文章编号: 1674-7054(2014)03-0297-10

中国贝类染色体研究现状与进展

蔡岩, 周永灿, 冯永勤, 谢珍玉, 王世锋, 袁卫

(海南大学海洋学院/海南省热带生物资源可持续利用重点实验室, 海南海口 570228)

摘要: 对我国已报道的 81 种贝类染色体研究进行了综述, 并结合贝类分子系统进化研究成果, 探讨了我国贝类染色体数目与染色体组成的进化趋势。

关键词: 贝类; 染色体; 核型; 带型; FISH; 进化

中图分类号: Q 343.2 **文献标志码:** A

染色体是生物遗传物质的载体, 在生物进化过程中, 染色体结构变异(重组), 会导致生物染色体结构特征的改变, 甚至会导致物种的分化^[1]。在生命科学中, 染色体的数目和形态结构特征也是遗传学、细胞生物学、进化生物学、分类学的重要基础。另外, 对生物染色体的形态和结构特征进行研究, 不仅有助于鉴定物种、探讨属间和种间的系统进化关系, 阐明染色体的结构变异等重要遗传问题, 还对预测种间杂交和多倍体育种结果等具有重要实际意义^[2-6]。贝类染色体的研究早在 20 世纪初就已开始, 当时染色体制备主要利用组织切片技术。20 世纪 50 年代, 在发现徐道觉的低渗处理技术、秋水仙的富积中期细胞分裂相技术和植物凝集素(Phytohemagglutinin, PHA) 刺激细胞转化、分裂技术之后, 染色体技术得以广泛应用, 贝类染色体的研究才得到快速发展^[7-8]。软体动物是动物界的第二大类群, 现存种类约有 10 万多种, 其中, 海洋种类 65 000~70 000 种, 淡水及陆地种类 30 000~35 000 种^[9]。根据 CISMOCH(软体动物染色体数据检索系统) 1985 年的数据, 有染色体数目记载的软体动物有 800 多种, 其中双壳类为 125 种^[10], 至 1994 年双壳类仅增至 164 种^[11]。相比于其他动物类群的染色体研究, 贝类染色体研究进展缓慢。我国已知的软体动物约 4 000 余种, 目前已有染色体核型报道的 81 种, 仅占已知软体动物总数的 2%。在这 81 种核型已知的软体动物中, 海洋种类约 60 种^[12], 淡水及陆地种类 20 余种。我国淡水鱼种类估计有 800 多种, 到 20 世纪 90 年代就已有 200 余种进行过染色体及核型分析^[13-14]。相比之下, 我国的贝类染色体研究起步较晚, 研究相对滞后。与鱼类染色体研究海洋落后于陆地不同, 我国贝类染色体研究是陆地落后于海洋。主要原因有两个: 一是构成海洋鱼类主体的远海或深海大型鱼类或难以捕捞, 或离水即死, 难于暂养; 而海洋贝类多生活在近岸浅海或滩涂, 比较容易获取。二是贝类中具有较高经济价值的多为海洋种类, 如我国传统 4 大养殖贝类(牡蛎、缢蛏、蛤仔、泥蚶) 以及其他常见的贝类养殖品种(扇贝、贻贝、珠母贝等)。由于海洋贝类养殖在我国水产养殖中占有重要地位, 因而研究相对较多^[8]。我国贝类染色体研究主要集中在经济价值较高的双壳纲贝类, 已经进行过核型报道的双壳纲贝类为 52 种, 占我国已进行

收稿日期: 2014-04-21

基金项目: 国家自然科学基金项目(41266004, 31060355); 国家海洋公益性项目(201205025 号); 海南省重大科技项目(ZDZX2013009, ZDXM20110010); 海南省自然科学基金项目(312069); 海南省教育厅高校科学研究资助项目(Hjkj2012-13); 海南省重点科技计划项目(ZDXM20110010); 三亚市农业科技创新项目(2012NK07)

作者简介: 蔡岩(1978-), 女, 河北唐山人, 海南大学海洋学院高级实验师。

通信作者: 王世锋(1977-), 男, 河北任丘人, 副教授。E-mail: shifeng_15@163.com

过染色体研究的贝类总数的50%以上。

1 贝类染色体制备方法

在20世纪50年代以前,由于固定方法、制片技术的局限,加上贝类染色体比植物和昆虫都小,因此贝类染色体的研究成果的可信度较差,研究进展缓慢。到50年代以后,随着人类染色体制备技术的不断完善,贝类染色体的研究也得到了较快发展。到20世纪60年代,已有约150种贝类的染色体被研究报道。60年代以后,压片法和空气干燥法逐渐取代了组织切片法,贝类染色体研究进入快速发展的阶段。随着实验材料与方法的不断改进,在贝类染色体制片质量大大提高的同时,贝类染色体分析的精确度与可靠性也随之大幅提高。

总体来说,贝类染色体制备方法是沿用了淡水鱼类的研究方法,即选取细胞分裂增殖旺盛的材料或组织器官,如处于卵裂或胚囊阶段的早期胚胎、刚刚孵化的担轮幼虫,或繁殖期贝类成体的性腺、外套膜、唇瓣、鳃等。一般来说,利用生殖腺、胚胎或幼虫制备染色体会受到繁殖季节的限制,但获得的分裂相较理想;利用鳃或外套膜等组织无季节制约,但分裂相相对较少。在利用成贝鳃组织等制备染色体时,为了增加细胞的分裂相,通常会预先用植物血球凝集素(PHA)注射或浸泡活体。通常的制片方法为秋水仙素活体预处理后低渗-滴片-空气干燥-染色的方法。当材料为胚胎时,采用染色-压片法也可获得较清晰的细胞分裂相。

2 贝类染色体核型

染色体核型主要包括染色体数目和染色体形态两个方面的内容。染色体核型的分析方法通常都是采用已有^[15]的命名和分类标准。国内迄今为止已进行过染色体核型分析的贝类见表1。

