

# 莱氏拟乌贼缠卵腺的显微与超微结构

王峥<sup>①③</sup> 刘长琳<sup>①②\*</sup> 翟介明<sup>④</sup> 林铃生<sup>⑤</sup> 张盛农<sup>①②</sup>  
陈四清<sup>①②</sup> 孙礼娟<sup>④</sup> 葛建龙<sup>①②</sup> 边力<sup>①②</sup>

① 农业部海洋渔业可持续发展重点实验室, 中国水产科学研究院黄海水产研究所 青岛 266071;

② 青岛海洋科学与技术国家实验室海洋渔业科学与食物产出过程功能实验室 青岛 266071;

③ 上海海洋大学水产与生命学院 上海 201306; ④ 莱州明波水产有限公司 莱州 261418;

⑤ 福建省逸有水产科技有限公司 漳州 363402

**摘要:** 为了解莱氏拟乌贼 (*Sepioteuthis lessoniana*) 缠卵腺的结构和功能, 本研究采用组织切片技术和透射电镜技术对该腺体进行显微与超微结构观察。结果显示, 缠卵腺由腺壁组织、分泌叶瓣和结缔组织组成。其中, 腺壁组织由外膜层和肌肉层组成, 位于腺体外部; 分泌叶瓣是腺体的主要部分, 由分泌细胞和支持细胞组成, 分泌细胞具有分泌功能, 支持细胞起到支持分泌细胞的作用。分泌叶瓣两侧为分泌细胞, 分泌细胞较大, 细胞内细胞器丰富, 包括大量线粒体、内质网和高尔基体, 此外分泌细胞内充满分泌物质, 主要是蛋白泡。结缔组织夹杂在外膜层和分泌叶瓣中。分析认为, 莱氏拟乌贼的缠卵腺是一种典型的分泌型腺体, 其分泌的凝胶物质主要功能是形成第三层卵膜, 以保护受精卵免受外界环境侵袭。

**关键词:** 莱氏拟乌贼; 缠卵腺; 显微结构; 超微结构

**中图分类号:** Q945 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2021) 01-080-08

## Microstructure and Ultrastructure of the Nidamental Gland of *Sepioteuthis lessoniana*

WANG Zheng<sup>①③</sup> LIU Chang-Lin<sup>①②\*</sup> ZHAI Jie-Ming<sup>④</sup> LIN Ling-Sheng<sup>⑤</sup>  
ZHANG Sheng-Nong<sup>①②</sup> CHEN Si-Qing<sup>①②</sup> SUN Li-Juan<sup>④</sup>  
GE Jian-Long<sup>①②</sup> BIAN Li<sup>①②</sup>

① Key Laboratory of Sustainable Development of Marine Fisheries, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Yellow Sea Fisheries

Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Qingdao 266071; ② Laboratory for Marine Fisheries Science and

Food Production Processes, Pilot National Laboratory for Marine Science and Technology (Qingdao), Qingdao 266071;

③ College of Fisheries and Life Science, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306; ④ Laizhou Mingbo Aquatic Products

Co., Ltd, Laizhou 261418; ⑤ Fujian Yiyou Aquatic Science and Technology Co. LTD, Zhangzhou 363402, China

**基金项目** 中国水产科学研究院黄海水产研究所基本科研业务费 (No. 20603022020018), 现代农业产业技术体系项目 (No. CARS-49), 烟台市重点研发计划项目 (No. 2017YT06830785);

\* 通讯作者, E-mail: liuchl@ysfri.ac.cn;

