (Hitachi High-technoloies Corporation), E-1010/E 离子溅射仪喷金 (Hitachi), 厚度 10 nm, Hitachi S-

3000N 型扫描电镜观察。取戊二醛固定后的鳃组织, 2% 的钨酸再固定 2 ~ 3 h, 铀、铅染色后 Hitachi H-7650 透射电镜观察。

**1.5 数据处理** 所得数据和图、表在 Excel 2003 及 SPSS 11.5 中完成。

## 2 结果

**2.1 滤食率变化** 实验用蚌可量性状测量见表 1。孕育雌蚌、未孕雌蚌及雄蚌的软体重、壳长、壳高、壳宽均无明显差异。3 组实验蚌滤食率依次增加, 分别为  $(0.97 \pm 0.02)$  L/h、 $(1.19 \pm 0.08)$  L/h、 $(1.31 \pm 0.16)$  L/h。单因子方差分析和多重比较表明, 孕育雌蚌的滤食率出现了显著下降, 为未孕育雌蚌滤食率的 82% ( $P = 0.042$ ), 为雄蚌的 74% ( $P = 0.007$ ); 未孕雌蚌与雄蚌的滤食率无显著差异 ( $P = 0.207$ ), 具体见图 1。

表 1 褶纹冠蚌的可量性状测量 (Mean  $\pm$  SD,  $n = 3$ )

Table 1 Quantitative characters of the *Cristaria plicata*

组别 Group	软体重 (g) Softbody weight	壳长 (cm) Shell length	壳高 (cm) Shell height	壳宽 (cm) Shell width
孕育雌蚌 Gravid female mussel	193.0 $\pm$ 18.9	17.0 $\pm$ 0.2	8.7 $\pm$ 0.1	4.3 $\pm$ 0.3
未孕雌蚌 Non-gravid female mussel	196.8 $\pm$ 7.8	16.5 $\pm$ 0.5	8.5 $\pm$ 0.4	4.3 $\pm$ 0.2
雄蚌 Male mussel	219.4 $\pm$ 18.6	17.4 $\pm$ 0.7	8.9 $\pm$ 0.1	4.5 $\pm$ 0.2

**2.2 鳃组织结构变化** 褶纹冠蚌具内外两对瓣鳃, 位于内脏团的两侧, 左右内鳃在前端背部约 1/3 处连接。每一瓣鳃均由上行鳃板和下行鳃板愈合而成, 而鳃板又由许多纵行排列的鳃丝组成, 若干鳃丝出现一个鳃间隔。雌蚌内鳃由 20 ~ 30 根鳃丝组成一个鳃间隔, 外鳃的鳃间隔宽度是内鳃的 1/3 ~ 1/2, 而雄蚌内外鳃的鳃间隔宽度基本相同, 这也是雌雄鉴别的主要特征之一。横切面显示: 鳃丝在左右轴方向上由纤毛区、中介区和侧区三部分组成; 鳃丝间通过表面的丝间隔和侧区的瓣间隔相连 (图版 I: 1)。水平切面显示, 在相邻鳃丝间有成排的椭圆形鳃孔分布, 鳃孔的长径与鳃丝平行, 在相邻的鳃间隔处发现有血管分布 (图版 I: 2, 3)。

在繁殖季节, 孕育雌蚌的外鳃增生膨胀, 明

显比未孕雌蚌、雄蚌的增厚 (图版 I: 3), 而内鳃结构不发生明显变化。根据 Simpson 的分类标准, 褶纹冠蚌的育儿囊属于外鳃类的同生型。孕育雌蚌的初级水管膨胀拉伸形成育儿囊, 横截面显著增加, 纵向宽度由非繁殖期的 0.5 ~ 1.0 mm 增加到繁殖期的 5.0 ~ 8.0 mm, 水管表面具有褶皱和密集的纤毛分布 (图版 I: 4, 5); 内表皮由高柱状细胞组成, 核深蓝色, 长柱形; 育儿囊内充满正在发育的钩介幼虫。孕育雌蚌内鳃的瓣间隔狭窄、扁平, 内表面由矮柱状细胞组成, 育儿囊内表面无褶皱, 具有少量纤毛 (图版 I: 6)。在孕育雌蚌外鳃丝侧区和育儿囊交接处出现二级水管, 与鳃丝的中介区相连, 而与育儿囊隔离 (图版 I: 7)。在内鳃中未出现二级水管。此外, 在未孕雌蚌的外鳃中侧区与中介

