

# 三角帆蚌贝壳珍珠层颜色遗传规律 初步研究

张根芳<sup>①</sup> 张文府<sup>②</sup> 方爱萍<sup>③</sup>

① 金华职业技术学院 金华 321007; ② 金华市九色珍珠研究所 金华 321017; ③ 金华市威旺养殖新技术有限公司 金华 321017

**摘要:** 为了探明三角帆蚌 (*Hyriopsis cumingii*) 贝壳珍珠层颜色的遗传规律, 为珍珠层颜色的选择育种提供理论指导, 利用三角帆蚌紫色和白色选育品系进行自交和正反杂交, 建立了白色♂ × 白色♀、白色♂ × 紫色♀、紫色♂ × 白色♀和紫色♂ × 紫色♀4个交配组合, 统计分析了每个交配组合子代的珍珠层颜色分离情况。结果显示, 白色自交组合的子代贝壳珍珠层颜色全部表现为白色, 没有发生颜色分离; 杂交组合的子代珍珠层颜色出现两种情况, 一是全部表现为紫色, 二是颜色发生分离, 且紫色和白色个体比例符合 1:1 的比例关系; 紫色自交组合的子代珍珠层颜色也出现两种情况, 一是全部表现为紫色, 二是颜色分离出紫色和白色, 且比例符合 3:1 的比例关系。结果表明, 三角帆蚌贝壳珍珠层颜色受遗传基因控制, 可以稳定遗传, 属质量性状。珍珠层紫色性状对白色性状为显性, 两种颜色性状均不存在母性遗传。白色个体为隐性纯合体, 选育纯化较为容易, 而紫色个体既有显性纯合体又有杂合体, 选育纯化相对较困难。

**关键词:** 三角帆蚌; 珍珠层颜色; 紫色; 白色; 遗传规律

**中图分类号:** Q953 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2016) 04-675-07

## Preliminary Research on Shell Nacre Color Inheritance of *Hyriopsis cumingii*

ZHANG Gen-Fang<sup>①</sup> ZHANG Wen-Fu<sup>②</sup> FANG Ai-Ping<sup>③</sup>

① *Jinhua Polytechnic College, Jinhua 321007*; ② *Jinhua Jewel Pearl Institute, Jinhua 321017*; ③ *Jinhua Wellwant New Aquaculture Te. Co., Ltd., Jinhua 321017, China*

**Abstract:** In order to investigate the inheritance of nacre colors and provide a theoretical direction for the shell nacre color breeding, four mating combinations of *Hyriopsis cumingii* including white ♂ × white ♀, white ♂ × purple ♀, purple ♂ × white ♀ and purple ♂ × purple ♀ were established by diallel crossing of white and purple selected strains. And then the number of offspring whose nacre color separation occurred was counted and analysed by Chi-square test. The results showed that the nacre color of white inbred offspring

**基金项目** 浙江省农业新品种选育重大科技专项项目 (No. 2012C12907-5), 浙江省自然科学基金项目 (No. LY13C190004), 金华市科技计划项目 (No. 2012-2-006);

**第一作者介绍** 张根芳, 男, 教授; 研究方向: 淡水珍珠养殖技术; E-mail: fishman666@163.com。

收稿日期: 2015-09-21, 修回日期: 2016-01-16 DOI: 10.13859/j.cjz.201604021

was all white, and color separation was not observed (Table 1); The hybrid offspring either showed all purple nacre color, or showed color separation, with the segregation of purple and white individuals at a ratio of 1 : 1 (Table 2, 3). The purple inbred offsprings either showed all purple nacre color, or showed color separation, with the ratio of purple and white segregating individuals at 3 : 1 (Table 4). It is indicated that shell nacre color of *H. cumingii* which can be inherited stably is controlled by genes, and it belongs to qualitative trait. The purple nacre color trait is dominant over white nacre color, and there is no maternal inheritance of two kinds of color traits. The white individual is recessive homozygote, whose purified breeding is more easily, while the purple individual may be homogeneous or heterogeneous, whose purified breeding is relatively difficult.