**第一作者介绍** 王峥, 男, 硕士研究生; 研究方向: 头足类繁殖生物学; E-mail: 1214864423@qq.com.

收稿日期: 2020-07-21, 修回日期: 2020-11-19 DOI: 10.13859/j.cjz.202101010

**Abstract:** In natural waters, the spawning reefs of *Sepioteuthis lessoniana* are mostly distributed in small rocks, broken shells and seaweed clumps, which interact with environmental pollutants. Therefore, certain deep studies have become extremely important to obtain insights into the adaptation of its structure and function to sophisticated environment during the breeding. Herein, the histological structure and cell type of the nidamental gland of adult *S. lessoniana* were observed by tissue slice techniques and transmission electron microscopy. The results showed that the surface of the nidamental gland was smooth and milky, with parallel lines on the surface (Fig. 1). and the nidamental gland was composed of three subdivisions: glandular wall tissue, secretory lobe and connective tissue. The glandular wall tissue was composed of the outer membrane layer and the muscular layer, which was located outside of the gland (Fig. 2a). The secretory lobe was the most important structure in gland and was layered (Fig. 2d). Connective tissue mainly existed in the junction of glandular wall tissue and secretory lobe, basement membrane of secretory lobe, and extracellular matrix between secretory cells (Fig. 2a - c). Further, the cell composition of the secretory lobes was dissected. The secretory lobes comprised two cell types, supporting cells and secretory cells (Fig. 3a). The supporting cells were small, oval in shape, located at the base of the secretory lobe, and the organelles in the cells were rare, and only a few mitochondria were observed (Fig. 3a, c). However, the secretory cells were large and rectangular with a large number of organelles, including mitochondria, endoplasmic reticulum and Golgi complex, visible in the cells (Fig. 3a, d, e). And we observed surprisingly few vesicles and protein vesicles, which were likely concentrated on the outside of the cell. Together, cilia were abundantly produced (Fig. 3b, f). We conclude that the nidamental gland is a typical secretory gland, and that primary function of the gel-forming substances is to form the third layer, which plays an essential role in protecting the fertilized egg against various environmental pollutants.

**Key words:** *Sepioteuthis lessoniana*; Nidamental gland; Ultrastructure; Microstructure

莱氏拟乌贼 (*Sepioteuthis lessoniana*) 属于软体动物门 (Mollusca) 头足纲 (Cephalopoda) 枪形目 (Teuthida) 枪乌贼科 (Loliginidae) 拟乌贼属, 是枪乌贼科中在印度-西太平洋中分布最广的种类之一 (Jereb et al. 2006), 也是我国广东、福建等沿海地区的常见捕捞水产品, 年产量约 200 t (董正之 2001)。

头足类的雌性生殖系统主要由卵巢、输卵管、缠卵腺、副缠卵腺和输卵管腺组成, 其中, 枪乌贼、柔鱼和乌贼均具有 1 对左右对称的缠卵腺 (刘必林等 2010, 林东明等 2013)。缠卵腺又称墨鱼蛋, 形似禽蛋 (刘长琳等 2018)。关于缠卵腺的研究, 主要集中在缠卵腺的营养价值分析 (戴宏杰等 2016, 刘长琳等 2018)、糖蛋白及活性物质的提取 (Kimura et al. 1994, 王倩 2013, 陈淑敏等 2019)、结构组织分析 (王

津伟等 2010, 尹亚南 2018) 等方面, 涉及的种类包括金乌贼 (*Sepia esculenta*)、虎斑乌贼 (*S. pharaonic*)、曼氏无针乌贼 (*Sepiella maindroni*)、阿根廷滑柔鱼 (*Illex argentinus*)、福氏枪乌贼 (*Loligo forbesi*) 等。本研究通过组织切片和透射电镜技术, 观察了莱氏拟乌贼缠卵腺结构, 探讨了其功能和作用, 以期为养殖技术开发和缠卵腺的综合利用提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

野生莱氏拟乌贼雌性成体样品于 2019 年 8 月在福建海域采用底拖网获得。实验样本共 5 尾, 体表无破损, 平均胴长为  $(19.2 \pm 6.4)$  cm, 平均体重为  $(430 \pm 76)$  g。

## 1.2 方法

**1.2.1 石蜡切片样品准备** 将莱氏拟乌贼沿腹部中线剪开，取出缠卵腺并用解剖刀将其切割成长、宽、高均为 0.5 cm 左右的小块，置于 Bouin's 固定液中固定 24 h，然后用 70% 酒精冲洗样品（间隔时间 12 h），直至酒精溶液接近透明后保存在 70% 的酒精溶液。按照组织学研究方法（刘承英等 2019），对样品进行脱水、二甲苯透明、石蜡包埋。使用 KD-2508 型轮转式切片机连续切片，切片厚度约为 5  $\mu\text{m}$ 。石蜡切片经脱蜡干燥、H.E 染色、中性树胶封片后，置于 Nikon 80i 正置显微镜下拍照并记录分析。

