

珍珠颜色和贝壳珍珠层颜色研究进展

张根芳^{①②} 叶容晖^① 方爱萍^②

① 金华职业技术学院 金华 321007; ② 金华市威旺养殖新技术有限公司 金华 321017

摘要: 颜色及其色度均一性是衡量珍珠价值的重要指标之一。珍珠颜色及贝壳珍珠层颜色的研究涉及多个学科领域,研究表明,珍珠的颜色与制片蚌外套膜对应的珍珠层颜色相一致,而蚌的珍珠层颜色主要由遗传因素决定。现有的研究资料对珍珠层颜色形成的机理虽然还不能给出一个系统、合理的诠释,但金属元素、卟啉、类胡萝卜素和物理结构等因素可能和珍珠层颜色形成密切相关,珍珠层中含有少量以蛋白质为主的有机基质,这些蛋白调控珍珠层的结构和颜色的形成,可能是解释珍珠层颜色形成机理的关键。本文对珍珠颜色和贝壳珍珠层颜色研究进展进行系统综述,探讨珍珠颜色的影响因素及相互关联,旨在为进一步研究珍珠和贝壳珍珠层颜色提供借鉴与思路。

关键词: 珍珠;珍珠层;颜色

中图分类号:Q956 文献标识码:A 文章编号:0250-3263(2014)01-137-08

Research Progress about the Color of Pearl and Shell Nacre

ZHANG Gen-Fang^{①②} YE Rong-Hui^① FANG Ai-Ping^②

① *Jinhua Polytechnic College, Jinhua 321007*; ② *Jinhua Wellwant New Aquaculture Technology Co., Ltd. Jinhua 321017, China*

Abstract: The color and uniformity of chromaticity are important indicators to measure pearl value. The study of pearl color and shell nacre color involves many disciplinary fields. Previous studies have show that the color of pearl is in line with the correspondent shell nacre color of the mantle of the donor mussel and that the shell nacre color of pearl is determined by genetic factors. Existing researches still cannot give a systematic and reasonable explanation about the mechanism of shell nacre color formation. However, it is known that metal elements, porphyrin, carotenoid, and physical structure may be closely related to the nacre color formation. A little organic matrix in the nacre, which is constituted of proteins, can control the structure of pearl nacre and the formation of color. Thus, the organic matrix may be the key factor to determine the color formation of pearl nacre. This article describes the research progress of the pearl color and the shell nacre color, discusses the influencing factor of pearl color, and proposes ideas for further in-depth study of pearl and the nacre color.

Key words: Pearl; Nacre; Color

珍珠颜色有白、黄、紫、红、黑等基本色相,每种色相又包含很多色度(颜色深浅)。颜色及其色度均一性是衡量珍珠价值的重要指标之一,为了制作颜色一致、色度均匀的高品质项链,往往需采用化学漂白和人工分拣的处理方式。但是,化学漂白处理会破坏珍珠表面结构,降低光泽度,严重影响珍珠品质。人工分拣需要大量的年轻劳动力(视力要求较高),且分拣

结果仍存在颜色误差。

人工培育色度均一的珍珠具有重要的经济价值,但是珍珠颜色的形成机理不明,使得生产

基金项目 浙江省自然科学基金项目(No. LY13C190004),浙江省重大科技专项(No. 2012C12907-5);

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

收稿日期:2013-04-17,修回日期:2013-09-30

纯色珍珠缺乏必要的理论根基。自从商业化人工培育珍珠以来,对珍珠颜色的形成机制就有不间断的研究,但由于传统方法对珍珠颜色的比对只限于肉眼辨别,无法进行精准的量化描述,所以国内外对珍珠颜色形成机制的精准研究相对较少。主要集中在(1)珍珠颜色与制片蚌、育珠蚌的关系;(2)珍珠颜色与环境因子的关系;(3)珍珠颜色与各种化学成分及含量的关系等三大方面。

1 制片蚌与珍珠颜色的关系

人工培育淡水无核珍珠时,需要解剖一只蚌,取其外套膜上皮组织制成一小块膜片,称为组织小片(graft tissue),再移植到另外蚌的体内。用于制取组织小片的蚌称为制片蚌或供体蚌(donor mussel),用于插植组织小片培育珍珠的蚌称为受体蚌或育珠蚌(recipient mussel)。组织小片在育珠蚌体内吸收营养、细胞分裂、形成珍珠囊,再分泌珍珠质,逐渐生成珍珠,育珠周期需3~5年。海水珍珠都是有核珍珠,组织小片随珠核一起插入内脏囊,养殖周期仅1周年左右。