**Key words:** *Hyriopsis cumingii*; Nacre color; Purple; White; Inheritance

颜色作为可稳定遗传的性状一直受到遗传学家、育种学家的关注,其作为一个重要的经济性状,在动物遗传育种中占据重要的地位。贝类的内、外壳都具有丰富多彩的颜色,目前对贝类壳色遗传规律的研究主要集中在外壳色的研究。徐建荣等(2008)通过单对杂交试验对福寿螺(*Pomacea canaliculata*)的2个品系(黄螺与黑螺)的壳色遗传特点进行了研究,结果表明,福寿螺壳色黄与黑是1对相对性状,黄色为隐性,黑色为显性,壳色性状的遗传与性别无关,其遗传方式符合孟德尔遗传定律。张国范等(2009)认为海湾扇贝(*Argopecten irradians*)的壳色基因至少有5个,分别控制橙色、紫色、橙紫色、棕色和白色5种壳色,且基因之间存在明显的互作,其中橙壳色对紫壳色和白壳色具有显性上位效应。刘志刚等(2012a, b)通过双列杂交的方法对华贵栉孔扇贝(*Chlamys nobilis*)的外壳色遗传规律进行了研究,桔黄壳色对枣褐壳色和紫褐壳色均为显性,且不存在母性遗传。Adamkewicz(1988)认为海湾扇贝的壳色至少受到两个基因控制,一个专门控制背景颜色,一个或多个决定贝壳图案颜色的分布,并且前者对后者有显性上位作用。Winkler等(2001)发现紫扇贝(*A. purpuratus*)壳色的遗传可以用一个简单的显性上位模型来解释。而对贝类内壳色(珍珠层颜色)遗传规律的研究尚未见到。

三角帆蚌(*Hyriopsis cumingii*)是我国特

有淡水育珠蚌(刘月英等1979),已成为我国生产淡水珍珠的当家品种(张根芳等2013a)。其所产珍珠的颜色复杂多样,包涵紫、红、黄和白等基本色系,每种色系又包含很多色度(颜色深浅)(闻海波等2010,张根芳等2014)。已有研究表明,三角帆蚌珍珠颜色主要取决于制片蚌细胞小片性能(龚惠卿等1978,江苏省苏州地区水产研究所1978,张根芳等2013b)。因此定向培育出贝壳珍珠层颜色纯度高的三角帆蚌品系,就有望定向生产出天然色彩纯度高、色度稳定一致的天然淡水珍珠。从2000年开始,笔者运用群体选育结合家系选育的方法,从浙江养殖群体中选育出贝壳珍珠层颜色具有明显特征的三角帆蚌紫色和白色品系。本文利用三角帆蚌紫色和白色选育品系自交和杂交方法,通过观察统计交配后代贝壳珍珠层颜色的分离情况,对贝壳珍珠层颜色的遗传规律进行了初步研究。旨在探明三角帆蚌贝壳珍珠层颜色的遗传规律,为贝壳珍珠层颜色的选育提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 亲本来源

实验用亲蚌为金华市威旺养殖新技术有限公司(所属省级三角帆蚌良种场)经过2代群体选育和2代家系选育而培育的紫色(“紫皇后”)与白色(“白贵妃”)选育品系。选用壳长12 cm以上,闭壳肌关闭迅速、喷水有力

的健康 3 龄蚌作为亲本。

### 1.2 亲本贝壳珍珠层颜色的界定

在蚌腹缘左右贝壳间, 拿专用开壳器插入后轻轻撑开, 用拨鳃板剥离外套膜与贝壳珍珠层少许, 观察珍珠层颜色, 若珍珠层前、中、后部均为紫色则为紫色蚌 (图 1a), 若珍珠层前、中、后部均为白色则为白色蚌 (图 1b)。对紫色和白色蚌进行雌雄鉴别, 并在外壳上做好标记。