**1.2.2 透射电镜样品的制备** 切取体积约为 0.5 ~ 1  $\text{mm}^3$  的缠卵腺样品，用 2.5% 戊二醛溶液固定，置于 4  $^{\circ}\text{C}$  冰箱中保存。用 PBS 缓冲液将样品冲洗 3 次，每次冲洗 10 min，1% 的锇酸 4  $^{\circ}\text{C}$  固定 2 h。然后样品经磷酸缓冲液漂洗，梯度乙醇溶液脱水，Epon812 环氧树脂包埋，温箱固化。固化样品使用 UltracutE 超薄切片机半薄切

片，切片厚度约 70 nm。切片经醋酸铀和柠檬酸双重染色，置于 JEM-1200EX 的透射电镜中观察记录，拍照电压为 80 kV。

## 2 结果

### 2.1 缠卵腺形态特征

莱氏拟乌贼具有缠卵腺 1 对，左右对称并紧紧相连，位于内脏团中部。缠卵腺前端位于副缠卵腺和墨囊上部，右侧与输卵管腺相邻。性成熟后雌体的缠卵腺外表光滑，外面包裹一层透明薄膜，呈乳白色，整体长接近 8.3 cm，宽为 2.5 ~ 4.2 cm（图 1a），重约 23.6 g；单个缠卵腺自上而下逐渐宽大，类似长椭圆形，上端稍尖（图 1a）；两个缠卵腺中间以及单个缠卵腺中间均有缝隙，但紧密接合，两个缠卵腺中间的缝隙为完全贯穿（图 1a, b）；单个缠卵腺由两个瓣状结构组成，中间存在管状通道（图 1b）；性成熟后雌体的腺体外表可观察到平行排列的纹路，自上而下呈层状分布（图 1c）。

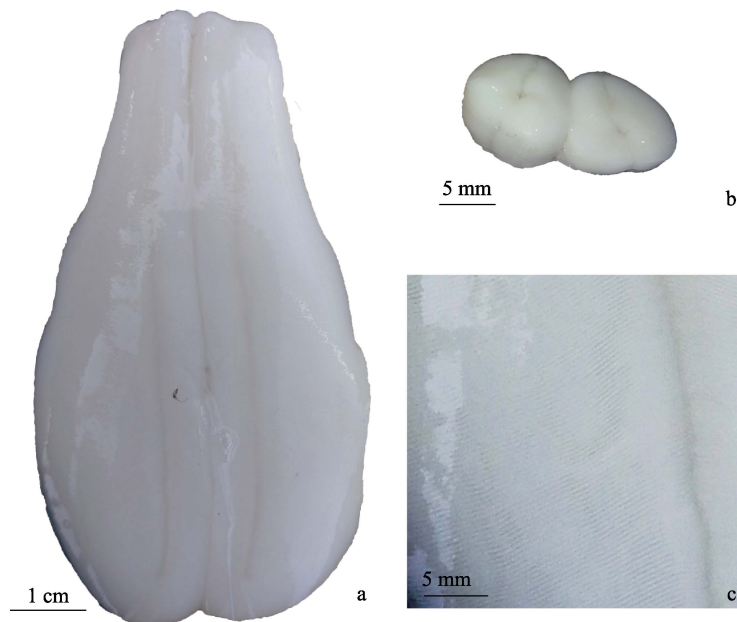


图 1 莱氏拟乌贼缠卵腺

Fig. 1 The nidamental gland of *Sepioteuthis lessoniana*

a. 缠卵腺外观；b. 缠卵腺横切面；c. 缠卵腺局部。

a. Appearance of nidamental gland; b. Cross section of the nidamental gland; c. The local area of the nidamental gland.

## 2.2 缠卵腺显微结构

缠卵腺由腺壁组织、分泌叶瓣和结缔组织组成。腺壁组织由外向内分别是外膜层和肌肉层,外膜层厚 8~15  $\mu\text{m}$ ,由柱状上皮细胞组成,排列紧密;肌肉层较厚,达 150~200  $\mu\text{m}$ (图 2a)。分泌叶瓣位于肌肉层内侧,呈层状分布(图 2a)。分泌叶瓣由支持细胞和分泌细胞构成,其中间为支持细胞,支持细胞的两侧为分泌细胞。支持细胞数量较少且体积较小,靠近基底膜,为圆形或椭圆形,其细胞核颜色较深,通常为