2.1 染色体数目 国内研究过染色体核型的海洋贝类、淡水及陆地贝类主要集中在腹足纲和双壳纲,总计10个目26科81种(表1),仅占我国贝类总数的2%,因此,并不能全面反映我国贝类染色体数目和形态的概况。在这10个目中,以中腹足目最多,有18种;其次分别为帘蛤目17种、珍珠贝目15种、真瓣鳃目9种、新腹足目8种、蚶目4种、原始腹足目3种、贻贝目2种、海螂目2种、蚬目1种。染色体数目最少的是田螺科环棱螺属(角形环棱螺 *Bellamya angularis*, 铜锈环棱螺 *Bellamya aeruginosa*, 方形环棱螺 *Bellamya quadrata*) $2n=16$;其次是田螺科圆田螺属及螺蛳属的几种螺(螺蛳 *Margarya melanioides*, 牟氏螺蛳 *Margarya monodi*, 中国圆田螺 *Cipangopaludina chinensis*, 中华圆田螺 *Cipangopaludina cathayensis*) $2n=18$;染色体数目最多的为中腹足目嵌线螺科的法螺 *Charonia tritonis* $2n=70$,其次为新腹足目蛾螺科的2种东风螺(方斑东风螺 *Babylonia areolata*, 泥东风螺 *Babylonia lutosa*) $2n=66$ 。染色体数目在60(含60)以上的贝类共6种,其中4种属于新腹足目,2种属于中腹足目。笔者依据表1,计算出种类较多的几个目(已研究的物种数大于3)的染色体平均数,平均染色体数目从大到小依次为新腹足目($2n=46$),真瓣鳃目($2n=38$),蚶目($2n=38$),帘蛤目($2n=37$),中腹足目($2n=30$),珍珠贝目($2n=27$)。从染色体数目可以看出,同一个科的种类染色体数目相同的居多,如玉螺科、蚌科、蚶科、牡蛎科等。同一科属近缘种之间染色体数目的相似性在一定程度上反映了贝类染色体演化过程中的保守性。然而有的同科不同属的贝类的染色体数目存在着巨大差异,如田螺科染色体数目最少的环棱螺 $2n$ 数仅为16,而同为田螺科的 *Viviparus rivularis* 的 $2n$ 数却达到64。另一个染色体数目变化较大的贝类类群为蛾螺科,染色体数目有30、34、60、66多种类型。有研究认为其中 $2n=60$ 的种类(如香螺)是在 $2n=30$ (如水泡蛾螺)的种类基础上加倍形成的^[12],然而,由于同一科内的 $2n=66$ 的物种显然不是 $2n=34$ 的物种简单加倍而成,因此,这一理论可能并不适用于其他蛾螺科贝类,还需要更多种类的蛾螺科贝类染色体数量信息加以佐证。

2.2 染色体核型多态现象 从表1可以看出,有些贝类种类,如泥蚶(*Tegillarca granosa*)、毛蚶(*Scapharca broughtonii*)、魁蚶(*Scapharca broughtonii*)、栉孔扇贝(*Chlamys farreri*)、僧帽牡蛎(*Ostrea cucullata*)、文蛤(*Meretrix meretrix*)等具有2个或2个以上的核型公式。这种同一贝类的核型多态现象可能有以下几方面的原因:(1)不同的研究者采取的实验方法不同,如秋水仙素、低渗液的浓度及处理时间的不同都可能导致染色体形态及长度的不同^[16];(2)受环境因素影响(如因防污涂料污染导致染色体性畸变)产生的个

体突变或有丝分裂异常^[17]; (3) 由于地域差异形成的不同地理种群之间的核型多态现象^[18]; (4) 在制片过程中可能出现了染色体丢失, 邻近细胞染色体部分混杂。

3 贝类染色体带型

染色体显带技术是使用特殊的染色方法, 使染色体产生明显的着色(暗带)或未着色(明带)的带型。染色体显带的本质是染色体通过碱、酸、盐或酶等处理后, 引起部分染色体崩解或DNA片段的断裂或丢失, 随后染料在染色体上差别堆积导致带纹产生^[8]。它不仅能更准确地进行同源染色体的配对和核型排列, 而且能更精细地辨认染色体的结构和变化。尽管染色体显带技术已在脊椎动物中得到广泛应用, 但国内有关贝类染色体带型的报道相比于鱼类等其他动物类群仍相对较少。

3.1 G-带 王琼和童裳亮将改进了的哺乳动物的G带显带法(胰酶法)应用于贻贝(*Mytilus edulis*), 所获得的带纹效果及稳定性良好^[18]。郑小东等对太平洋牡蛎(*Crassostrea gigas*)进行G带分析时发现应用牡蛎胚胎细胞前期分裂相所获得的G-带带纹较中期分裂相更理想^[19]。

3.2 C-带 缙蛭有7对染色体恒定地出现C-带, 几乎只分布于染色体端粒的位置^[20]。贻贝染色体C带出现在第3及第5对染色体长臂末端, 且C-带位置与Ag-NORs结果正好吻合^[18]。三角帆蚌(*Hyriopsis cumingii*)的第6对染色体具着丝粒C带, 第7对染色体短臂末端具端粒C带^[21]。海湾扇贝所有染色体上都存在C带阳性带, 主要位置为着丝粒区、末端区和中间区^[22]。

