

345-349

双峰无齿蚌 *Anodonta bigibba* (Heude)

非寄生变态发育的研究

魏青山 傅彩虹 吴素宁
(华中农业大学水产系, 武汉 430070)

Q959.223.1

提要 1993年4、5月份观察到双峰无齿蚌 *Anodonta bigibba* (Heude) 母体排出的不是钩介幼虫, 而是幼蚌。幼蚌壳中具一呈似三角形、较厚的钩介幼虫外壳, 其腹缘顶端具壳钩。幼蚌在原钩介幼虫壳缘生长了1-4环新壳, 而且具有带纤毛的足、前后闭壳肌、管状鳃原基和肛门孔等。幼蚌在室内试养存活了39天, 显示已具独立生活能力。研究表明, 该蚌钩介幼虫在母体育儿囊中已经历并完成变态, 发育成幼蚌。这是我国首次发现的一种非寄生变态发育的珠蚌类, 对于研究我国珠蚌类的进化及与世界淡水贝类的亲缘关系有着重要价值。此外, 鉴于双峰无齿蚌与背角无齿蚌 *Anodonta woodiana* (Lea) 的成体壳形和发育生活史的不同, 应恢复 Heude 建立的双峰无齿蚌的种名。

关键词 珠蚌科, 双峰无齿蚌 钩介幼虫 非寄生变态

双峰无齿蚌 *Anodonta bigibba* (Heude) 是 Heude (1875-1886) 建立的 *Anodonta bigibba* 种名^[2], Simpson (1900) 在他的分类系统中把它纳入珠蚌科 Unionidae、无齿蚌亚科 Anodontinae, 并把 Heude 建立的 42 种中国的无齿蚌, 其中包括双峰无齿蚌, 解释为背角无齿蚌的突变 (Mutation), 把它们都并入了背角无齿蚌 *Anodonta woodiana* (Lea) 种名下^[7]。把我们采集的成体蚌壳 (图版 I, 1) 与 Heude 的双峰无齿蚌图 (Pl, 61, Fig. 78) 对照, 发现两者完全吻合。

珠蚌超科蚌类典型的生活史中, 受精卵在母体特化的鳃水管 (育儿囊) 中发育成钩介幼虫, 成熟后释放水中, 遇到合适的寄主鱼即寄生在鳃或无鳞的体表部位, 继续发育并变态成幼蚌而脱落。钩介幼虫若碰不上合适的寄主鱼, 在短期内就会死亡。在非典型的生活史中, 具有非寄生变态过程, 即受精卵在母体育儿囊中发育成钩介幼虫, 进而变态成幼蚌后才被母体排出体外^[4, 8]。这种发育变态类型, 可以减少需寄生类型所遭受的风险, 对于繁衍后代具有进化意义。

Lefevre 等 (1911) 首次在北美洲发现 *Strophitus* Rafinesque (1820) 属的种的非寄生变态现象^[3, 4, 8], Parodiz (1963) 等也报道了南美 *Diptodon* (*Rhipidodonta*) Mörch (1853) 亚属种类的同类现象^[6, 8], 在我国尚无此类型的蚌类生活史的报道。在比较研究武汉市附近水域中蚌类的育儿囊和钩介幼虫形态时, 发现双峰无齿蚌为非寄生变态发育类型。这对于研究我国

本文研究所用参考资料有部分由美国俄亥俄州立大学动物系的 David H. Stansbery 教授提供, 特致谢忱。
本文于 1993 年 8 月 10 日收到, 9 月 11 日改回。

珠蚌超科的胚胎学和自然分类系统具有重要参考意义,故将此研究结果予以报道。

材 料 和 方 法

所用材料于 1993 年 4、5 月份采自武汉市南湖和陈家湖。双峰无齿蚌是该两湖中的常见蚌。先后采集约 80 个成蚌,包括壳长 51.3—107.0mm 的一系列不同大小的个体。

将一部分怀胚母蚌用于解剖,观察育儿囊及其内含物,并把用作育儿囊的外鳃固定于中性福尔马林溶液中。固定块用石蜡包埋,常规法切片(5—7 μ m 厚),H·E 染色。光镜观察育儿囊切片的内部构造并显微摄影。