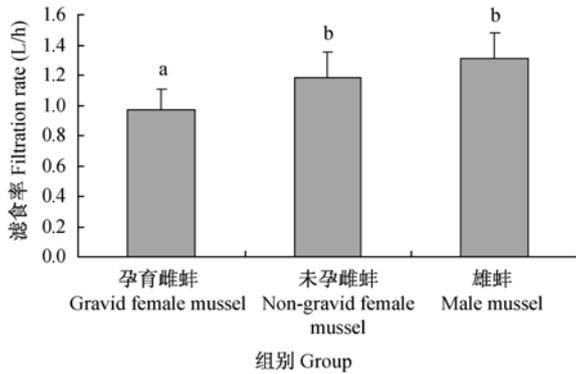


图1 褶皱冠蚌孕育雌蚌、未孕雌蚌及雄蚌的滤食率测定

Fig. 1 Filtration rate of gravid and non-gravid females, and male wrinkled comb pearl mussels

字母不同表示组间差异显著。

Values with different superscript letters mean that there are significant differences.

区观察到大量嗜碱性的小颗粒,成块分布(图版 I:8),其功能未知,而在孕育雌蚌和雄蚌内外鳃中未观察到类似结构。

**2.3 鳃扫描电镜观察** 鳃表面由鳃丝和丝间隔纵形排列形成“垄状”结构,在鳃丝表面分布3种不同类型纤毛,包括前纤毛、前侧纤毛、侧纤毛(图版 II:1)。前纤毛主要密集分布于鳃丝表面的中央部位,为长线型,直径约152 nm,表面光滑,游离端钝圆(图版 II:2);前侧纤毛主要分布在鳃丝表面,成排位于前纤毛区的两侧,前侧纤毛较前纤毛粗大,横截面为长扁形,长直径约1 085 nm,游离端尖细,其扫描电镜显示:与前纤毛不同,在其表面具有多条与长轴平行的凹槽(图版 II:3);侧纤毛基部着生于鳃丝的两侧底部,两鳃丝间隔的表面边缘处,直径较前纤毛更细,成束密集整齐排列,游离端接近于前侧纤毛的基部,而在鳃丝的侧面一般裸露无纤毛分布(图版 II:4)。

此外,在鳃丝间隔处有椭圆形的鳃孔,长径58~85  $\mu\text{m}$ ,短径21~33  $\mu\text{m}$ ,纵行鳃孔间隔宽29~53  $\mu\text{m}$ ,横行间隔宽度4.5~11.5  $\mu\text{m}$ (图版 II:5)。在鳃孔内部观察到着生密集的纤毛(图版 II:6),这与组织切片观察到鳃孔大小、结构(图版 I:2,3)是一致的。对比3组实验蚌的鳃

丝表面超微结构与纤毛分布规律,未见明显不同。

**2.4 鳃透射电镜观察** 透射电镜显示:在孕育雌蚌外鳃表面表皮上形成突起,突起上密集分布微绒毛(图版 II:7,8);而内鳃表面没有明显的突起,但有纤毛分布(图版 II:9),雄蚌内外鳃丝表面与雌蚌的内鳃类似。表面微绒毛为长柱形,长度为(293  $\pm$  26) nm,横截面宽(97  $\pm$  10) nm;在微绒毛之间分布有大小不等的白色小泡和黏液,表皮细胞游离面附近分布有大量电子密度较高的椭圆形或圆形颗粒(图版 II:10)。此外,在内外鳃丝表皮细胞发现近圆形直径约1.2  $\mu\text{m}$ 的分泌泡,并存在一条狭长的管道与外界相通(图版 II:11),而在孕育雌蚌的瓣间隔表面是否存在类似结构仍不清楚。在3种实验蚌的鳃丝表面均观察到大量“9+2”微管结构,横截面为圆形,直径为(223  $\pm$  9) nm(图版 II:12)。根据扫描电镜观察结果,推测该结构为前纤毛。

