

中国海水蟹主要流行性疾病及其病原分析

Analysis of major infectious diseases and their causative agents of Chinese sea crabs

周俊芳¹, 李新苍¹, 王江勇², 王元¹, 万夕和³, 房文红¹

(1. 中国水产科学研究院 东海水产研究所 农业部东海与远洋渔业资源开发利用重点实验室, 上海, 200090; 2. 中国水产科学研究院 南海水产研究所 农业部南海渔业资源开发利用重点实验室, 广东 广州, 510300; 3. 江苏省海洋水产研究所, 江苏 南通, 226007)

中图分类号: S 945 文献标识码: A 文章编号: 1000-3096(2014)06-0102-05
doi: 10.11759/hyqx20130129005

近年来, 随着海水蟹类育苗技术与养殖规模的不断发展, 海水蟹的疾病也因其广泛流行性和集中爆发性而日益受到业界关注。“黄水病”、“红水病”、“乳化病”和“肝胰腺白化病”等是中国海水养殖品种——拟穴青蟹(*Scylla paramamosain*)、锯缘青蟹(*Scylla serrata*)和三疣梭子蟹(*Portunus trituberculatus*)的常见流行性疾病, 不仅每年对中国海水蟹养殖业造成重大经济损失, 而且严重威胁中国海水蟹养殖业的健康发展和生态安全。海水蟹类流行性疾病的致病因子主要包括寄生虫和病毒、细菌、真菌等微生物病原。由于海水蟹流行性疾病的命名常常源自某一临床表征, 与病原缺乏良好的对应性, 因此, 为了更好地诊断和防治海水蟹流行性疾病, 作者对常见的海水蟹流行性疾病及其相关病原作一简要分析。

1 病毒性疾病

海水蟹病毒性疾病研究早期以美国蓝蟹(*Callinectes sapidus*)居多。Johnson^[1]和 Bowers 等^[2]在蓝蟹中发现了几种病毒, 如寄生在血细胞核中及游离在血液中的疱疹状病毒、寄生在肝细胞中的弹状病毒样病毒和细小核糖核酸病毒状病毒等。21 世纪初, 宋振荣等^[3]自中国发生“肌肉浊白”现象的锯缘青蟹肌肉中检测到一种 20 面体、大小约为 150 nm 的球形病毒粒子, 该病毒粒子可致发病青蟹肌纤维断裂、肌细胞坏死溶解、细胞核萎缩和空泡变性。但是, 迄今在中国流行面广、危害严重的水蟹病毒主要为呼肠孤病毒和白斑综合征病毒(white spot

syndrome virus, WSSV)。Weng 等^[4]发现锯缘青蟹呼肠孤病毒可致青蟹“睡眠病”, 发病青蟹体色变灰、行动迟缓、没有食欲、肝胰腺萎缩、鳃丝松散, 死亡率高达 70%, 经济损失异常严重。Chen 等^[5]从暴发“清水病”的野生锯缘青蟹中发现大量呼肠孤病毒样病毒, 命名为锯缘青蟹呼肠孤病毒(*Scylla serrata* reovirus, SsRV)。青蟹感染该病毒后表现为衰弱、附肢无力、腹腔积水、甲壳发白、鳃丝干燥, 断肢处流出无色水样血淋巴, 血凝能力明显减弱, 发病锯缘青蟹死亡率很高。由于 SsRV 发病症状与呼肠孤病毒所致“睡眠病”的症状非常相似, 因此, 研究人员推测 SsRV 可能也是浙江、福建等地青蟹暴发“睡眠病”的病原。除了相同发病症状可能由不同病原引起外, 同一病原还可导致蟹类不同发病症状, 如: Zhang 等^[6]发现, 呼肠孤病毒不仅导致青蟹“睡眠病”, 还可导致淡水中华绒螯蟹(*Eriocheir sinensis*)的“颤抖病”。