深蓝色,但形状不规则(图 2b, c);分泌细胞较大,呈柱状,细胞间排列紧密,分界不明显,细胞内充满圆形或椭圆形的颗粒状分泌物质,数量众多,大多呈淡蓝色,分泌细胞外着生大量纤毛(图 2b, c)。结缔组织主要存在于腺壁组织与分泌叶瓣的交界处,以及分泌叶瓣的基底膜和分泌细胞间的细胞外基质中(图 2a~c)。产卵期,分泌叶瓣间充满分泌物质,产卵前,分泌细胞尚未破裂,瓣内区间会出现大量空隙(图 2b, d)。

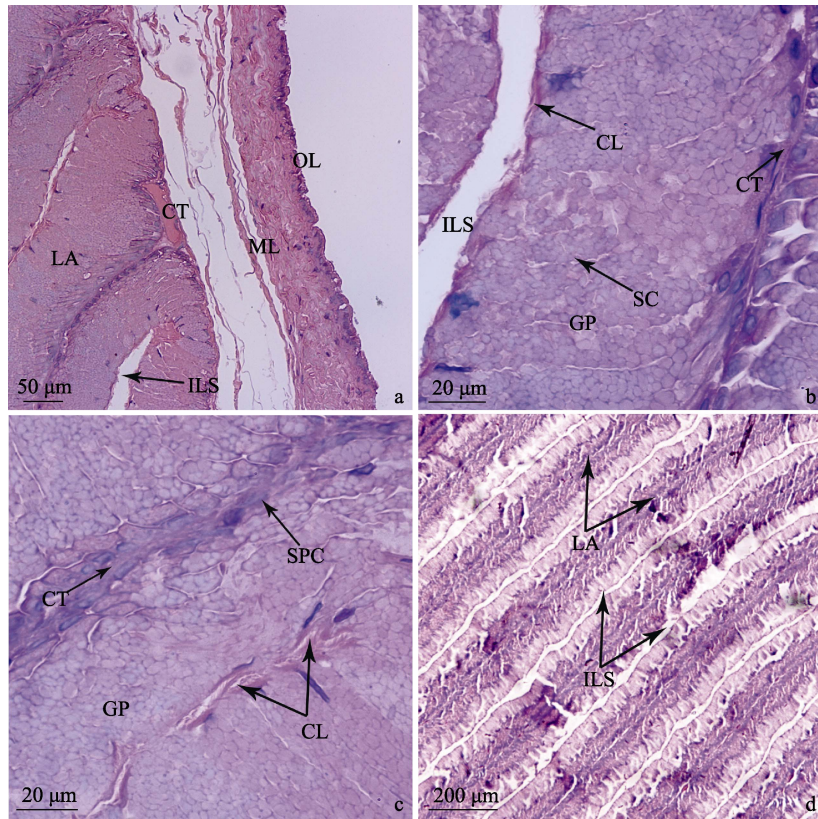


图 2 莱氏拟乌贼缠卵腺的显微结构

Fig. 2 Microstructure of the nidamental gland (NG) of *Sepioteuthis lessoniana*

a. 缠卵腺横切面, 示外膜层、肌肉层和分泌叶瓣; b. 分泌叶瓣横切面, 示瓣内区间、糖蛋白颗粒和分泌细胞; c. 分泌叶瓣, 示结缔组织、支持细胞和纤毛; d. 缠卵腺横切面, 示分泌叶瓣、瓣内区间。

a. Transverse section of nidamental gland, showing the tunica adventitia, muscular layer and lamellar; b. Transverse section of lamellar, showing interlamellar spaces, glycoprotein and secretory cells; c. Lamellar, showing connective tissue, support cells and cilia; d. Transverse section of nidamental gland, showing lamellar and interlamellar spaces.

CL. 纤毛; CT. 结缔组织; GP. 糖蛋白颗粒; ILS. 瓣内区间; LA. 分泌叶瓣; ML. 肌肉层; OL. 外膜层; SC. 分泌细胞; SPC. 支持细胞  
CL. Cilia; CT. Connective tissue; GP. Glycoprotein; ILS. Interlamellar space; LA. Lamellar; ML. Muscular layer; OL. Outer layer; SC. Secretory cell; SPC. Support cell

### 2.3 缠卵腺超微结构

缠卵腺的分泌叶瓣由中间到两侧分别是细胞外基质、支持细胞和分泌细胞（图 3a）。细胞外基质和分泌叶瓣间中充满结缔组织（图 3b）。支持细胞位于分泌叶瓣基底部，支持细胞

