

大珠母贝的研究概况

Survey of the studies on *Pinctada maxima* (Jameson)

姜因萍, 何毛贤

(中国科学院 南海海洋研究所, 广东 广州 510301)

中图分类号: S942.5

文献标识码: A

文章编号: 1000-3096(2009)02-0092-05

珍珠是家喻户晓的高级名贵装饰品, 而大型优质珍珠在世界上非常稀少, 价格极其昂贵, 它主要产自一种大型的海产双壳贝类——大珠母贝(*Pinctada maxima* Jameson)。大珠母贝隶属于软体动物门(Mollusca), 双壳纲(Bivalvia), 异柱目(Anisomyaria), 珍珠贝科(Pteriidae), 珠母贝属(*Pinctada*), 在国外俗称银唇贝(Silver lip pearl oyster)、金唇贝(Golden lip pearl oyster)和白蝶贝(日本名称)等。由于大珠母贝是最大的海产珍珠贝, 能产生光泽很强、颜色美观的大型珍珠, 且珍珠的直径一般都在1 cm以上, 价格极其昂贵, 经加工后, 每颗价值可达3 000~4 000美元, 优质者可达上万美元, 因而是世界公认的培育大型海水珍珠的理想贝类。除此以外, 大珠母贝的贝壳还可制成珍珠层粉用于医药或化妆品; 它富有营养, 有很高的食用价值。因此, 国内外对其养殖生产和开发极其重视, 经过几十年的努力, 在其人工育苗、养殖和育珠等方面都取得了一定的突破, 但其全人工养殖技术还不成熟。作者对有关大珠母贝各方面研究进展和概况进行综述, 以期为今后的研究和开发提供帮助。

1 地理分布和生物学特性

大珠母贝是一种热带海洋贝类, 主要生活于热带、亚热带海区, 自然分布在澳大利亚、菲律宾、马来西亚、印度尼西亚等国的热带沿海, 分布范围在东经108~163°, 北纬13°至南纬15°, 其对海水温度的要求比马氏珠母贝(*Pinctada martensii* Dunker)和珠母贝(*Pinctada margaritifera* Linnaeus)都要高而且较严格。在中国, 大珠母贝分布范围是从南海北部湾东北部沿雷州半岛近海南下, 越过琼州海峡, 环绕整个海南岛沿海, 一直到西沙群岛。大珠母贝栖息在低潮线至水深100 m或更深处, 栖息地多为石砾底或沙质底, 全年环境因子水温、盐度、底质变化很小, 最适宜生活的海水质量密度是1.022~1.025; 水温范围是25~30℃。

大珠母贝的贝体由贝壳和软体两部分构成, 其左右两片贝壳略近圆形且很厚, 是贝体的外部保护器官, 壳表面一般为黄褐色, 壳内面银白色, 富有珍珠光泽。壳腹缘有排列不规则的鳞片, 最大个体壳高30 cm以上, 壳质量超过5 kg。大珠母贝的贝壳形态、闭壳肌、韧带随年龄增长而变化。贝壳大部分是由碳酸钙的霏石结晶和角蛋白的贝壳素组成的珍珠层结构。其珍珠层的无机成分如钙、硅、镁含量与马氏珠母贝很近似, 但大珠母贝珍珠层中的锰含量比马氏珠母贝高许多^[1]。张刚生等^[2]采用原子吸收光谱及电子顺磁共振谱对马氏珠母贝、大珠母贝等珍珠层锰元素的含量及存在状态进行了研究, 也证实大珠母贝珍珠层中锰含量比其他贝类高, 而大珠母贝的贝壳珍珠层中硬蛋白含量与马氏珠母贝类似。Kono等^[3]研究了大珠母贝珍珠层的两种蛋白质的氨基酸组成, 揭示了其珍珠层片状文石形成机制, 这些文石小片呈不规则多边形至六边形, 而且同一类贝壳中文石小板片的形状及粒径均匀一致, 揭示了珍珠层形成可能是由矿液质首先富集成凝胶, 再进一步陈化结晶, 从而反映了生物矿化特殊性。对大珠母贝珍珠层微结构的研究不仅为培育较高经济价值的珍珠提供了科学依据, 而且还为制造高级的有机-无机复合材料提供思路和方法^[4]。杜晓东^[5]对大珠母贝外套膜表皮细胞进行了较系统的超微结构研究, 几种不同的细胞与外套膜的功能分泌密切相关。

