

文章编号: 1000-0615(2000)06-0504-06

## 不同温度下太平洋牡蛎三倍体和二倍体生物能量学比较

周一兵, 宋坚, 李晓艳, 李海涛, 张国范

(大连水产学院农业部海水增养殖生态学重点开放实验室, 辽宁大连 116023)

**摘要:**对一龄太平洋牡蛎三倍体和二倍体能量收支比较研究的结果表明,在5~30℃下,二倍体摄入能量的32%为粪能、3.65%为排泄能、41.66%消耗于呼吸、22.81%用于动物生长;三倍体摄入能量的23%为粪能、7.54%为排泄能、40.65%的能量用于呼吸、28.78%为生长。经协方差检验,倍性和温度对牡蛎的生长能、同化能和排泄能影响显著,对代谢能和摄食能作用不明显。实验还表明,二倍体 $K_2$ 值平均33.9%;三倍体 $K_2$ 值平均37.4%。毛生长效率二倍体平均为22.8%;三倍体平均28.8%。经协方差检验,倍性和温度对 $K_1$ 的影响都达到极显著水平。三倍体牡蛎性腺指数平均为5%;二倍体平均为25.6%,经方差检验,倍性对动物性腺指数的影响达到显著水平。

**关键词:**三倍体太平洋牡蛎;能量收支;能量转化效率;温度

**中图分类号:**Q493.8 **文献标识码:**A

## Comparison of bioenergetics between triploid *Crassostrea gigas* and sibling diploid

ZHOU Yi-bing, SONG Jian, LI Xiao-yan, LI Hai-tao, ZHANG Guo-fan

(Key Laboratory of Maricultural Ecology in the Ministry of Agriculture, Dalian Fisheries University, Dalian 116023, China)

**Abstract:** The energy budgets, assimilation and conversion efficiency of 1-year-old triploid, *Crassostrea gigas* were compared with those of sibling diploids. At 5–30°C, 32% of the energy ingested by diploid oysters was passed, 3.65% was ammonia excretion, 41.66% was respired and lost at heat, and 22.81% was used for growth. Under same condition, among the energy fed by triploid, the feces accounted for 23%, the metabolism about 40.65%, ammonia excretion about 7.54%, and about 28.78% was used for growth. In general, triploids spent 26% more energy for growth than diploids did, 13% more for assimilation, 106% more for ammonia excretion and consumed 97% less energy for respiration. By means of coveriates test, the growth, assimilation, and ammonia excretion energy of oysters were affected significantly by polyploid and temperature. No significant difference was found between diploids and triploids in oxygen consumption. The net growth efficiencies of diploid and triploid groups were 33.9% and 37.4% respectively, and the gross growth efficiencies of them were 22.8% and 28.8%. Influence of polyploid and temperature on  $K_1$  of oysters was significant, but the variation of  $K_2$  may be attributable to ambient temperature. The ratio of gonad dry weight and dry tissue of triploid group was 5% on

收稿日期: 2000-03-20

资助项目: 国家科委海洋863计划资助(863-819-01-04)

作者简介: 周一兵(1957-),男,江苏徐州人,副教授,从事养殖生态学研究。E-mail: ybzhou@mail.dlptt.ln.cn

average, and diploid individuals about 25.6%.

**Key words:** *Crassostrea gigas* triploidy; energy budget; energy conversion efficiency; temperature

三倍体太平洋牡蛎(*Crassostrea gigas*)于80年代中期在美国诱导、培育并且养殖成功。在我国,此项研究近年也取得了很大的进展,贝类三倍体产业化发展十分迅速,并形成了一定的生产规模。目前,我国贝类养殖的困境主要是种质资源衰退、动物抗逆能力下降、养殖海区的自身污染和生态环境老化等。造成这种情况的外在原因是海域养殖过度,适食饵料供应不足,海水污染加剧;内在原因则是贝类种质资源衰退、动物能量收支失衡、生态效率低下所致。因此,在我国海区养殖总体环境较差,某些海区的环境尚有恶化趋势的大背景下,希望通过三倍体来改良贝类的种质资源,并在一定程度上改善贝类养殖产业所面临的问题。

