

# 沙蚕科的研究进展

## Research progress of Nereididae

蒋霞敏<sup>1</sup>, 柳敏海<sup>2</sup>

(1. 宁波大学 生命学院, 浙江 宁波 315211; 2. 浙江省舟山市水产研究所, 浙江 舟山 316000)

中图分类号: S963

文献标识码: A

文章编号: 1000-3096(2008)04-0082-05

沙蚕科(Nereididae)属环节动物门(Annelida)、多毛纲(Polychaeta)、沙蚕目(Nereidida),为重要的经济多毛类。其含丰富的蛋白质,是鱼、虾、蟹等优质饵料;是优质钓饵,被称为“万能钓饵”。其味道鲜美,且具药用价值。随着海水养殖的发展,沙蚕在改良池塘底质,治理环境污染的作用,选择以移养沙蚕为重点的生态养殖越来越发挥明显作用。养殖沙蚕就海水养殖本身而言,也起到促进生产发展,转换养殖形式的重要作用。沙蚕经济价值高、出口量大,是中国出口创汇的重要产品之一<sup>[1-3]</sup>。作者将国内外对沙蚕科的研究概况综述如下。

## 1 沙蚕的分类

对沙蚕分类研究是随着多毛类分类研究发展而发展的。高哲生、金德祥<sup>[4]</sup>20世纪30年代开始对多毛类进行研究。在中苏合作(1957~1960年)下,吴宝铃推动了中国多毛类研究的进展。从70年代以来进行生态调查,提供了大量的标本,发表了大量的研究论文。吴宝铃等<sup>[5]</sup>写了《中国近海沙蚕科的研究》一书。黄宗国<sup>[6]</sup>对沙蚕科进行了系统的记录。孙瑞平和杨德渐<sup>[7]</sup>介绍了中国沙蚕科3亚科20属74种。

## 2 繁殖生物学

### 2.1 沙蚕的群浮习性

沙蚕的某些种类,在生殖季节,身体的中后半部形成生殖细胞,刚毛叶呈叶状或扇状,疣足的舌叶加宽变扁,即异沙蚕相(heteronereis phase)。当受到温度和月相的刺激,雌雄两性到海面游泳,雌的在前产卵,雄的在后排精,进行体外受精。日本刺沙蚕(*Neanthes japonica*)往往雌雄个体迁移到淡水中交配和生殖<sup>[8]</sup>。吴宝铃等<sup>[5]</sup>研究沙蚕的群浮与月相的关系指出中沙沙蚕(*Nereis zhongshaensis*)在满月群浮,日本刺沙蚕在新月群浮;杨宇等<sup>[9]</sup>指出多齿沙蚕(*Nereis multigintha*)在新月和满月之间出现群浮,

在日落后1h开始群浮,持续3h;蒋霞敏等<sup>[10]</sup>对双齿围沙蚕(*Perinereis aibuhitensis*)群浮现象进行了研究。结果表明,双齿围沙蚕的群浮出现在4月下旬至10月中旬,海水表层温度在19.0~26.2℃,在新月或满月之前出现群浮,大潮来临前2~4d数量最多。群浮还受日照的制约,表现出半月相型群浮周期。

### 2.2 沙蚕的性信息素

繁殖最后阶段,如性别的辨认和群浮的同步是由一组性信息素来协调的。性信息素存在于成熟的雌雄体腔液中,并释放到海水中<sup>[11-14]</sup>。Zeek<sup>[15]</sup>确定杜氏阔沙蚕(*Platynereis dumerilii*)的性信息素是5-甲基-3-庚酮。5-甲基-3-庚酮的作用是使成熟的沙蚕在婚舞时增加游动速度和诱导围绕异性个体周围做小圈运动<sup>[16]</sup>。它也是琥珀刺沙蚕(*Neanthes succinae*)、游沙蚕(*Nereis pelagica*)、多齿沙蚕和双管阔沙蚕(*Platynereis bicanaliculata*)的性信息素<sup>[16,17]</sup>。朱明远等<sup>[18]</sup>在日本刺沙蚕中没有发现5-甲基-3-庚酮,而发现辛二烯-3,5-二酮-2,它可以影响群浮个体在配子释放之前婚舞的游动速度,但不诱导配子释放。Zeek等<sup>[12]</sup>报道了嘌呤核苷酸、L-谷氨酸和L-谷氨酸盐是琥珀刺沙蚕性信素的组成部分;半胱氨酸-谷胱甘肽的二硫化物是琥珀刺沙蚕精子释放的性信素,最低作用浓度为 $0.6 \times 10^{-7}$  mol/L。