大珠母贝是所有贝类中生长最快的种类之一, 野生1龄大珠母贝的生长最快, 但大珠母贝生长易受水温、海水质量密度、盐度、溶解氧、光照强度及磁场等因素的影响, 特别是大珠母贝的幼虫, 生长极易

收稿日期: 2006-05-09; 修回日期: 2006-08-16

基金项目: 国家 863 计划项目(2002AA603022)

作者简介: 姜因萍(1969-), 女, 安徽阜阳人, 硕士研究生, 研究方向为贝类遗传育种; 何毛贤, 通信作者, E-mail: hmx@sesio.ac.cn

受外界因素,如水温、海水质量密度、盐度、水中溶解氧、光照强度及磁场的影响^[6]。

2 大珠母贝的繁殖生物学研究

大珠母贝一般为雌雄异体,有性转换现象,异体外受精。性成熟与年龄有关,季节变化、环境条件也会影响其繁殖。天然采捕的个体(一般壳高 20 cm 以上)都达到性成熟,人工培育的 1 龄贝可性成熟,但发现雄性个体成熟度较好,雌性较差,即表现为雄性先熟,而且海区 and 不同年龄的雌雄比例变化很大。在中国海南岛沿海,大珠母贝的繁殖期为每年的 4~11 月,繁殖盛期在 5~8 月。

大珠母贝的精子结构为典型的原生型,即精子是由头部、中段、尾部构成。顶体位于精子的头部前端,呈中空的圆锥体,精核呈桶状;中段包括 2 个中心粒和 4 个紧密排列的线粒体;尾部鞭毛断面为典型的 9+2 结构,且大珠母贝的精子中含有马氏珠母贝、企鹅珍珠贝的精子中没有的板层小体^[7,8]。其卵为间黄卵,卵黄粒淡黄色,刚脱离卵巢时,卵呈梨形或椭圆形。染色体分裂停留在减数分裂前期或中期,受精后完成两次减数分裂,受精卵直径约 60 μm 。这一特点为对其进行遗传操作创造了良好时机,如进行染色体组操作和精子介导的外源基因转移等^[9]。

大珠母贝的个体发育一般分为 3 个主要阶段:(1) 胚胎发育前期(从受精卵至胚体形成):当海水温度约 28 $^{\circ}\text{C}$ 时,受精卵经 4 h 以上的发育,胚体进入囊胚期,此时其表面密生短小的纤毛,开始顺时针缓慢旋转,随着纤毛轮外周上皮增生,外褶形成面盘(velum)及第一原壳;(2) 胚胎发育后期(即自由游泳幼虫阶段):自直线铰合期开始,幼虫用面盘和口游泳摄食方式获得外界营养,供给它发育和生长的需要,从这一时期起游泳器官渐趋完善,个体也随之迅速增大;(3) 变态附着:幼虫由面盘-口唇摄食生活转变到鳃-唇瓣滤食生活的过渡时期,此时其运动器官形成具匍匐能力和分泌足丝的足,其间游泳和爬行两种运动方式交替进行,此时的幼虫也称足-面盘幼虫(pediveliger)。目前国内外对大珠母贝生殖发育方面的研究较为集中在精子、幼虫生长、附着方面。

3 大珠母贝的人工育苗、养殖及育珠研究

大珠母贝人工育苗和育珠技术,在近 30 年才逐步发展起来。中国科研人员于 1970 年在海南岛陵水县海陵珍珠养殖场首次获得大珠母贝人工育苗成功,创造了室内水池培育大量大珠母贝幼苗和海区

养成技术,至 1981 年技术逐趋完善,种苗生产稳定。国内外学者对亲贝培育、受精、幼虫行为、幼虫培育密度、附着基类型及稚贝密度、收苗方法及养殖方式对其生长存活的影响等都进行了一系列研究^[10]。

