

盐度对企鹅珍珠贝足丝分泌的影响

陈一 严杰 杨蕾 张佳谊 战欣*

海南大学海洋学院, 南海海洋资源利用国家重点实验室 海口 570228

摘要: 企鹅珍珠贝 (*Pteria penguin*) 是生产附壳珍珠的大型海水经济贝类, 其依靠强壮的足丝将自身固定在硬质基底上, 抵抗水流的冲击和抵御被捕食等。足丝分泌和足丝的形状很容易受到环境的影响, 本实验采用盐度 30 为低盐度组、盐度 35 为中盐度组和盐度 40 为高盐度组, 研究这 3 种盐度对企鹅珍珠贝足丝分泌、足丝直径和足丝拉力的影响, 通过单因素方差分析法 (LSD 法) 分析这三个足丝相关指标在 3 种盐度组间是否存在显著性差异。结果显示, 3 种盐度下企鹅珍珠贝足丝附着率无显著差异, 但在整个实验周期 72 h 内, 中盐度组的足丝分泌总数为 (48.7 ± 15.1) 根, 显著高于低盐度组的 (24.7 ± 5.0) 根和高盐度组的 (13.3 ± 1.5) 根。在实验的前 6 h 内, 中盐度组的足丝首次附着率显著高于低盐度组和高盐度组 ($P < 0.05$), 但在后续的 12 h、18 h、30 h、42 h、54 h 和 66 h 这 6 个时间点, 3 个盐度组的足丝首次附着率均无显著性差异。足丝直径未受盐度变化的影响, 但盐度对足丝拉力具有显著影响, 中盐度组的足丝拉力显著高于低盐度组和高盐度组 ($P < 0.05$)。上述结果表明, 企鹅珍珠贝为适应一定范围内盐度的改变, 会在短时间内通过抑制足丝分泌来减少能量消耗, 随着对环境的适应足丝分泌会恢复。盐度影响足丝分泌且对足丝拉力影响显著, 但对足丝直径无明显影响。本研究可以为企鹅珍珠贝养殖及珍珠插核培育提供理论基础。

关键词: 企鹅珍珠贝; 盐度; 足丝; 附着

中图分类号: Q955 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2022) 03-422-07

Effect of Salinity on Byssus Secretion of *Pteria penguin*

CHEN Yi YAN Jie YANG Lei ZHANG Jia-Yi ZHAN Xin*

Ocean College, Hainan University, State Key Laboratory of Marine Resource Utilization
in South China Sea, Haikou 570228, China

Abstract: [Objectives] The winged pearl oyster (*Pteria penguin*) is one of the large marine economic molluscs that are used to produce mabé pearls. It relies on strong byssus to anchor itself to substrate and resist the impact of water flow and predators. The byssus secretion behavior and byssal properties are easily affected by the environmental factors. Therefore, this research aims to study the effect of salinity on byssus secretion and mechanical properties of *P. penguin*. **[Methods]** In this experiment, three different salinities (low salinity group of 30, control salinity group of 35, high salinity group of 40) were used to study the effects of different

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 31860727);

* 通讯作者, E-mail: zhanxinuni@163.com;

第一作者介绍 陈一, 女, 硕士研究生; 研究方向: 贝类遗传与育种; E-mail: chenyl640@163.com.