值得一提的是, 随着虾、蟹混养模式的迅速普及, 一些以甲壳类动物为易感宿主的病毒开始在虾、蟹之间跨种传播, 如 WSSV。WSSV 以其对宿主的泛嗜性、高致病性以及高致死率而位居对虾病毒之首。对虾一般感染 48 h 后即可出现红体和甲壳白斑等典

收稿日期: 2013-01-29; 修回日期: 2013-04-07

基金项目: 公益性行业(农业)科研专项基金资助项目(201303047); 农业部南海渔业资源开发利用重点实验室开放基金资助项目(LSF2011-09); 上海市自然科学基金资助项目(12ZR1436700); 中国水产科学研究院基本科研业务费资助项目(2013A0603)

作者简介: 周俊芳(1968-), 女, 江苏如东人, 副研究员, 博士, 主要从事水产动物病害与防治研究, E-mail: jfzhou126@126.com; 房文红, 通信作者, 研究员, fwenhong@163.com

型症状, 3~10 d 内死亡率可高达 100%^[7], 塘口暴发时, 可在 3 d 内导致塘口绝收。大量调查研究表明锯缘青蟹、拟穴青蟹和天津厚蟹 (*Helice tridens tientsinensis*) 等均存在 WSSV 感染甚至发生大规模死亡的情况^[8-11]。本实验室的跟踪调查亦表明^[10], 野生拟穴青蟹的 WSSV 感染率可以高达 8% 以上, 感染蟹血细胞显著减少, 血淋巴无色浑浊、血凝特性减弱, 甚至不凝固, 部分发病蟹外观甲壳内部和关节连接处呈粉红色, 显示“红水”症状。其后的研究证实^[10], WSSV 可以在拟穴青蟹体内快速繁殖, 感染蟹失去食欲、静伏、断肢, 以致死亡。雷质文等^[11]借助斑点杂交技术也发现野生天津厚蟹和日本大眼蟹 (*Macrophthalmus japonicus*) 体内 WSSV 的感染率与野生凡纳滨对虾 (*Litopenaeus vannamei*) 近似, 而本实验室的研究表明, 野生和养殖凡纳滨对虾的 WSSV 感染率可高达 40%~60%^[12]。以上分析表明, 呼肠孤病毒和 WSSV 是中国海水蟹主要养殖品种的重要病毒性病原, WSSV 应当成为中国海水蟹病毒性病原研究与防治的重点对象。

2 细菌性疾病

2.1 弧菌性疾病

弧菌作为嗜盐性细菌, 广泛分布于海水养殖环境和动物体内外。目前弧菌属 (*Vibrio*) 细菌共有 37 种, 其中 15 种已被证明可引起人、动物尤其是水产动物疾病, 尤以副溶血弧菌 (*V. parahaemolyticus*)、哈维氏弧菌 (*V. harveyi*)、创伤弧菌 (*V. vulnificus*) 和溶藻弧菌 (*V. alginolyticus*) 为常见。Raissy 等^[13]分析了 132 个龙虾和海水蟹样品, 发现创伤弧菌分离率居首, 紧接其后为哈维氏弧菌和副溶血弧菌等, 此类人畜共患性弧菌的高频发生必然对水产食品安全和人类健康构成潜在威胁。

一般认为, 弧菌属于条件致病菌, 弧菌病的发生与环境因子如水质、水温、pH 和底质状况等密切相关, 并受海水蟹自身机能的影响。在中国海水养殖品种——拟穴青蟹、锯缘青蟹和三疣梭子蟹, 以及国外的蓝蟹等多种海水蟹类的不同生长阶段均有弧菌感染甚或暴发疾病的报道^[8, 10, 13-15]。吴友吕等^[15]在舟山地区暴发死亡的野生三疣梭子蟹的肝脏和肌肉组织超薄切片中观察到大量弧菌感染, 图片显示被感染组织受到严重破坏。根据本实验室对养殖对虾弧菌病的研究^[16], 推测这种梭子蟹由于肌肉坏死严重,