### 1.3 实验设计

用挑选好的紫色和白色亲本通过双列杂交的方法分别建立白色♂ × 白色♀、白色♂ × 紫色♀、紫色♂ × 白色♀和紫色♂ × 紫色♀ 4 个交配组合, 每个组合设 5 个重复, 以尽可能保证显性性状的纯合亲本和杂合亲本都能够被选中。按照常规方法 (张根芳 2005) 进行钩介幼虫采集寄生、稚蚌流水培育和幼蚌网箱培育。各实验组在日常管理上严格保持一致, 并严格隔离, 以防交叉污染。

### 1.4 子代贝壳珍珠层颜色观察和数据处理

待子代长到壳长 8 ~ 10 cm 时对各实验组随机抽取 200 个幼蚌进行观察, 用解剖刀剖开蚌壳用肉眼观察贝壳珍珠层颜色, 统计各珍珠层颜色幼蚌的数量及紫色、白色蚌的比例, 并用尼康 D3000 (AF-S NIKKOR 18 ~ 55 mm) 单反相机拍照。所有数据均用 IBM SPSS Statistics 21 软件处理, 所得个体颜色比例用  $\chi^2$  检验判定观测比例是否符合孟德尔遗传规律 (显著性水平为  $P < 0.05$ ),  $\chi_{0.05,1}^2 = 3.84$ 。

## 2 结果

### 2.1 三角帆蚌贝壳珍珠层颜色的多态性

三角帆蚌边缘膜区珍珠层颜色复杂多样, 同一只蚌左右壳珍珠层颜色表现基本一致, 一般越靠近后部, 珍珠层颜色越深; 而不同蚌、不同部位珍珠层颜色深浅不一。为了方便统计, 参照孙家美等 (1989) 的分类方法将珍珠层颜色分为三类: ①全紫色蚌即前、中、后部珍珠层全部为紫色 (图 2a); ②半紫色蚌即前、中

部珍珠层为白色, 后部珍珠层为紫色 (图 2b); ③白色蚌即前、中、后部珍珠层全部为白色 (图 2c)。

### 2.2 白色♂ × 白色♀交配组合子代贝壳珍珠层颜色的表型

白色♂ × 白色♀交配组合子代贝壳珍珠层颜色表型的抽样统计于表 1。5 个平行组所有子代的贝壳珍珠层颜色均与亲本的颜色一致, 全部表现为白色, 并未发生颜色分离。

### 2.3 白色♂ × 紫色♀交配组合子代贝壳珍珠层颜色的表型

抽样统计白色♂ × 紫色♀交配组合子代贝壳珍珠层颜色的分离情况 (表 2), 平行组 1、2 和 3 三个组后代紫色个体与白色个体的比例经卡方检验, 三者比例均符合 1 : 1 的比例关系 ( $P$  值均大于 0.05)。平行组 4 和 5 的子代贝壳珍珠层颜色全部表现为紫色。

### 2.4 紫色♂ × 白色♀交配组合子代贝壳珍珠层颜色的表型

紫色♂ × 白色♀交配组合子代贝壳珍珠层颜色分离情况的抽样统计见表 3。平行组 2、4 和 5 的紫色个体与白色个体比例经卡方检验, 三者比例均符合 1 : 1 的比例关系 ( $P$  值均大于 0.05)。而平行组 1 和 3 紫色个体与白色个体的比例经卡方检验, 两组的比例均不符合 1 : 1 的比例关系 ( $P$  值均小于 0.001), 同时两组子代的贝壳珍珠层颜色也没有完全表现为紫色, 出现了部分偏差。

### 2.5 紫色♂ × 紫色♀交配组合子代贝壳珍珠层颜色的表型

抽样统计紫色♂ × 紫色♀交配组合子代贝壳珍珠层颜色的分离情况 (表 4), 平行组 2 和 3 的紫色个体与白色个体比例经卡方检验均符合 3 : 1 的比例关系 ( $P$  值均大于 0.05)。而平行组 1 和 4 的紫色个体与白色个体比例均不符合 3 : 1 的比例关系 ( $P$  值均小于 0.001), 同时两组子代中均出现了少量白色个体而没有完全表现为紫色个体。平行组 5 的子代贝壳珍珠层颜色全部表现为紫色。