较小，呈椭圆形，直径约 12~16 μm，细胞间排列紧密，其细胞核轮廓明显，形状不规则，占细胞内大部分，核仁颜色较深（图 3a, c）；胞内细胞器数量稀少，可观察到少量呈卵圆形的线粒体，未观察到其他细胞器（图 3c）。分

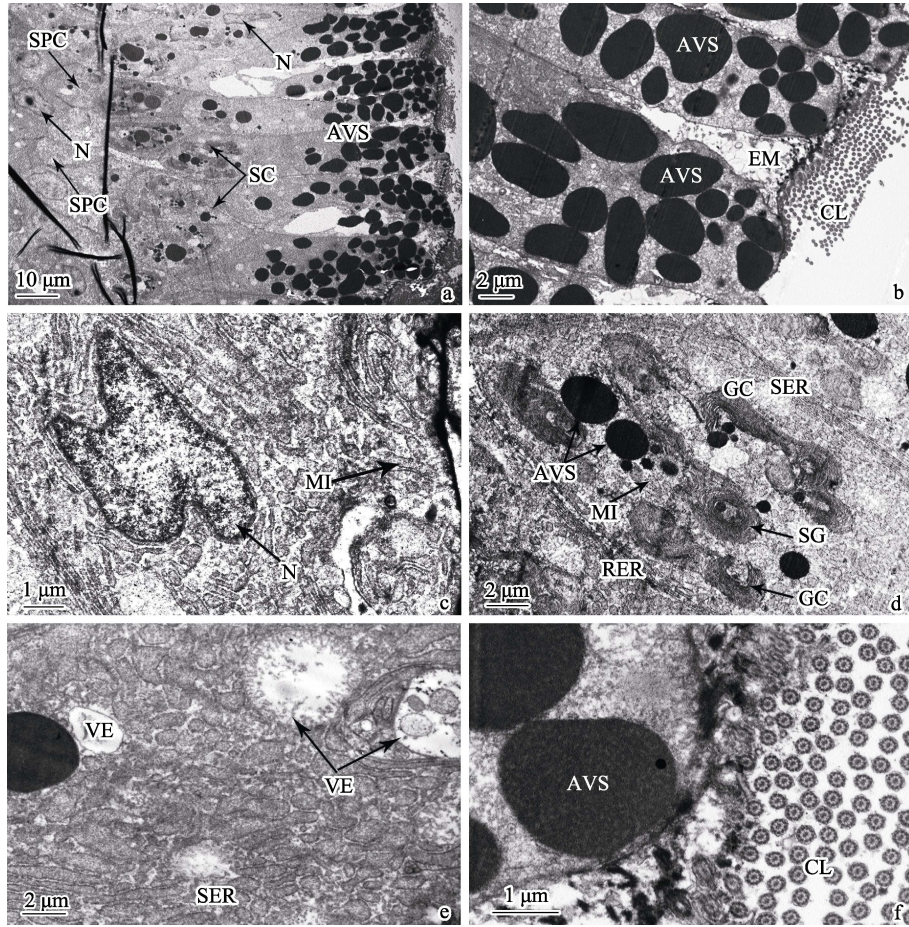


图 3 莱氏拟乌贼缠卵腺的超微结构

Fig. 3 Ultrastructure of the nidamental gland (NG) of *Sepioteuthis lessoniana*

a. 缠卵腺横切面，示支持细胞、分泌细胞和细胞核；b. 分泌细胞横切面，示纤毛、蛋白泡和细胞外基质；c. 支持细胞，示细胞核和线粒体；d. 分泌细胞，示线粒体、粗面内质网、高尔基复合体和分泌小泡；e. 分泌细胞，示囊泡和滑面内质网；f. 分泌细胞，示纤毛和蛋白泡。

a. Transverse section of nidamental gland, showing the support cells, secretory cells and nucleus; b. Secretory cell, showing the cilia, albumen vesicle and extracellular matrix; c. Support cell, showing the nucleus and mitochondria; d. Secretory cell, showing the mitochondria, rough endoplasmic reticulum, Golgi complex and secretion globule; e. Secretory cell, showing the vesicle and smooth endoplasmic; f. Secretory cell, showing the cilia and albumen vesicle.