外观表现应为“白浊病”症状。彭慧婧等^[17]从患病蟹苗分离到副溶血弧菌和溶藻弧菌, 并通过浸浴和口服两种途径分别感染拟穴青蟹蚤状幼体, 发现副溶血弧菌和溶藻弧菌菌浴 24 h 的 LD₅₀ 分别为 10⁵ 和 10⁶ 数量级, 显示出对青蟹幼体的强致病性。毛芝娟等^[18]从发病锯缘青蟹体内分离到副溶血弧菌、溶藻弧菌和辛辛那提弧菌 (*V. cincinnatiensis*), 分别 (约 1.0 × 10⁶ CFU/只) 感染健康锯缘青蟹 (200~250 g/只), 10 d 内青蟹死亡率在 60%~80%, 表现出极强的致病性。病蟹表现为体色灰暗、腔内积水, 折断的胸足基部流出多量浑浊液体, 呈现出与自然发病个体相似的败血症状。研究不仅证明弧菌也是海水蟹流行性疾病的原发性病原, 而且表明弧菌对海水养殖蟹具有极强的致病性, 当地养殖户根据发病表征也称这种病为锯缘青蟹“黄水病”。徐海圣等^[19]研究发现, 溶藻弧菌、鳃弧菌 (*V. anguillarum*) 和副溶血弧菌等感染海水蟹后还会破坏甲壳几丁质, 导致发病海水蟹腹面出现褐色斑点和褐红色凹陷区域, 并逐渐扩大, 形成中央深、周围浅的褐色溃疡区, 因此, 根据外观特征这类疾病被称为“甲壳溃疡病”、“褐斑病”或“黑斑病”。该病严重时溃疡侵入甲壳下组织, 可导致附肢坏死。除此之外, 海水蟹“黑鳃病”的常见病原也是弧菌^[19]。

综上所述, 一方面, 弧菌广泛分布于海水蟹的体内外及其养殖环境, 另一方面, 高密度、集约化的养殖模式和环境生态的不断恶化, 将驱使多种常见弧菌成为海水蟹暴发性疾病的原发病原, 因此, 海水蟹弧菌病的防治除了针对特定病原引入“弧菌疫苗”^[20]等特异抗菌产品外, 主要应通过调节水质和保护环境生态等方法有效控制海水蟹养殖环境中的弧菌, 尤其是副溶血弧菌、创伤弧菌和哈维氏弧菌等高致病性弧菌的密度。

2.2 其他细菌性病原与疾病

由于海水养殖环境中细菌组成非常复杂, 因此, 从单一发病蟹的体内外往往能分离到多种细菌。例如, 海水蟹“甲壳溃疡病”的病原除了弧菌以外, 常见的还包括具有分解几丁质特性的气单胞菌属 (*Aeromonas*)、黄质菌属 (*Flavobacterium*) 等多种细菌^[21], 因此, 从单一甲壳溃疡处可分离到以上一种或几种细菌的共同感染。而郑天伦等^[22]借助全自动细菌鉴定仪, 从发病锯缘青蟹体内同时分离到鲁氏不动杆菌 (*Acinetobacter lwoffii*)、巴斯德菌 (*Pasteurella*)、耳

葡萄球菌(*Staphylococcus auricularis*)、美人鱼发光杆菌(*Photobacterium damsela*)、副溶血弧菌、嗜水气单胞菌(*Aeromonas hydrophila*)、溶藻弧菌、腐败希瓦氏菌(*Shewanella putrefaciens*)等,所有培养基上均没有出现占绝对优势的菌落生长,说明锯缘青蟹的某些疾病是多种海水细菌(不仅仅是弧菌)协同感染的结果。冯振飞等^[23]研究发现,锯缘青蟹养殖水体和底泥环境中菌群非常复杂,其中以假单胞菌属(*Pseudomonas*)、弧菌属和肠杆菌科(*Enterobacteriaceae*)的细菌为优势菌,这些菌群的平衡和失衡与青蟹的健康与发病节点相吻合,进一步证实海水蟹流行性疾病的暴发往往是多种细菌(包括弧菌和非弧菌)共同作用的结果,也再次说明海水蟹细菌性疾病(包括弧菌性疾病)应以调节水质、保持生态平衡的综合防治方式为主。