由于人工育珠生产工艺的特殊性,对珍珠颜色起主导作用的制片蚌都在剖解后丢弃,因此,早期人们在讨论珍珠颜色的影响因素时,一般都考虑育珠蚌或环境因子而忽视了制片蚌可能存在的影响。但是,我国学者龚惠卿等(1978)利用自然养殖的三角帆蚌(*Hyriopsis cumingii*)群体,初步验证了无核珍珠颜色与制片蚌、育珠蚌壳色的关系,当时的江苏省苏州地区水产研究所(1978)用三角帆蚌外套膜不同制片部位培育不同颜色珍珠的实验,结果都认为珍珠颜色的形成与制片组织性能有关,而与育珠蚌无关。但是这些研究一直没有在后来的研究和生产应用中得到重视。

在海水珍珠中,也已经证明了提供组织小片制片蚌的贝壳珍珠层颜色决定了珍珠的颜色(Gervis et al. 1992)。澳大利亚学者 Acosta-Salmón 等(2004, 2005)进一步采用活体制取外套膜组织小片的制片方法,研究制片蚌对珍珠

颜色的影响,并用于规模化生产。他们将组织小片植入育珠母贝体内培育珍珠,以追踪分析由哪些制片蚌提供的外套膜组织小片生产的珍珠颜色好,而后把这些组织小片贝作为亲本(broodstock)进行繁殖,用于大规模培育优质珍珠。

2009~2010年,笔者团队利用选育后代进行育珠实验和池塘吊养,初步观察发现:以紫色蚌为制片蚌,所产的珍珠为紫色系列;以白色蚌为制片蚌,所产的珍珠为白色系列;显示出制片蚌边缘膜组织小片分泌性能决定珍珠颜色的特征。从以上结果可知,组织小片的细胞具有增殖和分泌珍珠质的能力,同时分泌的珍珠质颜色由组织小片的遗传信息决定(张根芳等2013a)。

2 珍珠颜色的遗传规律

在珍珠贝的颜色遗传规律方面,日本学者自20世纪70年代起进行了许多卓有成效的研究,开展了马氏珠母贝(*Pinctada fucata martensii*)的遗传改良工作(Wada 1984)。由于银白色珍珠的价格远远高于黄色珍珠,所以他把马氏珠母贝遗传改良的目标之一定为降低黄色珍珠出现的频率,提高银白色珍珠的频率。通过连续3代的群体选择(mass selection),使选育群体中具有白色珍珠质贝的频率由原来基础群体的20%提高到80%,用经过混合选择选育的具有白色珍珠质贝的外套膜作为组织小片供体培育珍珠,黄色珍珠的比例明显下降(Wada 1985, 1986)。他们还发现在马氏珠母贝群体中有一种贝壳棱柱层白色突变体,虽然非常少,但这种贝壳棱柱层白色往往与贝壳珍珠质白色呈正相关性,通过分析发现贝壳棱柱层的白色是由一对隐性基因所决定的(Wada et al. 1990, Wada 1994),建立品系后就出现近交衰退现象(Wada et al. 1994, 1996)。

CSE-1 成像色度检测分析系统的研制开发和分光色度计的应用,为珍珠质颜色性状数据化提供了必要的条件,顾志峰等(2009)利用成像色度检测分析方法研究贝壳珍珠质颜色,比

较分析了马氏珠母贝两个不同地理种群的形态性状和贝壳珍珠质颜色。但珍珠质颜色性状的遗传到底是数量性状还是质量性状,还未能探明。原因在于海水有核珍珠育珠周期短,珍珠质积累较少,而且在珠核与珍珠层之间容易包裹或渗透进一些有色物质。相比较而言,淡水无核珍珠更适合用于珍珠颜色形成机理的研究。

自 2007 年起,笔者团队成功构建了三角帆蚌不同贝壳珍珠质颜色的全同胞家系,通过杂交实验观察到白色蚌 × 白色蚌杂交子一代全部为白色蚌,紫色蚌与紫色蚌杂交组及紫色蚌与白色蚌杂交组子一代均由不同比例的紫色蚌、半紫色蚌和白色蚌组成,符合孟德尔遗传规律,但是在颜色深浅上,体现出数量性状的遗传(张根芳等 2013b)。