3.3 Ag-NOR带 银染主要是用银对具有活性的或潜在活性的核仁组织区(NORs)的酸性蛋白成分进行染色, 以显示具转录活性或潜在转录活性的染色质, 失活的NORs不能被银染。缙蛭有1对中部着丝粒染色体上具有Ag-NORs带, 且相对稳定, 可以作为遗传育种或其他研究的遗传标记^[20]。贻贝细胞中有4个银染核仁组织区(Ag-NORs), 分布在第3、5对染色体长臂末端。太平洋牡蛎(*Crassostrea gigas*)的NORs大多数位于第9对染色体的长臂末端, 但在其数目和分布上具多态性, 不同胚胎之间及同一胚胎的不同细胞之间都存在差异^[19]。海湾扇贝Ag-NOR结果显示其NOR数目为4, 位于第3对亚端部着丝粒染色体的短臂端部和第10对端部着丝粒染色体的短臂端部; 栉孔扇贝的NORs数目为2, 位于第10对亚端部着丝粒染色体短臂端部; 另外在栉孔扇贝中发现了一个特别的分裂相, 除了第10对亚端部着丝粒染色体出现银染点, 第12对亚端部着丝粒染色体的短臂端部亦出现银染点^[22]。

4 贝类性染色体

到目前为止, 绝大多数贝类尚未发现有性染色体的存在, 只有少数腹足纲贝类出现异形性染色体, 这些性染色体有的是XO型, 有的是XY型^[1, 10, 23]。在我国已报道过的贝类染色体中, 仅4种贝类被确认有性染色体, 且都为XY型, 这4种贝类是田螺科(Viviparidae)的牟氏螺蛳(*Margarya monodi*)、中国圆田螺(*Cipangopaludina chinensis*)、中华圆田螺(*Cipangopaludina cathayensis*)和圆口螺科(Pomatiopsidae)的钉螺(*Oncomelania hupensis*)^[44-46]。与国外有关贝类性染色体的报道^[1, 10, 23]类似, 我国具性染色体的贝类种类也全部为腹足纲贝类, 且主要集中在中腹足目。文献[12]认为贝类性染色体的出现与其是否具有第2性征(如交接器官)有关, 双壳纲贝类因无第2性征, 因此, 也无性染色体。但腹足纲还有很多种类虽具明显的第2性征, 但没有异形性染色体(如方斑东风螺、泥东风螺等), 因此, 关于贝类第2性征与性染色体关联性的理论还有待进一步证实或完善。

5 原位杂交(ISH)技术在贝类染色体研究中的应用

原位杂交(ISH)是利用标记探针与组织、细胞或染色体的DNA进行杂交, 对细胞中的待测核酸进行定性、定位或相对定量分析。主要包括基因组原位杂交(Genomic *in situ* hybridization, GISH), 荧光原位杂交(Fluorescence *in situ* hybridization, FISH)等种类。其中GISH技术是以总基因组DNA为探针, 而FISH是用荧光素标记的特异性DNA序列(如5S rDNA, 18S rDNA, (TTAGGG)_n等)作为探针。尽管这两个技术在人类及哺乳动物染色体研究中得到广泛的应用, 但在贝类研究中的应用还很少, 除了牡蛎科和扇贝科的几种贝类外, 其它贝类种属的相关研究还比较匮乏。GISH和FISH技术是近年来以细胞学方法与分

子杂交技术相结合而发展出来的新技术,这些技术在贝类染色体研究中的应用,将会在未来贝类的染色体鉴定和识别、染色体重排与进化、杂交种的鉴定、非整倍体的鉴别研究以及基因组研究领域发挥越来越重要的作用。

5.1 GISH GISH 技术是研究生物染色体组之间的关系、杂交物种以及异源多倍体物种染色体组构成以及进化的有效方法。如:用母本栉孔扇贝(*Chlamys farreri*)的全基因组探针对栉孔扇贝♀ 虾夷扇贝(*Patinopecten yessoensis*)♂ 杂交子代担轮幼虫中期分裂相染色体进行检测,结果证实杂交子代的基因组染色体是由亲本的单倍染色体构成^[22]。

5.2 FISH FISH 技术可将某种或某类序列定位于染色体上,并揭示这些序列在染色体上的分布情况。可为种间鉴定、染色体变异及推测物种进化等研究提供依据。FISH 技术已成功应用于我国多种牡蛎染色体研究,如:太平洋牡蛎(*Crassostrea gigas*)中,18S-5.8S rDNA 被定为在最短的一对染色体的长臂端粒区域;薄片牡蛎(*Dendostrea folium*)中,18S~28S rDNA 被定为在第2长染色体的短臂端粒位置;褶牡蛎(*Crassostrea plicatula*)、近江牡蛎(*Crassostrea rivularis*)中,探针(Cg rDNA)和探针(Cv rDNA)的 FISH 信号都位于第10对染色体长臂的端粒区域^[24-25]。FISH 技术在我国多种经济扇贝染色体的基因定位等研究中也得到广泛应用,如:以包含栉孔扇贝(*Chlamys farreri*)一种丝氨酸蛋白酶基因的 BAC 克隆为探针,利用 FISH 技术成功地将该基因定位到栉孔扇贝有丝分裂中期染色体上^[27];利用 FISH 技术研究 18S-28S rDNA 在栉孔扇贝、华贵栉孔扇贝、虾夷扇贝和海湾扇贝染色体中的分布状况,发现 18S-28S rDNA 在栉孔扇贝和华贵栉孔扇贝中只有1个位点,而在虾夷扇贝和海湾扇贝中有2个位点。因此,推测虾夷扇贝和海湾扇贝的2个 18S~28S rDNA 位点可能是进化过程中发生 18S~28S rDNA 复制产生的^[26];利用虾夷扇贝(*Patinopecten yessoensis*)与栉孔扇贝(*Chlamys farreri*)在核糖体间隔区 ITS-1 基因的序列差异,构建了虾夷扇贝的种特异性荧光原位杂交探针,并成功地将其运用于2种扇贝杂交子代的染色体识别和遗传变异分析中^[28]。