3 寄生虫性疾病

海水蟹寄生虫分为体内寄生虫和体外寄生虫,常见的有体内寄生的血卵涡鞭虫(*Hematodinium* sp.)、微孢子虫(*Microsporidia*)、蟹栖拟阿脑虫(*Paranophryscarini*)等和体外寄生的蟹奴(*Sacculina* sp.)、藤壶(*Balanus*)、固着类纤毛虫(*Sessilina*)等。许文军等^[24]和施惠等^[25]借助分子生物学方法和电镜等技术确认血卵涡鞭虫是锯缘青蟹和三疣梭子蟹罹患“黄水病”与“牛奶病”的重要病原。病蟹症状主要为肌肉白浊,体液呈土黄色(“黄水”)或浊白色牛奶状。近几年,随着海水蟹养殖区域和养殖密度的快速发展,该病呈现出流行面广、发病率和死亡率高的特点,严重阻滞海水蟹的养殖与推广。与血卵涡鞭虫同样影响较大的海水蟹寄生虫还有梭子蟹微孢子虫。本实验室^[26]近期借助分子生物学技术、病理分析和电镜技术,在江苏某地暴发肌肉“白浊病”的养殖三疣梭子蟹体内,分离到大量肌细胞内寄生的微孢子虫。被感染蟹肌肉坏死、腔内积水,外观“白浊”、不透明,病理切片显示肌纤维断裂、液化。严重时肌细胞消失,被无数微孢子虫所取代。患病蟹虽然能正常摄食,但是与同期健康蟹相比发育明显迟滞,个体偏小,外观“白浊”,经济价值很低,而且此类蟹在气温降低后即出现大批死亡,给养殖户造成严重经济损失。体外寄生虫最为常见的是固着类纤毛虫,如聚缩虫(*Zoothamnium*)、累枝虫(*Epistylis*)和单缩虫(*Carchesium*)。虫体常常附着于蟹体表面和鳃部,大量寄生时可致病蟹呼吸困难、身体消瘦、活动呆滞,

以致窒息而死。

本实验室研究调查表明,体内寄生虫的影响一般比体外寄生虫危害更严重,并且,随着虾蟹混养模式和高密度养殖模式的不断发展,新的海水蟹寄生虫病还在发生^[27],因此,寄生虫病的预防与控制,尤其是体内寄生虫病的早期诊断与防治技术研究是海水蟹健康养殖体系中不可忽视的一个方面。

4 真菌和其他微生物性疾病

常见感染蟹类的真菌有霉菌中链壶菌属(*Lagenidium*)、离壶菌属(*Sirospidium*)、海壶菌属(*Haliphthoros*)和假丝酵母菌属(*Candida*)等的真菌,其中最常见的是链壶菌及离壶菌。真菌危害主要集中在蟹卵和各期幼体期间,蚤状幼体及大眼幼体期间最易受链壶菌的感染。被真菌感染发病的锯缘青蟹受精卵发育受阻,不能被孵化;幼体趋光性差,活力减退,常常游离在水层的中下层,严重感染时可在短期内导致育苗池内幼体及卵的大批死亡^[19]。许文军等^[28]对浙江舟山患“乳化病”的养殖三疣梭子蟹进行分析诊断后,确认假丝酵母菌属酵母菌(*Candida oleophila*)为该病病原。发病梭子蟹通常表现为食欲减退、消瘦、肌肉萎缩,揭开甲壳可见大量乳白色、牛奶状液体,因此,该病又称“牛奶病”。然而,2006年王国良等^[29]通过人工感染和电镜观察后发现,溶藻弧菌和葡萄牙假丝酵母菌(*Candida lusitanae*)均可导致三疣梭子蟹“乳化病”。