### 3 讨论

**3.1 孕育雌蚌滤食率变化** 双壳类的滤食受到许多因素影响,其中外部环境因素如水流速、水温、pH、污染物、饵料的质量和数量等影响显著,而贝类的体重、生理条件等内在因素直接影响双壳类的滤食行为。本文对比了褶皱冠蚌孕育雌蚌、未孕雌蚌和雄蚌的滤食率,分析发现孕育事件显著减低了雌蚌的滤食功能,而未孕雌蚌与雄蚌之间无显著差异。Tankersley等<sup>[9]</sup>根据Poiseuille公式推算:无齿蚌属的*A. cataracta*孕育雌蚌的育儿囊滤水率显著下降为未孕雌蚌育儿囊的16%,为非育儿囊瓣鳃的4%。假定内鳃在孕育期间滤水率不变,且内外鳃的滤水率相等,可以推算孕育雌蚌2对瓣鳃的综合滤水率显著下降为未孕雌蚌的58%,为非育儿囊的52%。Tankersley等<sup>[10]</sup>后续的滤食试验研究显示,*A. cataracta*孕育雌蚌的颗粒清除率比同时期的雄蚌下降了54%,且孕育雌蚌对小于5  $\mu\text{m}$ 食物颗粒的摄食截留显著低于未孕雌蚌及雄蚌。本文结果与已有报道结论基本一致,但孕育雌蚌的滤食率下降程度有所不同,这

可能与滤食率测定的实验条件、方法及蚌的种类有关。在孕育期间,褶皱冠蚌雌蚌滤食率显著下降,但未停止摄食,这与郑光明等<sup>[16]</sup>对圆背角无齿蚌(*A. woodiana pacific*)的研究结果类似。因此,在繁殖期需要加强适口饵料的培育,促进亲本性腺发育及营养供给。

**3.2 孕育雌蚌鳃结构变化** Smith 认为,淡水蚌类在繁育过程中鳃转化形成育儿囊是物种进化的一种高级特征<sup>[17]</sup>。组织切片显示褶皱冠蚌的鳃丝由纤毛区、中介区和侧区三部分组成,与无齿蛤属的 *Thyasira falklandica* 的鳃丝基本结构类似<sup>[8]</sup>。张根芳等<sup>[18]</sup>描述了三角帆蚌(*Hyriopsis cumingii*)母蚌外鳃组织结构的变化:外鳃增厚而鳃小瓣厚度基本不变,鳃水管膨大形成育儿囊,这与褶皱冠蚌孕育雌蚌的鳃组织学观察结构类似。本研究表明,孕育雌蚌鳃结构的变化在外鳃,组织学显示鳃丝侧区的初级鳃水管大小、瓣间隔结构等发生了较大的变化。在初级水管两侧出现了二级水管结构,这与在无齿蚌属的 *A. cataracta*<sup>[9]</sup>和 *A. cygnea*<sup>[19]</sup>鳃组织中观察到的结构类似,与邓道贵等<sup>[12]</sup>的研究结果一致。Richard 等<sup>[20]</sup>的研究表明,非所有蚌类,如 *Lampsilinae* 的物种,孕育期并不形成二级水管,而通过鳃孔与育儿囊相连水孔收缩来控制外界水流的进入。因此,褶皱冠蚌孕育雌蚌鳃结构在孕育期的变化也是物种进化和分类的重要特征之一。扫描电镜显示:在孕育雌蚌的鳃丝表面纤毛特征和分布未发现明显改变,这与 Tankersley 等<sup>[9]</sup>的报道结果一致。