收稿日期: 2021-11-08, 修回日期: 2022-04-05 DOI: 10.13859/j.cjz.202203011

salinities on byssus secretion, diameter and breaking force of *P. penguin*. Mustcam USB digital microscope was used for measuring and recording the diameters of the proximal, middle and distal regions of newly secreted byssus to an accuracy of 0.01 mm. Tensile tester (HP-10, Handpi) was used for byssus breaking force determination without affecting the structural properties of the byssus. One-way ANOVA (LSD method) was used to analyze whether there were significant differences for the three byssus-related parameters among the three salinity groups. **[Results]** The results showed that there were no significant differences in the byssus attachment rates of *P. penguin* among different salinity groups (Fig. 2), but the total number of byssus secretion in the control salinity group (48.7 ± 15.1) was significantly higher than that in the low salinity group (24.7 ± 5.0) and the high salinity group (13.3 ± 1.5) throughout the whole experimental period of 72 h. During the first 6 h of the experiment, the byssus first attachment rate in the control salinity group was significantly higher than that in the low salinity and high salinity groups ($P < 0.05$), but no significant difference was identified in the following hours (12 h, 18 h, 30 h, 42 h, 54 h and 66 h) in the byssus first attachment rate in the three salinity groups (Fig. 3). The measurement results of byssus diameter showed that the distal diameter of byssus was significantly different from the middle or proximal diameter ($P < 0.05$) under the same salinity. Therefore, when investigating the effect of salinity on the diameter of byssus, the whole byssus was still divided into three parts. There was no significant difference in the diameter of the same part (proximal, middle and distal diameter) of the byssus under 3 different salinities (Fig. 4), while salinity had significant effects on the byssus breaking force (Fig. 5), and the byssus breaking force in the control salinity group was significantly higher than that in the low salinity and high salinity groups ($P < 0.05$). **[Conclusion]** The above results show that in high salinity of 40 or low salinity of 30, byssus secretion is inhibited in the initial stage, probably due to the need to close the shell and reduce energy consumption to adapt to the environment. There is no significant difference in the first attachment rate among the three salinity groups. Salinity significantly affects the byssus re-attachment rate and breaking force, but not the byssus diameter. This study would provide valuable information for *P. penguin* culture and nucleus-inserting and pearl production.

Key words: *Pteria penguin*; Salinity; Byssus; Attachment

企鹅珍珠贝 (*Pteria penguin*) 是热带和亚热带的海产经济贝类, 因其生长速度快、成活率高及珍珠质分泌旺盛等特点 (符韶等 2000, 梁飞龙等 2001), 成为我国生产半圆珠的重要海水养殖贝类 (Southgate et al. 2008)。与有足丝的双壳贝类相似, 企鹅珍珠贝通过分泌足丝黏附于基质来抵抗潮汐和海浪等外界压力 (Vasquez et al. 2020)。这种黏附习性不仅利于贝的群体生活, 也降低其被捕食的几率 (Kamino 2008, Stewart 2011), 同时也给养殖带来了方便, 贝苗能够牢固黏附在养殖区域内不会轻易脱落 (王文等 2017)。

盐度是影响水生生物生长、生存、发展和

分布的重要环境因子之一 (Libini et al. 2018), 极大地影响海洋附着双壳贝类的存活率、生长率和足丝附着 (Numaguchi et al. 1986, Kimani et al. 2002, Laing 2002, Rupp et al. 2004, Libini et al. 2018), 在决定河口和海岸系统的物种分布中起着重要作用 (Rowe 2002, Wang et al. 2012)。大珠母贝 (*Pinctada maxima*) 在分别暴露于高盐 (盐度为 40 ~ 45) 和低盐 (盐度为 25 ~ 30) 环境下 24 h 后, 仍可以 100% 存活率重新分泌足丝进行附着 (Taylor et al. 2004, Libini et al. 2018)。Wang 等 (2012) 发现, 翡翠贻贝 (*Perna viridis*) 的足丝数量随盐度变化显著, 低盐度显著降低了足丝的产量。企鹅

珍珠贝是窄盐物种(王如才等 1993), 盐度变化是影响其生存的主要因素之一。企鹅珍珠贝的最适盐度为 26 ~ 33。河口及集水面积大的海区内, 表层海水盐度的变化通常会造成长企鹅珍珠贝在内的适应高盐生物的大量死亡(余祥勇等 2005)。Vasquez 等(2020)的研究表明, 低盐度环境(盐度为 20、24)不影响企鹅珍珠贝稚贝存活率, 但显著降低其足丝附着和运动能力。

足丝的产生受到内在因素影响, 如贝的年龄和个体大小, 也受到环境因素的影响, 如盐度和温度等(Taylor et al. 2004, Vasquez et al. 2017, 2018)。Rajagopal 等(2010)的研究表明, 附着的斑马贻贝(*Dreissena polymorpha*)对环境中的毒性物质和捕食者有更强的抵抗力, 这意味着足丝黏附对双壳类十分重要。本研究旨在了解不同盐度对企鹅珍珠贝足丝附着、足丝直径和足丝拉力的影响, 为企鹅珍珠贝养殖管理及珍珠培育提供必要参考。