人工育苗时,一般都是用大珠母贝的精液诱导雌性亲贝产卵,但传统的剖贝取卵的方法,容易导致受精率不高。梁飞龙等^[11]利用人工促熟与诱导排放精卵的方法提高了受精率和成活率。大珠母贝的受精卵发育到原肠期就有群居现象,而变态期幼虫的附着群居更明显,这种聚居的群体有相当大的密度,并且在两个不同群体之间附着密度骤然减少,使群体的分界非常清楚。群体数量与个体生长速度有明显的关系。大珠母贝稚贝的附着密度以 3 个/ cm^2 为界,低于此界限,个体越多平均生长速度越快^[6]。Rose 等^[12]的研究表明大珠母贝稚贝的生长速度与单位面积内的稚贝数量有关,Taylor 等^[13]比较了附着基上不同稚贝数量对生长和存活的影响,当 100 cm^2 附着密度为 1.3 个时,其生长速度最快,存活率最高。大珠母贝的变态期幼虫对不同性质的附着基和颜色有明显倾向性,一般在水泥瓦片、粗陶缸壁和黑色小孔径网片上附着较多,而附着于薄板和尼龙绳上的则较少^[6]。Taylor 等^[14]经实验研究认为人工基质如绳子、弯曲的薄板比单纯尼龙、聚氯乙烯的附着基更适于足面盘幼虫的附着,而黑色和红色的附着基上附着较多,平放的附着基附着的幼虫也较多。大珠母贝幼虫附着还与海水深度、生物膜、离子等有关,水深增加其附着密度也增多^[15]。附着基上细菌形成的生物膜能促进大珠母贝幼虫的变态附着,而钙、钾等离子和乙酰胆碱等有神经活性的化学物质也能诱导其幼虫的变态附着^[16]。由于大珠母贝幼虫的附着过程也是变态过程,所以如果大珠母贝幼虫期未能找到适当的附着基,它们就会推迟附着,从而影响变态的顺利进行和完成,而幼虫的长期不附着还会造成幼虫的大量死亡,为此大珠母贝幼虫在这个阶段的死亡率最高,正因为幼虫附着对大珠母贝养成有着至关重要的作用,所以国内外对大珠母贝幼虫附着行为的研究也较多,并且取得了一定的成功。

邓陈茂等^[17]研究认为幼贝出池时的收苗方法和海区养成时的分笼方法及适宜的海区选择是提高人工苗养成成活率要注意的问题,因为收苗的方法会影响人工苗的成活率。收苗时采取把附着大珠母贝稚贝的采苗器暴露放置空气中、升高或降低海水酸碱度和海水盐度等措施促使幼虫的脱落^[18],用这种方法收得的贝苗成活率比切足丝法要高。大珠母贝幼苗成活率与附着基的类型也有关,劳赞等^[19]通

过3种不同育成方式进行对比实验,发现用特制附着基的贝苗成活率明显高于剥落组和不剥落组。为避免海区发生的不可抗拒的自然灾害对人工育苗的影响,将大珠母贝贝苗移入室内进行饲养,投喂人工饲料,对亲贝强化培育促熟及投放塑料和黑胶丝网布混合的采苗器,都可提高大珠母贝幼苗的成活率^[20,21]。