3 金属离子与珍珠颜色

从 20 世纪 80 年代开始,随着光谱分析、元素定量分析技术和材料科学的发展,人们开始进一步从珍珠的元素组成方面探索珍珠的致色机理。我国学者孙家美等(1987)用 X 射线荧光光谱对天然彩色珍珠层的元素和三角帆蚌边缘膜区不同颜色珍珠层的元素进行了分析,认为珍珠层的每一种颜色,可能不是由一种元素支配,而是由多种元素组合决定的。马红艳(1999)认为金属微量元素和有机物是珍珠致色的主要因素,淡水珍珠中粉红色、紫色系列的颜色与 Fe、Mn 有关。江琰等(2003)对三角帆蚌黄、白、黑珍珠元素进行分析,发现不同颜色珍珠的部分微量元素有明显差异,Mn、Cu、Zn、Fe、Mg 含量差异较大,其中白色珍珠 Mn 的含量相对丰富,黄色珍珠 Cu、Zn、Mg 的含量相对丰富,黑色珍珠(推测即我们所指的深紫色)Fe 的含量相对丰富。杨明月等(2004)对淡水养殖珍珠的化学成分与呈色机理进行了研究,发现随着 Zn、Mg、Ti、V 含量的逐渐递增,珍珠的颜色也越来越深,其中 Ti 和 V 元素对橙红色的形成有较大的影响,而使珍珠产生紫色的元素很可能是 Zn、Mg、Ti、V、Ag、Co。何雪梅等

(2007)研究发现淡水白色珍珠和漂白珍珠的颜色与 Mg 和 Zn 有关,淡水粉色珍珠的颜色与 Mg、Fe 有关,淡水黄色珍珠的颜色与 Cu、Zn 有关,淡水紫色珍珠的颜色与 Fe、Zn 有关。王惊涛(2001)利用等离子体原子发射光谱(inductively coupled plasma atomic emission spectrometry, ICP-AES)分析表明,珍珠中含有多种金属元素,不同颜色的珍珠所含金属元素的种类不同,同一色系珍珠的颜色随着金属元素含量的增加而由浅至深变化,白色系珍珠中含 Mn、Zn 较多,黄色系珍珠相对富含 Fe、Mg,红色系珍珠含 Fe、Mg、Zn 较多,而深色系珍珠则富含 Fe、Zn、Mn。

综合以上研究成果,不难发现目前关于具体金属元素和珍珠颜色之间的关系方面存在一些分歧,还无法建立某种或几种金属元素与特定颜色的对应关系,但是可以确定珍珠质中各种金属元素含量高低,与珍珠质的颜色有很大的相关性,这或许是由于金属离子并不是单独起作用,而是与其他有机物结合后表现出不同的颜色。类似的推测早在 20 世纪 80 年代就有学者提出(孙家美等 1987,何钦侃 1988),但是基于实验技术的限制,无法得到验证。

4 金属卟啉和珍珠颜色

金属离子进入卟啉环内以后形成的金属配合物称为金属卟啉,是生物体内广泛存在的一种有机色素,如人体血液中的血红蛋白、植物中的叶绿素等。在珍珠成分的研究中,Iwahashi 等(1994)和 Miyoshi 等(1987)通过光谱分析均在黑唇贝(*Pinctada margaritifera*)珍珠中发现了卟啉,认为珍珠的颜色是由卟啉引起的,Kennedy 等(1994)对珍珠进行荧光光谱分析也发现了卟啉的存在。王惊涛(2001)首次通过化学方法从珍珠中提取到固态有色物质,通过紫外-可见光光谱、荧光光谱、等离子体原子发射光谱分析证明珍珠中的主要致色物质是金属卟啉。珍珠中的金属卟啉主要有铜卟啉、铁卟啉、镁卟啉、锌卟啉、锰卟啉等,黄色系列珍珠的颜色主要由铜卟啉和锌卟啉引起,红色系列珍

珠的颜色则是由铁卟啉和镁卟啉引起,而深色系列珍珠的颜色是由铁卟啉、镁卟啉和锌卟啉引起。张蕴韬(2006)研究认为珍珠的颜色主要是由卟啉及金属卟啉引起的,淡水白色珍珠的颜色与镁卟啉和锌卟啉有关,粉色珍珠的颜色与镁卟啉和铁卟啉有关,黄色珍珠的颜色与铜卟啉和锌卟啉有关,紫色珍珠的颜色与铁卟啉和锌卟啉有关,海水灰色和黑色珍珠的颜色与铁卟啉和锰卟啉有关。不同于金属元素与珍珠颜色关系的相关研究结果,关于不同金属卟啉和具体颜色之间的关联,不同研究者的结论基本接近,分歧不大。