蟹类原核生物样微生物中以类立克次氏体(*Rickettsia-like organisms*, RLOs)的研究最为深入。RLOs是一类细胞内寄生的、大小介于细菌和病毒之间的原核生物。它们通过细胞内大量增殖导致被感染细胞崩解、死亡,常常导致病蟹较高的死亡率。Johnson^[30]发现 RLOs 因寄生于蓝王蟹(*Paralithodes platypus*)雌性幼体的肝胰腺而导致幼体大量死亡。近几年,国内的 Gu 等^[31]在患“颤抖病”的淡水蟹体内观察到 RLOs 的大量存在。

总之,与前面的病毒、弧菌和寄生虫相比,真菌性疾病和其他原核生物样微生物疾病由于发生率与病死率相对较轻,因此,相关的研究与防治工作不是当前海水蟹疾病防治的首要之选,但是,从海水蟹养殖的可持续发展和新病严格防范的角度,它们也应当在海水蟹类流行性疾病的研究与防治过程中被给予持续关注。

5 小结

综上对国、内外海水蟹流行性疾病的研究结果和本实验室对海水蟹类疾病的长期跟踪调研, 作者认为, 目前中国海水蟹类流行性疾病的研究与防治工作主要存在以下问题, 今后应从以下 3 个方面给予加强。

5.1 虾、蟹混养模式弊端突显

研究表明^[10, 32], 同属十足甲壳类的水产养殖虾和蟹具有许多共同的病原, 许多海水养殖虾类的重要病原对海水蟹也具有很强的致病性。显而易见, 近几年流行的虾、蟹混养模式为此类泛嗜性病毒、细菌和寄生虫等病原的种间传播提供了便利, 使得原来只在海水虾或海水蟹中流行或暴发的病原在另一种属内迅速流行, 以致暴发。以 WSSV 为例, 由于几乎所有的十足甲壳类水生动物都对 WSSV 易感, 20 世纪在养殖对虾中暴发的 WSSV, 近几年频频在各种养殖与野生的海水蟹中流行^[33], 甚至导致摄食病虾的海水蟹暴发性死亡^[8, 10]。本实验室的最新研究结果也表明^[34], 微孢子虫可导致虾、蟹混养池塘中的脊尾白虾 (*Exopalaemon carinicauda*) 和三疣梭子蟹同时罹患肌肉“白浊病”。种种迹象表明, 随着虾蟹混养模式的不断推广, 其弊端逐渐显现。混养为病原的跨种传播提供了便利, 不利于海水动物健康养殖体系的建立与维持。

5.2 海水蟹流行性疾病的病原生物学研究亟需规范

病原生物学研究是海水蟹流行性疾病研究工作的基础, 但是, 作者的分析显示, 目前仍有许多流行性疾病的病因尚未明确, 存在“一因多症”的现象, 而且还存在“一症多因”, 比如“黄水病”的病原可以是病毒^[3]、弧菌^[18]和血卵涡鞭虫^[24]等, “乳化病”的病因可能是病毒^[3]、微孢子虫^[26]、血卵涡鞭虫^[24]和酵母菌^[28]等, 而“白浊病”的病原也可以是弧菌^[15]、血卵涡鞭虫^[24]和微孢子虫^[26]等。在许多疾病的命名和病原确认方面对研究人员缺乏规范统一、对养殖从业人员缺乏正确引导。因此, 今后除了从病症和病原两方面加强规范管理外, 还应在生产实践中坚持在正确诊断病原后“对病原下药”, 避免单纯根据疾病名称“对症下药”, 确保针对不同病因确定合理的预防与控制措施。

5.3 海水蟹流行性疾病的防治

首先, 海水蟹缺乏特异的免疫系统, 抵御病原主要以体液免疫为主。海水蟹类一般以血淋巴细胞

及溶酶体酶、凝集素、外源凝集素和溶血素等多种体液免疫为基础构建自身防御系统, 因此, 海水蟹类的病害防治研究主要为免疫增强剂的研制和抗病新品种的筛选方面, 通过增强海水蟹的自身免疫能力, 达到抗病防病的目的。其次, 海水蟹流行性疾病的跨种传播性和水产养殖环境的复杂性, 大大增加了海水蟹疾病防治的难度。因此, 虾蟹直接混养的单纯模式亟需改进, 环境友好的生物防治技术也应当成为海水蟹流行性疾病防治工作的首选。最后, 由于水产养殖环境的特殊性, 海水蟹流行性疾病的暴发常常是病原、环境因子和海水蟹三者动态平衡被打破的结果^[23, 35], 因此, 海水蟹流行性疾病的防治工作除了“对病原下药”, 还应密切关注养殖环境因子的变化, 重点改善养殖环境, 如减少环境胁迫对群体的影响等, 加强探索海水蟹流行性疾病的综合防治技术。