目前,大珠母贝人工育苗已获得成功,并基本掌握了育珠技术,但养成技术还不过关,成活率还很低,特别在下海2~5个月,壳高2~4 cm时会大量死亡,严重制约其养殖业的发展,迄今为止国内外对其死亡的原因还不清楚。虽然对养殖方式的改进提高了成活率,但还有待于进一步的研究和探索。Rose等^[22]的研究证实养殖池内稚贝(附着后5个月)的死亡率要比同样在海水中养殖的稚贝死亡率低。而将大珠母贝的稚贝从自然海区引进,经驯化养殖使其适于在北海马氏珠母贝海区生长,经越冬期后种贝和稚贝的成活率分别达76.5%和30%,这一实验的初步成功为扩大人工养殖大珠母贝开辟新途径^[23]。寄生附着在大珠母贝贝壳上的附着物是妨碍贝生长的又一个因素,所以定期清除贝体上的附着物将有利于贝的生长,同时还可以降低贝的死亡率^[24]。大珠母贝的人工苗养殖与其他的珍珠贝相比有一些区别,大珠母贝的D形期幼苗所要投喂的食物是扁藻和干酵母片,而其他珍珠贝则以叉鞭金藻为主。至于采苗器的投放时机,大珠母贝与其他珍珠贝也有不同,当约有10%的大珠母贝幼虫出现眼点时可投放采苗器,而当30%马氏珠贝和50%珠母贝的幼虫出现眼点时是投放采苗器的最佳时机。此外,大珠母贝对附着基的要求与其他珍珠贝也不一样,大珠母贝的幼虫更喜欢附着在水泥瓦片、黑色小孔径网片、粗陶缸壁上^[6]。

在中国,大珠母贝插核育珠的研究始于1972年,依据天然珍珠形成原理,结合大珠母贝生理特点,创造出特殊的手术处理技术,1981年取得完全的成功,培育出中国第一颗游离珠(规格为19 mm×15.5 mm,质量6 g,呈银白色,葡萄形),打破了国外培育大珠技术的垄断,从此培育大珍珠技术进入稳步发展阶段,获得明显的经济效益。用大珠母贝养成大型珍珠,需要经过抑制母贝生理机能的预前处理、小片贝和外套膜选用、插核手术和小片移植、插核后的休养及育珠的技术处理和养殖过程。罗振鸿等^[25]研究认为对人工插核后的大珠母贝施以麻醉处理,以降低手术贝对外界刺激的敏感性可以显著提高植核后的成活率(其成活率是对照组的2倍),而留核率也有一定的提高。

4 大珠母贝遗传研究

大珠母贝的染色体数(2n)为28,分别由8,2,3,1对具中部、亚中部、亚端部和端部着丝粒的染色体组成,大珠母贝和珠母贝、马氏珠母贝的染色体数目相同,总臂数相等,组型十分相似^[26]。鉴于这3种珍珠贝染色体组型非常相似,可以认为他们的亲缘关系比较近,能进行杂交育种。实验表明马氏珠母贝与大珠母贝的杂交F1代的生长和质量与马氏珠母贝相比没有明显的差别,虽然在早期出现了大珠母贝的一些性状,但贝长到2龄以上,其基本外形就与马氏珠母贝相似,且同工酶谱分析也都证实其后代不是真正的杂种^[27,28]。He等^[29]用核糖体RNA基因第二转录间隔区(ITS-2)序列研究了珠母贝属的进化关系,发现大珠母贝与马氏珠母贝的遗传距离(0.152)远大于与珠母贝的遗传距离(0.036)。

遗传多样性是一个物种赖以生存的物质基础,而一个物种的消失,首先就是遗传多样性的降低。对其遗传多样性的研究将为大珠母贝的遗传育种及种质资源保护提供理论依据。中国大珠母贝的野生群体数量的减少,除了与人为的大量捕捞及生长环境的恶化等有关外,是否与其自身生存环境相对单一、分布范围小,而导致其遗传多样性降低有关,是很值得探讨的,但目前中国对大珠母贝遗传多样性的研究还没有正式的文献报道。在进行分子进化研究中,作者发现北海个体的ITS-2序列差异大于三亚个体,由于所分析的个体数太少,还无法对群体间和群体内的遗传差异进行评估。基于此,作者正在应用不同的分子标记(如ISSR和mtDNA)来对中国的大珠母贝的遗传多样性进行分析。

在国外,Johnson等^[30]用同工酶标记分析了澳大利亚北部和西部的大珠母贝群体的遗传多样性,两个北部群体(距离仅320 km)的基因有显著不同,但西部两个群体尽管相距数百公里,却没有区别。Benzie等^[31]用微卫星标记技术分析了澳大利亚西部海区的不同贝龄和不同地域的大珠母贝的基因序列,发现澳大利亚西部两个不同海区的大珠母贝的遗传因子有一定差异。Benzie等^[32]用限制性片段长度分析澳大利亚北部、西部与印尼的大珠母贝线粒体的COI基因,发现澳大利亚的大珠母贝群体与印尼的大珠母贝群体之间的遗传差异大于澳大利亚北部、西部群体之间的遗传差异。