此外,利用透射电镜观察到在褶皱冠蚌纤毛柱状表皮细胞、鳃水管的表皮细胞游离面有微绒毛的存在,在微绒毛之间发现大量黏液和分泌小泡,这与 Silverman 等<sup>[21]</sup>对斑马贝(*Dreissena polymorpha*)鳃丝上 5 种不同表皮细胞表面观察到的微绒毛结构类似。在孕育雌蚌的鳃丝表皮细胞表面形成较大的隆起,与未孕雌蚌和雄蚌的内外鳃不同,这显著增加了表皮细胞表面积,进而增加了表面微绒毛的数量。由于流量与进水管半径的平方成反比, Jørgensen 等<sup>[22]</sup>认为二级水管的半径减小,要获

得相同的流量,纤毛推动水流的压力要成倍增加,但实际上孕育雌蚌外鳃纤毛推动水流压力可能显著低于未孕雌蚌,按此推测育儿囊鳃丝的滤水率将大幅下降。然而,孕育雌蚌的滤水功能仍保持在一定水平。因此,鳃丝表皮的隆起和微绒毛数量的增加,将有利于孕育雌蚌的补偿呼吸和食物运输。

**3.3 鳃结构与功能的关系** Rissgård 等<sup>[23-24]</sup>认为淡水双壳类在悬浮物滤食阶段的滤食率主要受到鳃丝纤毛的控制。而当外界环境因子发生改变,滤食行为将随之改变,这被认为是双壳类对外界环境变化的一种主动适应<sup>[25]</sup>。双壳类鳃丝表面侧区的结构较为多变<sup>[26]</sup>,有的种类仅有单独的纤毛或触毛;有的种类如斑马贝,则形成纤毛盘,每个纤毛盘上由 40 根纤毛组成<sup>[27]</sup>。褶皱冠蚌的鳃丝两侧的前侧纤毛区有单行排列纤毛分布,属于所描述的前一类结构。对照孕育雌蚌外鳃组织结构的变化,鳃水管沿纵向拉伸,形成巨大的育儿囊,被大量胚胎充满,从鳃孔进入水管的水流受到较大阻力,鳃丝滤水速率将明显降低。假定鳃丝纤毛推动水流的速度不变,单位时间内摄取的食物颗粒将大幅度减少,宏观表现为滤食率的下降。但由于二级水管的出现,孕育雌蚌表现出一定的滤食功能。Richard 等<sup>[20]</sup>认为二级水管的出现有利于维持水流运输,对孕育雌蚌呼吸、滤食和幼虫的发育提供了较好的补偿作用。Tankersley 等<sup>[9]</sup>观察发现在二级水管通过鳃水孔与外界相通,行使滤水功能,并认为虽然二级水管空间比初级水管小,但二级水管数量较多,其过滤面积与初级水管相当,从而弥补了初级水管转化为育儿囊期间鳃的生理功能。此外,二级水管与育儿囊之间有一层暂时形成的隔膜相隔,减少了外界水流对育儿囊中胚胎的影响。

本实验的结果表明,孕育事件显著降低了褶皱冠蚌雌蚌的滤食率。外鳃初级水管瓣间隔等结构的改变降低了孕育雌蚌滤食率,而二级水管的出现和鳃丝表皮细胞表面褶皱及微绒毛数量的增加对滤食和呼吸功能具有一定的补偿作用。