卟啉可以与二价金属离子如 Co^{2+} 、 Ni^{2+} 、 Cu^{2+} 形成不带电的四配位金属卟啉络合物,而 Mg^{2+} 、 Cd^{2+} 和 Zn^{2+} 等二价金属离子容易与其他配体继续配位形成五配位络合物, Fe^{2+} 、 Co^{2+} 、 Mn^{2+} 能形成变形的八面体络合物(游效曾等 2000)。卟啉与金属形成配合物的难易程度与金属离子的半径有较大关系,如 Hg、Pb 及 Cd 离子半径较大,不能进入卟啉配合,只能在卟啉分子的上或者下面反应,形成“坐顶络合物”,这个配合物能使卟啉核变性,易于与其他金属离子配合生成金属卟啉(Robinson et al. 1992)。根据有机生色团理论,由于卟啉具有高度不饱和共轭结构, π -电子生色团, π - π 共轭作用使得卟啉致色。由于所络合的金属离子的大小不同,当共轭体系的平面结构遭到扭曲或破坏时,会使 π 电子云的重叠程度减小,从而 π 电子在整个共轭体系中的流动受到一定程度的阻碍,导致吸收带不同程度的紫移,从而使金属卟啉的颜色产生变化(张蕴韬 2006)。金属卟啉的这些特性能很好地解释珍珠颜色的复杂性以及金属元素、金属卟啉与珍珠颜色之间的复杂关系。理论上,通过化学反应使珍珠中卟啉的中心金属离子发生改变,即可引起生色团的改变,最终改变珍珠的颜色。卟啉金属离子的置换已经实现(Smith 1975),但是在珍珠改色上的应用还未见报道。

金属卟啉的颜色还可能受到结构中其他组分的影响。刘庆等(2011)利用插入化学法将

一种金属卟啉配合物组装到无机层状物中,发现卟啉的 Soret 吸收带和发射光谱都出现明显的位移,说明无机框架有助于提高金属卟啉配合物的荧光性能。

5 类胡萝卜素与珍珠颜色

除了卟啉,另一类被认为可能决定珍珠颜色的色素是类胡萝卜素。类胡萝卜素是天然色素多烯色素的总称,广泛存在于动物、植物和微生物界,目前已经发现和报道了 750 多种类胡萝卜素。已有研究表明,贝类(包括双壳类、腹足类、多板类及头足类)体内含有丰富的类胡萝卜素,但贝类自身不能合成类胡萝卜素,主要通过食物链从藻类中摄取并在体内沉积(闻海波等 2012)。Miyoshi 等(1987)通过荧光光谱分析发现企鹅珍珠贝(*Pteria penguin*)珍珠还含有类胡萝卜素,他认为企鹅珍珠贝珍珠的颜色和类胡萝卜素有关。Urmos 等(1991)采用共振拉曼光谱在一颗天然珍珠中发现了较弱的类胡萝卜素的拉曼峰,因而推测类胡萝卜素可能是珍珠致色的重要原因。也有发现激光拉曼光谱胡萝卜素特征峰的相对强度与珍珠层的颜色密切相关,即珍珠颜色越深相对强度越大(张刚生 2001,张刚生等 2001)。杨明月等(2004)发现纯白色珍珠中不含类胡萝卜素,对珍珠漂白处理能够去除部分色素物质,使珍珠颜色变淡,认为使淡水养殖珍珠呈色的是类胡萝卜素。韩继卫等人(2011)先后从珍珠层的微结构、类胡萝卜素的存在,以及三角帆蚌贝壳珍珠层中类胡萝卜素的激光拉曼光谱、胡萝卜素与珍珠色泽的关系等方面展开了研究,发现当三角帆蚌的生长水域中添加 0.000 625% 浓度的 β -胡萝卜素时,能够有效促进 CaCO_3 文石规则有序地结晶,较好地提高三角帆蚌早期珍珠的色泽度。郝玉兰等(2006)通过原位拉曼光谱研究,认为三角帆蚌珍珠中所测得的有机物为聚乙炔类物质,而非类胡萝卜素,并推测珍珠中聚乙炔类物质共轭 $\text{C}=\text{C}$ 双键的数目约为 10 和 16。该文的第二作者为张刚生,可见同一团队内的研究成果也不是完全统一,无法得出最后结论。结