关于三倍体贝类倍性效应研究,现在主要集中于三倍体(3n)与二倍体(2n)生活力和生长特征、性腺发育、抗病性和软体部组织生化成分等方面的比较。例如,Tabarini(1984)报道了3n海湾扇贝(*Argopecten irradians*)的生长和生殖特征;Stanley等(1984)研究了个体多态位点杂合度对美洲牡蛎(*Crassostrea virginica*)生长的影响;Mason和Shumway(1988)比较了软壳蛤(*Mya arenaria*)3n和2n的能量分配特征;Allen和Dowing(1986,1990)、Bruce等(1992)、Akashige和Fushimi(1992)、曾志南等(1999)先后报道了太平洋牡蛎3n生长、生殖和组织生化成分含量季节变化;Hand和Nell等(1993,1994,1998)对悉尼岩牡蛎(*Saccostrea commercialis*)3n和2n存活、生长、死亡及其养殖潜力进行了比较。关于太平洋牡蛎3n能量收支特征的研究国内外尚未见报道。本文在实验室条件下比较了太平洋牡蛎3n和2n在不同温度下的生长预算、能量转化效率和能量收支特征。以揭示三倍体能量利用对策和能量转化效率的规律,为阐明其能量代谢机理,客观地评估进入现行养殖系统3n群体的生产力特征及其变化趋势,并建立健康的养殖生态系和改进养殖工艺提供依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 实验材料

实验于1999年3-6月进行。实验贝来源于大连市金州区红星养殖场1998年诱导群体的1龄贝。实验牡蛎先在室内驯化10d,每日投喂小球藻(*Chlorella* spp.)四次,使培养水体小球藻浓度保持在每毫升 $6 \times 10^4$ 细胞。

### 1.2 实验方法

倍性鉴定:应用PARTEC PAS-III型流式细胞仪(德国)鉴定牡蛎倍性<sup>[1]</sup>。

实验设计:实验设置5、10、15、20和25℃五个温度水平。每一温度水平按照倍性分为两组,每一组取6只牡蛎。温度驯化由自然水温始分别升温和降温,前者用恒温控制器(WM2K-01)控温,后者于环境培养箱内(MFD-233),每日分别升温或降温0.5℃,直至达到所需实验温度。在各温度下培养一周后开始各项实验。

耗氧率和氨氮排泄率测定:呼吸实验在5.5L广口瓶中进行,采用Winkler法测定牡蛎的耗氧率。排泄实验利用蔡氏试剂法测定牡蛎排入水中的氨氮。

摄食率测定:摄食实验在不同温度下进行。实验时间为8h,饵料浓度为 $6 \times 10^4$ 细胞·mL<sup>-1</sup>。每隔2h测定饵料浓度,并将其调至实验所要求的浓度。饵料浓度测定应用流式细胞仪进行。

同化效率测定:将饵料和收集的粪便分别抽滤到玻璃纤维滤膜,使用前将其在500℃下焚烧6h,并称重。用0.5M甲酸铵洗去盐分,并在同样条件下做一空白对照后,65℃烘干48h,称重,在马福炉(SX-4-10)内焚烧(500℃,6h)以测定灰分。根据灰重比例法测定牡蛎的同化效率(Ab)

$$Ab = 1 - (F_{ash}/F_{organ}) / (E_{ash}/E_{organ})$$

式中,  $F_{ash}/F_{organ}$  为饵料样品灰重含量与饵料中有机质含量的比例;  $E_{ash}/E_{organ}$  为粪便样品灰重含量与粪便中有机质含量的比例。

生长预算和能量转化效率: 根据测定的摄食量、耗氧量、排泄量和同化效率, 利用生物能量收支模型, 分别计算出牡蛎 3n 和 2n 的摄食能(C)、同化能(A)、呼吸能(R)、排泄能(U)和生长预算(P)。

牡蛎 3n 和 2n 的生态生长效率 ( $K_1$ ) 和组织生长效率 ( $K_2$ ) 分别如下式计算:  $K_1 = P/C \times 100\%$ ,  $K_2 = P/A \times 100\%$