## 参 考 文 献

- [ 1 ] 杨健, 王慧, 朱宏宇, 等. 背角无齿蚌 (*Anodonta woodiana*) 在五里湖中的重金属富集. 长江流域资源与环境, 2005, 14(3): 362 - 366.
- [ 2 ] Elliott P, Aldridge D C, Moggridge G D. Zebra mussel filtration and its potential uses in industrial water treatment. *Water Research*, 2008, 42 (6/7): 1664 - 1674.
- [ 3 ] Harold S, John W L, Thomas H D. Particle Capture by the Gills of *Dreissena polymorpha*: Structure and Function of Latero-frontal Cirri. *Biol Bull*, 1996, 191(1): 42 - 54.
- [ 4 ] 欧阳珊, 吴小平, 舒凤月, 等. 淡水瓣鳃类鳃的扫描电镜观察. 南昌大学学报: 理科版, 2000, 24(2): 188 - 191.
- [ 5 ] 张训蒲, 陈宇, 龚世园. 绢丝丽蚌鳃的显微结构观察. 华中农业大学学报, 2007, 26(3): 376 - 379.
- [ 6 ] Dufour S C, Beninger P G. A functional interpretation of cilia and mucocyte distributions on the abfrontal surface of bivalve gills. *Marine Biology*, 2001, 138(2): 295 - 309.
- [ 7 ] Cannuel R, Beninger P G. Gill development, functional and evolutionary implications in the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Bivalvia; Ostreidae). *Marine Biology*, 2006, 149(3): 547 - 563.
- [ 8 ] Passos F D, de Lima Curi Meserani G, Gros O. Structural and ultrastructural analysis of the gills in the bacterial-bearing species *Thyasira falklandica* (Bivalvia, Mollusca). *Zoomorphology*, 2007, 126(3): 153 - 162.
- [ 9 ] Tankersley R A, Dimock R V Jr. Quantitative analysis of the structure and function of the marsupial gills of the freshwater mussel *Anodonta cataracta*. *Biol Bull*, 1992, 182(1): 145 - 154.
- [ 10 ] Tankersley R A, Dimock R V Jr. The effect of larval brooding on the filtration rate and Particle-retention efficiency of *Pyganodon cataracta* (Bivalvia; Unionidae). *Can J Zool*, 1993, 71: 1934 - 1944.
- [ 11 ] 刘月英, 张文珍, 王跃先, 等. 中国经济动物志: 淡水软体动物. 北京: 科学出版社, 1979: 114 - 115.
- [ 12 ] 邓道贵, 李瑞芝. 褶纹冠蚌鳃的组织学和扫描电镜观察. 水产学报, 2002, 26(4): 301 - 306.
- [ 13 ] 魏复盛. 水和废水监测分析方法. 3 版. 北京: 中国环境科学出版社, 1989: 466 - 467.
- [ 14 ] Reeders H H, de Vaate A B, Slim F J. The filtration rate of *Dreissena polymorpha* (Bivalvia) in three Dutch lakes with reference to biological water quality management. *Freshwater Biol*, 1989, 22(1): 133 - 141.
- [ 15 ] 安利国. 细胞生物学实验教程. 北京: 科学出版社, 2004: 13 - 16.