合 Merlin 等(1987)和 Schügerl 等(1981)的成果和方法,秦作路等(2007)通过激光拉曼光谱分析,得出粉红色和紫色优质珍珠的聚乙炔类物质共轭 C=C 双键的数目分别为 10 和 16,这和郝玉兰等(2006)的研究结果接近。闻海波等(2012)分析了不同颜色珍珠层的两种三角帆蚌组织中类胡萝卜素含量的差异,结果未发现白色珍珠层与紫色珍珠层个体间肝、性腺、鳃丝及中央膜组织中类胡萝卜素含量有显著区别。外套膜组织类胡萝卜素含量的差异可能是三角帆蚌珍珠层颜色差异的重要原因之一,而类胡萝卜素种类的差异是否会影响珍珠层颜色还有待进一步的分析。类胡萝卜素能够在贝类的软组织中转化和积累,从而改变肉色(Li et al. 2010),但是还没有证据证明它能在贝壳上沉积。

6 大分子有机基质与珍珠颜色

珍珠质层由文石晶体构成,文石晶体外有少量蛋白和多糖紧密包裹,这些有机基质在不同种类中占珍珠质重量的 1% ~ 5% 不等(Addadi et al. 2006)。我国许多学者研究了有机物含量对珍珠颜色的影响,如高岩等(2001)根据拉曼光谱分析,推测珍珠的颜色在很大程度上取决于珍珠中的有机物含量。李耿等(2007)实验结果表明,淡水养殖珍珠的有机质含量与颜色深浅相关,深色珠高于浅色珠,光泽强的白色淡水珍珠高于无光珠。有色系列中,强光泽的深色淡水珍珠蛋白质含量一般高于浅色淡水珍珠;光泽强的白色淡水珍珠高于白色淡水无光珍珠。马红艳等(2012)通过对比分析珍珠在微米级至纳米级的范围内微结构及超微结构特征的变化,证明珍珠质层是天然的纳米材料,物理法改色珍珠呈色机理与珍珠中有机物的辐照化学变化有关,并且物理法改色珍珠伴色的呈色机理与珍珠的文石纳米粒径效应亦无明显的相关性,可见有机基质在珍珠颜色形成中起到关键作用。

生物矿化理论认为,蚌体外套膜表皮细胞分泌的黏液,在酶的作用下形成外套膜蛋白,然

后沉积碳酸钙。这些由蚌体外套膜表皮细胞分泌的生物大分子影响矿质沉积的差异性(Lowenstam et al. 1989, Mann 2001),在矿质沉积之前构成有机框架的局部三维空间(Sudo et al. 1997, Suzuki et al. 2009),决定 CaCO₃ 晶体的类型、生长与形态(Wheeler et al. 1981, Falini et al. 1996),一些基质大分子对 CaCO₃ 的空间网格结构参数存在原子水平上的影响(Pokroy et al. 2006)。Fu 等(2005)用硫酸铵沉淀法从红鲍(*Haliotis rufescens*)贝壳珍珠层醋酸提取液中分离获得了 AP8 蛋白,在体外影响 CaCO₃ 晶体形成的实验中,AP8 表现出显著的 Ca²⁺ 结合能力,推断该蛋白在层积过程中对鲍鱼壳矿物相的晶核形成、定向生长、表面形貌等晶体结构产生较大的影响。该研究结果验证了蛋白质在生物矿化作用中的调控作用,也为珍珠有机质的研究提供了方法上的参考。随着研究者对贝壳珍珠质层颜色的关注,基质蛋白在珍珠质颜色方面的作用也逐渐被发现。Weiss 等(2001)从绿唇鲍(*Haliotis laevigata*)珍珠层粉分离得到的 Perlucin 蛋白具有二价阳离子依赖的专一性识别结合 D-半乳糖、D-甘露糖和 D-葡萄糖的能力,可以诱导 CaCO₃ 晶体的形成。Wang 等(2008)从皱纹盘鲍(*Haliotis discus discus*) cDNA 文库中筛选得到 Perlucin 蛋白基因,也证明该蛋白是一种胞外分泌蛋白,并发现与麦芽糖结合蛋白融合表达的重组 Perlucin 蛋白可以在形态上对方解石晶体进行颜色修饰。严俊等(2013)采用傅立叶变换红外光谱、X 射线荧光光谱、场发射扫描电镜等技术,对白、紫、粉红三种颜色的淡水养殖珍珠的呈色机理进行研究,提出珍珠呈色差异的主要原因不应是珍珠内有机质与致色金属元素,而是珍珠中内部文石板片厚度及其外表面形貌的差异。但是对于这种物理结构差异是怎样产生的,并未提及。即使珍珠的颜色确由其物理结构决定,但是由于其物理结构受到多种蛋白的调控,也不能简单判断珍珠颜色与有机质无关,遗传因素如何通过蛋白最终决定珍珠质层的物理构造,以及这种物理构造是否是决定珍珠颜色的唯一原因,