6 染色体在物种系统发育研究中的应用

染色体是遗传物质的基础,在生物进化过程中,染色体突变或重组会导致生物染色体结构特征的改变,导致物种的分化^[1]。因此,利用染色体对物种的系统发育进行研究具有重要意义。早期的贝类染色体研究认为贝类染色体数与系统进化有着密切的关系,分类地位越原始,染色体数越少,分类地位越高,染色体数越多^[1, 8, 29-32]。笔者对种类较多的几个目的染色体平均数进行统计后的结果也一定程度上呈现出这一规律,如中腹足目(平均 $2n = 30$)的分类地位低于新腹足目(平均 $2n = 46$);珍珠贝目(平均 $2n = 27$)的分类地位低于帘蛤目(平均 $2n = 37$)。但原始腹足目的分类地位低而 $2n$ 平均值较高,有可能是原始腹足目内已知染色体数目的种类较少(仅2种),不具代表性。表1可见,中腹足目染色体数目出现2个极端值(最多和最少),原因目前尚无法论及和推知。

在所统计的81种具核型公式的中国贝类中,除了珠母贝科、扇贝科、蚶科的一些种类外,大多数贝类的核型组成以 m 和 sm 染色体为主要类型。以往的研究^[8, 33-35]认为在动物进化过程中,端部着丝粒染色体是染色体的原始核型,而中部着丝粒染色体是衍生类型,即具有较多 m/sm 着丝粒染色体核型的种类比具有较多 st/t 着丝粒核型的种类更高级或特化。由于牡蛎科多数种类染色体核型组成以 m 为主,贻贝科、扇贝科的很多种类的核型以端部(t)或亚端部(st)型染色体为主,因此,传统的染色体研究^[8, 33-35]认为牡蛎科比贻贝、扇贝科更进化。但近年来的分子系统进化研究成果却并不完全支持这个理论,如 Ad-amkewicz 和 Plazzi & Passamonti 分别基于 18s rDNA 和线粒体 DNA 构建的双壳类系统发育树都认为扇贝科比牡蛎科更特化^[36-37];海湾扇贝(*Argopecten irradians*),尽管其核型完全由 st, t 染色体组成,按传统的染色体进化理论,应比同属的含有 m、sm 染色体的栉孔扇贝更原始;但根据现代分子系统进化研究结果,海湾扇贝却处在分子系统发育树上比栉孔扇贝更接近末端的位置,即属于扇贝属中最特化的类群^[37];文献[26]也认为相比海湾扇贝,栉孔扇贝的进化地位更原始。以上看似矛盾的结论,在目前的贝类研究中并不罕见。事实上,目前世界范围内对贝类的分类及早期进化过程还存在很大争议。由于贝类种类繁多,已研究的贝类仅占很小的一部分,因此,还需要补充大量的贝类分类及进化规律的研究数据。

表 1 中国贝类染色体组型
Tab.1 The karyotypes of mollusks in China

分类地位及种名 Taxon	2n	核型 Karyotype	染色体数目 NF	文献出处 References
腹足纲 Gastropoda				
I. 原始腹足目 Archaeogastropoda				
1. 鲍科 Haliotidae				
皱纹盘鲍 <i>Haliotis discus hannai</i>	36	22m + 14sm	72	[38]
九孔鲍 <i>Haliotis diversicolor aquatilis</i>	32	18m + 6sm + 8t	56	[39]
2. 马蹄螺科 Trochidae				
锈凹螺 <i>Chlorostoma rusticum</i>	36	24m + 12sm	72	[40]
II. 中腹足目 Mesogastropoda				
1. 玉螺科 Naticidae				
紫口玉螺 <i>Natica janthostoma</i>	34	18m + 14sm + 2st	66	[41]
拟紫口玉螺 <i>Natica janthostomoides</i>	34	20m + 10sm + 2st + 2t	64	[41]
扁玉螺 <i>Neverite didyma</i>	34	16m + 16sm + 2st	66	[41]
微黄镰玉螺 <i>Lunatia gilva</i>	34	20m + 12sm + 2st	66	[41]
2. 瓶螺科 Ampullariidae				
大瓶螺 <i>Ampullaria gigas</i>	28	22m + 6sm	56	[30]
3. 田螺科 Viviparidae <i>Viviparus rivularis</i>				
螺蛳 <i>Margarya melanioides</i>	18	10m + 8sm	36	[43]
阳宗海螺蛳 <i>Margarya yangtsunghaiensis</i>	24	20m + 4sm	48	[43]
牟氏螺蛳 <i>Margarya monodi</i>	18	10m + 6sm + XY (雄性个体)	35(雄性个体)	[44]
中国圆田螺 <i>Cipangopaludina chinensis</i>	18	10m + 6sm + 2st (个别个体中 2st = X + Y)	34	[45]
中华圆田螺 <i>Cipangopaludina cathayensis</i>	18	10m + 6sm + 2st (个别个体中 2st = X + Y)	34	[45]
角形环棱螺 <i>Bellamyia angularis</i>	16	4m + 8sm + 4st	28	[45]
铜锈环棱螺 <i>Bellamyia aeruginosa</i>	16	4m + 8sm + 4st	28	[45]
方形环棱螺 <i>Bellamyia quadrata</i>	16	4m + 8sm + 4st	28	[45]
4. 圆口螺科 Pomatiopsidae				
钉螺 <i>Oncomelania hupensis</i>	34	12m + 6sm + 12st + 2t + X + Y (雄性个体)	53(雄性个体)	[46]
5. 嵌线螺科 Ranellidae				
法螺 <i>Charonia tritonis</i>	70	32m + 18sm + 20st	120	*
6. 黑螺科 Pleuroceridae				
放逸短沟蜷 <i>Semisulcospira libertina</i>	36	18m + 18sm	72	[42]
<i>Semisulcospira dolichostoma</i>	34	6m + 28sm	68	[42]
III. 新腹足目 Neogastropoda				
1. 蛾螺科 Buccinidae				
水泡蛾螺 <i>Buccinum pemphigum</i>	30	16m + 10sm + 4st	56	[29]

* 蔡岩, 周永灿, 冯永勤, 等. 法螺(*Charonia tritonis*) 染色体核型分析. 海洋与湖沼 2013. 10. 8 录用 http://159.226.158.205/hyyhz/ch/reader/view_abstract.aspx?flag=2&file_no=201309100000001&journal_id=hyyhz 在线预出版. 2014 年第 45 卷第 6 期, 待发表 [a9].

