

第二部分

双壳类的基础生物学：分类、形态结构和生活史

2.1 分类和形态结构	17
2.1.1 概述	17
2.1.2 外部形态	17
2.1.3 内部结构	18
2.2 生活史	21
2.2.1 性腺发育和配子的排放	21
2.2.2 胚胎和幼虫的发育	22
2.2.3 变态	23
2.2.4 摄食	23
2.2.5 生长	24
2.2.6 死亡	24
2.3 参考文献	25

2.1 分类和形态结构

2.1.1 概述

掌握一些双壳类动物的基础生物学知识对于了解双壳类育苗场的生产和解决出现的问题都是十分必要的。这里并不能详尽地介绍双壳类生物学,只是提供一些与养殖相关的基本知识。下面有几种非常完整的软体动物模式图可以观察,帮助理解。有许多优秀的关于软体动物的教科书可供参考,无论是对软体动物这一大类,还是对牡蛎、扇贝、贻贝和蛤类等种类都有较为详尽的介绍。如果读者感兴趣也可以直接阅读本手册所列出的参考资料来获得更多的信息。

双壳类属于软体动物门,这类动物包括不同类型的动物,例如:石鳖、腹足类、头足类(鱿鱼和章鱼)、蛤类、牡蛎、贻贝、扇贝等。软体动物门有6个纲,瓣鳃纲或者叫作双壳纲就是其中之一。这些动物体呈侧扁型,软体部的部分或者全部被贝壳包裹,贝壳由绞合在一起的两个壳瓣组成。该纲动物的鳃或者栉鳃是一个发育比较完善的器官,具有摄食和呼吸的功能。

2.1.2 外部形态

双壳类最显著的特征是具有2个对称或不对称的壳。内部的软体部被部分或完全包裹。随着种类的不同它们的形态和颜色也表现出多样性。贝壳主要由碳酸钙组成,分为三层,内层或者珍珠层,中间层或者棱柱层(贝壳的主要层)和外层或者骨膜是褐色的角质层,主要避免磨损或者外界环境中物质的侵蚀。

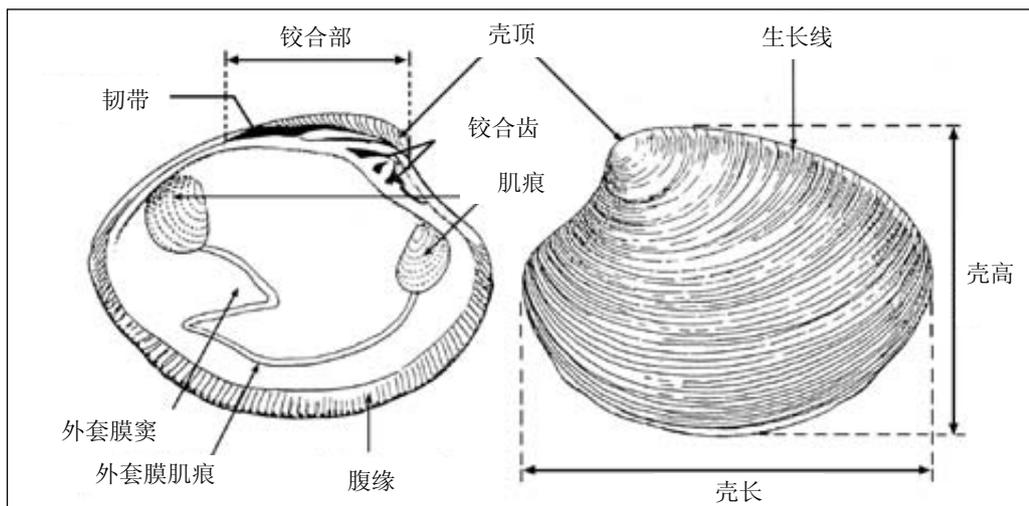


图6: 硬壳蛤壳的内外形态 (Cesari and Pellizzato, 1990)。

双壳类没有明显的头部和尾部,但是描述其他动物这些结构的词汇通常会在介绍它们时会用到。壳顶或者铰合部就是动物的背部(图6)。这个区域的相反面为腹部。有些种类有明显的水管,如:蛤类足在腹部的前面,水管在腹部的后面(图7),牡蛎后面具有铰合部,扇贝的后面是足所在的位置。