### 2.3 卵子及早期发育的研究

周一宾等<sup>[19]</sup>对大连湾双齿围沙蚕卵子研究表明,卵母细胞卵黄合成开始于3~4月,4~6月快速生长后,于6月底~7月初进入产卵期。卵细胞发育

收稿日期:2004-03-18;修回日期:2006-07-27

基金项目:浙江省科技厅重点科研项目(2005C22043)

作者简介:蒋霞敏(1957-),女,浙江舟山人,教授,主要从事水产养殖和饵料生物培养,电话:0574-87148553, E-mail:jiangxiamin@sina.com

的起始温度为 5℃。当海水积温达到 1 228 ~ 1 449℃·h 时,沙蚕出现群浮和产卵高峰。变温作用对沙蚕能量分配具有重要作用。朱明远等<sup>[20]</sup>报道了多齿围沙蚕只有经历低温培养(4℃)才能有效地升温诱导其群浮。Abrantes 等<sup>[21]</sup>观察了杂色刺沙蚕(*Nereis diversicolor*)卵子发生周期,与 Olive 等<sup>[22]</sup>, Mettam<sup>[23]</sup>的结果基本相同,并比较了不同区域里的杂色刺沙蚕的卵子发生与早期幼体出现的时间。

双齿围沙蚕的怀卵量为 191 900 粒左右,成熟的卵细胞圆球形,卵径 195 ~ 205 μm;杂色刺沙蚕卵径为 180 ~ 220 μm;日本刺沙蚕<sup>[24,25]</sup>卵子浅绿色,平均卵径 170 μm;腺带刺沙蚕<sup>[26]</sup>(*Neanthes glandicincta*)的怀卵量为 5 000 ~ 25 000 粒,成熟的卵子扁

球形,长径平均为 266 μm,短径平均为 200 μm。多齿围沙蚕<sup>[27]</sup>产卵量一般为 20 000 ~ 30 000 粒左右;受精卵在水温 20℃以下时,不能正常发育,但在 23 ~ 30℃时可发育孵出幼体。表 1 对几种沙蚕的胚胎和幼虫发育进行了比较。

Rees 和 Olive<sup>[28]</sup>报道了外界光周期的变化影响绿沙蚕(*Nereis virens*)卵母细胞蛋白质的合成,并鉴定出激素参加沙蚕卵母细胞生长的调节。Olive 等<sup>[29]</sup>以绿沙蚕为模型分析了沙蚕繁殖的季节性和发育的同步性的各种因素。Ushakova 等<sup>[30]</sup>在不同盐度下观察了绿沙蚕受精和早期发育。结果表明,盐度为 22 ~ 34 时绿沙蚕成功受精,且发育很好,盐度为 14 ~ 45 均能够变态。

表 1 几种沙蚕的胚胎和幼虫发育的比较

| 发育阶段     | 双齿围沙蚕     |             | 日本刺沙蚕 <sup>[24,25]</sup> |         |      |       | 腺带刺沙蚕 <sup>[26]</sup> |             |
|----------|-----------|-------------|--------------------------|---------|------|-------|-----------------------|-------------|
|          | 发育时间      | 温度(℃)       | 发育时间                     | 温度(℃)   | 发育时间 | 温度(℃) | 发育时间                  | 温度(℃)       |
| 人工受精     | 0         | 19.5 ~ 21.3 | 0                        | 14 ~ 15 | 0    | 7     | 0                     | 25.0 ~ 29.3 |
| 第一极体     | 2 h       | 19.5 ~ 21.3 | 2 h                      | 14 ~ 15 | 2 h  | 7     | 33 min ±15 min        | 25.0 ~ 29.3 |
| 第二极体     | 2.7 h     | 19.5 ~ 21.3 |                          |         |      |       | 63 min ±30 min        | 25.0 ~ 29.3 |
| 第一次分裂    | 2.8 h     | 19.5 ~ 21.3 | 3 h                      | 14 ~ 15 | 4 h  | 7     | 2 h 5 min ±7 min      | 25.0 ~ 29.3 |
| 多细胞期     | 7.5 h     | 19.5 ~ 21.3 |                          |         | 10 h | 7     |                       |             |
| 囊胚期      | 8.8 h     | 19.5 ~ 21.3 |                          |         | 20 h | 7     | 16 h ±5 h             | 25.0 ~ 29.3 |
| 原肠期      | 15 h      | 19.5 ~ 21.3 | 1 d                      | 14 ~ 15 | 2 d  | 9     | 29 h ±7 h             | 25.0 ~ 29.3 |
| 前担轮幼虫期   | 34 h      | 19.5 ~ 21.3 | 2 d                      | 14 ~ 15 | 3 d  | 9.5   | 43 h ±4 h             | 25.0 ~ 29.3 |
| 后担轮幼虫期   | 51 ~ 57 h | 19.5 ~ 21.3 | 4 d                      | 14 ~ 15 | 5 d  | 11    | 58 h ±12 h            | 25.0 ~ 29.3 |
| 膜内疣足幼虫   | 60 h      | 19.5 ~ 21.3 |                          |         |      |       |                       |             |
| 3 刚节疣足幼虫 | 3 d       | 19.5 ~ 21.3 | 5 d                      | 14 ~ 15 | 8 d  | 12.5  | 77 h ±13 h            | 25.0 ~ 29.3 |
| 4 刚节疣足幼虫 | 7 d       | 19.5 ~ 21.3 | 9 d                      | 14 ~ 15 | 12 d | 14    |                       |             |