续表 1 Continued to Tab. 1

分类地位及种名 Taxon	2n	核型 Karyotype	染色体数目 NF	文献出处 References
褶纺锤螺 <i>Plicifusus scissuratus</i>	34	20m + 10sm + 4st	64	[29]
香螺 <i>Neptunea cumingi</i>	60	30m + 22sm + 8st	112	[29]
方斑东风螺 <i>Babylonia areolata</i>	66	32m + 20sm + 8st + 6t	118	[32]
泥东风螺 <i>Babylonia lutosa</i>	66	30m + 22sm + 8st + 6t	118	[32]
2. 骨螺科 Muricidae				
疣荔枝螺 <i>Thais Clavigera</i>	24	22m + 2st	46	[17]
黄口荔枝螺 <i>Thais luteostoma</i>	24	2sm + 20m + 2st	46	[17]
3. 盔螺科 Galeodidae				
细角螺 <i>Hemifusus termatamus</i>	60	42m + 10sm + 2st + 6t	112	[31]
双壳纲 Bivalvia				
I. 真瓣鳃目 Eulamellibranchia				
1. 蚌科 Unionidae				
扭蚌 <i>Arconaia lanceolata</i>	38	20m + 8sm + 10t	66	[47]
中国尖嵴蚌 <i>Acuticosta chinensis</i>	38	28m + 6sm + 2st + 2t	72	[47]
圆头楔蚌 <i>Cuneopsis heudei</i>	38	16m + 10sm + 10st + 2t	64	[47]
橄榄蛭蚌 <i>Solenia oleivora</i>	38	16m + 4sm + 8st + 10t	58	[47]
三角帆蚌 <i>Hyriopsis cumingii</i>	38	22m + 16sm	76	[48]
褶纹冠蚌 <i>Cristaria plicata</i>	38	22m + 16sm	76	[48]
圆背角无齿蚌 <i>Anodonta woodiana elliptica</i>	38	18m + 20sm	76	[48]
背角无齿蚌 <i>Anodonta woodiana woodiana</i>	38	18m + 20sm	76	[49]
背瘤丽蚌 <i>Lamprotula leai</i>	38	24m + 12sm + 2t	74	[50]
II. 蚬目 Veneroidea				
1. 蚬科 Corbiculidae				
河蚬 <i>Corbicula fluminea</i>	36	4m + 8sm + 22st + 2t	48	[47]
III. 蚌目 Arcoida				
1. 蚌科 Arcidae				
泥蚌 <i>Tegillarca granosa</i>	38	28m + 10sm	76	[52]
	38	22m + 12sm + 4st	72	[53]
毛蚌 <i>Scapharca subcrenata</i>	38	14m + 22sm + 2st	74	[52]
	38	18m + 16sm + 2st + 2t	72	[20]
	38	20m + 12sm + 6st	70	[53]
魁蚌 <i>Scapharca bronghtonii</i>	38	12 m + 20 sm + 6 st	70	[52]
	38	10m + 28sm	76	[54]
橄榄蚌 <i>Estellarca olivacea</i>	38	18m + 18sm + 2st	74	[53]
IV. 贻贝目 Mytiloidea				
1. 贻贝科 Mytilidae				
厚壳贻贝 <i>Mytilus coruscus</i>	28	12 m + 10 sm + 6 st	50	[55]

续表 1 Continued to Tab. 1

分类地位及种名 Taxon	2n	核型 Karyotype	染色体数目 NF	文献出处 References
贻贝 <i>Mytilus edulis</i>	28	12 m + 10 sm + 6 st	50	[56]
	28	10 m + 12 sm + 6 st	50	[57]
V. 珍珠贝目 Pterioidae				
1. 珍珠贝科 Pteriidae				
合浦珠母贝 <i>Pinctada martensii</i>	28	14 m + 6 sm + 6 st + 2 t	48	[58]
大珠母贝 <i>Pinctada maxima</i>	28	16 m + 4 sm + 6 st + 2 t	48	[58]
珠母贝 <i>Pinctada margaritifera</i>	28	14 m + 6 sm + 8 st	48	[58]
长耳珠母贝 <i>Pinctada chemnitzii</i>	22	8 m + 2 sm + 2 st + 10 t	32	[58]
黑珠母贝 <i>Pinctada nigra</i>	28	4 m + 4 st + 20 t	32	[58]
射肋珠母贝 <i>Pinctada radiata</i>	28	4 m + 4 st + 20 t	32	[58]
2. 扇贝科 Pectinidae				
栉孔扇贝 <i>Chlamys farreri</i>	38	6 m + 10 sm + 22st	54	[59]
	38	6m + 8sm + 14sm/st + 8st + 2st/t	52 - 66	[60]
华贵栉孔扇贝 <i>Chlamys nobilis</i>	32			[61]
				[62]
海湾扇贝 <i>Argopecten irradians</i>	32	10st + 22t	32	[60]
				[61]
3. 牡蛎科 Ostreidae				
僧帽牡蛎 <i>Ostrea cucullata</i>	20	12 m + 8 sm	40	[63]
	20	18m + 2sm	40	[62]
大连湾牡蛎 <i>Crassostrea (Ostrea) talienwhanensis</i>	20			[64]
	20	20m	40	[65]
太平洋牡蛎 <i>Crassostrea gigas</i>	20	20 m	40	[66]
近江牡蛎 <i>Crassostrea rivularis</i>	20	20 m	40	[67]
	20	20m	40	[68]
岩牡蛎 <i>Crassostrea nippona</i>	20	20m	40	[69]
薄片牡蛎 <i>Dendostrea folium</i>	20	20m	40	[25]
VI. 帘蛤目 Veneroida				
1. 帘蛤科 Veneridae				
文蛤 <i>Meretrix meretrix</i>	38	18 m + 20 sm	76	[70]
	38	18 m + 14 sm + 6 t	70	[71]
菲律宾蛤仔 <i>Ruditapes philippinarum</i>	38	28 m + 10 sm	76	[20]
日本镜蛤 <i>Phacosoma japonica</i>	30	10 m + 12 sm + 8 st/t	52	[72]
紫石房蛤 <i>Saxidomus purpuratus</i>	38	32 m + 2 sm + 4 st/t	72	[73]
硬壳蛤 <i>Mercenaria mercenaria</i>	38	28m + 8sm + 2st	74	[74]
波纹巴非蛤 <i>Paphia undulata</i>	38	14m + 12sm + 4st + 8t	64	[75]
等边浅蛤 <i>Gomphina veneriformis</i>	36	16m + 20sm	72	[76]