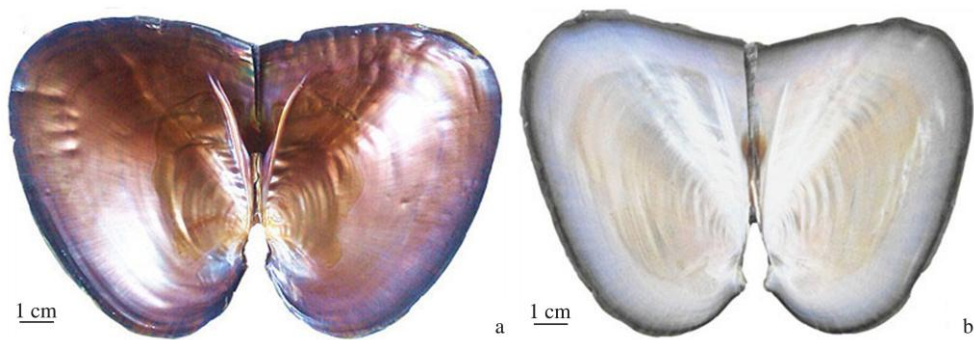


图 1 紫色蚌珍珠层颜色 (a) 与白色蚌珍珠层颜色 (b)

Fig. 1 The nacre color of purple strain (a) and white strain (b)

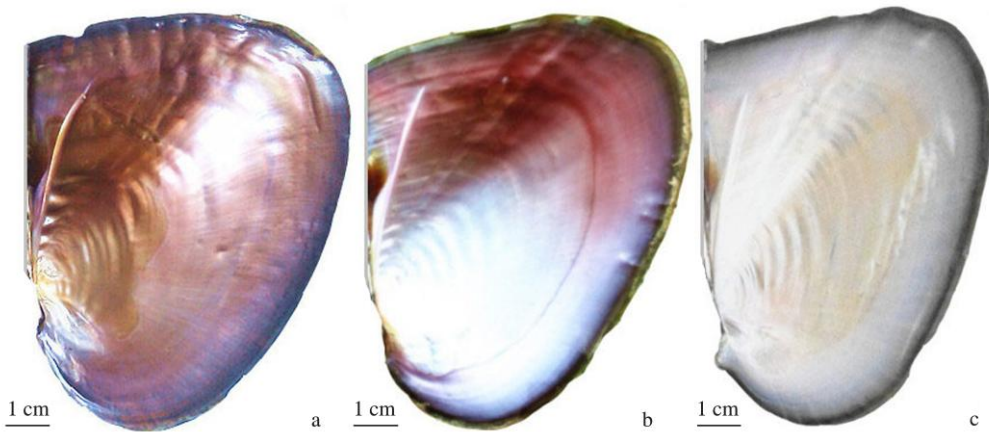


图 2 全紫色蚌 (a)、半紫色蚌 (b) 和白色蚌 (c) 珍珠层颜色对比

Fig. 2 The comparison of nacre color: purple (a), half purple (b) and white (c)

表 1 白色♂ × 白色♀交配组合子代贝壳珍珠层颜色的分离情况

Table 1 The nacre color separation of white ♂ × white ♀

平行组 Parallel group	样本量 Sample size	子代颜色分离的种类及数量 (只) Color type and amount of offspring			紫色与白色分离比 Segregation ratio of nacre color
		全紫色 Purple	半紫色 Half purple	白色 White	
组 1 Group 1	200	0	0	200	0 : 1
组 2 Group 2	200	0	0	200	0 : 1
组 3 Group 3	200	0	0	200	0 : 1
组 4 Group 4	200	0	0	200	0 : 1
组 5 Group 5	200	0	0	200	0 : 1

### 3 讨论

#### 3.1 三角帆蚌贝壳珍珠层颜色的遗传规律分析

实验结果显示, 在白色自交组合中, 5 个平行组的子代贝壳珍珠层颜色均全部表现为白色, 没有发生颜色分离, 表明白色个体为隐性纯合体。在两组杂交组合中, 其子代颜色分离

表 2 白色♂ × 紫色♀交配组合子代贝壳珍珠层颜色的分离情况及  $\chi^2$  检验

Table 2 The nacre color separation of white ♂ × purple ♀ and Chi-square significance level