### 3 生态习性

#### 3.1 沙蚕的分布

不同种沙蚕对环境有一定的选择,鲁琳<sup>[31]</sup>报道红角沙蚕(*Ceratonereis erythraeensis*)、腺带刺沙蚕和东海刺沙蚕(*Neanthes donghaiensis*)主要生活在高潮区的砂质沉积物中;双齿围沙蚕是高潮区的优势种,但分布在细颗粒砂质黏土沉积物中。蔡立哲等<sup>[32]</sup>认为沙蚕分布取决于许多因素,而底质、盐度是制约分布的主要因素,温度和水动力扰动也有重要作用。孙瑞平等<sup>[7]</sup>对各种沙蚕地理分布做了详细的记录。

#### 3.2 沙蚕的摄食与生长

Cammen<sup>[33]</sup>测定了琥珀刺沙蚕的摄食率为 3.5 mg/(mg·d)。Tsuchiya 等<sup>[34]</sup>用沉积物中的不同食物成分喂食日本刺沙蚕,研究了它的摄食习性

和食物源种类。王诗红等<sup>[35]</sup>研究了丁字湾北部泥质潮间带不同体长日本刺沙蚕幼虫个体对底栖微藻的摄食率。结果表明,日本刺沙蚕的个体摄食率与虫体体长呈正相关,其总体摄食率为  $0.5399 \times 10^{-3} \text{ h}^{-1}$ ,相当于摄食底栖微藻  $0.1985 \mu\text{g}/(\text{cm}^2 \cdot \text{h})$ 。王诗红等<sup>[36]</sup>研究了日本刺沙蚕摄食自然沉积物。日本刺沙蚕在摄食沉积物时偏向于选择较大的颗粒,摄食率为  $5.71 \text{ mg}/(\text{mg} \cdot \text{d}) \pm 2.76 \text{ mg}/(\text{mg} \cdot \text{d})$ 。郑金宝<sup>[27]</sup>报道多齿围沙蚕成虫食性为杂食性。蒋霞敏等<sup>[37]</sup>的研究表明双齿围沙蚕幼虫食性为草食性,幼虫和个体较小的沙蚕主要摄食单细胞藻类,以底栖硅藻、扁藻等为佳;长到 3 ~ 4 cm 后,以杂食性为主,能摄食动、植物碎片、腐屑,还能有效利用污泥中的蛋白质。Gilbert 等<sup>[38]</sup>以藻和脂肪族的水解纤维素混合物喂绿沙蚕,有 34.9%的水解纤维素在粪便中,肠子里有 3.1%水解纤维素,说明了沙蚕在摄食的过