5 大珠母贝的病害研究

大珠母贝的养殖生长过程中,成活率一直是围绕人们的主要问题,除去养殖技术及条件不适宜的

因素外,病害则是影响大珠母贝成活率的关键所在。大珠母贝的幼虫和幼贝常会被许多鱼类、蟹类、虾类和其他贝类等直接吃掉。中国热带海区笼养的大珠母贝幼苗,有时会被嵌线螺类(*Cymatium* spp.)大量杀害,成体的大珠母贝会因被穿孔海绵(*Cliona* sp.)大面积穿透而死亡。穿孔贝类引起的大珠母贝穿孔病更有可能损伤其软体部使贝体溃烂死亡^[33],多毛虫(*Polychaeta*)也会钻入大珠母贝壳内引起其软体部的局部溃烂并使其个体死亡,对穿孔病可采用水泥砂浆涂盖法和饱和盐水浸泡法^[6]。除了敌害生物外,细菌、病毒等也可引起大珠母贝的死亡。吴信忠等^[34]对爆发性方式死亡的大珠母贝幼虫研究发现其死亡是由立克次体的病原微生物引起的,并且贝体从感染立克次体的病原微生物到发病死亡还存在潜伏期,寄生于宿主细胞质内的包涵体是致使大珠母贝在壳顶期之前或壳顶期和壳顶后期出现死亡高峰的原因^[35]。1993年Norton等^[35]发现类病毒粒子引起大珠母贝的组织细胞坏死。就成体贝而言,海洋弧菌(*Vibrio*)是引起它们死亡的主要原因,特别是当水温较低大珠母贝抗病力弱的时候^[36]。而感染了液化沙雷杆菌(*Serratia liquefaciens*)的幼贝会出现足丝脱落,贝壳开闭反应迟钝、缓慢、无力,最后贝壳完全张开、死亡。插核育珠时创伤面因细菌感染也会导致大贝的死亡。

6 大珠母贝的资源保护

水生生物种质资源是水产育种、养殖生产发展的重要物质基础,丰富多样的水生生物是大自然赐予人们的宝贵财富。如何保护、研究和利用好这些种质资源,不仅对水产养殖、育种生产有直接的影响,而且是关系到水产业能否持续稳定健康发展的根本。现代社会经济的发展和全球气候环境的变化,使生态环境被破坏、水质污染以及过度捕捞及管理不善致使水生生物资源日趋衰竭,许多生物种群濒临灭绝。因此,研究、保护和利用好现有的水产种质资源无疑是中国21世纪渔业科技发展的重点之一。大珠母贝能培育生产大型优质珍珠——南洋珠,大规模养殖和开发利用是国内外养殖户所追求的目标。但由于大珠母贝对全年底栖环境因子水温、盐度和底质等要求变化很小,在自然界分布范围很小,加之人工养殖技术的不过关,严重制约了其养殖业的发展。在这种情况下,养殖户只有大量捕捞野生的大珠母贝来培育珍珠,这使大珠母贝的资源越来越少。为了保护大珠母贝的野生资源,中国在1989年已将其列为国家二级野生保护动物,并划定了地方级自然保护区(广东海康白碟自然保护区;海

南临高、儋州白碟自然保护区),以对大珠母贝的野生资源进行保护。中国还把大珠母贝苗种繁育技术定为中国禁止出口限制技术。在澳大利亚,他们则是有效地控制采捕数量,采取定额制(每年约50万个)及发放养殖许可证的措施避免过度采捕,保护大珠母贝野生资源。