另一部分怀胚母蚌暂养于水族箱中,观察排幼情况,并对幼蚌进行试养和行为观察。在光镜下用测微尺测量刚排放出的幼蚌的卵膜径,脱膜幼蚌和幼蚌壳中钩介幼虫壳形的大小。幼蚌和钩介幼虫外壳的铰合线长为背部壳顶平直边长,壳宽为垂直于铰合线背腹缘间的最大距离,壳长为平行于铰合线的前后缘间的最大距离^[10],并对幼蚌进行显微摄影。

幼蚌排出后,立即用 2.5%戊二醛(pH 7.4)溶液固定其小部分,低温(0—4 $^{\circ}$ C)保存 24h 后用 1mol/L 磷酸盐缓冲液(pH 7.4)清洗三次,用 1%锇酸蒸气后固定 1h,再进行离子溅射镀膜。用 S-450 型扫描电镜对幼蚌外壳进行观察和摄影。

结 果 与 分 析

(一) 育儿囊特征

在 4 月 1 日到 4 月 17 日采集到的成蚌中,约有 1/4 个体的育儿囊怀有胚胎,其中大部分个体正处在排幼的过程中,可见 4 月份以前该蚌已进入排幼期。4 月 17 日以后未采到怀胚个体。其中怀胚的最小个体壳长为 51.3mm。育儿囊占据两外鳃瓣,按 Simpson、Lefevre 划分类型,应属外鳃类(Exobranchiae)的同生类(Homogenae)^[4,7]。外观育儿囊很膨大,呈暗红色,表面平滑无皱褶。育儿囊内所含的均为已完成变态的幼蚌,无其它阶段的胚胎或幼虫。

幼蚌的排放是从后向前逐渐推进的,从外鳃切片看出,同一水管内的个体也是被分批逐次排出的,而且随着水管内幼蚌的逐渐排出,鳃的瓣间连接(Interlamellar junctions)逐渐地缩短加厚(图版 I, 2)。

(二) 幼蚌的观察

1. 幼蚌的排放 选择 11 个怀有幼蚌的母体,暂养于水族箱中观察幼蚌的实际排放。母蚌幼的过程相当缓慢,而不象其它珠蚌类排放钩介幼虫那样可在短时间内完成。它们不定期地随呼出水流排出幼蚌。每次排出的数量不等,少者 1 个,较多时约 30 个,排放时幼蚌被分散地排出,散布于水族箱底部,不见粘液样物。一个成体一天内少者排放 6—7 个,多者约可达 300 个。双峰无齿蚌这种分批逐渐排出幼蚌的方式,可以借助于母蚌自身的移位运动,使幼蚌个体稀疏分布,而不是密集堆积,因而具有适应意义。这与其它蚌类靠寄主鱼携带传播的方式有同等的作用。

2. 幼蚌的形态 幼蚌被自然排放前后,都有部分个体带有一个较圆的卵膜(图版 I, 3),卵膜径大小为 $495.1 \pm 20.0 \mu\text{m}$, 范围 410.7—569.4 μm 。这与寄生变态种类的钩介幼虫成熟排放后全无卵膜的情况显然不同。

已脱膜和未脱膜的幼蚌,都可见在壳缘有 1—4 环新壳(图版 I, 4),新壳包围着钩介幼虫

的壳。新壳较薄、很透明,皱褶不平;而幼虫壳较厚,较不透明,且平整。幼虫壳呈近似三角形,幼蚌张壳时从腹面可见幼虫两壳腹缘顶端有壳钩。从侧面还可清晰看到壳钩基部的棘刺(图版 I, 3, 5)。钩介幼虫壳形大小为:铰合线长 $248.6 \pm 8.6 \mu\text{m}$ 、壳宽 $320.1 \pm 11.2 \mu\text{m}$ 、壳长 $354.5 \pm 14.4 \mu\text{m}$ 。这种钩介幼虫外壳的形态、构造与其它无齿蚌的很相似^[4,8]。

从幼蚌初始的生长看出(表 1),铰合部基本没生长,前后缘生长很快,而腹缘生长缓慢。这种生长方式可能是形成成蚌壳形的原因。

表 1 刚排出的和试养 38 天后的幼蚌大小

单位: μm

Tab. 1 Dimensions of young mussels just liberated and ones kept alive for 38 days