续表 1 Continued to Tab. 1

分类地位及种名 Taxon	2n	核型 Karyotype	染色体数目 NF	文献出处 References
2. 蛤蜊科 Mactridae				
四角蛤蜊 <i>Mactra veneriformis</i>	38	14 m + 14 sm + 10 st/t	66	[72]
中国蛤蜊 <i>Mactra chinensis</i>	38	20 m + 16 sm + 2 st/t	74	[73]
西施舌 <i>Coelomactra antiquata</i>	38	14 m + 16 sm + 8 st	68	[77]
大獭蛤 <i>Lutraria maxima</i>	34	20m + 12sm + 2st	76	[78]
3. 紫云蛤科 Psammobiidae				
中国紫蛤 <i>Hiatula chinensis</i>	30	6 m + 16 sm + 8 st/t	52	[72]
4. 竹蛭科 Solenidae				
长竹蛭 <i>Solen strictus</i>	38	30 m + 6 sm + 2 t	74	[20]
大竹蛭 <i>Solen grandis</i>	38	26 m + 6 sm + 2 st + 4 t	70	[73]
直线竹蛭 <i>Solen linearis</i>	38	28m + 6sm + 2st + 2t	72	[79]
5. 刀蛭科 Cultellidae				
缢蛭 <i>Sinonovacula constricta</i>	38	26 m + 8 sm + 2 st + 2 t	72	[80]
小荚蛭 <i>Siliqua minimai</i>	38	12m + 14sm + 10st + 2t	64	[51]
VII. 海螂目 Myoida				
1. 海螂科 Myidae				
砂海螂 <i>Mya arenaria</i>	34	24 m + 10 sm	68	[81]
2. 海笋科 Pholadidae				
宽壳全海笋 <i>Barnea dilatata</i>	38	24m + 8sm + 6st	70	[82]

参考文献:

- [1] 陈德牛. 软体动物的染色体和系统分类. [J]. 动物学杂志, 1985(4): 44-48.
- [2] MANK J E, AVISE J C. Phylogenetic conservation of chromosome numbers in Actinopterygian fishes [J]. *Genetica*, 2006, 127: 321-327.
- [3] WANG Y H, He H, MIN T L, et al. The phylogenetic position of *Apterosperma* (Theaceae) based on morphological and karyotype characters [J]. *Plant systematics and evolution*, 2006, 260: 39-52.
- [4] MORAES A P, FILHO W S S, GUERRA M. Karyotype diversity and the origin of grapefruit [J]. *Chromosome Research*, 2007, 15: 115-121.
- [5] OCALEWICZ K, PENMAN D J, BABIAK I. Variation in size and location of the Ag-NOR in the Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) [J]. *Genetica*, 2008, 133: 261-267.
- [6] ARTONI R F, VICARI M R, ALMEIDA M C, et al. Karyotype diversity and fish conservation of southern field from South Brazil [J]. *Reviews of Fish Biology and Fisheries*, 2009, 19: 393-401.
- [7] 高翼之. 徐道觉 [J]. *遗传* 2006 28(7): 767-768.
- [8] 王梅林, 郑家声, 朱丽岩, 等. 我国海洋鱼类和贝类染色体组型研究进展 [J]. *青岛海洋大学学报: 自然科学版* 2000, 30(2): 277-284.
- [9] SOLEM A. A world model of land snail diversity and abundance [G]. // Solem A, van Bruggen A C, Eds. *World-wide snails: biogeographical studies on non-marine Mollusca*, Leiden: Brill, 1984: 6-22.
- [10] NAKAMURA H K. A review of molluscan cytogenetic information based on CISMOCH computerized index system for molluscan chromosomes [J]. *Bivalvia. Polyplacophora and Cephalopoda. Venus Jpn. J. Malacol*, 1985, 44: 193-225.
- [11] THIRIOT-QUIEVREUX C. Advances in cytogenetics of aquatic organisms [G]. *Chromosomal Genetics*, London: Chapman&Hall(Publ.), 1994, 369-388.