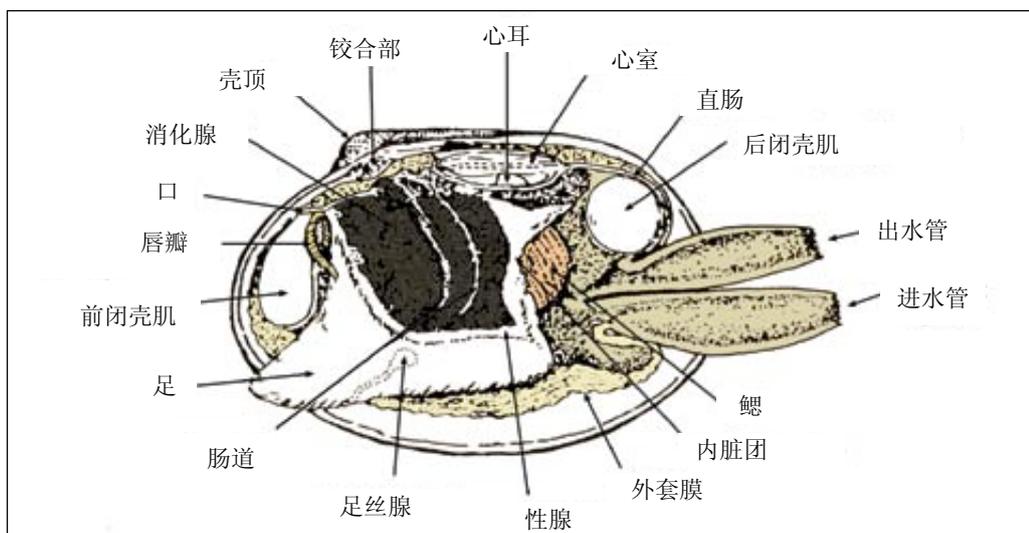


图7: 帘蛤属中一种蛤的软体部内部结构(图中最外面的外套膜去掉露出足以及其它的组织), (Cesari and Pellizzato, 1990)。

2.1.3 内部结构

仔细地去掉一瓣壳,露出动物的软体部,牡蛎和扇贝软体部的外观不同,如图8所示。

外套膜

包裹软体部的膜状物,它由两层薄鞘膜组成,边缘较厚。外套膜的两瓣联合处在贝壳的背缘与内脏囊背面的上皮组织相连,但它们的边缘是游离的。有的外套膜的边缘比较厚,厚的外套膜有的有色素或者没有色素,有的三层折叠,有的边缘有触手。蛤类的触手在水管的末端,而扇贝的外套膜边缘不仅有触手而且还有感光器官——眼点。

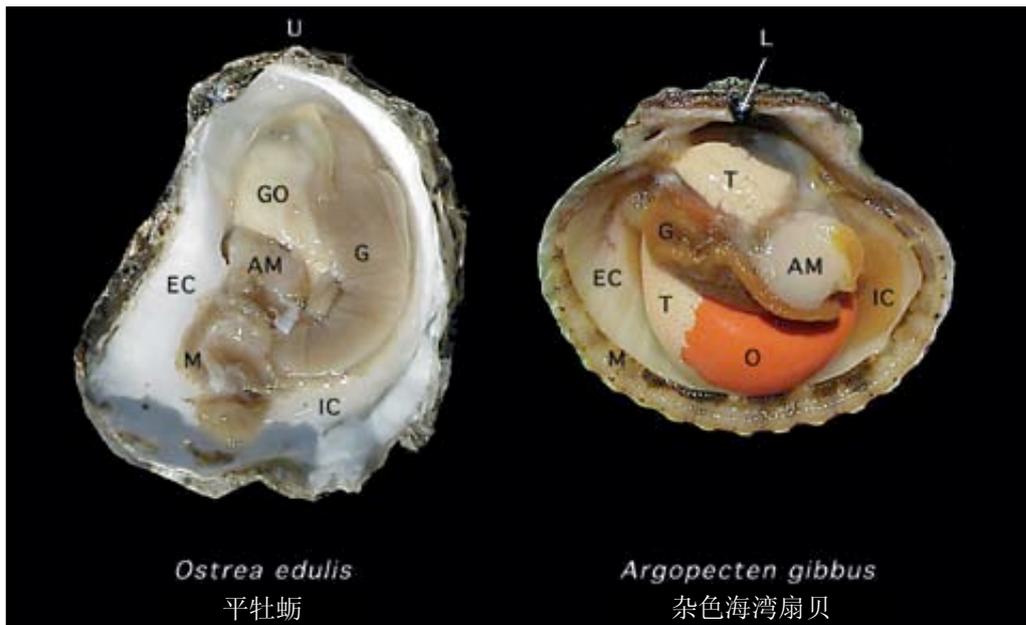


图8: 牡蛎和扇贝的软体部照片。
AM - 闭壳肌;G - 鳃;GO - 性腺;L - 韧带;M - 外套膜;U - 壳顶;IC - 进水腔;EC - 出水腔;O - 卵巢和;T - 精巢