1 材料与方法

1.1 实验材料

于中国海南蜈支洲岛采集 1 000 个 1 龄企鹅珍珠贝, 运送至海南海昌虾苗养殖基地暂养 2 周。暂养期间水体温度为 26 °C, 盐度为 35。每天提供角毛藻(*Chaetoceros calcitrans*)和球等鞭金藻(*Isochrysis galbana*)的混合微藻为食, 鲜藻浓度在 $2.5 \times 10^8 \sim 3.0 \times 10^8$ cell/L 之间。

1.2 盐度设置

为研究盐度对企鹅珍珠贝足丝分泌的影响, 配制盐度分别为 30、35 及 40 的海水。将移除足丝的实验贝迅速置于不同盐度的海水中, 每个盐度组 90 个贝, 每组 3 个生物学重复, 共随机挑选 270 个, 贝壳长为 (67.75 ± 1.71) mm。每天使用相同盐度的过滤海水进行完全的水交换。

1.3 足丝分泌数量统计

盐度实验周期 72 h, 每隔 6 h 记录 3 个盐度组内首次分泌足丝的贝的数量, 用于计算足丝首次附着率。实验结束后, 统计 72 h 内各盐

度组中分泌足丝的贝的数量及贝的存活情况, 用于计算足丝附着率及实验贝的存活率。记录整个实验周期内各盐度组贝分泌的足丝的总根数即为足丝分泌总数。首次附着率即相同时间段内首次分泌足丝贝的数量占实验贝总数的百分比; 附着率为实验周期内分泌足丝贝的数量占实验贝总数的百分比; 存活率为实验周期内存活贝的数量占实验贝总数的百分比。

1.4 足丝直径测量

在 72 h 盐度实验结束后, 收集企鹅珍珠贝分泌的足丝, 使用 Mustcam USB 数字显微镜按照 Vasquez 等(2017)的方法测量并记录新分泌足丝的近端部分(近足部端)、中间部分和远端部分(近黏附基质端)的足丝直径, 精确到 0.01 mm。测量方法如图 1 所示。

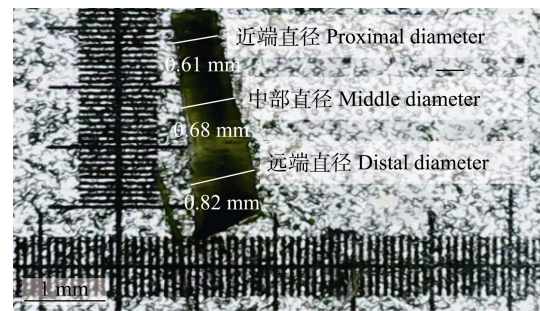


图 1 企鹅珍珠贝足丝直径测量方法
Fig. 1 Measurement method of *Pteria penguin* byssus diameter

1.5 足丝拉力测定

在 3 个不同盐度组中随机选取 10 个企鹅珍珠贝个体, 每个个体取 1 根足丝, 用塑料夹片将足丝的两端夹住, 胶水固定, 作为足丝两端的延长, 便于拉力试验机(艾德堡推拉力器 HP-10)在不影响足丝结构性能的前提下进行足丝拉力测定。记录足丝断裂时的力即为足丝拉力, 精确到 0.01 N。

1.6 数据处理

使用 Excel 2019 及 DPS 7.05 对企鹅珍珠贝壳长、足丝直径和足丝拉力进行统计分析, 采用单因素方差分析(LSD 法)检验数据的差异显著性, 显著性水平设为 $P < 0.05$ 。

2 结果

2.1 盐度对企鹅珍珠贝足丝附着及存活率的影响

由于间隔 6 h 统计下足丝分泌并不旺盛，为减少对实验个体的影响，故每间隔 12 h 对足丝附着情况进行统计记录。盐度对企鹅珍珠贝足丝分泌的影响见图 2。72 h 内中盐度组足丝附着率高于低盐度组和高盐度组，但 3 种盐度下企鹅珍珠贝足丝附着率无显著性差异 ($P > 0.05$)。实验的前 6 h，中盐度组中首次分泌足丝的贝数量显著高于其他两组 ($P < 0.05$)，后续实验过程中则 3 个盐度组之间无显著性差异 (图 3)。42 h 至实验结束，中盐度组无新分泌的足丝，而低盐度组和高盐度组在整个实验周期内均有新增。实验周期内中盐度组的足丝分泌总数 (48.7 ± 15.1) 根，显著高于低盐度组的 (24.7 ± 5.0) 根和高盐度组的 (13.3 ± 1.5) 根。