程中能显著地改变海洋生态系统中的沉积物。Tita 等<sup>[39]</sup>报道了绿沙蚕在摄食过程中在沉积物中的活动影响了小型底栖生物的分布。Tsuchiya 等<sup>[40]</sup>报道日本刺沙蚕的重要食物是细菌。Meziane 等<sup>[41]</sup>将不同的海洋浮游植物破碎作为杂色刺沙蚕幼体的食物。结果表明,生长最好的是以绿藻(*Enteromorpha* sp.)为食物的幼体,可能是新鲜的植物上的微生物数量多的缘故,所以以新鲜的海洋浮游植物为食物的幼体生长率高。Bock 等<sup>[42]</sup>研究了绿沙蚕物种内食性的可塑性,并与 Mayer 等<sup>[43]</sup>对物种间的食性的可塑性研究结果进行了比较。Ahrens 等<sup>[44]</sup>对不同大小的琥珀刺沙蚕消化化学物质和吸收食物的效率进行了分析,与成体相比,幼体对有机污染物的反映较敏感;吸收效率显著降低。Last 等<sup>[45]</sup>报道了光周期影响绿沙蚕的生长。Abrantes 等<sup>[21]</sup>报道了杂色刺沙蚕从幼虫到 2 cm 的生长率为 0.16 ~ 0.20 mm/d,且沙蚕的生长与体腔、颚的大小有关。

#### 4 沙蚕的生化组成分析

俞大维<sup>[46]</sup>最先对沙蚕进行了生化组成分析。刘向辉等<sup>[47]</sup>报道了对双齿围沙蚕营养成分的分析。沙蚕组织内含有 57.43% 的氨基酸,其中谷氨酸为 10.288%; 14.24% 的脂肪,其中 EPA 含量为 6.5343%,还含有大量的 Zn, I 和 Se 等元素。蒋霞敏的研究表明不同养殖地的双齿围沙蚕的营养成分的含量差异显著,同一地区的沙蚕在其不同的生产发育阶段,其体内的营养成分也有所变化。Hoeger 等<sup>[48]</sup>报道日本刺沙蚕在盐度为 6 ~ 44 的适应条件下  $\beta$ -丙氨酸和氨基乙酸占自由氨基酸的 35% ~ 60%。Scaps 等<sup>[49]</sup>测定了杂色刺沙蚕体中乙酰胆碱脂酶在不同盐度、温度下的活性,当盐度为 30, 温度逐渐增加的时候,乙酰胆碱脂酶的活性有降低的趋势,而盐度为 15 时没有这种趋势;盐度对乙酰胆碱脂酶活性影响比温度对乙酰胆碱脂酶活性影响显著。Takagil 等<sup>[50]</sup>测定了杂色刺沙蚕的肌肉血红蛋白由 120 个残基组成。

#### 5 沙蚕的人工育苗研究

美国于 20 世纪 70 年代获得沙蚕人工繁殖成功,日本在 1979 年也能够进行沙蚕的人工繁育。中国对沙蚕人工育苗研究较晚。郑金宝<sup>[27]</sup>进行了多齿围沙蚕的繁殖及培育的初步研究。林继辉和符泽雄<sup>[51]</sup>进行了双齿围沙蚕育苗小型试验。王冲<sup>[52]</sup>进行了双齿围沙蚕生产性育苗试验。利用对虾育苗室及其设备,采捕自然海域上浮的异沙蚕体,♀♂为 3:1 配比产卵,孵化密度 50 万 ~ 100 万粒/m<sup>3</sup>。经

35 d 培养,幼体平均体长 1.5(0.5 ~ 3.0) cm, 136 m<sup>2</sup> 出苗量 455 万条,平均 32 625 条/m<sup>2</sup>。3 刚节幼虫至 4 刚节幼虫成活率 70%, 4 刚节幼虫至底栖成活率 49.4%, 底栖后至出池成活率 47.9%。蒋霞敏等育出平均体长 2.34 cm 的双齿围沙蚕幼体 13.16 kg, 获得育苗的初步成功。获得了双齿围沙蚕的育苗条件:水温 25 ± 1, 盐度 15 ~ 22, EDTA-Na<sub>2</sub> 5 × 10<sup>-6</sup>, 青霉素或土霉素 1 × 10<sup>-6</sup>。水质控制:培育前期(4 刚节疣足幼虫期前)采取日添加水 5 ~ 10 cm, 培育后期日换水 2 次,换水量为 1/2 ~ 1/3。3 刚节疣足幼虫期末起投喂新月菱形藻、微绿球藻、球等鞭金藻等。4 刚节疣足幼虫期起增投扁藻、角毛藻等。投喂的密度视幼体密度和水色而定,一般每日投饵 1 ~ 2 次为宜。当幼体发育至 5 刚节疣足幼虫时,便转入底栖生活,此时需及时投放泥或细沙附着基。5 刚节疣足幼虫期开始投放消毒过的细泥沙(60 ~ 80 目过滤),厚度约 1 cm。以后随着幼体生长逐渐增加沙的厚度,以利幼体生长与穴居。侯洪建等<sup>[53]</sup>报道了双齿围沙蚕土池育苗技术。