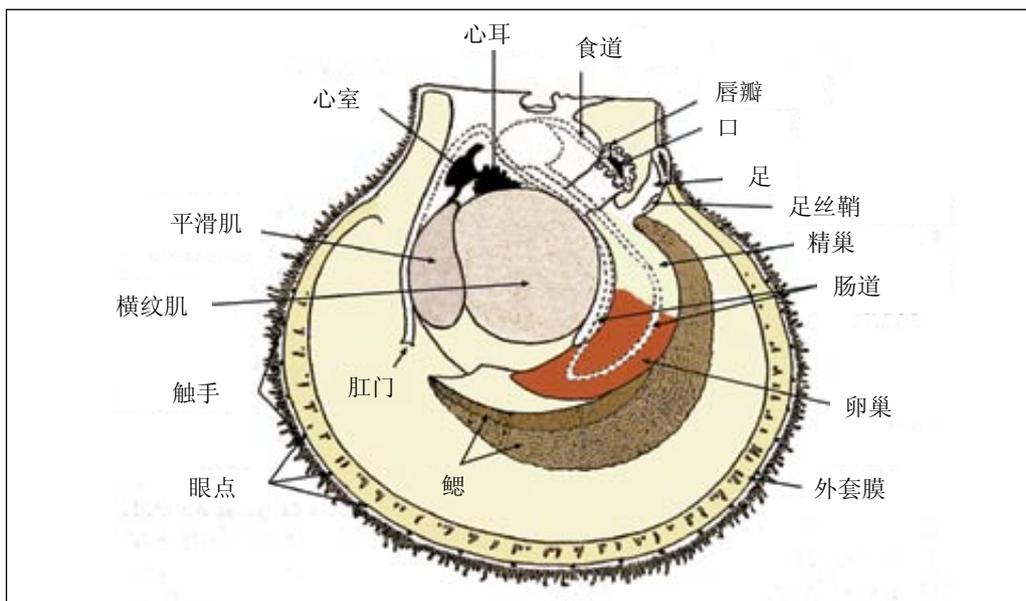


图9: 雌雄同体扇贝软体部内部结构。

外套膜的主要功能是分泌贝壳,此外,外套膜还具有感觉功能,并能在外界环境不良时启动贝壳直接关闭,另外还有呼吸功能。扇贝的外套膜还能控制水流在体内的循环,以增强运动能力。

闭壳肌

去掉外套膜和软体部就能看到闭壳肌,有的种类如蛤和贻贝等具有前后两个闭壳肌,而有些种类如牡蛎和扇贝等只有一个闭壳肌。通常闭壳肌都长在贝壳的后端和前端,大的单柱的扇贝和牡蛎的闭壳肌都长在贝壳的中央。肌肉的功能是关闭贝壳,与此相反韧带和内韧带的功能是张开贝壳,当肌肉放松时使贝壳张开。单柱的闭壳肌内有清晰可见的两个部分,较大的那部分肌肉又称快肌,收缩时会使贝壳快速关闭,较小的部分

主要用来保持贝壳处于关闭状态或者半关闭状态。生活在砂泥中的部分蛤类由于闭壳肌比较弱小, 需要靠外界的压力关闭贝壳。如果将它放在水中, 贝壳就会张开。

鳃

鳃或者栉鳃是瓣鳃纲的主要特征, 它是一种大的叶状的器官。鳃有两方面的功能, 一是用来呼吸, 二是用来过滤来自水中的食物。两对鳃位于身体的两侧, 在前端有两对唇瓣, 包在口的周围将食物直接送入口中。

足

足在内脏团的基部, 蛤类的足进化的比较完善, 足的功能是帮助蛤类潜入生活的基质和定位。但是扇贝和贻贝足的功能有所退化, 在成年扇贝和贻贝中仅有很小的作用, 但是在幼虫和稚贝阶段足仍然是重要的器官, 主司运动。牡蛎的足已经退化。在足的中部, 有一开口的足丝腺, 它可以在体内分泌线状的足丝将自己固定到基质上。对于扇贝和贻贝来说, 它可使自己的身体如同抛锚那样, 附着在一定的位置上。

消化系统

鳃用来过滤食物或者将食物直接送给口周围的唇瓣, 食物通过分选进入口中。双壳类有从水中过滤和分选食物的能力, 用黏液粘成食物团, 由触手判断是进入口还是排出体外。排出体外的就是所谓的“假粪”。食管连接口和胃, 胃为中空的, 有几个开口的囊状物。胃的周围布满消化腺, 周围的一个黑色的组织通常被称为是肝。胃的一个开口与有很多弯曲的小肠相连。肠在蛤类延长到足, 在扇贝则延伸到性腺, 最后是直肠和肛门。胃的另一个开口通向具有晶杆的囊状管, 晶杆是光滑的, 有的晶杆长达8厘米, 它的一端是钝圆的, 另一端比较尖。钝圆的一端可以撞击胃壁, 它能帮助食物的混合均匀和释放消化酶使淀粉转化成可消化的糖。如果把双壳类动物从水中取出几个小时, 晶杆就很快地减少或者消失, 如果把它回放进水中又会很快地恢复。