72 h 的实验周期内，3 种盐度下，企鹅珍珠贝存活率无显著差异。中盐度组无贝死亡，存活率为 100%，低盐度组及高盐度组贝的存活率相同，均为 $98.89\% \pm 1.92\%$ 。显示了本研究设定的低盐度 (30)、中盐度 (35) 及高盐度 (40) 条件下企鹅珍珠贝存活良好。

2.2 盐度对企鹅珍珠贝足丝直径的影响

足丝直径测量结果表明，相同盐度下企鹅

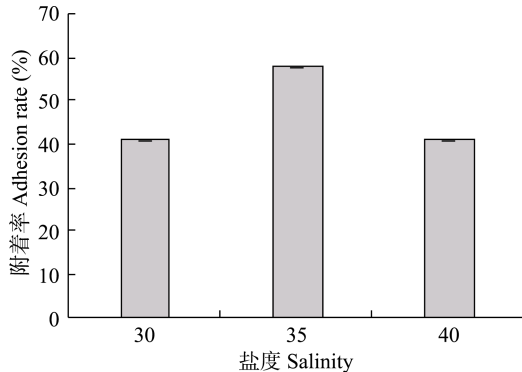


图 2 盐度对企鹅珍珠贝足丝附着率的影响

Fig. 2 Effect of salinity on the attachment rate of *Pteria penguin* byssus

珍珠贝足丝的远端直径与中部直径、近端直径有显著性差异 ($P < 0.05$) (图 4)，因此在探究不同盐度对足丝直径的影响时，仍将足丝分为

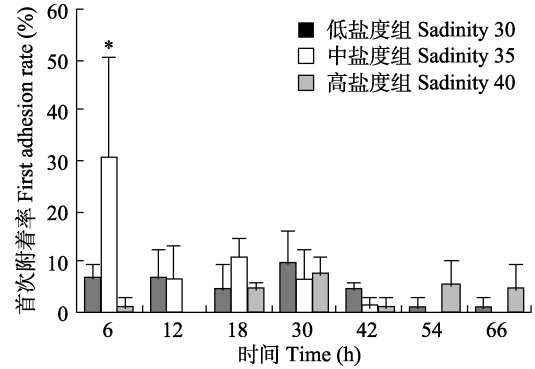


图 3 盐度对企鹅珍珠贝足丝首次附着率的影响

Fig. 3 Effect of salinity on the first attachment rate of *Pteria penguin* byssus

*表示 6 h 时，中盐度组足丝首次附着率显著高于低盐度组和高盐度组， $P < 0.05$ 。

* Indicates that the first attachment rate of byssus in the control salinity group is significantly higher than that in the low salinity group and high salinity group at 6 h, $P < 0.05$.

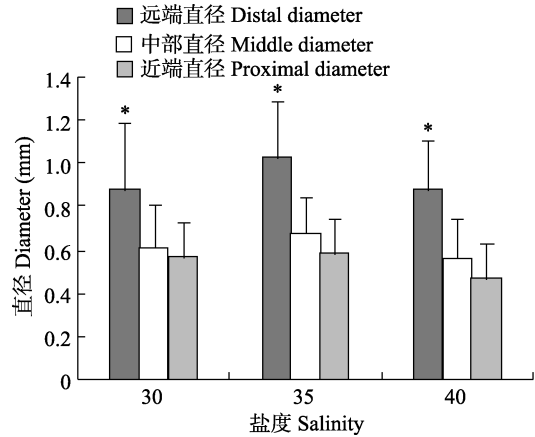


图 4 不同盐度条件下企鹅珍珠贝足丝不同区域的直径

Fig. 4 The diameters of different *Pteria penguin* byssus regions in different salinities

*表示同一盐度组内，足丝远端直径显著大于足丝中部直径和足丝近端直径， $P < 0.05$ 。

* Indicates that the distal diameter of byssus is significantly larger than the middle or proximal diameter of byssus within the same salinity group, $P < 0.05$.