平行组 Parallel group	样本量 Sample size	子代颜色分离的种类及数量 (只) Color type and amount of offspring			紫色与白色分离比 Segregation ratio of nacre color	期望比例 Expected proportion	$\chi^2$ 值 Value of $\chi^2$	P 值 Value of P
		全紫色 Purple	半紫色 Half purple	白色 White				
组 1 Group 1	200	72	35	93	107 : 93	1 : 1	0.980	0.322
组 2 Group 2	200	75	23	102	98 : 102	1 : 1	0.080	0.777
组 3 Group 3	200	47	52	101	99 : 101	1 : 1	0.020	0.888
组 4 Group 4	200	45	155	0	200 : 0	1 : 0	NA	NA
组 5 Group 5	200	61	139	0	200 : 0	1 : 0	NA	NA

NA 表示不适用。NA means not applicable.

表 3 紫色♂ × 白色♀交配组合子代贝壳珍珠层颜色的分离情况及  $\chi^2$  检验

Table 3 The nacre color separation of purple ♂ × white ♀ and chi-square significance level

平行组 Parallel group	样本量 Sample size	子代颜色分离的种类及数量 (只) Color type and amount of offspring			紫色与白色分离比 Segregation ratio of nacre color	期望比例 Expected proportion	$\chi^2$ 值 Value of $\chi^2$	P 值 Value of P
		全紫色 Purple	半紫色 Half purple	白色 White				
组 1 Group 1	200	98	84	18	182 : 18	1 : 0	NA	NA
组 2 Group 2	200	68	33	99	101 : 99	1 : 1	0.020	0.888
组 3 Group 3	200	143	46	11	189 : 11	1 : 0	NA	NA
组 4 Group 4	200	28	75	97	103 : 97	1 : 1	0.180	0.671
组 5 Group 5	200	56	57	87	113 : 87	1 : 1	3.380	0.066

NA 表示不适用。NA means not applicable.

表 4 紫色♂ × 紫色♀交配组合子代贝壳珍珠层颜色的分离情况及  $\chi^2$  检验

Table 4 The nacre color separation of purple ♂ × purple ♀ and Chi-square significance level

平行组 Parallel group	样本量 Sample size	子代颜色分离的种类及数量 (只) Color type and amount of offspring			紫色与白色分离比 Segregation ratio of nacre color	期望比例 Expected proportion	$\chi^2$ 值 Value of $\chi^2$	P 值 Value of P
		全紫色 Purple	半紫色 Half purple	白色 White				
组 1 Group 1	200	163	29	8	192 : 8	1 : 0	NA	NA
组 2 Group 2	200	44	117	39	161 : 39	3 : 1	3.227	0.072
组 3 Group 3	200	113	45	42	158 : 42	3 : 1	1.707	0.191
组 4 Group 4	200	98	98	4	195 : 5	1 : 0	NA	NA
组 5 Group 5	200	166	34	0	200 : 0	1 : 0	NA	NA

NA 表示不适用。NA means not applicable.

均出现两种情况, 一是全部表现为紫色, 如白色♂ × 紫色♀交配组合中的平行组 4 和 5; 二

是颜色分离为紫色和白色, 且紫色和白色个体比例符合 1 : 1 的比例关系 (卡方检验,  $\chi^2$  值均

小于 3.84,  $P > 0.05$ ), 如白色♂ × 紫色♀交配组合中的平行组 1、2 和 3, 紫色♂ × 白色♀交配组合中的平行组 2、4 和 5。两组杂交组合的颜色分离情况表明, 紫色性状对白色性状为显性, 紫色亲本中有纯合体, 也有杂合体。在紫色自交组合中, 平行组 2 和 3 的珍珠层颜色分离为紫色与白色, 且紫色和白色个体比例符合 3:1 的比例关系(卡方检验,  $\chi^2$  值均小于 3.84,  $P > 0.05$ ), 表明两个平行组中的所有亲本均为杂合体, 而平行组 5 的亲本为纯合体, 不发生颜色分离。