循环系统

双壳类具有简单的循环系统, 但是它的分布相当复杂。心脏是个透明的囊, 外有膜包被, 在单闭壳肌类中它紧贴闭壳肌。它由两个心耳和一个心室组成, 前大动脉和后大动脉直到心室, 把血液输送到全身。静脉由一系列小的血窦构成, 血液经静脉系统回到心脏。

神经系统

神经系统很复杂, 也很难观察, 基本由三对神经组成(大脑, 足和内脏中枢系统)。

泌尿生殖系统

双壳类的生殖系统分雌雄同体和雌雄异体两种。性腺在扇贝和蛤类中比较明显, 在繁殖季节占内脏团的大部分体积。牡蛎在繁殖季节性腺能占体腔的二分之一。扇贝和贻贝等双壳类, 当性腺丰满时, 性别可以通过性腺的颜色来区分, 雌性的性腺呈红色, 雄性的呈白色, 在雌雄同体种类中也如此。而有些种类的性别则需要用显微镜检测。在雌雄异体双壳类中也存在一定数量的雌雄同体。

双壳类有时会有雄性先出现和性逆转的现象。有些种类的雄性较雌性发育早, 在性腺发育初期表现为雄性, 但随着个体的生长逐渐转变为雌性。一些种类, 例如, 欧洲牡蛎等, 它在第一次性成熟时是雄性, 但到下一次性腺成熟时则会产生卵子。

肾脏系统在双壳类中观察起来比较困难,但在扇贝中却比较明显。扇贝有两个小的,褐色的囊状体,依靠在闭壳肌的前部。肾脏通过一个大的裂口与外套腔相通。扇贝性腺排出的精子和卵子通过输送精卵的小管进入肾腔然后再进入外套腔。

2.2 生活史

2.2.1 性腺的发育和配子的排放

在大部分双壳类中,性腺的成熟主要与个体大小有关,而非依赖于年龄高低,个体大小不仅与种类有关还与分布区域有关。卵子和精子的产生叫做配子发育过程,这与双壳类的大小、温度及食物的质量和数量都有直接的关系。性腺由很多分枝状的、具纤毛的细管组成,无数的叫做滤泡的囊泡组织与性腺的小管相通。配子由生殖细胞发育而来,它在滤泡里成列排列。性腺持续发育直到饱满成熟,为了方便起见,通常将这一发育过程划分为:静止期,发育期,成熟期和精卵部分排放和排放期。当性腺或性腺组织完全成熟时在软体部占有显著位置。配子通过在性腺里可以观察到的增大的生殖管进入体腔。发育到这个时候的双壳类通常称为性成熟了。

判断双壳类性腺是否发育成熟有好几种方法。最准确的方法是如图10一样把性腺做组织切片,但那是既费时又费力的事情,还需要将亲贝杀死。性腺涂片或者从种贝中挑取几个提取少量样品用显微镜进行观察,这两种方法比起前一种来更为经常应用的快速技术。扇贝性腺指数(性腺的重量除软体部的重量乘以100)有时会用到。在养殖场亲贝准备产卵的状况下,大多数管理人员必须具有利用显微镜观察性腺是否成熟的能力,来判断是否需要准备采卵。

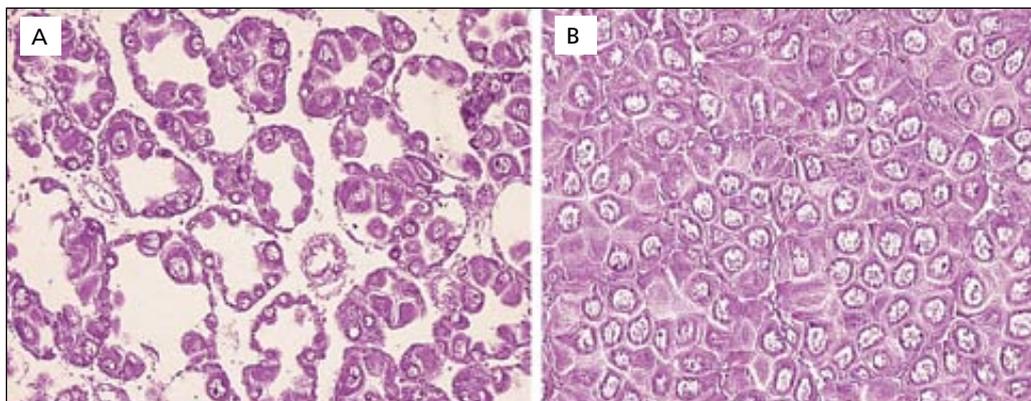


图10: 大西洋海湾扇贝的配子发育期的卵巢组织切片的显微照片。(A) 处于发育状态的卵子排列在滤泡壁内层,(B) 可以观察到滤泡内充满成熟卵子。(图片由Cyr Couturier 和 Samia Sarkis提供)。