AVS. 蛋白泡；CL. 纤毛；EM. 细胞外基质；GC. 高尔基复合体；MI. 线粒体；N. 细胞核；RER. 粗面内质网；SC. 分泌细胞；SER. 滑面内质网；SG. 分泌小泡；SPC. 支持细胞；VE. 囊泡

AVS. Albumen vesicle; CL. Cilia; EM. Extracellular matrix; GC. Golgi complex; MI. Mitochondria; N. Nucleus; RER. Rough endoplasmic reticulum; SC. Secretory cell; SER. Smooth endoplasmic reticulum; SG. Secretion globule; SPC. Support cell; VE. Vesicle

泌细胞位于分泌叶瓣外侧，与支持细胞紧密连接，二者的分界不明显（图 3a）；分泌细胞较大，呈长方形或椭圆形，长 50 ~ 65  $\mu\text{m}$ ，宽约 12  $\mu\text{m}$ ，靠近支持细胞侧可见细胞核和大量细胞器，主要是线粒体、内质网和高尔基复合体（图 3a, d），在高尔基复合体周围可见分泌球状体和少量蛋白泡（图 3d）；此外，分泌细胞中还观察到少量椭圆形囊泡，直径为 3 ~ 7  $\mu\text{m}$ ，其内部包含少量分泌颗粒，部分囊泡中的分泌颗粒已被释放（图 3e）；分泌细胞中可观察到大量电子密度高的蛋白泡，蛋白泡集中分布在细胞外侧，其形状接近圆形或椭圆形，直径达 2 ~ 4  $\mu\text{m}$ ；分泌细胞外着生大量密集排列的纤毛（图 3a, b, f）。

### 3 讨论

#### 3.1 缠卵腺的解剖结构

不同种类的头足类动物在性腺成熟过程中，缠卵腺的颜色、大小、形状存在较大差异（欧瑞木 1983, 林东明等 2013），如莱氏拟乌贼、拟目乌贼（*Sepia lycidas*）（罗江等 2014）和金乌贼（刘长琳等 2018）成熟后的缠卵腺为乳白色，而鸚鵡螺目物种的缠卵腺会经历颜色变化，最终为橄榄绿色（Haven 1977）；金乌贼（尹亚南 2018）、曼氏无针乌贼（王津伟等 2010）的缠卵腺体积较小，呈扁椭圆形，而莱氏拟乌贼的缠卵腺体积较大，呈长椭圆形。Bernay 等（2006）在欧洲横纹乌贼（*S. officinalis*）副缠卵腺共生菌的研究中发现，受精卵的第三层卵膜由缠卵腺和副缠卵腺的混合分泌物形成。金乌贼、拟目乌贼、曼氏无针乌贼等乌贼目种类产出的受精卵呈单粒状态，而莱氏拟乌贼属于枪形目种类，其受精卵被第三层卵膜包裹后，形成“豆荚状”的半透明卵鞘，卵鞘长 62 ~ 84 mm，直径为 9 ~ 13 mm，每个卵鞘中包含 2 ~ 13 粒受精卵（董正之 2001），莱氏拟乌贼缠卵腺需要分泌大量物质用于第三层卵膜的形成，因此与乌贼目种类比较，其缠卵腺则更为发达。

#### 3.2 缠卵腺的显微结构

莱氏拟乌贼缠卵腺由腺壁组织包裹，起到保护作用，腺体内具有大量的分泌叶瓣，呈层状分布，类似“书页状”的结构，这与福氏枪乌贼（Lum-Kong 1992）、曼氏无针乌贼（蒋霞敏等 2008, 王津伟等 2010）和金乌贼（尹亚南 2018）缠卵腺相同，但其中分泌叶瓣内的细胞组织功能存在差异，如莱氏拟乌贼缠卵腺中支持细胞排列紧密，对分泌叶瓣起到结构支撑的作用；支持细胞周围存在结缔组织，为分泌细胞的分泌功能和纤毛摆动提供营养来源；支持细胞两侧均为分泌细胞，皆具备分泌功能，增大了腺体的分泌面积。缠卵腺分泌细胞形状随着腺体发育而改变，福氏枪乌贼缠卵腺的上皮细胞未成熟时呈正方形，成熟后则变成柱形，产卵时分泌细胞破裂，分泌物释放到瓣内区间（江姿吟 2016）；金乌贼产卵前缠卵腺的分泌细胞呈柱状，在产卵期，分泌细胞破裂，细胞分界不明显（尹亚南 2018）；在本研究中，莱氏拟乌贼缠卵腺的分泌细胞呈柱状，且分泌细胞尚未破裂，分析认为此时期的莱氏拟乌贼已性成熟，但尚未开始产卵。此外，本研究在缠卵腺的显微结构中观察到大量的蛋白质颗粒，呈淡蓝色，这与对曼氏无针乌贼（王津伟等 2010）的观察结果一致。有研究认为，这些含蛋白类物质的卵鞘具有一定硬度和弹性（江姿吟 2016）。此外，Yu 等（2006）在太平洋褶柔鱼（*Todarodes pacificus*）的缠卵腺中发现有一种海洋黏蛋白；Kimura 等（2003）发现，太平洋褶柔鱼的卵被包裹在凝胶状物质中，这种物质的主要成分是糖蛋白，其中，糖和蛋白含量分别达到 80.3% 和 16.4%。因此由莱氏拟乌贼缠卵腺的显微结构特征得出，该腺体是一种分泌型腺体。