## 2 结果和分析

### 2.1 三倍体和二倍体的生长预算及其它能量组分

牡蛎 3n 和 2n 在不同温度下的生长预算 ( $\text{kJ} \cdot \text{个}^{-1} \cdot \text{d}$ ) 等能量组分如表 1。由表 1 可见, 3n 和 2n 的生长预算均随温度升高而增加。

表 1 牡蛎 3n 和 2n 在不同温度和体重下的摄食能和生长预算 ( $\text{kJ}/\text{个} \cdot \text{d}$ )

Tab.1 The ingested energy and scope of growth of triploid and diploid oysters in different temperatures and weights

温度 ( $^{\circ}\text{C}$ )	倍性	摄食量 ( $\text{kJ} \cdot \text{个}^{-1} \cdot \text{d}$ )	同化量 ( $\text{kJ} \cdot \text{个}^{-1} \cdot \text{d}$ )	耗氧量 ( $\text{kJ} \cdot \text{个}^{-1} \cdot \text{d}$ )	生长预算 ( $\text{kJ} \cdot \text{个}^{-1} \cdot \text{d}$ )	排泄量 ( $\text{kJ} \cdot \text{个}^{-1} \cdot \text{d}$ )
5	2n	100.33 <sup>a</sup> ± 16.26	45.15 <sup>a</sup> ± 7.32	37.91 <sup>a</sup> ± 6.30	1.81 <sup>a</sup> ± 0.62	5.43 <sup>a</sup> ± 1.11
	3n	111.79 <sup>b</sup> ± 27.95	60.36 <sup>b</sup> ± 15.10	37.39 <sup>b</sup> ± 4.26	13.14 <sup>b</sup> ± 3.83	9.83 <sup>b</sup> ± 7.02
10	2n	238.67 <sup>a</sup> ± 21.62	119.34 <sup>a</sup> ± 10.81	49.14 <sup>a</sup> ± 3.35	66.48 <sup>a</sup> ± 5.12	3.91 <sup>a</sup> ± 2.07
	3n	251.15 <sup>b</sup> ± 38.35	149.46 <sup>b</sup> ± 27.60	52.66 <sup>b</sup> ± 7.64	85.17 <sup>b</sup> ± 13.03	11.63 <sup>b</sup> ± 7.11
15	2n	236.90 <sup>a</sup> ± 28.40	139.78 <sup>a</sup> ± 16.75	61.48 <sup>a</sup> ± 2.61	72.26 <sup>a</sup> ± 9.91	6.03 <sup>a</sup> ± 4.40
	3n	250.96 <sup>b</sup> ± 24.29	170.65 <sup>b</sup> ± 16.52	64.72 <sup>b</sup> ± 6.08	87.64 <sup>b</sup> ± 5.56	18.29 <sup>b</sup> ± 4.91
20	2n	267.22 <sup>a</sup> ± 52.22	190.9 <sup>a</sup> ± 18.61	103.07 <sup>a</sup> ± 28.38	92.01 <sup>a</sup> ± 7.75	8.01 <sup>a</sup> ± 4.94
	3n	281.53 <sup>b</sup> ± 145.96	236.49 <sup>b</sup> ± 38.60	104.94 <sup>b</sup> ± 19.74	110.91 <sup>b</sup> ± 14.27	20.64 <sup>b</sup> ± 5.39
25	2n	301.55 <sup>a</sup> ± 47.31	241.24 <sup>a</sup> ± 37.85	143.65 <sup>a</sup> ± 22.69	84.54 <sup>a</sup> ± 7.03	13.05 <sup>a</sup> ± 8.81
	3n	321 <sup>b</sup> ± 44.51	285.70 <sup>b</sup> ± 39.63	146.80 <sup>b</sup> ± 24.14	113.51 <sup>b</sup> ± 10.61	25.37 <sup>b</sup> ± 6.14
30	2n	290.53 <sup>a</sup> ± 57.34	228.99 <sup>a</sup> ± 48.82	202.73 <sup>a</sup> ± 58.87 <sup>a</sup>	10.28 <sup>a</sup> ± 21.16	15.99 <sup>a</sup> ± 11.15
	3n	303 <sup>b</sup> ± 56.56	267.54 <sup>b</sup> ± 48.01	211.21 <sup>b</sup> ± 38.95	26.93 <sup>b</sup> ± 3.89	29.4 <sup>b</sup> ± 5.49
平均	2n	239.20 <sup>a</sup> ± 76.46	160.8989 <sup>a</sup> ± 73.5291	99.66 <sup>a</sup> ± 64.56	54.56 <sup>a</sup> ± 37.47	8.74 <sup>a</sup> ± 7.04
	3n	253.24 <sup>b</sup> ± 78.19	195.0344 <sup>b</sup> ± 84.4597	102.95 <sup>b</sup> ± 64.63	72.89 <sup>b</sup> ± 40.97	19.19 <sup>b</sup> ± 8.78