仍有待进一步的研究和确认。

由于珍珠质颜色主要由遗传决定 (Wada et al. 1996), 蛋白质可能是决定珍珠颜色的关键。而具有颜色效应的金属离子和金属卟啉, 由被 DNA 编码的特定结构的蛋白质去选择性结合。事实上, 在所有蛋白质分子中, 有 1/4 ~ 1/3 需要特定的金属离子来维持其结构和功能, 金属离子可以以辅因子 (cofactor) 的形式单独与蛋白结合, 也可以先形成配合物, 以辅基 (prosthetic group) 的形式与蛋白质分子相互作用。而金属卟啉是结合蛋白的一类重要辅基, 它们与蛋白以单位点或多位点的结合作用可影响卟啉分子的存在形式, 反过来也会使蛋白质的构象发生变化, 影响蛋白质的生理功能。金属卟啉可以通过静电引力、氢键或范德华力与蛋白质结合, 中心金属离子的电负性和外层 d 轨道上的电子数的不同会引起作用力类型和结合常数的差异 (高玲等 2012)。蛋白质由于空间结构的差异, 选择结合不同的金属离子或者金属卟啉, 在理论上是可能的。蛋白质也可以和胡萝卜素等内源性荧光物质结合, 形成各种结合体, 导致光谱发生变化 (王荣民等 2010)。由此也不难解释金属离子、卟啉、类胡萝卜素等因素与珍珠颜色的关联性, 同时也不难推测, 在遗传因素为主导因素的同时, 环境中的金属离子、色素等也会对珍珠颜色产生一定的影响, 但影响很可能是颜色的深浅, 而不是颜色的类别。许多研究环境因素与珍珠颜色关系的报到都证明了这一推断, 如顾志峰等 (2012) 将遗传背景相同的马氏珠母贝杂交品系分别养殖在 4 个不同的海区中, 比较形成贝壳珍珠质颜色的差异。发现其中一个海区养殖的珍珠颜色较浅 (偏白色), 差异显著, 但基本的色调还是黄绿色。

7 结束语

贝壳珍珠层颜色形成及其分子机制研究可为珍珠颜色的定向培育提供理论依据, 同时从分子生物学层面揭开贝壳珍珠层颜色和珍珠颜色形成之谜, 具有十分重要的科学意义。由于珍珠颜色主要由遗传因素决定, 因此研究的焦

点逐渐转移到蛋白和相关基因。不同珍珠层颜色家系构建, 已经为深入研究珍珠颜色的分子机制准备了必要的条件。下一步, 将利用不同贝壳珍珠层颜色的三角帆蚌选育后代为材料, 利用蛋白质组学技术方法, 分离、鉴定、筛选和分析差异蛋白与珍珠层颜色形成的关系; 利用转录组测序技术, 筛选珍珠颜色的关键基因及其调控通路; 利用简化基因组测序技术构建高密度遗传图谱, 再结合贝壳珍珠层的颜色数据进行颜色性状定位 (quantitative trait locus, QTL)。随着色度理论不断完善和颜色量化技术的发展, 以及分子生物学相关科学的进步, 通过 mRNA 层面、蛋白层面以及 QTL 定位的研究, 必将会揭开珍珠颜色的形成规律。

参 考 文 献

- Acosta-Salmón H, Martínez-Fernández E, Southgate P C. 2004. A new approach to pearl oyster broodstock selection: can saibo donors be used as future broodstock? *Aquaculture*, 231 (1/4): 205 - 214.
- Acosta-Salmón H, Martínez-Fernández E, Southgate P C. 2005. Use of relaxants to obtain saibo tissue from the blacklip pearl oyster (*Pinctada margaritifera*) and the Akoya pearl oyster (*Pinctada fucata*). *Aquaculture*, 246(1/4): 167 - 172.
- Addadi L, Joester D, Nudelman F, et al. 2006. Mollusk shell formation: a source of new concepts for understanding biomineralization processes. *Chemistry-A European Journal*, 12(4): 980 - 987.
- Falini G, Albeck S, Weiner S, et al. 1996. Control of aragonite or calcite polymorphism by mollusk shell macromolecules. *Science*, 271(5245): 67 - 69.
- Fu G, Valiyaveetil S, Wopenka B, et al. 2005. CaCO₃ biomineralization: acidic 8-kDa proteins isolated from aragonitic abalone shell nacre can specifically modify calcite crystal morphology. *Biomacromolecules*, 6(3): 1289 - 1298.
- Gervis M H, Sims N A. 1992. *The Biology and Culture of Pearl Oysters (Bivalvia: Pteridae)*. London: Overseas Development Administration (ODA) United Kingdom, 1 - 49.
- Iwahashi Y, Akamatsu S. 1994. Porphyrin pigment in Black-lip and its application to pearl identification. *Fisheries Science*, 60(1): 69 - 71.
- Kennedy S J, Akamatsu S, Iwahashi Y. 1994. The hope pearl. *The Journal of Gemmology*, 24(48): 235 - 239.