项 目	铰合线长		壳 宽		壳 长	
	平均 \pm SD	范 围	平均 \pm SD	范 围	平均 \pm SD	范 围
刚 排 出	248.6 ± 8.6	221.6—270.2	350.5 ± 7.5	322.7—369.8	446.5 ± 16.5	403.8—490.2
试养 38 天后	292.1 ± 10.3	262.4—329.1	409.0 ± 13.7	367.6—452.3	583.2 ± 19.8	513.3—650.0

自然排放和即将排放的幼蚌,都已有一柱状、带纤毛的而且可伸缩的足;闭壳肌已非一个,而是前、后各有一个;从腹面观或通过略透明的壳可见弯曲的管状鳃原基(图版 I, 6);脱膜个体腹面观还可见后闭壳肌下有一肛门孔,不时有排泄物从中排出。这些特征与其它珠蚌类完成寄生变态后从寄主鱼上脱落下来的幼蚌的特征相似。上述情况表明,这种蚌的钩介幼虫在自身母体内已经历并完成变态过程,发育成幼蚌。

3. 幼蚌的运动 幼蚌在脱膜前后,运动方式有所不同。脱膜前,幼蚌运动时,首先略张开双壳,伸出足直达卵膜,并可把卵膜顶起突出,然后足上的纤毛倒伏固着在卵膜上,身体随之作旋转运动。在遇惊吓时,足迅速收回,并关闭双壳,卵膜恢复原状。脱膜后的幼蚌,常缓慢地伸出足,足上纤毛匍匐水底,可带动蚌体转动或将双壳完全竖立在底部爬行,当停止运动时,足略急促地收回。幼蚌的这种运动方式,与成熟钩介幼虫仅有的双壳启闭运动是显著不同的。

4. 幼蚌的试养 将取自育儿囊的幼蚌放入培养皿中,用池水试养,每天换水。试养过程中,部分带有卵膜的个体在 2—3 天后全部脱膜。运动的方式也愈加完善,原来停止运动是急促收足,逐渐变成足的收缩都是舒缓从容;将双壳完全竖立向前爬行的运动方式也愈加频繁而持久。蚌壳仍按前述的方式生长;壳长生长最快,壳宽次之,铰合线生长最慢(表 1)。但由于池水中缺乏合适的食物,试养后期死亡现象日趋严重,至第 39 天全部死亡。Lefevre 等(1912)也曾试养非寄生变态后的 *Strophulus edentulus* 的幼蚌,其中最长存活时间仅达 10 天,相比之下,这种幼蚌的试养存活时间要长得多。

(三)成体蚌壳外形特征

双峰无齿蚌的成体蚌壳外形与背角无齿蚌壳外形有明显不同^[1]。它壳形较纵长,两侧较鼓胀,尤其是两壳壳顶,明显向上鼓出呈双峰状,其最大个体壳长只有 107.0mm。

小 结 与 讨 论

1. 双峰无齿蚌自然排放幼蚌的方式不同于其它珠蚌类排放营寄生生活的钩介幼虫的方式。排放出的幼蚌的形态特征以及运动方式等也不同于钩介幼虫。该幼蚌与其它珠蚌类在

寄主鱼身上完成变态后脱落下来的幼蚌基本处于同一发育阶段^[4]。幼蚌在排放前、后均有明显的生长,排放后具有独立生活的能力。但这种幼蚌又保留有钩介幼虫的壳和壳钩。表明双峰无齿蚌钩介幼虫在母体育儿囊中已经历和完成了变态发育过程,没有经过寄生阶段。因此其钩介幼虫的变态属非寄生类型。

2. 非常有趣的是,北美洲和南美洲分别有 *Strophitus* Rafinesque (1820) 属和 *Diplodon* (*Rhipidodonta*) Mörch (1853) 亚属的种类为非寄生变态发育;在亚洲首次发现双峰无齿蚌也是非寄生变态发育。在不同的大陆板块,蚌类的幼虫发育同型,这是由于它们具有共同的祖先? 还是祖先不同平行进化而来? 是值得研究的问题。因此双峰无齿蚌非寄生变态现象的揭示,对于研究我国珠蚌类的进化及我国珠蚌与世界珠蚌的亲缘关系有重要价值。

双峰无齿蚌的育儿囊与 *Strophitus* 属的同型,都是外鳃类,但是后者的胚胎囊括在胶质索中,胶质索横又在鳃瓣中,因而细分育儿囊类型,它应属对角生类 (Diagenae)^[4,7]。*Rhipidodonta* 亚属的育儿囊却属内鳃类 (Endobranchiae)^[5]。但是三者的钩介幼虫均为有钩型 (Hooked type)^[4-6]。尽管三者的育儿囊类型有区别,但幼虫类型相同,是否可以推测它们有一定的亲缘关系?