参考文献:

- [1] Johnson P T. Viral diseases of the blue crab, *Callinectes sapidus*[J]. Marine Fisheries Review, 1978, 40 (10): 1335.
- [2] Bowers H, Carrion L, Messick G A, et al. A fatal reovirus is highly prevalent in captive blue crab, *Callinectes sapidus* in aquaculture and soft shell crab production facilities [C]//Proceedings of the Sixth International Symposium on Aquatic Animal Health. Gainesville, Florida, America: Aquatic Pathobiology Lab Press, 2010.
- [3] 宋振荣, 倪子绵, 霍振华. 锯缘青蟹肌肉组织坏死的病理研究[J]. 集美大学学报(自然科学版), 2003, 8(4): 301-304.
- [4] Weng S P, Guo Z X, Sun J J, et al. A reovirus disease in cultured mud crab, *Scylla serrata*, in southern China [J]. Journal of Fish Diseases, 2007, 30: 133-139.
- [5] Chen J G, Yang J F, Lou D, et al. A Reo-like virus associated with high mortality rates in cultured mud crab, *Scylla serrata*, in East China[C]//Diseases in Asian Aquaculture VII. Selangor, Malaysia: Asian Fisheries Society, 2011: 111-118.
- [6] Zhang S Y, Zhang J H, Huang C H, et al. Preliminary studies on two strains of reovirus from crab *Eriocheir sinensis*[J]. Virologica Sinica, 2002, 17: 263-265.
- [7] 蔡生力, 黄健, 王崇明, 等. 1993~1994 年对虾暴发病的流行病学研究[J]. 水产学报, 1995, 19 (2): 112-117.
- [8] 王忠发, 王志铮, 许文军, 等. 虾蟹混养塘中 WSSV 对三疣梭子蟹致死效应的定量研究[J]. 海洋与湖沼, 2008, 39(2): 184-189.