- [12] 孙振兴. 中国海洋贝类染色体研究进展[J]. 海洋通报 2004 23(6): 77-83.
- [13] 周墩. 鱼类染色体研究[J]. 动物学研究, 1984(S1): 38-51, 100.
- [14] 余先觉, 周墩, 李渝成. 中国淡水鱼类染色体[M]. 北京: 科学出版社, 1989, 1-29.
- [15] LEVAN A, FREDGA K, SANDBERGM A A. Nomenclature for centrometric position on chromosomes[J]. Hereditas, 1964, 52: 201-220.
- [16] 孙振兴. 一种观察贝类染色体的制片法[J]. 动物学杂志, 1991 26(4): 34-35.
- [17] 管云雁, 韩雅莉. 两种荔枝螺染色体核型以及性畸变个体染色体研究[J]. 海洋环境科学 2004 23(3): 21-23.
- [18] 王琼, 童裳亮. 贻贝核型及染色体带型分析[J]. 动物学报, 1994 40(3): 309-316.
- [19] 郑小东, 王昭萍, 王如才, 等. 太平洋牡蛎染色体 G 带和 Ag-NORs 研究[J]. 中国水产科学, 1999, 6(4): 104-105.
- [20] 王金星, 赵小凡, 周岭华, 等. 三种贝类的核型分析[J]. 海洋学报: 中文版, 1998, 20(2): 102-107.
- [21] 汪晓晶, 王亚军, 石安静, 等. 三角帆蚌(*Hyriopsis cumingii*)核型分析[J]. 四川大学学报: 自然科学版, 2000, 37(2): 252-256.
- [22] 王珏. 扇贝异源多倍体诱导研究[D]. 中国海洋大学, 2006.
- [23] INABA A. Chromosomes and phylogeny of mollusca [J]. Jap. J. Syst. Zool. Circular, 1979, 52: 1-7.
- [24] 王永平. 牡蛎染色体的分子生物学分析[D]. 中国科学院海洋研究所, 2001.
- [25] 赵文溪, 张楠, 王嫣, 等. 薄片牡蛎的核型及 18S-28S 核糖体 rRNA 基因的染色体定位[J]. 基因组学与应用生物学, 2012, 31(1): 20-25.
- [26] 黄晓婷. 扇贝染色体的细胞遗传学研究[D]. 中国海洋大学, 2007.
- [27] 郇聘, 张晓军, 李富花, 等. 一种栉孔扇贝丝氨酸蛋白酶基因的染色体定位及其内部 SNP 的研究[J]. 遗传, 2009, 31(12): 1241-1247.
- [28] 吕振明, 杨爱国, 王清印, 等. FISH 技术在栉孔扇贝和虾夷扇贝杂交子代染色体识别中的运用初探[J]. 水生生物学报, 2010, 34(4): 709-715.
- [29] 王先志, 王桂云, 马庆惠, 等. 蛾螺科三种螺的核型观察[J]. 动物学研究, 1990, 11(3): 259-262.
- [30] 叶冰莹, 齐秋贞, 邱文仁. 大瓶螺(*Ampullaria gigas Spix*)的核型分析[J]. 福建师范大学学报: 自然科学版, 1995, 11(1): 95-99.
- [31] 曹伏君, 李长玲, 罗杰, 等. 管角螺、细角螺的核型研究[J]. 广东海洋大学学报, 2008, 01: 15-18.
- [32] 陈菲, 骆轩, 沈明辉, 等. 两种东风螺的染色体核型[J]. 厦门大学学报: 自然科学版, 2011, 50(4): 789-793.
- [33] 陈宜峰, 罗丽华. 中国灵长类染色体[M]. 北京: 科学出版社, 1981: 182-185.
- [34] 喻子牛, 孔晓瑜, 谢宗墉, 等. 真鲷和黑鲷的 Ag-NORs 带研究[J]. 青岛海洋大学学报, 1993, 23(3): 107-115.
- [35] 郑小东, 王昭萍, 王如才, 等. 双壳类动物染色体研究现状及进展[J]. 黄渤海海洋, 2000, 18(3): 101-108.
- [36] ADAMKEWICZ S L, HARASEWYCH M G, Blake J, et al. A molecular phylogeny of the bivalve mollusks[J]. Molecular Biology Evolution, 1997, 14(6): 619-629.
- [37] FEDERICO P, MARCO P. Towards a molecular phylogeny of Molluscs: Bivalves early evolution as revealed by mitochondrial genes[J]. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2010, 57: 641-657.
- [38] 王桂云, 马庆惠, 王先志. 皱纹盘鲍的染色体研究[J]. 动物学研究, 1988, 9(2): 171-174.
- [39] 陈昌生, 严正凜, 刘国柱, 等. 九孔鲍二倍体与三倍体核型的研究[J]. 集美大学学报: 自然科学版, 2003, 8(4): 291-294.
- [40] 马庆惠, 王先志, 王桂云. 锈凹螺染色体制备及核型研究[J]. 海洋科学, 1988, 3(3): 62-63.
- [41] 王桂云. 玉螺科四种螺类核型的观察[G]. // 贝类学论文集(V~VI). 青岛: 青岛海洋大学出版社, 1995: 77-80.
- [42] PARK G M, KIM J J, CHUNG P R, et al. Karyotypes on three species of Chinese mesogastropod snails, *Semisulcospira libertina*, *S. dolichostoma* and *Viviparus virularis*[J]. The Korean Journal of Parasitology, 1999, 37(1): 5-11.
- [43] 陈元晓, 张迺光, 张闻, 等. 阳宗海螺蛳和螺蛳的核型研究[J]. 动物学研究, 1996, 17(1): 94-96.
- [44] 王魏根, 王丽珍. 螺蛳属牟氏螺蛳的壳形及核型分析[J]. 四川动物, 2010, 29(4): 622-624.
- [45] 周墩, 周密, 吴振东. 田螺科五种螺的核型研究[J]. 动物学报, 1988, 34(4): 364-369.
- [46] 王国棠. 湖北钉螺两个亚种核型的初步研究[J]. 遗传, 1989, 11(5): 21-23.
- [47] 闻海波. 我国主要淡水经济贝类的种质资源研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2009.
- [48] 石安静. 我国几种淡水珍珠蚌染色体的研究[J]. 四川大学学报: 自然科学版, 1980(4): 169-175.
- [49] 欧阳珊, 艾育芳, 吴小平, 等. 背角无齿蚌染色体组型的研究[J]. 南昌大学学报: 理科版, 2001, 25(1): 90-92, 97.
- [50] 闻海波, 顾若波, 徐钢春, 等. 两种淡水贝类的核型分析[J]. 大连水产学院学报, 2007, 22(1): 42-45.
- [51] 陆荣茂, 张永普, 林志华, 等. 小菱蛭的核型分析[J]. 海洋科学, 2007, 31(9): 34-38.
- [52] 郑家声, 王梅林, 郭丹红, 等. 3 种蚶染色体组型的比较研究[J]. 海洋学报: 中文版, 1996, 18(3): 78-85.