双壳类的第一次性成熟时,虽然性腺已经发育成熟,但是产生配子的数量是有限的,而且有些还不能发育。之后,再次达到性成熟时,排卵量会大幅度的增加。

自然种群产卵的时间随种类和地理位置的不同而异。温度、化学因素、物理因素和水流等很多环境因子的刺激都可以诱导双壳类产卵。精子通常能诱导同类动物其他个体产卵。有些生长在热带水域的双壳类全年都有成熟的配子,虽然持续一年,但是

每次的产卵量很有限。温带地区产卵通常被限定在一年里的某一个特定的时间段内。大多数双壳类都是在短暂的特定时期内大量产卵。事实上性腺的全部内含物在短暂的产卵活跃期内就会释放完毕。但是有的双壳类排卵期比较长,有的甚至可延续几个周,这些种类在产卵期里伴有1或2个排卵高峰。还有些种类在一年里明显有一个以上的产卵期。在雌雄同体种类中,雄性或雌性性腺不同步成熟,产卵时精子和卵子依次排出,以减少自体受精的几率。

大多数具有经济价值的双壳类,它的配子都是排放在开放的环境中并在开放的环境中受精。精子通过出水管排出,形成一条细的、稳定的线状物。卵子的排放有间歇性,它似云雾状从水管的出水口喷出。雌性扇贝或牡蛎通常会借助双壳的闭合促使卵子排出。这样可以使卵子不粘在鳃上。很多种类排完卵后性腺呈现空管状,肉眼已经很难分辨它们的雌雄性别。排卵后的性腺就进入静止期。排卵期比较长的种类,它们的性腺可能没有排空的时候。

有些种类,例如欧洲平牡蛎,发育阶段的幼虫通常会出现在雌性牡蛎的外套腔内。产卵时,卵子通过鳃之后保留在外套膜腔里。精子通过入水管吸入,幼虫阶段的一部分时间是在外套腔里度过,另一阶段幼虫就自由地生活在水里,时间的长短和种类有关。有些属种,例如 *Tiostrea* 牡蛎的幼虫仅有一天的浮游期。

有时候,特别是在温带地区,可能某些年份有的双壳类不会产卵。产生这种现象的原因可能有很多种,但是在很大程度上与温度有关,温度太低使性腺不能发育。当这种现象在牡蛎上发生时,卵子和精子就被性腺组织重新吸收作为糖元储存起来。但是,蛤类和扇贝的性腺会保持现有的成熟程度,直到第二年性腺成熟。

2.2.2 胚胎和幼虫发育

有关胚胎和幼虫发育的内容在以后的各章中会有更详细和全面的描述,这里只是为了内容的连续性作一简要的概述。幼虫的发育无论是在开放环境条件下,还是在雌贝的体腔内,发育过程都是相似的。

卵子在受精时要进行减数分裂,使染色体的数目减少至单倍数直到精卵的核融合形成受精卵。减数分裂时释放出两个极体就表明受精成功。细胞的分裂开始于受精后三十分钟内,受精卵进入两细胞期。由于卵比水重,所以会沉到池底,在池底继续进行细胞分裂。

胚胎和幼虫的发育时间具有种属的特异性,同时也取决于发育环境的温度(图-11)。受精卵在24小时之内要经过囊胚期和原肠胚期,并且将在24-36小时之间发育成能游动的担轮幼虫。担轮幼虫呈卵原形,大约60-80微米,并且中部周围有一排纤毛和一条长的顶部鞭毛司游泳功能。

早期的幼虫被称为直线铰合幼虫、D形幼虫或者前双壳I期幼虫。最初的D形幼虫的壳长随种类的不同而不同,大体上在80-100微米(牡蛎会大一些)。幼虫有两个壳,一个完整的消化系统以及一个双壳幼虫特有的称为面盘的器官。这个器官呈圆形并且可以从两壳之间突显出来。其外边缘有纤毛包被,使幼虫能够游泳。当幼虫在水体中游泳时,面盘就会收集浮游植物作为幼虫的食物。