- [9] 刘问, 钱冬, 潘清清, 等. WSSV 对锯缘青蟹的致病性及血清酶指标影响[J]. 水生生物学报, 2009, 33(6): 1112-1117.
- [10] 周俊芳, 房文红, 胡琳琳, 等. 白斑综合征病毒(WSSV)在拟穴青蟹体内增殖的研究[J]. 海洋渔业, 2012, 34(1): 71-75.
- [11] 雷质文, 黄健, 史成银, 等. 白斑综合症病毒(WSSV)的宿主调查[J]. 海洋与湖沼, 2002, 33(3): 250-258.
- [12] 周俊芳, 杨先乐, 万夕和, 等. 凡纳滨对虾感染与暴发白斑综合征(WSD)的密度因素分析[J]. 吉林农业大学学报, 2011, 33(1): 79-83.
- [13] Raissy M, Moumeni M, Ansari M, et al. Occurrence of *vibrio spp.* In lobster and crab from the Persian gulf[J]. Journal of Food Safety, 2012, 32(2): 198-203.
- [14] Gomez-Gil B, Roque A, Lacuesta B, et al. Diversity of vibrios in the haemolymph of the spider crab *Maja brachydactyla*[J]. Journal of Applied Microbiology, 2010, 109(3): 918-926.
- [15] 吴友吕, 刘士忠. 三疣梭子蟹死因探讨[J]. 东海海洋, 1995, 13(2): 37-41.
- [16] Zhou J F, Fang W H, Yang X L, et al. A Nonluminescent and highly virulent *Vibrio harveyi* strain Is associated with "bacterial white tail disease" of *Litopenaeus vannamei* shrimp[J]. PLoS ONE, 7(2): e29961.
- [17] 彭慧婧, 邹杰, 蔡德建, 等. 两种弧菌对拟穴青蟹蚤状幼体致病性研究[J]. 水产科学, 2012, 31(8): 473-476.
- [18] 毛芝娟, 卓华龙. 锯缘青蟹细菌性传染病的病原菌研究[J]. 水产科学, 2001, 20(1): 8-11.
- [19] 徐海圣, 舒妙安, 邵庆均, 等. 锯缘青蟹常见病害及其防治技术[J]. 水产科学, 2000, 19(5): 24-26.
- [20] Ji R X, Zou W Z, Hu S H, et al. Vaccination in three different ways against vibriosis of *Seriola dumerili* caused by *Vibrio hollisae* [J]. Chinese Journal of Oceanology and Limnology, 2008, 26(3): 233-237.
- [21] 陈明家. 河蟹的疾病与防治[J]. 水产养殖, 1999, 5: 26-30.
- [22] 郑天伦, 黄家庆, 孔蕾, 等. 浙江省锯缘青蟹养殖病害调查[J]. 海洋学研究, 2009, 27(1): 96-100.
- [23] 冯振飞, 王国良, 钱冬, 等. 锯缘青蟹养殖环境中细菌类群及其数量分布[J]. 水产科学, 2008, 27(11): 574-577.
- [24] 许文军, 施慧, 徐汉祥, 等. 养殖梭子蟹血卵涡鞭虫感染的初步研究[J]. 水生生物学报, 2007, 31(5): 637-642.
- [25] 施慧, 许文军, 李鹏飞, 等. 应用 PCR 方法检测患“黄水病”锯缘青蟹中的血卵涡鞭虫[J]. 海洋渔业, 2008, 30(1): 74-79.
- [26] 王元. 脊尾白虾与三疣梭子蟹微孢子虫病的病原和病理[D]. 上海: 上海海洋大学, 2013.
- [27] Kvingedal R, Owens L, Jerry D R. A new parasite that infects eggs of the mud crab, *Scylla serrata*, in Australia [J]. Journal of Invertebrate Pathology, 2006, 93(1): 54-59.
- [28] 许文军, 徐汉祥, 金海卫, 等. 梭子蟹“乳化病”病原的研究[J]. 浙江海洋学院学报(自然科学版), 2003, 22(3): 209-213.
- [29] 王国良, 金珊, 陈寅儿, 等. 三疣梭子蟹肌肉乳化病的病原及其致病性研究[J]. 海洋科学进展, 2006, 24(4): 526-531.
- [30] Johnson P T. A rickettsia of the blue king crab, *Paralithodes platypus*[J]. Journal of Invertebrate Pathology. 1984, 44(1): 112-113.
- [31] Gu Z F, Wang W. Ultrastructural study on "trembling disease" in *Eriocheir sinensis*[C]//Proceedings of the third World Fisheries Congress: Feeding the world with fish in the next millennium the balance between production and environment. Bethesda, Maryland, America: American Fisheries Society, 2003: 192-193.
- [32] Lo C F, Ho C H, Peng S E, et al. White spot syndrome baculovirus (WSBV) detected in cultured and captured shrimp, crabs and other arthropods[J]. Diseases of Aquatic Organisms, 1996, 27: 215-225.
- [33] Kanchanaphum P, Wongteerasupaya C, Sitidilokratana N, et al. Experimental transmission of white spot syndrome virus (WSSV) from crabs to shrimp *Penaeus monodon*[J]. Diseases of Aquatic Organisms, 1998, 34: 1-7.
- [34] 王元, 房文红, 周俊芳, 等. 脊尾白虾肌肉微孢子虫病的病原和病理分析[J]. 上海海洋大学学报, 2013, 22(5): 726-733.
- [35] 李彬, 荣小军, 廖梅杰, 等. 刺参肠道与养殖池塘环境中异养细菌和弧菌数量周年变化[J]. 海洋科学, 2012, 36(4): 63-67.

(本文编辑: 谭雪静)