注: 2n 干重 = (52.5 ± 19.17)mg; 3n 干重 = (60.17 ± 26.27)mg。

协方差分析结果表明, 体重对生长预算有显著影响 ( $F_b = 6.32, P \leq 0.019$ ); 由协变量模型分析, 2n 和 3n 在相同体重下 (= 53.50mg), 牡蛎生长预算变异的 95% 来自温度与倍性, 即生长预算受到温度和倍性的显著影响 ( $F_{tem} = 119.12, P < 0.001$ ;  $F_{ploid} = 29.29, P < 0.001$ )。

检验还表明, 牡蛎同化能量变异的 95% 也来自温度和倍性, 说明同化能量也受到温度和倍性的明显作用 ( $F_t = 126.5, P < 0.001$ ;  $F_{ploid} = 18.41, P < 0.001$ )。

牡蛎摄食能量变异的 94% 和耗氧量变异的 91% 由温度 ( $F_{tem} = 101.574; P < 0.001$ ) 引起; 经检验, 倍性效应对摄食能和呼吸代谢的作用均不明显。

虽然上述方差分析未反映出倍性效应对牡蛎呼吸代谢的显著作用, 但 3n 和 2n 仍表现出一定程度的差异。由图 1 和图 2 可见, 2n 和 3n 在干重 (70.75 ± 3.86)mg 时, 生长预算 ( $\text{kJ} \cdot \text{ind}^{-1} \cdot \text{d}$ ) 与温度在一定范围内是直线相关的, 但超过 20 $^{\circ}\text{C}$  则开始降低, 尤其在 30 $^{\circ}\text{C}$  下, 2n 生长预算出现负值, 这意味着牡蛎在该体重和温度范围内个体能量需求不足, 导致体内贮存能量损耗。在 10 ~ 30 $^{\circ}\text{C}$  范围内, 牡蛎 2n 和 3n 的生长能与呼吸能之比 (P/R) 均随温度升高而降低, 而呼吸能与同化能之比 (R/A) 则随温度而上升, 它们与温度 (t,  $^{\circ}\text{C}$ ) 的关系可分别如下式表达:

$$3n: R/A = 10.0880 + 2.282t \quad (R^2 = 0.817, F = 13.38, P < 0.05)$$

$$P/R = 231.950 - 6.8550t \quad (R^2 = 0.958, F = 68.21, P < 0.05)$$

$$2n: R/A = 9.7240 + 2.5476t \quad (R^2 = 0.878, F = 21.51, P < 0.05)$$

$$P/R = 218.770 - 6.9940t \quad (R^2 = 0.953, F = 61.44, P < 0.005)$$

由上述方程可见,每升高单位温度,2n R/A 的增长幅度和 P/R 的降低幅度均大于 3n。

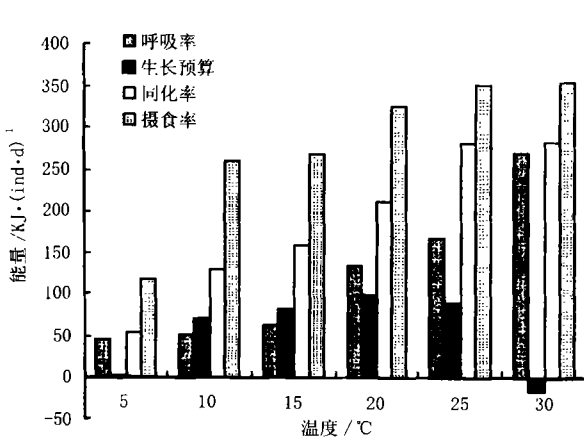


图1 不同温度下牡蛎二倍体的能量分配

Fig.1 The energy distribution of diploids in different temperatures

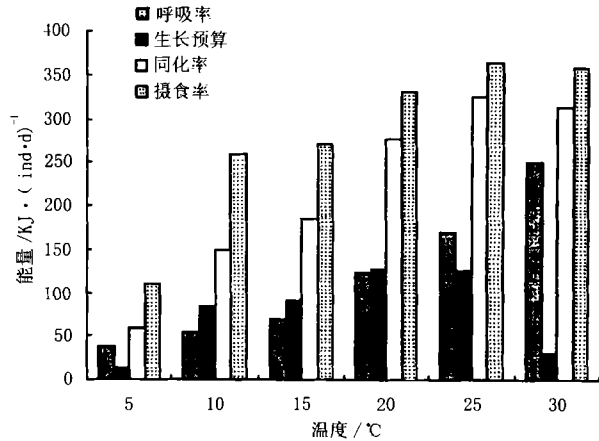


图2 不同温度下牡蛎三倍体的能量分配

Fig.2 The energy distribution of triploids in different temperatures

表2 三倍体太平洋牡蛎与二倍体在不同温度下的能量分配和净生长效率的比较

Tab.2 Comparison of energy distribution and net growth efficiency of triploids with diploids in different temperatures

温度(°C)	倍性	同化效率(%)	净生长效率(K <sub>2</sub> , %)	毛生长效率(K <sub>1</sub> , %)	R/A(%)	P/R(%)
5	2n	45.00	4.01	1.79	87.66	1.27
	3n	54.00	21.77	11.75	60.53	38.16
10	2n	50.00	55.71	27.85	39.59	147
	3n	59.51	56.99	33.91	31.02	201
15	2n	59.00	51.70	30.5	45.36	109
	3n	68.00	51.36	34.92	38.43	132
20	2n	71.44	48.20	34.43	54.53	85.78
	3n	84.00	46.90	39.40	44.65	104
25	2n	80.00	35.04	28.04	59.76	57.58
	3n	89.00	39.73	35.36	51.54	76.64
30	2n	78.82	4.49	3.54	87.58	5.79
	3n	88.30	10.07	8.89	78.78	12.91
平均	2n	67.25	33.91	22.81		
	3n	77.01	37.37	28.78		

## 2.2 牡蛎 3n 和 2n 的能量转化效率和能量收支

牡蛎 3n 与 2n 能量转换效率如表 2。经方差检验,温度和倍性对 K<sub>1</sub> 的影响均达到极显著水平(F<sub>tem</sub> = 186.061, P < 0.001; F<sub>ploid</sub> = 58.416, P ≤ 0.01),但 K<sub>2</sub> 变异的 97% 是来源于温度(F<sub>tem</sub> = 35.157, P ≤ 0.01),倍性对 K<sub>2</sub> 未表现出显著影响,这可能是由于同化能量和生长能量均受到倍性显著作用所致。

由表 1 数据可给出牡蛎在 5~30°C 条件下,体重(53.50 ± 20.26)mg 时 3n 与 2n 能量收支平衡方程:

$$2n: 100C = 41.66R + 22.81P + 31.88F + 3.65U$$

$$3n: 100C = 40.65R + 28.78P + 23.03F + 7.54U$$

对表1进行方差分析的结果表明,温度和倍性均对牡蛎氨氮排泄率有极显著的影响( $F_{tem} = 40.621$ ,  $P < 0.001$ ;  $F_{ploid} = 79.48$ ,  $P < 0.001$ ), 3n的排泄能量显著高于2n,约为2n的2.06倍。

### 2.3 牡蛎3n和2n的性腺指数

由表3可见,3n牡蛎性腺指数平均是5%,极值4.2%和7.5%;2n平均为25.6%,变幅在19.1%~33.8%。经方差检验,倍性对性腺指数的影响达到显著水平( $F_{ploid} = 20.843$ ,  $P \leq 0.01$ )。