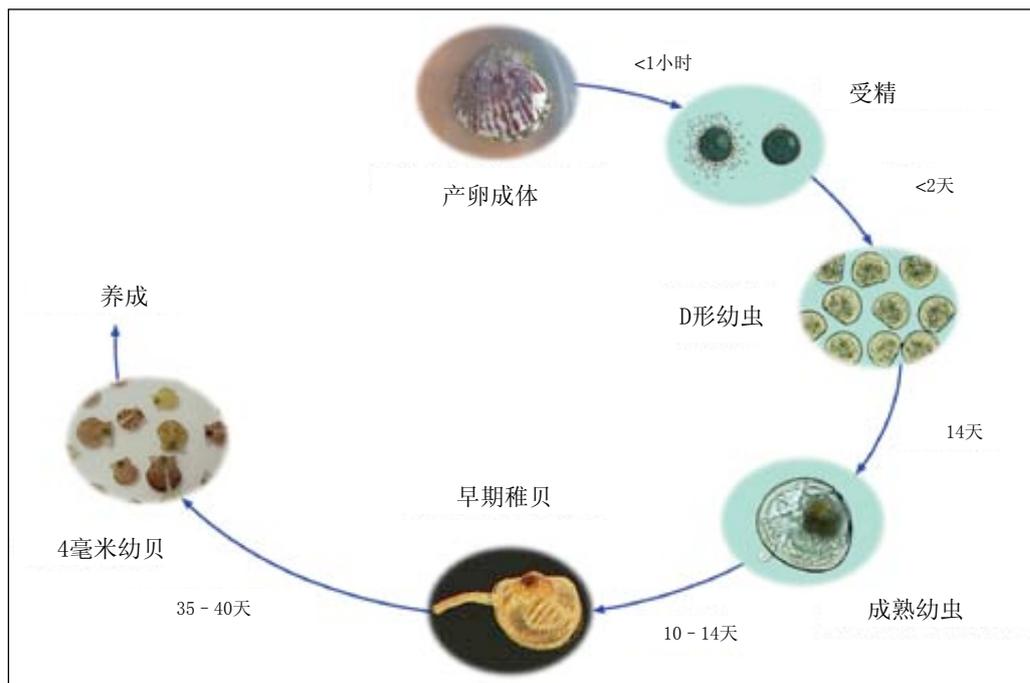


图11: 在某育苗场里杂色海湾扇贝不同的发育阶段,不同的双壳贝类其各发育阶段的时间有所差异。

幼虫不断的游泳,摄食和成长并且在在一周之内,突出于壳铰合部附近的壳顶开始发育。随着幼虫的发育壳顶变得越来越突出,并且进入壳顶幼虫期或前双壳II期。前双壳II期的幼虫具有截然不同的形状,在实践中,对于浮游的幼虫是可以辨别它的种类的。这点在渔业上已经被生物学家用来预测牡蛎在自然环境中繁殖的趋势。幼虫期的长短因种类不同和环境因子而异,如随温度的变化而变化,一般在18-30天之间。成熟的幼虫大小也有种间差异,大多数在200-330微米之间。

当幼虫趋近成熟时,足也逐步发育成熟,并且鳃的雏形也开始显现出来。有一些种类的眼点,在每一个壳的中心部位发育出来。在游泳行为的间歇,幼虫下沉到池底,并使用足在池底上爬行。当找到合适的附着基时,幼虫开始变态并开始营附着生活。成熟的牡蛎幼虫依靠足部的足丝腺分泌的粘着剂,把左壳粘着在附着基上。它们以后就一直生活在那个固定的位置上。对于其他种类,幼虫靠足丝腺分泌的足丝,把自己暂时性的黏附在附着基上。这时的幼虫就可以变态了。

2.2.3 变态

变态是双壳类发育的一个关键时刻,此时幼虫由浮游生活转变为底栖附着生活。这个阶段不论在自然界中还是养殖场中都会有死亡现象发生。由于这个阶段对双壳类育苗场来说是决定稚贝产量的关键阶段,所以在以后的章节中有详细的介绍。

2.2.4 摄食

双壳类是滤食者,主要以浮游单细胞藻类为食。在稚贝和成贝中,发育完善的鳃有滤食和呼吸的双重功能。鳃上面覆盖有纤毛能轻微的摆动,使水流有规律流动。当静止或者在基质中时,水通过进水管吸进,经过鳃后返回,通过出水管排出体外。鳃收集浮游生物并分泌黏液。黏液包裹成的食物团由纤毛摆动沿着鳃上的特殊的口沟到达唇瓣,唇瓣协助食物直接进入口中。双壳类能够选择食物,周期性的排出食物团——“假粪”,有力的扇动双壳使假粪从外套腔里排出体外。

什么样的食物才是双壳类保留下来的食物还是个未知数,但是浮游植物无疑是它的主要食物来源。其他的食物来源像带有细菌的无机颗粒和溶解的有机物也很重要。

2.2.5 生长

由于种属和地域分布有很大的差异,本文仅对稚贝和成贝的生长做一般性的描述。例如:气候、底质或者潮间带的分布以及个体差异及它们的遗传组成都会影响它的生长。双壳类的生长状况每年都有很大差别,在温带地区它们的生长有季节性。