- [ 16 ] 郑光明, 魏青山. 武昌南湖圆背角无齿蚌食性与生长的研究. 华中农业大学学报, 1999, 18(1): 62 - 67.
- [ 17 ] Smith D G. Marsupial anatomy of the demibranch of *Margaritifera margaritifera* (Lin.) in northeastern North America (Pelecypoda: Unionacea). *Journal of Molluscan Studies*, 1979, 45(1): 39 - 44.
- [ 18 ] 张根芳, 王旦旦, 方爱萍, 等. 三角帆蚌怀卵期外侧瓣鳃结构初步研究. 上海水产大学学报, 2006, 15(4): 419 - 423.
- [ 19 ] Lima P, Kovitvadhi U, Kovitvadhi S, et al. *In vitro* culture of glochidia from the freshwater mussel *Anodonta cygnea*. *Invertebrate Biology*, 2006, 125(1): 34 - 44.
- [ 20 ] Richard P E, Dietz T H, Silverman H. Structure of the gill during reproduction in the unionids *Anodonta grandis*, *Ligumia subrostrata*, and *Carunculina parva texasensis*. *Can J Zool*, 1991, 67: 1744 - 1754.
- [ 21 ] Silverman H, Lynn J W, Achberger E C, et al. Gill structure in zebra mussels: bacterial-sized particle filtration. *American Zoologist*, 1996, 36(3): 373 - 384.
- [ 22 ] Jørgensen C B, Famme P, Kristensen H S, et al. The bivalve pump. *Mar Ecol Prog Ser*, 1986, 34: 69 - 77.
- [ 23 ] Rissgård H U. On measurement of filtration rates in bivalves-the stony road to reliable data: review and interpretation. *Mar Ecol Prog Ser*, 2001, 211: 275 - 291.
- [ 24 ] Rissgård H U, Grémare A, Amouroux J M, et al. Comparative study of water processing in two ciliary filter-feeding polychaetes (*Ditrupea arietina* and *Euchone papillosa*) from two different habitats. *Mar Ecol Prog Ser*, 2002, 229: 113 - 126.
- [ 25 ] Rissgård H U, Kittner C, Seerup D F. Regulation of opening state and filtration rate in filter-feeding bivalves (*Cardium edule*, *Mytilus edulis*, *Mya arenaria*) in response to low algal concentration. *J Exp Mar Biol Ecol*, 2003, 284(1/2): 105 - 127.
- [ 26 ] Atkins D. On the ciliary mechanisms and interrelationships of lamellibranchs. Part VII: Latero-frontal cilia of the gill filaments and their phylogenetic value. *Q J Microsc Sci*, 1938, 80: 346 - 430.
- [ 27 ] Silverman H, Lynn J W, Dietz T H. Particle capture by the gills of *Dreissena polymorpha*: structure and function of latero-frontal cirri. *Biol Bull*, 1996, 191(1): 42 - 54.