7 研究展望

随着生活水平的提高,人们对珍珠品质的要求也越来越高,为满足人们的需求并获取更大的经济效益,许多国家竞相开展对大珠母贝育种、育珠、生长繁殖、遗传及病害等方面的研究。中国在大珠母贝的育苗及养成方面已取得了可喜的成绩,对大珠母贝的生理结构也做了深入的研究。这为大珠母贝的深入研究和养殖开发奠定了良好的基础。在目前大珠母贝自然资源短缺,而人工育成技术还不成熟的情况下,应首先保护好野生资源和其栖息环境,同时要加大科研投入,组织科研力量集中攻克其全人工繁育生产技术。该技术的解决将对中国大型优质珍珠生产和大珠母贝的野生资源保护具有重要作用。

参考文献:

- [1] 刘承松,陈婉颜,谢玉坎. 大珠母贝贝壳珍珠层的化学成分研究[J]. 动物学杂志,1984,4: 7-9.
- [2] 张刚生,谢先德,温桂兰,等. 珍珠层的锰及其电子顺磁共振谱特征[J]. 海洋科学,2000,27(4): 44-48.
- [3] Kono M, Hayashi N, Samata T, et al. Molecular mechanism of the nacreous layer formation in *Pinctada maxima* [J]. **Biochemical and Biophysical Research Communications**, 2000, 269(1): 213-218.
- [4] 张刚生,谢先德,王德强,等. 中国主要育珠贝(蚌)贝壳珍珠层的扫描电子显微研究[J]. 热带海洋学报, 2003,2(1): 55-61.
- [5] 杜晓东. 大珠母贝外套膜表皮细胞的超微结构[J]. 动物学报, 1999, 45(3): 246-250.
- [6] 谢玉坎,林碧萍,张德. 大珠母贝及其养殖珍珠[M]. 北京:海洋出版社,1990.81-82.
- [7] 杜晓东. 3种珍珠贝精子发生及其超微结构的比较研究[J]. 湛江水产学院学报, 1996, 16(2): 1-6.
- [8] 杜晓东. 大珠母贝精子发生超微结构变化的研究[J]. 武汉大学学报, 1996, 42(2): 214-224.
- [9] 胡炜,喻达辉,汪亚平,等. 大珠母贝精子介导外源基因转移研究[J]. 生物工程学报, 2000, 16(2): 165-168.
- [10] 蒙钊美. 珍珠的养殖[M]. 北京:农业出版社,1976. 8-30.