测量双壳类的生长有不同的方法,包括壳长、壳重,或是整体的重量,或是软体部的重量增加,以及这些因子的组合。热带地区的生长随季节变化差异也很大,在大雨期或者雨后当营养物质冲刷进入海洋导致浮游植物大量产生,这时它的生长速度是最快的。在温带地区,在春季和夏季食物丰富、海水温暖时双壳类生长很快。这一些在冬季留下的壳痕可以用来确定贝类的年龄。有的种类寿命很短,而有的寿命却可长达150年。

在双壳类养殖生产中,需要考虑的重要事项是它们生长到性腺成熟和达到商品规格的时间。养殖双壳类的目的就是使养殖动物以尽快的时间长到商品规格以获得丰厚的经济上的利润。

2.2.6 死亡

双壳类在幼虫、稚贝和成贝各个不同的阶段,导致死亡的原因非常的复杂。它们有来自环境的或者它们自身的原因。有关这方面文献很多,这里不能一一详述,在这里仅能对发生在育苗场,或养殖场内的重要致死原因做一简要的介绍。

环境的物理因素在双壳类的三个阶段都会导致很严重的死亡。温度太高或者在低温条件下延续的时间过长,都是影响双壳类成活的致命因素。温度的不稳定同样会使双壳类发生大批的死亡。盐度的极度变化也会造成死亡,尤其大雨后或者冰雪融化后汇入大海,引起盐度迅速下降能引起很高的死亡率。高盐度会使扇贝窒息甚至会杀死稚贝和成贝。

污染尤其是工业污染能引起稚贝和成贝大批死亡。工业和生活排放的污染物是造成育苗过程中引起严重死亡的祸首,一定要注意防范。生活污染物使有机物和细菌数量在水中增多,成为多种类型的、潜在的有毒物质。目前大量的人工制造出来的有机物和有机金属达到的亚致死含量所产生的协同作用几乎是一无所知。

双壳类在幼虫、稚贝和成贝期都有很多捕食者,也会引起严重的死亡。自然环境中的浮游植物滤食者也能毁灭大量幼虫。因此,在养殖场中海水过滤是非常的重要,任何捕食者都应该排除。

寄生虫也能使双壳类致死,尤其在成贝阶段。才女虫等蠕虫能钻进贝壳里面,海绵在贝壳上打洞都能使动物活力下降导致贝类死亡。

在幼虫和稚贝期间,双壳类死亡的主要原因是疾病。在研究双壳类的疾病上花了不少的精力和费用,以找到合适的方法控制疾病的蔓延。

现已证实疾病导致某些种群成贝的大量死亡。例如：

孢霉菌病 (Dermocystidium):

一种由真菌引起的双壳类疾病, 病原生物是 *Perkinsus marinus*;

特拉华湾病 (MSX):

由孢子虫 *Haplosporidium (Minchinia) nelsoni* 引起的疾病

海边生物疾病 (SSO):

由孢子虫 *Haplosporidium costale* 引起的疾病。在美国大西洋沿岸与 *H. nelsoni* 一起导致牡蛎大量死亡, 现在已经向北传播进入加拿大大西洋沿海

马太尔虫病 (Aber Disease):

由原虫 *Marteilia refringens* 引起的疾病

血细胞病 (Bonamiasis):

由原虫 *Bonamia ostreae* 引起的细胞寄生虫病
(马太尔虫病和血细胞病引起了欧洲部分地区的欧洲牡蛎的死亡)

尽管这些疾病的研究工作已经得到足够的重视, 但是在实践中并没有有效的方法控制这些疾病, 使牡蛎的数量恢复到原来的水平。这些疾病传染很严重所以在运输成贝进入育苗场, 需要格外的小心。

在育苗场中研究表明很多疾病是由细菌引起的并非是寄生虫。细菌出现在在单细胞藻类和幼虫的培养过程中, 虽然细菌有时也可能是幼虫食物的重要部分。周期性的、大规模的幼虫突然死亡, 导致严重的经济损失。细菌数量很高时, 同时会伴有大量的死亡, 细菌可能是导致死亡的原因(是病原)或者细菌的大量出现是因为幼虫的死亡为细菌提供了丰富的营养源才使他们有机会大量繁殖。大多数致病菌是弧菌属的细菌, 因此, 必须提高警惕阻止弧菌属的细菌在养殖场中大量的繁殖流行。阻止这种疾病流行的最好的方法是严格遵守卫生程序和确保幼虫的饲料品质良好, 幼虫应该定期地检查。如果疾病发生或者怀疑有病, 水池和设备应该用漂白粉进行灭菌, 再用新鲜海水进行冲洗。为了防止幼虫深度传染, 培育池内的用水应使用紫外灯或者臭氧处理过的海水。养殖场中应该控制使用抗生素, 抗生素本身很贵增加了养殖的成本, 同时导致细菌产生抗药性, 将来会产生更严重的疾病。