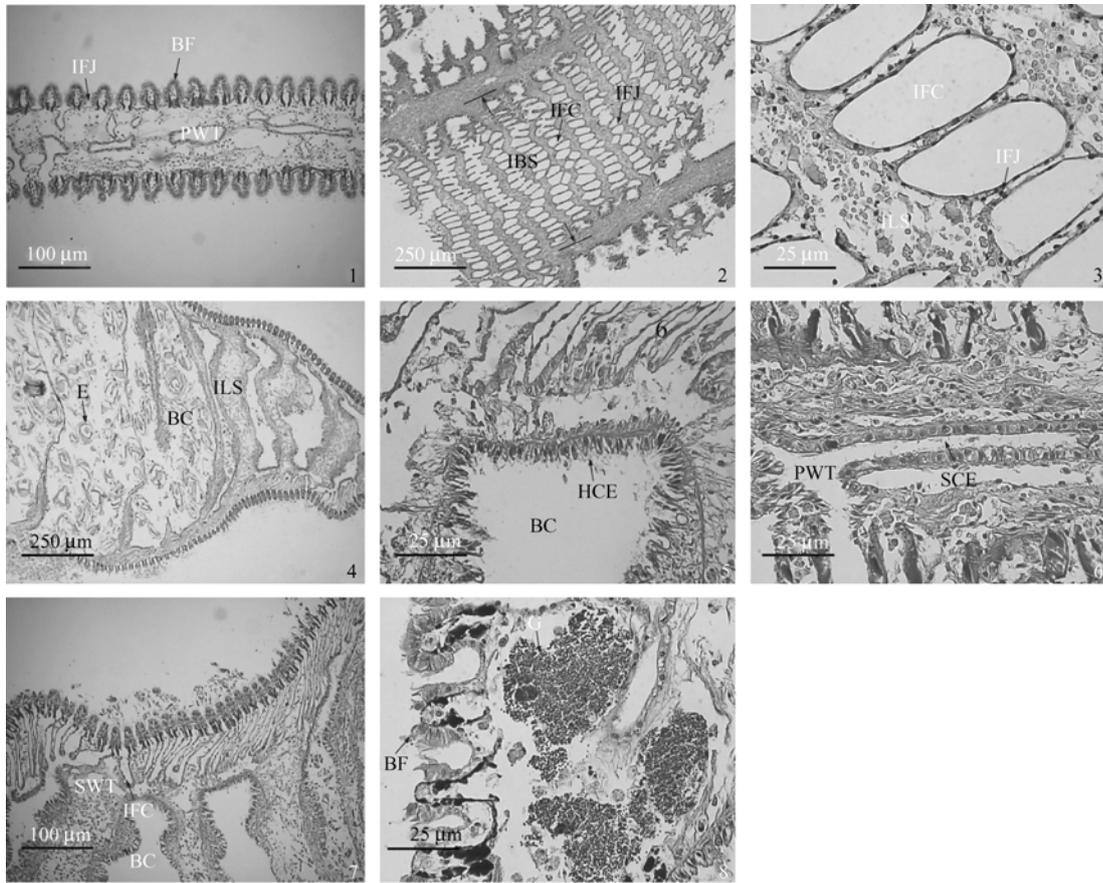
闻海波等: 孕育对褶纹冠蚌滤食率的影响及鳃微结构变化

图版 I

WEN Hai-Bo *et al.*: Effects of Propagation on Filtration Rate and Variation on Gill

Microstructure of Wrinkle Comb Pearl Mussel *Cristaria plicata*

Plate I



1. 内鳃纵切面, 示鳃丝、丝间隔、初级水管; 2. 内鳃水平切面, 示丝间隔和鳃孔; 3. 鳃孔; 4. 孕育雌蚌外鳃纵切面, 示胚胎、瓣间隔和育儿囊; 5. 育儿囊, 示高柱状上皮细胞; 6. 雄蚌外鳃初级水管, 示矮柱状上皮细胞; 7. 二级水管; 8. 未孕雌蚌的外鳃纵切面, 示深染颗粒。

1. Longitudinal section of the inner demibranch; 2. Horizontal section of the inner demibranch; 3. Interfilament canals; 4. Longitudinal section of the outer demibranch of gravid female mussel; 5. Brood chambers; 6. Primary water tubes of outer demibranch of male mussel; 7. Secondary water tubes; 8. Cross section of the outer demibranch of non-gravid female mussel.

BF. 鳃丝; IFJ. 丝间隔; PWT. 初级水管; IFC. 鳃孔; E. 胚胎; IBS. 鳃间隔; BC. 育儿囊; ILS. 瓣间隔; HCE. 高柱状表皮细胞; SCE. 矮柱状表皮细胞; SWT. 二级水管; G. 深染颗粒。