#### 3.3 缠卵腺的超微结构

莱氏拟乌贼缠卵腺中的细胞类型与金乌贼（尹亚南 2018）、曼氏无针乌贼（王津伟等 2010）、福氏枪乌贼（Lum-Kong 1992）等头足类一致，分泌叶瓣由支持细胞和分泌细胞组成，

且支持细胞内仅观察到细胞核和线粒体，而分泌细胞内还有内质网、高尔基复合体、分泌小泡和蛋白泡等细胞器，有利于糖蛋白的合成，含糖蛋白的凝胶物质具有抗氧化和抑菌的作用(章建设等 2008)。与金乌贼(尹亚南 2018)和曼氏无针乌贼(王津伟等 2010)不同，莱氏拟乌贼缠卵腺的分泌细胞有较明显的分区，靠近支持细胞侧主要是细胞核、线粒体、内质网和高尔基复合体等细胞器，另一侧则观察到大量分泌颗粒堆积在细胞顶端，此外，在莱氏拟乌贼的分泌叶瓣上着生大量纤毛，纤毛通过摆动将分泌物质运出腺体外。纤毛的着生部位、数量及摆动频率等均可能影响分泌物质的运输，Atkinson (1973) 研究表明，在皮氏枪乌贼(*Loligo pealei*) 缠卵腺中提取出的一种纤毛抑制因子，可影响纤毛摆动的有效性。因此，莱氏拟乌贼缠卵腺超微结构也证明缠卵腺是一种分泌型腺体。

缠卵腺中分泌物的调节受多种肽的影响，Henry 等(1997) 在欧洲横纹乌贼缠卵腺神经末梢分离并鉴定到多种肽，能够调节缠卵腺的收缩和释放等动作及控制上述动作的频率。此外，在输卵管、输卵管腺及卵巢中也发现多种肽，也起到控制缠卵腺收缩的作用(Bernay et al. 2006)。对于缠卵腺分泌物质的作用，Griginoi 等(2000) 认为，缠卵腺与副缠卵腺能同时分泌物质形成外层卵鞘，使受精卵免受外界环境的侵袭，以提高受精卵的孵化率；此外，皮氏枪乌贼缠卵腺分泌的凝胶状物质有助于形成围卵隙以及调节胚胎发育时期受精卵与周围海水的渗透压(陈稚 2017)，但 Ikeda 等(1993) 研究表明，在太平洋褶柔鱼中是由输卵管腺提供了上述功能。因此，对于莱氏拟乌贼缠卵腺分泌物的具体功能有待进一步研究确定。