- Li N, Hu J, Wang S, et al. 2010. Isolation and identification of the main carotenoid pigment from the rare orange muscle of the *Yesso scallop*. *Food Chemistry*, 118(3): 616 - 619.
- Lowenstam H A, Weiner S. 1989. *On Biomineralization*. New York: Oxford University Press.
- Mann S. 2001. *Biomineralization: Principles and Concepts in Bioinorganic Materials Chemistry*. New York: Oxford University Press.
- Merlin J C, Thomas E W, Shone C C, et al. 1987. Resonance Raman study of reconstituted carotenoproteins incorporating astaxanthin and 15, 15'-didehydroastaxanthin. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA): Protein Structure and Molecular Enzymology*, 913(2): 111 - 116.
- Miyoshi T, Matsuda Y, Komatsu H. 1987. Fluorescence form pearls and shells of black lip oyster, *Pinctada margaritifera*, and its contribution to the distinction of mother oysters used in pearl culture. *Japan Journal Applied Physic*, 26(7): 1069 - 1072.
- Pokroy B, Fitch A N, Marin F, et al. 2006. Anisotropic lattice distortion in biogenic calcite induced by intra-crystalline organic molecules. *Journal of Structural Biology*, 155(1): 96 - 103.
- Robinson L R, Hambright P. 1992. Mercury (II) reactions with water-soluble porphyrins. *Inorganic Chemistry*, 31(4): 652 - 656.
- Schügerl F B, Kuzmany H. 1981. Optical modes of trans-polyacetylene. *The Journal of Chemical Physics*, 74(2): 953 - 958.
- Smith K M, 1975. *Porphyrins and Metalloporphyrins: A New Edition Based on the Original Volume by J. E. Falk Kevin M. Smith*. Amsterdam: Elsevier.
- Sudo S, Fujikawa T, Nagakura T, et al. 1997. Structure of mollusc shell framework proteins. *Nature*, 387(6633): 563 - 564.
- Suzuki M, Saruwatari K, Kogure T, et al. 2009. An acidic matrix protein, Pif, is a key macromolecules for nacre formation. *Science*, 325(5946): 1388 - 1390.
- Urmos J, Sharma S K, MacKenzie F T. 1991. Characterization of some biogenic carbonates with *Raman spectroscopy*. *American Mineralogist*, 76(3/4): 641 - 646.
- Wada K T. 1984. Breeding study of the pearl oyster, *Pinctada fucata*. *Bulletin of National Research Institute of Aquaculture*, 6: 79 - 157.
- Wada K T. 1985. The pearls produced from the groups of pearl oyster selected for color of nacre in the shell for two generations. *Bulletin of National Research Institute of Aquaculture*, 7: 1 - 7.
- 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. 1994. Genetics of pearl oyster in relation to aquaculture. *Japan Agricultural Research Quarterly*, 28(4): 276 - 282.
- Wada K T, Komaru A. 1990. Inheritance of white coloration of the prismatic layer of shells in Japanese pearl oyster, *Pinctada fucata martensii* and its importance in the pearl culture industry. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 85(1/4): 1787 - 1790.
- Wada K T, Komaru A. 1994. Effect of selection for shell coloration on growth rate and mortality in the Japanese pearl oyster, *Pinctada fucata martensii*. *Aquaculture*, 125(1/2): 59 - 65.
- 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): 25 - 32.
- Wang N, Lee Y H, Lee J. 2008. Recombinant perlucin nucleates the growth of calcium carbonate crystals: Molecular cloning and characterization of perlucin from disk abalone, *Haliotis discus discus*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 149(2): 354 - 361.
- Weiss I M, Göhring W, Fritz M, et al. 2001. Perlustrin, a *Haliotis laevigata* (abalone) nacre protein, is homologous to the insulin-like growth factor binding protein N-terminal module of vertebrates. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 285(2): 244 - 249.
- Wheeler A P, George J W, Evans C A. 1981. Control of calcium carbonate CaCO₃ nucleation and crystal growth by soluble matrix of oyster shell. *Science*, 212(4501): 1397 - 1398.
- 高玲, 曹洪玉, 刘阁. 2012. 4 种金属卟啉配合物与血清白蛋白作用的光谱研究. *化学试剂*, 34(2): 108 - 112.
- 高岩, 张蓓莉. 2001. 淡水养殖珍珠的颜色与拉曼光谱的关系. *宝石和宝石学杂志*, 3(3): 17 - 20.
- 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.
- 顾志峰, 黄锋绍, 王海, 等. 2012. 不同海区养殖的马氏珠母贝珍珠质颜色比较. *海洋渔业进展*, 33(5): 91 - 94.
- 顾志峰, 王嫣, 石耀华, 等. 2009. 马氏珠母贝两个不同地理种群的形态性状和贝壳珍珠质颜色比较分析. *渔业科学进展*, 30(1): 79 - 86.
- 韩继卫, 罗文, 郑大恒, 等. 2011. 不同浓度胡萝卜素对三角帆蚌 (*Hyriopsis cumingii*) 早期珍珠色泽形成的影响. *海洋*