- [53] 陆荣茂,林志华,张永普,等. 毛蚶、泥蚶、橄榄蚶的核型比较分析[J]. 上海水产大学学报, 2008, 17(5): 625-629.
- [54] 周琳,王子臣. 魁蚶核型的研究[J]. 水产学报, 1997, 21(4): 455-457.
- [55] 卞小庄. 厚壳贻贝(*Mytilus coruscus* Gould)的染色体组型[J]. 动物学研究, 1984, 5(3): 57-60.
- [56] 王琼,童裳亮. 贻贝核型及染色体带型分析[J]. 动物学报, 1994, 40(3): 309-316.
- [57] 王金星,赵小凡,周岭华,等. 贻贝(*Mytilus edulis*)的核型与减数分裂[J]. 海洋科学, 1996(2): 44-47.
- [58] 姜卫国,魏贻尧. 珍珠贝科珠母贝属六种珠母贝染色体组型的研究[G]. // 贝类学论文集(II). 北京: 科学出版社, 1986, 58-64.
- [59] 王梅林,郝家声,余海. 栉孔扇贝(*Chlamys farreri*(Jones & Preston, 1904)染色体核型[J]. 青岛海洋大学学报, 1990, 1: 81-85.
- [60] 赵洋. 杂交扇贝的细胞遗传学研究[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2003.
- [61] WANG Y P, GUO X M. Chromosomal rearrangement in pectinidae revealed by rRNA loci and implications for bivalve evolution[J]. The Biological Bulletin, 2004, 207(3): 247-256.
- [62] 曾志南,陈木,林琪,等. 僧帽牡蛎和华贵栉孔扇贝染色体的制作[J]. 福建水产, 1995, 4(3): 1-4.
- [63] 林加涵,洪水根. 僧帽牡蛎染色体组型研究[J]. 福建水产, 1986, 1(1): 16-19.
- [64] 董宝贤,党志超,林泰禧. 大连湾牡蛎的染色体数目[J]. 青岛海洋大学学报, 1992, 22(3): 54-56.
- [65] 梁英,王如才,田传远,等. 三倍体大连湾牡蛎的初步研究[J]. 水产学报, 1994, 18(3): 237-240.
- [66] 许伟定,胡庆明,隋锡林,等. 太平洋牡蛎染色体核型的研究[J]. 水产科学, 1992, 11(2): 14-15.
- [67] 余建贤,熊志尧,童旺东,等. 近江牡蛎的染色体组型[J]. 湛江水产学院学报, 1993, 13(1): 27-29.
- [68] 沈亦平,刘汀,姜海波,等. 近江牡蛎染色体核型的研究[J]. 武汉大学学报: 自然科学版, 1994(4): 102-106.
- [69] 袁美云,毛连菊,周玮. 岩牡蛎的染色体核型分析[J]. 大连水产学院学报, 2008, 23(4): 318-320.
- [70] 常建波,魏利平,杨建敏,等. 文蛤染色体核型及三倍体诱导的初步研究[J]. 水产学报, 1996, 20(3): 78-83.
- [71] 吴萍,董建萍,倪建国,等. 文蛤染色体的研究[J]. 上海水产大学学报, 2002, 11(2): 106-109.
- [72] 阙华勇,齐秋贞,邱文仁. 帘蛤目(瓣鳃纲)四个种类的核型研究[G]. // 贝类学论文集(VIII). 北京: 学苑出版社, 1999, 75-83.
- [73] SUN Z, SHAO Y, GUO S et al. Karyotypes of three species of the marine Veneroida mollusks[J]. ACTA Oceanologica Sinica, 2003, 22(4): 671-678.
- [74] 郑小东,张涛,黄水英,等. 硬壳蛤的核型研究[J]. 海洋科学, 2005, 29(8): 71-74.
- [75] 蔡明夷,郭洋,柯才焕,等. 波纹巴非蛤染色体核型分析[J]. 厦门大学学报: 自然科学版, 2012, 51(5): 935-938.
- [76] 于瑞海,王昭萍,邱炜鹏,等. 等边浅蛤染色体核型分析的研究[J]. 海洋湖沼通报, 2010(3): 61-64.
- [77] 饶小珍,许友勤,陈寅山,等. 西施舌的核型分析[J]. 动物学杂志, 2003, 38(2): 2-5.
- [78] 潘英,苏以鹏. 大獭蛤的核型研究[J]. 海洋科学, 2007, 31(9): 87-90.
- [79] 陈心,高呈龙,王军,等. 直线竹蛭染色体核型的研究[J]. 厦门大学学报: 自然科学版, 2008, 47(5): 736-738.
- [80] 王金星,赵小凡,周岭华,等. 缢蛭的染色体研究[J]. 海洋与湖沼, 1998, 4(2): 191-196.
- [81] 郝家声,郝大海,王梅林. 砂海螂(*Mya arenaria* Linnaeus)核型[J]. 青岛海洋大学学报: 自然科学版, 2001, 31(5): 735-738.
- [82] 陆荣茂,柴雪良,董迎辉,等. 宽壳全海笋的染色体核型分析[J]. 台湾海峡, 2008, 27(1): 43-46.

Review of Chromosome Studies of Mollusks in China

CAI Yan, ZHOU Yongcan, FENG Yongqin, XIE Zhenyu, WANG Shifeng, YUAN Wei
(College of Marine Sciences, Hainan Key Laboratory for Sustainable Utilization of Tropical Bioresource, Hainan University,
Haikou 570228, China)

Abstract: Chromosome studies of 81 species of mollusks in China are reviewed. The evolution of chromosome number and chromosome type in Chinese mollusks were discussed based on the molecular phylogenetic analysis results.

Key words: mollusk; chromosome; karyotype; banding; fluorescence in-situ hybridization; evolution