2.3 参考文献

Balouet, G., Poder, M. & Cahout, A. 1983. Haemocytic parasitosis: morphology and pathology of lesions in the French flat oyster, *Ostrea edulis* L. *Aquaculture* 34: 1-14

Bower, S.M. 1992. Diseases and parasites of mussels. In: *The Mussel Mytilus: Ecology, Physiology, Genetics and Culture*. E.G. Gosling (ed). Elsevier. *Devel. Aquaculture Fish. Sci.* 25: 465-510

- Bower, S.M., McGladdery, S.E. & Price, I.M.** 1994. Synopsis of infectious diseases and parasites of commercially exploited shellfish. Annual. Rev. of Fish. Diseases. Elsevier, 4: 1-199
- Cesari, P. & Pellizzato, M.** 1990. Biology of *Tapes Philippinarum*, p 21-46. In: *Tapes Philippinarum: Biologia e Sperimentazione*. Regione Veneto, Ente di Sviluppo Agricolo, Venice: 299 pp. (text in Italian and English)
- Elston, R.A.** 1990. Mollusc Diseases; Guide for the Shellfish Farmer. Washington Sea Grant. Univ. Washington, USA. SH179.S5E44: 73 pp.
- Ford, S.E.** 2001. Pests, parasites, diseases and defense mechanisms of the hard clam, *Mercenaria mercenaria*. In: Biology of the Hard Clam, J.N. Kraeuter and M. Castagna (eds). Elsevier. Devel. Aquaculture Fish. Sci. 31: 591-628
- Ford, S.E. & Tripp, M.R.** 1996. Diseases and defense mechanisms. In: The Eastern Oyster, *Crassostrea virginica*. V.S. Kennedy, R.I.E. Newell and A.F. Eble (eds). Maryland Sea Grant, Univ. Maryland, College Park, Maryland, USA. ISBN-0-943-676-61-4: 423-441
- Getchell, R.G.** 1991. Diseases and parasites of scallops. In: Scallops: Biology, Ecology and Aquaculture. S.E. Shumway (ed). Elsevier. Devel. Aquaculture Fish. Sci. 21: 471-494
- Gosling, E.M.** (ed). 1992. The Mussel, *Mytilus*: Ecology, Phytiology, Genetics and Culture. Elsevier. Devel. Aquaculture Fish. Sci. 25: 589 pp.
- Gosling, E.M.** 2002. Bivalve Molluscs, Biology, Ecology and Culture. Fishing News Books. Blackwell Publishing, UK: 443 pp.
- Grizel, H., Miahle, E., Chagot, D., Buolo, V. & Bachere, E.** 1988. Bonamiasis: a model study of disease in marine molluscs. In: Disease Processes in Marine Bivalve Molluscs W.S. Fisher (ed). Amer. Fish. Soc. Spec. Publ. 18. Bethesda Maryland: 1-4
- Jorgensen, C.B.** 1990. Bivalve Filter Feeding: Hydrodynamics, Bioenergetics, Physiology and Ecology. Olsen and Olsen, Fredensborg, Denmark: 140 pp.
- Kennedy, V.X., Newell, R.I.E. & Eble, A.F.** (eds). 1996. The eastern oyster *Crassostrea virginica*. Maryland Sea Grant, Univ. Maryland, College Park, Maryland, USA. ISBN-0-943-676-61-4: 734 pp.
- Koringa, P.** 1976. Farming the Flat Oyster of the Genus *Ostrea*. Elsevier. Devel. Aquaculture Fish. Sci. 3: 238 pp.
- Kraeuter, J.N. & Castagna, M.** (eds). 2001. Biology of the Hard Clam. Elsevier. Devel. Aquaculture Fish. Sci. 51: 751 pp.
- Manzi, J.J. & Castagna, M.** 1989. Clam Mariculture in North America. Elsevier. Devel. Aquaculture and Fish. Sci. 19: 461 pp.
- Mason, J.** 1983. Scallop and Queen Fisheries in the British Isles. Fishing News Books Ltd, Surrey, UK: 143 pp.

Morton, J.E. 1960. Molluscs: An Introduction to their Form and Function. Harper Textbooks, New York, USA: 232 pp.

Quayle, D.G. 1988b. Pacific oyster culture in British Columbia. Can. Bull. Fish. Aquatic Sci. **218**: 241 pp.

Shumway, S.E. (ed). 1991. Scallops, biology, ecology and aquaculture. Elsevier. Devel. In Aquaculture Fish. Sci. **21**: 1095 pp.

Yonge, C.M. & Thompson, T.E. 1976. Living Marine Molluscs. Will Collins, Sons and Co. Ltd, Glasgow: 288 pp.