表3 牡蛎3n和2n性腺的比较

Tab.3 Comparison of gonad index of triploids with diploids

倍性	体重(干重,mg)	性腺		软体部		性腺指数(%)
		$mg \cdot ind^{-1}$	$kJ \cdot ind^{-1}$	$mg \cdot ind^{-1}$	$kJ \cdot ind^{-1}$	
2n	80.47 ± 10.81	16.47 ± 5.66	0.7627 ± 0.2620	64 ± 7	8.932 ± 0.9665	25.6 ± 7.50
3n	64.4 ± 27	3.07 ± 1.81	0.1423 ± 0.0842	61.33 ± 25.97	8.56 ± 3.62	5.0 ± 2.21

## 3 讨论

对太平洋牡蛎3n和2n能量收支特征比较表明,两者的生长余力(the scope of growth)存在明显的差别,这与在养殖周期中对牡蛎生长特征调查结果是一致的。许多材料表明,生长一年的3n太平洋牡蛎体重约为2n的1.2倍<sup>[2]</sup>至1.5倍<sup>[3]</sup>,最高可达到1.7倍<sup>[4]</sup>。3n的这种生长优势在其它种类中也表现得十分普遍和明显,例如,1.5~2年龄的3n悉尼岩牡蛎平均体重是2n的1.3倍至1.4倍<sup>[2,5]</sup>;显然,牡蛎3n与2n生长性状方面的差别应取决于动物能量代谢对策的不同。首先,3n牡蛎由于增加了一套染色体,杂合度增加。许多作者的研究表明,美洲牡蛎、太平洋牡蛎和 *Macoma balthica* 生长率、体重均与个体多态位点杂合度呈正相关。目前的资料显示,与贝类能量代谢相关的多态位点等位基因酶包括酯酶-1、酯酶-3、葡萄糖变位酶-1、6磷酸葡糖酸脱氢酶和磷酸葡糖异构酶等。已有许多报道认为,杂合度影响能量代谢特征的生理学机理主要是,(1)杂合度高的个体具有较低的耗氧率,能够更有效地利用能量;据 Koehn 和 Schumway<sup>[6]</sup>报道,美洲牡蛎的生长率随个体的杂合度增加而升高,常规代谢(routine metabolism)却随杂合度增加而降低;Garton等<sup>[7]</sup>考察了 *Mulinia lateralis* 能量转化效率与个体杂合度的关系,也发现了相同的规律。本实验3n与2n的耗氧率虽未表现出明显差别,但协方差分析表明,在相同体重下3n耗氧率均略低于2n,同时前者的同化效率显著高于后者。(2)营养代谢调节机制上的差异。由表1所作方差分析表明,3n的排泄能量显著高于2n。水生动物氨氮排泄能量增加的原因比较复杂,或由于身体组织蛋白质分解代谢所致,或与食物蛋白质水解、体内进行蛋白质合成有关。当营养状况良好,动物具有较高同化效率时,氨氮排泄量增加应与体内蛋白质合成和生长过程中氨基酸氧化的脱氨基作用有关。上述现象可能说明3n牡蛎较2n具有更为活跃的蛋白质代谢和周转。曾志南等<sup>[8]</sup>对2n和3n太平洋牡蛎生化成分比较结果显示,3n牡蛎蛋白质、糖原和脂类含量周年均显著高于2n。

另外,3n牡蛎相对于2n能量学上的优势尚由于两者繁殖生物学不同所致。一龄3n牡蛎的性腺指数平均为5%,显著低于2n的25.6%。通常,双壳贝类的性腺指数随个体大小增加。当个体干重由50mg增至200mg时,性腺指数可由20%~30%提高到50%~60%<sup>[9]</sup>。3n性腺发育程度非常低,意味着动物软体部组织中储备的能量很少消耗于生殖细胞发育,大部分能量分配到了营养生长。