## 参 考 文 献

- Atkinson B G. 1973. Squid nidamental gland extract: isolation of a factor inhibiting ciliary activity. *Journal of Experimental Zoology*, 184(3): 335–340.
- Bernay B, Baudy-Floc'H M, Gagnon J, et al. 2006. Ovarian jelly-peptides (OJPs), a new family of regulatory peptides identified in the cephalopod *Sepia officinalis*. *Peptides*, 27(6): 1259–1268.
- Griginoi S, Boucher-Rodoni R, Demarta A, et al. 2000. Phylogenetic characterisation of bacterial symbionts in the accessory nidamental glands of the sepoid *Sepia officinalis* (Cephalopoda: Decapoda). *Marine Biology*, 136(2): 217–222.
- Haven N. 1977. The reproductive biology of *Nautilus pompilius* in the Philippines. *Marine Biology*, 42(2): 177–184.
- Henry J, Favrel P, Boucaud-Camou E. 1997. Isolation and identification of a novel Ala-Pro-Gly-amide-related peptide inhibiting the motility of the mature oviduct in the cuttlefish, *Sepia officinalis*. *Peptides*, 10(18): 1469–1474.
- Ikeda Y, Sakurai Y, Shimazaki K. 1993. Fertilizing capacity of squid (*Todarodes pacificus*) spermatozoa collected from various sperm storage sites, with special reference to the role of gelatinous substance from oviducal gland in fertilization and embryonic development. *Invertebrate Reproduction & Development*, 23(1): 39–44.
- Jereb P, Roper C F E. 2006. Cephalopods of the Indian Ocean. A review. Part I. Inshore squids (Loliginidae) collected during the international Indian Ocean expedition. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 119(1): 91–136.
- Kimura S, Gohada T, Sakurai Y. 2003. Characterization of nidamental mucin from Japanese common squid *Todarodes pacificus*. *Journal of the Tokyo University of Fisheries*, 89: 7–13.
- Kimura S, Sugiura Y, Mizuno H, et al. 1994. Occurrence of a mucin-type glycoprotein in nidamental gland mucosubstance from the squid *Illex argentinus*. *Fisheries Science*, 60(2): 193–197.
- Lum-Kong A. 1992. A histological study of the accessory reproductive organs of female *Loligo forbesi* (Cephalopoda: Loliginidae). *Journal of Zoology*, 226(3): 469–490.
- Yu A, Shigeru K. 2006. Development and application of marine mucin for cosmetics. *Fragrance Journal*, 34(3): 14–20.
- 陈淑敏, 张玉琦, 龚芳芳, 等. 2019. 曼氏无针乌贼缠卵腺抗菌糖蛋白提取工艺优化. *天然产物研究与开发*, 31(10): 1799–1806.

- 陈稚. 2017. 软丝与细菌的共生关系: 卵巢发育和副缠卵腺中共生菌的族群结构变化之探讨. 基隆: 台湾海洋大学硕士学位论文, 4-5.
- 戴宏杰, 孙玉林, 冯梓欣, 等. 2016. 雌性虎斑乌贼缠卵腺营养成分分析与评价. 食品科学, 37(14): 97-103.
- 董正之. 2001. 中国动物志: 软体动物门 头足纲. 北京: 科学出版社, 104-106.
- 江姿吟. 2016. 雌性虎斑乌贼 (*Sepia pharaonis*) 生殖腺与生殖附属腺体发育过程中组织结构变化. 嘉义: 澎湖科技大学硕士学位论文, 5-6.
- 蒋霞敏, 符方尧, 李正, 等. 2008. 人工养殖曼氏无针乌贼生殖系统的解剖学与组织学研究. 中国水产科学, 15(1): 63-72.
- 林东明, 陈新军. 2013. 头足类生殖系统组织结构研究进展. 上海海洋大学学报, 22(3): 410-418.
- 刘必林, 陈新军. 2010. 头足类生殖系统及其在分类学上的应用. 水产学报, 34(8): 1219-1226.
- 刘承英, 赵燕, 刘娟. 2019. 斑马鱼石蜡组织切片技术的优化. 安徽农学通报, 25(9): 67-68.
- 刘长琳, 葛建龙, 陈四清, 等. 2018. 野生金乌贼缠卵腺的营养成分分析及评价. 营养学报, 40(4): 412-414.
- 罗江, 蒋霞敏, 彭瑞冰, 等. 2014. 拟目乌贼生殖系统的组织学研究. 水产学报, 38(7): 946-955.
- 欧瑞木. 1983. 中国枪乌贼性腺成熟度分期的初步研究. 海洋科学, 7(1):44-46.
- 王津伟, 王春琳, 余红卫. 2010. 曼氏无针乌贼缠卵腺组织学及超微结构的研究. 水产科学, 29(2): 87-90.
- 王倩. 2013. 太平洋褶柔鱼缠卵腺糖蛋白的分离提取及生物活性分析. 福州: 福建农林大学硕士学位论文, 12-16.
- 尹亚南. 2018. 金乌贼生殖系统结构特征和卵子发生的研究. 上海: 上海海洋大学硕士学位论文, 10-22.
- 章建设, 雷晓凌. 2008. 鱿鱼内脏糖蛋白提取工艺及其免疫活性初步研究. 现代食品科技, 24(2): 167-169, 166.