上述三部分进行比较。3 种不同盐度下，足丝同一部位（近端、中部、远端）的直径无显著性差异。因此推测盐度对足丝直径无影响。

2.3 盐度对企鹅珍珠贝足丝拉力的影响

中盐度组的企鹅珍珠贝足丝拉力显著高于低盐度组和高盐度组 ($P < 0.05$)，低盐度组与高盐度组的足丝拉力差异不显著（图 5）。推测高盐或低盐环境对于足丝的伤害较大，影响其韧性及坚固程度。

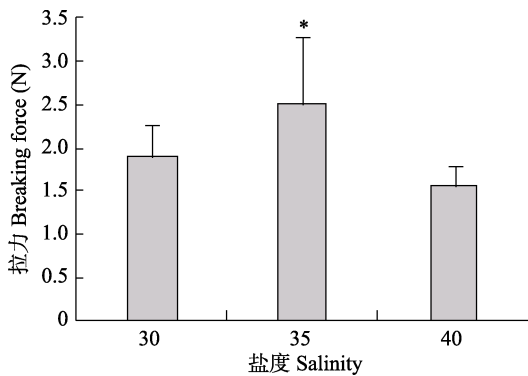


图 5 不同盐度对企鹅珍珠贝足丝拉力的影响

Fig. 5 Effect of different salinities on breaking force of *Pteria penguin* byssus

*表示中盐度组足丝拉力显著高于低盐度组和高盐度组, $P < 0.05$ 。

* Indicates that the breaking force of byssus in control salinity group is significantly higher than that in the low salinity group and high salinity group, $P < 0.05$.

3 讨论

本研究以中盐度组（盐度为 35）作为对照组，企鹅珍珠贝足丝附着率及足丝分泌总数均显著高于低盐度组（盐度为 30）和高盐度组（盐度为 40），其足丝分泌行为较其他两个盐度组更为旺盛。与成书营等（2012）对企鹅珍珠贝最适盐度的研究结果十分接近。足丝是由足腺分泌的非组织性蛋白质吸盘结构，它的产生需要消耗贻贝 8% ~ 12% 的新陈代谢能量（Hawkins et al. 1985）。因此，盐度对贝的足丝分泌会产生一定影响。推测在一定盐度范围内，企鹅珍珠贝足丝分泌量随着盐度上升而增加，当超过一定盐度范围后足丝分泌量会下降。本实验中，企鹅

珍珠贝足丝的首次附着率在实验的前 6 h 内，中盐度组显著高于低盐度组和高盐度组，后续实验过程中则 3 个盐度组之间无显著差异。这显示了企鹅珍珠贝需要一定时间适应环境的变化，同时也表明其在外界环境的影响下可能产生某种应激反应，通过减少或停止分泌足丝来节省能量以维持自身的正常代谢（Stern et al. 1978）。这与王文等（2017）在研究盐度对紫贻贝（*Mytilus edulis*）、条纹隔贻贝（*Septifer virgatus*）和偏顶蛤（*Modiolus modiolus*）足丝分泌能力影响的结果一致。余祥勇等（2005）发现，企鹅珍珠贝由高盐度海水转移到低盐度海水（盐度小于 16）中时，某些个体的贝壳紧闭，这种状态会持续数小时，推测低盐度下企鹅珍珠贝通过关闭贝壳来抵抗盐度变化对自身的损害。张元等（2022）对扇贝“渤海红”的研究表明，低盐环境下，其为适应环境会关闭贝壳，降低自身与外界的水流交换频率及摄食率。高盐环境下，渗透压的改变超出贝类自身调节能力会打破正常生理平衡，也会使得贝类的摄食率下降（栗志民等 2011）。长期处于不适环境中，摄食率的降低可能会导致贝的死亡。这可能是本研究中实验组贝类出现死亡的原因。

双壳贝类的足丝是由足部的腺体分泌的，足腺通过肌肉收缩将胶黏状分泌物运输到腺体中的空腔内聚合，经足内导管运输至中央空腔，最后形成线状结构向足尖延伸，在与海水相遇后迅速固化形成具有韧性的足丝（Silverman et al. 2010, 王文等 2017）。足丝是由柔软的胶原核心及其周围环绕着的硬化、固化的多酚蛋白构成。外层的多酚蛋白被认为是足丝蛋白 mefp-1（*Mytilus edulis* foot protein-1）（Silverman et al. 2007），其构成的足丝角质层具有抗磨损的特性，对足丝起保护作用，这可能是足丝直径不受盐度影响的原因。企鹅珍珠贝与双壳贝类的足丝存在明显差异。双壳贝类的足丝是由一根根足丝线构成的，整根足丝的丝部横截面积变化小，足丝末端则形成黏附斑附着在基质上（Suhre et al. 2014）。企鹅珍珠贝丝部的足丝线