- 与湖沼, 42(4): 573-579.
- 郝玉兰, 张刚生. 2006. 淡水养殖珍珠中有机物的激光共振拉曼光谱分析. 光谱学与光谱学分析, 26(1): 78-80.
- 何钦侃. 1988. 珍珠的色泽. 绍兴师专学报: 自然科学版, (4): 61-64.
- 何雪梅, 吕林素, 张蕴韬, 等. 2007. 珍珠中的金属卟啉及其致色机理探讨. 矿物岩石地球化学通报, 26(增刊): 96-98.
- 江琰, 刘克武, 李静, 等. 2003. 三角帆蚌黄白黑珍珠元素分析及药用价值评价. 化学研究与应用, 15(3): 433-434.
- 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.
- 李耿, 林瓴, 沙拿利, 等. 2007. 淡水养殖珍珠的光泽、颜色与有机质关系初探. 桂林工学院学报, 27(4): 569-571.
- 刘庆, 张星, 石士考, 等. 2011. 金属卟啉配合物在无机层状框架中的插入组装及光学性能. 发光学报, 32(6): 617-621.
- 马红艳. 1999. 养殖珍珠质量内在控制因素及优化处理研究. 长沙: 中南工业大学博士学位论文, 20-28.
- 马红艳, 韦起桂, 木士春, 等. 2012. 物理法改色前后优质淡水珍珠的超微结构特征研究. 矿物学报, 32(1): 139-145.
- 秦作路, 马红艳, 木士春, 等. 2007. 优质淡水珍珠的体色及其与拉曼光谱的关系. 矿物学报, 27(1): 73-76.
- 孙家美, 毛振伟. 1987. X射线荧光光谱对天然彩色珍珠层的元素分析. 动物学杂志, 22(4): 11-22.
- 王惊涛. 2001. 珍珠的致色机理研究. 广州: 中山大学硕士学位论文, 25-29.
- 王荣民, 朱永峰, 何玉凤, 等. 2010. 金属卟啉蛋白质结合体的结构与功能. 化学进展, 22(10): 1952-1963.
- 闻海波, 聂志娟, 曹哲明, 等. 2012. 不同颜色珍珠层的三角帆蚌组织中类胡萝卜素含量的分析. 大连海洋大学学报, 27(3): 265-268.
- 严俊, 胡仙超, 王巨安, 等. 2013. 不同颜色的淡水养殖珍珠呈色机理研究. 岩矿测试, 32(2): 263-268.
- 杨明月, 郭守国, 史凌云, 等. 2004. 淡水养殖珍珠的化学成分与呈色机理研究. 宝石和宝石学杂志, 6(2): 10-13.
- 游效曾, 孟庆金, 韩万书. 2000. 配位化学进展. 北京: 高等教育出版社.
- 张刚生. 2001. 珍珠层的微结构及其中类胡萝卜素的原位研究. 广州: 中国科学院广州地球化学研究所博士学位论文, 71-74.
- 张刚生, 谢先德, 王英. 2001. 三角帆蚌贝壳珍珠层中类胡萝卜素的激光拉曼光谱研究. 矿物学报, 21(3): 389-392.
- 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): 581-587.
- 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(4): 531-536.
- 张蕴韬. 2006. 卟啉及金属卟啉对珍珠颜色的贡献及致色机理研究. 北京: 地质大学硕士学位论文, 11-15.