此外, 我们注意到紫色♂ × 白色♀杂交组合中的 1、3 平行组, 紫色与白色后代的比例分别为 182:18 与 189:11, 紫色自交组合中的 1、4 平行组, 紫色与白色后代的比例分别为 192:8 与 195:5, 子代的分离比例出现了部分偏差。经卡方检验紫白杂交组的两个平行组的比例均不符合 1:1 ( $P < 0.001$ ), 排除紫色亲本为杂合体。而紫色自交组的两个平行组的比例均不符合 3:1 ( $P < 0.001$ ), 排除父本与母本同为杂合体。三角帆蚌在繁殖时钩介幼虫要在寄主鱼身上寄生 10 d 左右发育成稚蚌后脱落, 在进行三角帆蚌的人工繁殖实践中我们发现, 寄主鱼在用来育苗前或育苗后, 偶有可能会携带来自育苗水体中的少量钩介幼虫, 这可能是造成统计结果出现稍许偏差的原因。综合考虑以上因素, 我们推测紫色♂ × 白色♀杂交组合中的 1、3 平行组的紫色亲本为纯合体, 紫色自交组合中的 1、4 平行组的父本与母本不同为杂合体。

另外, 从白色♂ × 紫色♀交配组合中的平行组 1、2 和 3 中能够分离出白色个体来看, 紫色性状不存在母性遗传; 而从紫色♂ × 白色♀交配组合中的平行组 2、4 和 5 够分离出紫色个体来看, 白色性状也不存在母性遗传。总的来说, 三角帆蚌贝壳珍珠层颜色是受遗传基因控制的, 可以稳定遗传, 不受环境影响, 且属质量性状。珍珠层紫色性状对白色为显性, 白色性状受隐性纯合基因控制, 且紫色和白色性状

均不存在母性遗传。

### 3.2 三角帆蚌贝壳珍珠层颜色遗传对育种的意义

颜色作为一种可稳定遗传的性状, 早已在农业、畜牧业以及鱼类的遗传育种中得到广泛应用。在贝类中, 外壳色这一质量性状已经被作为遗传标记对贝类数量性状进行定向遗传改良。对于海水珍珠贝和淡水珍珠蚌的大量研究已经表明, 制片贝(蚌)的珍珠层颜色对所培育珍珠的颜色具有决定性影响(蒙钊美等 1983, Miyoshi et al. 1986a, b, Wada 1986, Wada et al. 1990, 1996, Lionel 2007)。人工定向培育出特定颜色的珍珠是珍珠蚌遗传育种工作者追求的目标之一(闻海波等 2010)。三角帆蚌贝壳珍珠层的颜色性状丰富多样, 主要有紫、红、黄和白等 4 种基本性状, 4 种性状彼此之间的遗传关系复杂。本次实验选择其中的 2 种颜色性状(紫色和白色)进行杂交实验, 结果表明, 2 种性状之间具有明显的显隐性关系, 紫色对白色为显性, 三角帆蚌珍珠层颜色性状, 不同颜色性状之间符合孟德尔遗传规律, 但是同种颜色性状内部又有深浅的差异, 体现为数量性状的特征。本研究结果对于三角帆蚌贝壳珍珠层颜色的选择育种工作具有重要指导意义, 能够为人工定向培育特定颜色的珍珠奠定基础, 同时也为探索其他珍珠层颜色性状的遗传规律提供参考。笔者在三角帆蚌珍珠层颜色选育实践过程中发现, 紫色又可以明显区分为紫红和紫罗兰两种子性状, 据此推断紫色性状是否由两对或者两对以上基因控制, 还有待进一步深入研究。另外, 紫色内部的全紫色和半紫色的遗传机制也还不是很清楚, 也有待进一步探索。下一步, 我们将对这几种紫色性状进一步纯化, 之后探索它们之间的遗传关系。

### 参 考 文 献

- Adamkewicz L, Castagna M. 1988. Genetics of shell color and pattern in the bay scallop *Argopecten irradians*. Journal of Heredity, 79(1): 14-17.