则是融合在一起形成一根粗壮的足丝进行附着, 足丝末端呈离散状, 以此扩大与基质发生黏附的面积, 但仍无法区分每根足丝线, 也不形成黏附斑结构 (Vasquez et al. 2017), 故企鹅珍珠贝足丝远端直径显著高于近端和中部直径。

足丝纤维的机械性能显著依赖于所涉及的各种蛋白质分子间的相互作用力, 如凝聚力和附着性 (Filpula et al. 1990, Harrington et al. 2010, Zeng et al. 2010)。盐浓度对于足丝蛋白的黏附性能影响较大, Waite (1983) 的研究表明, 盐度从 0.1 mol/L 增加至 0.35 mol/L 时时, 足丝黏附斑蛋白 mefp-5 (*Mytilus edulis* foot protein-5) 的凝聚力下降了 60%。凝聚力的改变可能导致了中盐度组的足丝拉力显著高于低盐度组和高盐度组的足丝拉力。mefp-1 被认为是足丝角质层既坚韧又具有延展性的原因 (Harrington et al. 2010)。推测是由于企鹅珍珠贝长时间生存在高盐环境中, 对由 mfp-1 形成的足丝角质层产生了腐蚀, 从而导致足丝韧性及延展性降低, 因此高盐度组的足丝拉力低于低盐度组和中盐度组。此外, 足组织和足丝黏附斑中存在很丰富的金属离子, 如 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 、 Zn^{2+} 和 Fe^{3+} , 沼蛤 (*Limnoperna fortunei*) 可以直接从周围的环境中积累这些重金属离子, 尤其 Ca^{2+} 能很好地与沼蛤足丝蛋白的氨基酸偏好对应, 表明金属离子能通过与足丝蛋白相互作用而共同发挥作用 (Li et al. 2018)。因此盐度变化对养殖海水中的金属离子浓度产生的影响, 可能导致不同盐度下足丝拉力出现显著差异。

参 考 文 献

- Filpula D R, Lee S, Link R P, et al. 1990. Structural and functional repetition in a marine mussel adhesive protein. *Biotechnology Progress*, 6(3): 171–177.
- Harrington M J, Masic A, Holten-Andersen N, et al. 2010. Iron-Clad Fibers: A Metal-based biological strategy for hard flexible coatings. *Science*, 328(5975): 216–220.
- Hawkins A J, Bayne B L. 1985. Seasonal variation in the relative utilization of carbon and nitrogen by the mussel *Mytilus edulis* budgets, conversion efficiencies and maintenance requirements. *Marine Ecology Progress Series*, 25: 181–188.
- Kamino K. 2008. Underwater adhesive of marine organisms as the vital link between biological science and material science. *Marine Biotechnology*, 10(2): 111–121.
- Kimani E N, Mavuti K M. 2002. Abundance and Population Structure of the Blacklip Pearl Oyster, *Pinctada margaritifera* L. 1758 (Bivalvia: Pteriidae), in Coastal Kenya. Western Indian Ocean *Journal of Marine Science*, 1(2): 169–179.
- Laing I. 2002. Effect of salinity on growth and survival of king scallop spat *Pecten maximus*. *Aquaculture*, 205(1/2): 171–181.
- Li S G, Xia Z Q, Chen Y Y, et al. 2018. Byssus structure and protein composition in the highly invasive fouling mussel *Limnoperna fortunei*. *Frontiers in Physiology*, 9: 418.
- Libini C L, Idu K, Manjumol C C, et al. 2018. Growth, survival and byssal attachment of the blacklip pearl oyster *Pinctada margaritifera* (Linnaeus 1758) spat exposed to different salinities. *Indian Journal of Fisheries*, 65(4): 68–74.
- Numaguchi K, Tanaka Y. 1986. Effects of temperature on mortality and growth of the spat of the pearl oyster *Pinctada fucata martensii*. *Bulletin of National Research Institute of Aquaculture*, 9: 41–44.
- Rajagopal S, Velde G V D, Jenner H A. 2010. Does status of attachment influence survival time of zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, exposed to chlorination? *Environmental Toxicology and Chemistry*, 21(2): 342–346.
- Rowe C L. 2002. Differences in maintenance energy expenditure by two estuarine shrimp (*Palaemonetes pugio* and *P. vulgaris*) that may permit partitioning of habitats by salinity. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 132(2): 341–351.
- Rupp G S, Parsons G J. 2004. Effects of salinity and temperature on the survival and byssal attachment of the lion's paw scallop *Nodipecten nodosus* at its southern distribution limit. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 309(2): 173–198.
- Silverman H G, Roberto F F. 2007. Understanding marine mussel adhesion. *Marine Biotechnology*, 9(6): 661–681.
- Silverman H G, Roberto F F. 2010. *Byssus Formation in Mytilus*. Vienna: Springer.