3. 双峰无齿蚌与背角无齿蚌的壳形有明显区别,两者幼虫的生活类型也有质的不同,后者为寄生变态发育^[1],因此两者应为不同种类,Heude 建立的双峰无齿蚌的种名应予以恢复。Simpson 在其分类系统中谈到中国种类生活史时,都申述不明 (Animal unknown —— 原文),因此,为了建立我国珠蚌类的自然分类系统,对它们的生活史需要进行系统的研究。

参 考 文 献

- [1] 刘月英等. 中国经济动物志(淡水软体动物). 北京, 科学出版社, 1979.
- [2] Heude, R. P., Conchyliologie Fluviale de la Province de Nanking. Librairie F. Savy. Paris, 1885—1886.
- [3] Lefevre, G., and W. C. Curtis, Metamorphosis without parasitism in the Unionidae. *Science*, 1991, **33**, 863—865.
- [4] Lefevre, G., and W. C. Curtis, Studies on the reproduction and artificial propagation of fresh-water mussels. *Bulletin of the Bureau of Fisheries*, U. S. A. 1912, **30**, 116—177.
- [5] Morrison, Joseph P. E., The families of the pearly freshwater mussels. *Bulletin of the American Malacological Union*, Inc. 1973, 45—46.
- [6] Parodiz, J. J., and A. A. Bonetto, Taxonomy and zoogeographic relationships of the South American Naiades. *Malacologia*, 1963, **1**, 179—213.
- [7] Simpson, C. T., Synopsis of the naiades, or pearly fresh-water mussels. *Proc. U. S. Nat. Mus.*, 1900, **22**, 501—1044.
- [8] Tompa, A. S., and N. H. Verdonk, The Mollusca, Vol. 7. Reproduction, 5. Bivalves, Academic Press, London. 1984, 351—418
- [9] Wood, E. M., Development and morphology of the glochidium larva of *Anodonta cygnea* (Mollusca: Bivalvia). *J. Zool.*, Lond 1974, **173**, 1—13.
- [10] Zale, A. V., R. J. Neves, Reproductive biology of four freshwater mussel species (Mollusca: Unionidae) in Virginia. *Freshwat Invertebr. Biol.*, 1982, **1**(1), 17—28.

STUDIES ON THE DEVELOPMENT OF METAMORPHOSIS WITHOUT PARASITISM IN *ANODONTA BIGIBBA* (HEUDE)

Wei Qingshan Fu Caihong Wu Suning

(Department of Fisheries, Hunan Agricultural University, Wuhan 430070)

Abstract

Young mussels instead of glochidia were observed to be discharged by gravid individuals of *Anodonta bigibba* (Heude) in April and May of 1993. Among the shells of the young mussel, a stout, triangular shell of glochidium and its hooks at the far end of the ventral margin were in evidence. Loops of newly grown shell were found to be around the glochidial shell, and a ciliated foot, anterior and posterior abductors, gill rudiments, and anus could also be recognized. The young mussels were kept alive in laboratory for 39 days, indicating that they had the ability to live independently. It is made clear by the study that the glochidia of this mussel species has undergone the metamorphosis inside the maternal marsupia. It is the first time to find in China a naiad species metamorphosing without parasitism, a significant fact for studying the evolution of Chinese unionid and its phylogenetic relationships with world freshwater mussels.

Furthermore, in view of the differences of adult shell and life history between *Anodonta bigibba* (Heude) and *Anodonta woodiana* (Lea), the name of *A. bigibba* given by Heude should be recovered.

Key words Unionidae, *Anodonta bigibba* (Heude), glochidia, metamorphosis without parasitism