- Lionel D, Bruno E, Edouard B, et al. 2007. Summer mortality of hatchery-produced Pacific oyster spat (*Crassostrea gigas*). I: Estimation of genetic parameters for survival and growth. *Aquaculture*, 262(1): 41–45.
- Miyoshi T, Matsuda Y, Komatsu H. 1986a. Fluorescence from pearls and its application to distinction of mother oyster. *Japanese Journal of Applied Physics*, 25(10): 1606–1607.
- Miyoshi T, Matsuda Y, Komatsu H. 1986b. Fluorescence from pearls to distinguish mother oyster used in pearl culture. *Japanese Journal of Applied Physics*, 25(10): 578–581.
- Wada K T. 1986. Color and weight of shells in the selected populations of the Japanese pearl oyster *Pinctada fucata martensii*. *Bulletin of National Research Institute of Aquaculture*, 9: 1–6.
- Wada K T, Komam A. 1990. Inheritance of white coloration of the prismatic layer of shells in the Japanese *Pinctada margaritifera Pinctrudufucaru murmuï* and its importance in the pearl culture industry. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 56(11): 1787–1790.
- Wada K T, Komaru A. 1996. Color and weight of pearls produced by grafting the mantle tissue from a selected population for white shell color of the Japanese pearl oyster *Pinctada fucata martensii* (Dunker). *Aquaculture*, 142(1/2): 25–32.
- Winkler F M, Estevez B F, Jollan L B, et al. 2001. Inheritance of the general shell color in the scallop *Argopecten purpuratus* (Bivalvia: Pectinidae). *The Journal of Heredity*, 92(6): 521–525.
- 龚惠卿, 张林冬. 1978. 人工培育彩色珍珠的研究. *水产科技情报*, (2): 7–9.
- 江苏省苏州地区水产研究所. 1978. 用三角帆蚌后端膜及冠羽膜生产深色无核珍珠获初步成功. *水产科技情报*, (2): 9.
- 刘月英, 张文珍, 王跃先, 等. 1979. 中国经济动物志: 淡水软体动物. 北京: 科学出版社, 83–85.
- 刘志刚, 王辉, 吕文刚, 等. 2012b. 华贵栉孔扇贝 (*Chlamys nobilis*) 壳色与闭壳肌颜色遗传规律的研究. *海洋与湖沼*, 43(2): 237–243.
- 刘志刚, 朱晓闻, 王辉, 等. 2012a. 华贵栉孔扇贝 (*Chlamys nobilis*) 壳色遗传规律的研究. *海洋与湖沼*, 43(1): 62–66.
- 蒙钊美, 黎学章. 1983. 大珠母贝外套膜小片移植和珍珠囊形成的研究 // 中国贝类学会. 贝类学论文集. 北京: 科学出版社, 97–100.
- 孙家美, 毛振伟. 1989. 三角帆蚌边缘膜区不同颜色珍珠层的元素分析. *科技通报*, (5): 55–56.
- 闻海波, 顾若波, 华丹, 等. 2010. 三角帆蚌遗传育种研究进展. *长江大学学报: 自然科学版*, 7(4): 1–5.
- 徐建荣, 沈辉, 李旭光, 等. 2008. 不同品系福寿螺壳色性状的遗传规律分析. *江苏农业科学*, (4): 201–212.
- 张根芳. 2005. 河蚌育珠学. 北京: 中国农业出版社, 57–68.
- 张根芳, 许式见, 方爱萍. 2013a. 组织小片对三角帆蚌外套膜无核珍珠颜色成因的影响. *水生生物学报*, 37(3): 1–7.
- 张根芳, 许式见, 方爱萍. 2013b. 三角帆蚌 (*Hyriopsis cumingii*) 外套膜无核珍珠颜色成因的育珠实验. *海洋与湖沼*, 44(2): 531–536.
- 张根芳, 叶容晖, 方爱萍. 2014. 珍珠颜色和贝壳珍珠层颜色研究进展. *动物学杂志*, 49(1): 137–144.
- 张国范, 郑怀平. 2009. 海湾扇贝养殖遗传学——一种雌雄同体动物的遗传与性状. 北京: 科学出版社.