- Southgate P C, Strack E, Hart A, et al. 2008. Exploitation and Culture of Major Commercial Species. Kidlington: Elsevier Science.
- Stern S, Achituv Y. 1978. Effects of temperature and salinity on the metabolism and byssal formation of *Brachidontes variabilis* Krauss (Bivalvia). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 59(1): 101-105.
- Stewart R J. 2011. Protein-based underwater adhesives and the prospects for their biotechnological production. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 89(1): 27-33.
- Suhre M H, Scheibel T. 2014. Structural diversity of a collagen-binding matrix protein from the byssus of blue mussels upon refolding. *Journal of Structural Biology*, 186(1): 75-85.
- Taylor J J, Southgate P C, Rose R A. 2004. Effects of salinity on growth and survival of silver-lip pearl oyster, *Pinctada maxima*, spat. *Journal of Shellfish Research*, 23(2): 375-377.
- Vasquez H E, Zheng X, Gu Z F, et al. 2017. Relationships between shell morphological traits and the byssus dimensions in the winged pearl oyster *Pteria penguin* (Roding, 1798) cultivated in Sanya, Hainan Island, China. *Journal of Shellfish Research*, 36(3): 669-676.
- Vasquez H E, Zheng X, Zhan X, et al. 2018. Byssus growth in winged pearl oyster *Pteria penguin* (roding 1798). *Journal of Shellfish Research*, 37(3): 515-519.
- Vasquez H E, Zheng X, Zhan X, et al. 2020. A byssal reattachment behavior in the winged pearl oyster *Pteria penguin* in response to low salinity levels. *Journal of the World Aquaculture Society*, 52(2): 457-465.
- Waite J H. 1983. Evidence for a repeating 3,4-dihydroxyphenylalanine- and hydroxyproline-containing decapeptide in the adhesive protein of the mussel, *Mytilus edulis* L. *Journal of Biological Chemistry*, 258(5): 2911-2915.
- Wang Y, Hu M, Cheung S G, et al. 2012. Chronic hypoxia and low salinity impair anti-predatory responses of the green-lipped mussel *Perna viridis*. *Marine Environmental Research*, 77(2): 84-89.
- Zeng H B, Hwang D S, Israelachvili J N, et al. 2010. Strong reversible Fe³⁺-mediated bridging between dopa-containing protein films in water. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(29): 12850-12853.
- 成书营, 黄桂菊, 潘俐玲, 等. 2012. 盐度对企鹅珍珠贝耗氧率和排氨率的影响. *广东农业科学*, 39(16): 135-137.
- 符韶, 梁飞龙. 2000. 企鹅珍珠贝附壳珍珠培育的中间试验. *海洋科学*, 24(2): 12-14.
- 栗志民, 刘志刚, 邓海东. 2011. 温度和盐度对企鹅珍珠贝清滤率、滤食率、吸收率的影响. *水产学报*, 35(1): 96-103.
- 梁飞龙, 毛勇, 余祥勇. 2001. 企鹅珍珠贝人工苗生长的初步观察. *湛江海洋大学学报*, 21(1): 6-9.
- 王如才, 王昭萍, 张建中. 1993. 海水贝类养殖学. 青岛: 青岛海洋大学出版社.
- 王文, 郭春阳, 杨佳喆, 等. 2017. 贻贝科 3 种贝类的足结构与足丝分泌能力. *水产学报*, 41(5): 694-702.
- 余祥勇, 刘永, 冯奕成, 等. 2005. 低盐度海水对企鹅珍珠贝存活的影响. *湛江海洋大学学报*, 25(4): 22-26.
- 张元, 朱战豪, 姚高友, 等. 2022. 温度和盐度对扇贝“渤海红”稚贝存活和生长的互作效应. *水产科学*, 41(1): 1-10.