- [11] 梁飞龙, 许国领, 邓防茂. 大珠母 *Pinctada maxima* (Jameson) 亲贝人工促熟培育与诱导排放精卵的研究[J]. 海洋湖沼通报, 1998, 2: 34-38.
- [12] Rose R A, Baker S B. Larval and spat culture of the western Australian silver-or goldlip pearl oyster, *Pinctada maxima* Jameson (Mollusca: Pteriidae) [J]. **Aquaculture**, 1994, **126**(1-2): 35-50.
- [13] Taylor J J, Robert R A, Southgate P C. Effects of stocking density on the growth and survival of early juvenile silver-lip pearl oysters, *Pinctada maxima* (Jameson), held in suspended nursery culture[J]. **Aquaculture**, 1997, 153: 41-49.
- [14] Taylor J J, Southgate P C, Robert R A, et al. Assessment of artificial substrates for collection of hatchery-reared silver-lip pearl oyster (*Pinctada maxima*, Jameson) spat[J]. **Aquaculture**, 1998, 152: 219-230.
- [15] 张恩. 大珠母贝和合浦珠母贝幼虫行为生物学的比较研究[J]. 热带海洋研究, 1991, 4: 88-118.
- [16] Zhao B, Zhang S, Qian P. Larval settlement of the silver-or goldlip pearl oyster *Pinctada maxima* (Jameson) in response to natural biofilms and chemical cues [J]. **Aquaculture**, 2003, 220: 883-901.
- [17] 邓陈茂, 梁飞龙, 符韶. 大珠母贝人工苗养成的研究[J]. 海洋科学, 2000, **24**(10): 11-13.
- [18] Taylor J J, Robert R A, Southgate P C, et al. Inducing detachment of silver-lip pearl oyster (*Pinctada maxima*, Jameson) spat from collectors[J]. **Aquaculture**, 1997, 159: 11-17.
- [19] 劳赞, 欧春晓, 梁盛, 等. 大珠母贝人工苗育成研究[J]. 湛江海洋大学学报, 2003, **23**(4): 20-24.
- [20] 罗振鸿, 曹家录, 齐常元, 等. 大珠母贝人工苗工厂化标粗试验[J]. 湛江水产学院学报, 1996, **16**(1): 12-14.
- [21] 梁飞龙, 刘东超, 邓陈茂. 大珠母贝人工育苗技术的研究[J]. 海洋湖沼通报, 1999, 2: 55-59.
- [22] Rose R A, Baker S B. Larval and spat culture of the Western Australian silver-or goldlip pearl oyster, *Pinctada maxima* Jameson (Mollusca: Pteriidae) [J]. **Aquaculture**, 1994, **126**(1-2): 35-50.
- [23] 沈亦平, 张锡元, 何秀英, 等. 大珠母贝北移试验报告[J]. 武汉大学学报, 1990, 2: 123-125.
- [24] Taylor J J, Southgate P C, Robert R A, et al. Foul-ing animals and their effect on the growth of silver-lip pearl oysters, *Pinctada maxima* (Jameson) in suspen-ded culture[J]. **Aquaculture**, 1997, 153: 31-40.
- [25] 罗振鸿, 曹家录, 齐常元, 等. 大珠母贝术后处理研究[J]. 湛江海洋大学学报, 1997, **17**(1): 1-4.
- [26] 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[A]. 中国贝类学会. 贝类学论文集(第二集)[C]. 北京: 科学出版社, 1986. 58-64.
- [27] 魏贻尧, 姜卫国, 李刚, 等. 合浦珠母贝、长耳珠母贝和大珠母贝种间人工杂交的研究 I. 人工杂交和杂交后代的观察[J]. 热带海洋, 1983, **2**(4): 309-314.
- [28] 李刚, 姜卫国, 魏贻尧. 合浦珠母贝、长耳珠母贝和大珠母贝种间人工杂交的研究[J]. 热带海洋, 1983, **2**(4): 321-326.
- [29] He M, Huang L, Shi J, et al. The variability of ribo-somal DNA ITS-2 and its utility in detecting genetic relatedness of pearl oyster[J]. **Marine Biotechnology**, 2005, Epub ahead of print PMID: 15756476.
- [30] Johnson M S, Joll L M. Genetic subdivision of the pearl oyster *Pinctada maxima* (Jameson, 1901) (Mol-lusca: Pteriidae) in northern Australian[J]. **Freshwa-ter Research**, 1993, 44: 519-526.
- [31] Benzie J A, Smith C, Wilson K. Genetic variation a-mong western Australian pearl oyster (*Pinctada max-ima*) populations: a microsatellite survey[J]. **Aqua-culture**, 2002, **204**(3-4): 192.
- [32] Benzie J A, Smith C, Sugama K, et al. Mitochondrial DNA reveals genetic differentiation between Austral-ian and Indonesian pearl oyster *Pinctada maxima* (Jameson 1901) populations [J]. **Journal of Shellfish Research**, 2003, **22**(3): 781-787.
- [33] Wu X Z, Pan J P. Studies on the Rickettsia-like or-ganism disease of tropical marine pearl oyster I. The fine structure and morphogenesis of *Pinctada maxima* pathogen Rickettsia-like organism [J]. **Invertebrate Pathol**, 1998, **73**(2): 162-172.
- [34] 吴信忠, 潘金培, 江静波. 热带海洋珍珠贝类立克次体(RLO)病研究[J]. 海洋学报, 2002, **24**(6): 67-75.
- [35] Norton J H, Shepherd M A, Prior H C. Papovavirios-like infection of the golden-lipped pearl oyster, *Pinctada maxima*, from the Torres Strait[J]. **Austra-lian J Invertebrate Pathol**, 1993, **62**(2): 198-200.
- [36] 艾红, 李永振, 丁彦文. 海洋珍珠贝病害研究综述[J]. 上海水产大学学报, 2003, **12**(1): 61-64.

(本文编辑:张培新)