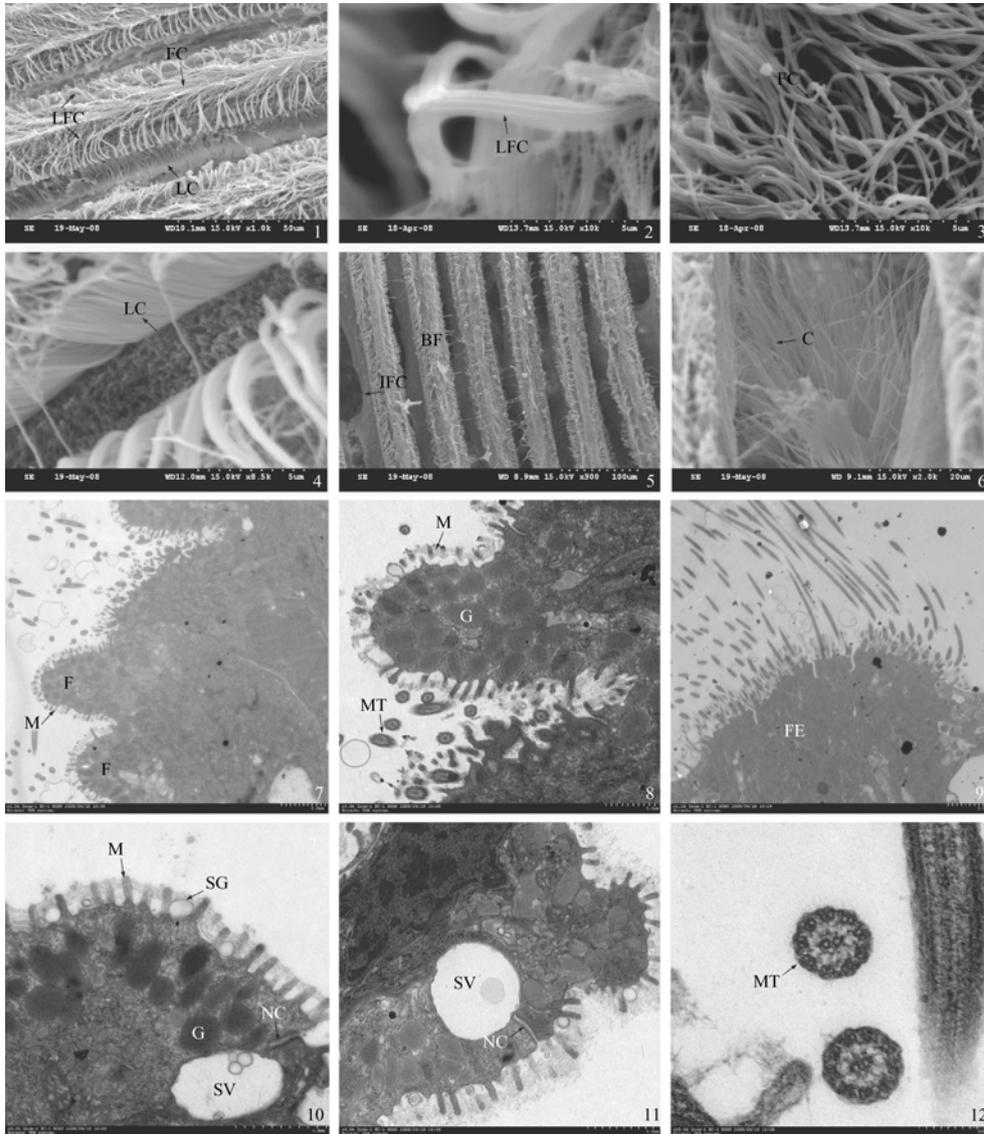
BF. Branchial filaments; IFJ. Interfilamentary junction; PWT. Primary water tubes; IFC. Interfilament canals; E. Embryo; IBS. Interbranchial septa; BC. Brood chambers; ILS. Interlamellar septa; HCE. High columnar epithelium; SCE. Short columnar epithelium; SWT. Secondary water tubes; G. Granules.

闻海波等:孕育对褶纹冠蚌滤食率的影响及鳃微结构变化

图版 II

WEN Hai-Bo *et al.*: Effects of Propagation on Filtration Rate and Variation on Gill  
Microstructure of Wrinkle Comb Pearl Mussel *Cristaria plicata*

Plate II



1. 鳃小瓣表面扫描电镜; 2. 前侧纤毛; 3. 前纤毛; 4. 侧纤毛; 5. 鳃孔; 6. 鳃孔内部纤毛; 7. 孕育雌蚌外鳃表皮透射电镜; 8. 突起上的微绒毛; 9. 孕育雌蚌内鳃表皮; 10. 外鳃表皮细胞游离面; 11. 分泌泡; 12. 纤毛横切面。

1. Surface of branchial filament observed by SEM; 2. Laterofrontal cilia; 3. Front cilia; 4. Lateral cilia; 5. Inside of interfilament canals; 6. Inside of interfilament canals; 7. Epithelium of the outer demibranch of gravid mussel; 8. Microvillus on the surface of folds; 9. Epithelium of inner demibranch of gravid mussel; 10. Free surface of epithelium of demibranch; 11. Secretory vesicles; 12. Cross sections of cilia.

FC. 前纤毛; LFC. 前侧纤毛; LC. 侧纤毛; IFC. 鳃孔; BF. 鳃丝; C. 纤毛; F. 褶皱; M. 微绒毛; G. 高电子密度颗粒; FE. 鳃丝表皮; SV. 分泌泡; SG. 分泌颗粒; NC. 狭长通道; MT. 微管。

FC. Frontal cilia; LFC. Lateral cilia; LC. Lateral cilia; IFC. Interfilament canals; BF. Branchial filaments; C. Cilia; F. Fold; M. Microvillus; G. Granules with high electron density; FE. Filament epithelium; SV. Secretory vesicles; SG. Secretory granules; NC. Narrow canals; MT. Microtubule.