温度实验还表明,在20℃时,2n的P/R值为74%,并在30℃下生长预算出现负值;相比之下,3n在20℃时P/R值为102%,虽然在30℃时有明显降低,但仍然维持正的能量收支。显然,倍性对能量分配造成的差异程度尚受到温度的显著影响,而温度是性腺成熟度的指标。Davis<sup>[10]</sup>发现,在7~8月份,3n太平洋牡蛎相对于2n生长优势的程度决定于其间的最高水温,即20℃时的生长优势明显大于16℃时。水温越高,2n分配于生殖细胞发育的能量就越多。据 Muki Shigel等<sup>[11]</sup>报道,在8~15℃时,太平洋牡蛎2n的软体部重量和肥满度均大于3n,因为2n具有发育良好的性腺组织;但在30℃下,由于3n性

腺发育程度很低,其组织中糖原、蛋白质含量、生长率和肥满度反而高于 2n。从能量学的角度分析,在持续性高温下,性腺发育成熟和储存糖原过度损耗是造成牡蛎能量失衡、继而引起动物“夏季死亡”的重要原因。由此可见,牡蛎 3n 比 2n 能够更加有效地抵御“夏季死亡”造成的危害<sup>[12]</sup>,取决于能量利用对策上的优势。另外,3n 牡蛎具有较高的能量转化效率可减少种群所产生的生物性沉降对养殖环境的影响,在一定程度上可缓解目前养殖海区的自身污染状况。

### 参考文献:

- [1] 巩宁,宋坚,丁君,等. 双壳类贝类活体倍性快速检验技术[J]. 海洋科学, 2000, 24(9): 17-18.
- [2] Hand R E, Nell J A, Maguire G B. Studies on triploid oysters in Australia. X. Growth and mortality of diploid and triploid Sydney rock oysters *Saccostrea commercialis* (Iredale and Roughley) [J]. J Shellfish Res, 1998, 17 (4): 1115-1127.
- [3] 张国范,王子臣,常亚青,等. 三倍体长牡蛎浮筏养殖技术的研究[J]. 中国水产科学, 2000, 7(1): 68-72.
- [4] Akashige S, Fushimi T. Growth, survival, and glycogen content of triploid Pacific oysters *Crassostrea gigas* in the waters of Hiroshima, Japan [J]. Jap Fish Sci Soc, 1992, 58: 1063-1071.
- [5] Nell J A, Cox E, Smith I R, et al. Studies on triploid oysters in Australia. I. The farming potential of triploid Sydney rock oysters *Saccostrea commercialis* (Iredale and Roughley) [J]. Aquac, 1994, 126: 243-25.
- [6] Koehn R K, Shumway S E. A genetic/physiological explanation for differential growth rate among individuals of the American oyster *Crassostrea virginica* (Gmelin) [J]. Mar Biol Lett, 1982, 3: 35-42.
- [7] Garton D W, Koehn R K, Scott T M. Multiple locus heterozygosity and the physiological energetics of growth in the coot clam, *Mulinia lateralis*, from a natural population [J]. Genetics, 1984, 108: 445-455.
- [8] 曾志南,林琪,吴建绍,等. 二倍体和三倍体太平洋牡蛎 (*Crassostrea gigas*) 肉重和生化成分的周年变化 [J]. 海洋科学, 1999, 5: 54-56.
- [9] Rodhouse P G. Energy transformations by the oyster *Ostrea edulis* L. in a temperate estuary [J]. J Exp Mar Biol Ecol, 1978, 34, 1-22.
- [10] Davis J P. Physiology and energetic relating to weight loss and glycogen utilization during starvation in diploid and triploid Pacific oysters [J]. J Shellfish Res, 1989a, 7: 549 (abstract).
- [11] Muki S, Bruce B, Roger M. Effects of elevated temperature on growth, gametogenesis, physiology, and biochemical composition in diploid and triploid Pacific oysters *Crassostrea gigas* Thunberg [J]. J Exp Mar Biol Ecol, 1992, 161: 15-25.
- [12] Perdue J A, Beattie J H, Chew K K. Some relationships between gametogenic cycle and summer mortality phenomenon in the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) in Washington State [J]. J Shellfish Res, 1981, 1: 9-16.