#### 6 沙蚕增养殖

王美珍<sup>[54]</sup>报道了在杭州湾滩涂进行沙蚕人工增养殖;王希升等<sup>[55]</sup>报道了对日本刺沙蚕的养殖情况;蔡清海<sup>[56]</sup>、顾晓英等<sup>[57]</sup>分别报道了沙蚕的养殖技术。黄猛<sup>[58]</sup>对双齿围沙蚕养殖中要注意的事情做了详细的介绍。目前养殖方式有滩涂蓄水精养、滩涂粗放养殖、池塘养殖和工厂化人工养殖以及程岩雄等<sup>[59]</sup>报道的沙蚕滩涂套养贝类模式。

#### 7 沙蚕的基因

Kulakova 等<sup>[60]</sup>在绿沙蚕中发现从轮幼虫期开始有 *Hox* 基因 *Nvr-Post1* 的表达,随着沙蚕的发育而逐渐变弱,最后到 *nectochaete* 阶段和幼体中消失。Lelievre-Chotteau 等<sup>[61]</sup>和 Bocquet-Muchembled 等<sup>[62]</sup>分别对杂色刺沙蚕表达的 *ets* 基因进行了分析。赵百慧等<sup>[63]</sup>利用 RACE 方法,首次从天然海洋生物双齿围沙蚕消化道上皮细胞内获得编码某功能的丝氨酸内肽酶的序列,并进行了克隆和测序。

#### 参考文献:

- [1] 杨德渐,孙瑞平. 中国近海多毛环节动物[M]. 北京:农业出版社,1988.
- [2] 周一兵. 沙蚕移植在对虾养殖中的应用及生态效益[J]. 生物学通报,1999,34(11):12-14.
- [3] 黄猛,陈百尧,龚琪本. 不容忽视的海水增养殖资源——沙蚕[J]. 中国渔业经济,2002,1:44-45.

- [4] 高哲生. 青岛沿海之多毛目环节动物[J]. 山东大学科学丛刊, 1933, 1: 437-451.
- [5] 吴宝铃, 孙瑞平, 杨德渐. 中国近海沙蚕科研究[M]. 北京: 海洋出版社, 1981. 185-192.
- [6] 黄宗国. 中国海洋生物种类与分布[M]. 北京: 海洋出版社, 1994. 351-371.
- [7] 孙瑞平, 杨德渐. 中国动物志[M]. 北京: 科学出版社, 2004. 63-221.
- [8] 武汉大学, 南京大学, 北京师范大学. 普通动物学(第二版)[M]. 北京: 高等教育出版社, 1983. 161-164.
- [9] 杨宇, 朱明远, 吴宝铃. 多毛类多齿围沙蚕的群浮[J]. 青岛海洋大学学报, 1992, 22(3): 49-53.
- [10] 蒋霞敏, 郑忠明. 双齿围沙蚕群浮现象的初步观察[J]. 动物学杂志, 2002, 37(5): 54-56.
- [11] Zeeck E, Carsten T, Beckmann M, et al. Cysteine-glutathione disulfide, the sperm-release pheromone of the marine polychaete *Nereis succinea* (Annelida: Polychaeta) [J]. **Chemoecology**, 1998, 8: 33-38.
- [12] Zeeck E, Harder T, Beckmann M. Inosine, L-glutamic acid and L-glutamine as components of a sex pheromone complex of the marine polychaete *Nereis succinea* (Annelida: Polychaeta) [J]. **Chemoecology**, 1998, 8: 77-84.
- [13] Boilly-Marer Y, Lassalle B. Electrophysiological responses of heteronereids stimulate with sex pheromones (Annelida polychaeta) [J]. **J Exp Zool**, 1978, 205: 119-124.
- [14] Boilly-Marer P, Lassalle B. Electrophysiological responses of the central nervous system in the presence of homespecific and heterospecific sex pheromones in nereids (Annelida, Polychaeta) [J]. **J Exp Zool**, 1980, 213: 33-39.
- [15] Zeeck E, Hardege J, Bartels Hardege H, et al. Sex pheromone in a marine polychaete: determination of the chemical structure[J]. **J Exp Zool**, 1988, 246(3): 285-292.
- [16] 朱明远, 杨宇, 吴宝铃. 沙蚕科性信息素的种间作用[J]. 海洋学报, 1992, 14(5): 95-100.
- [17] Zeeck E, Hardege J D, Willig A, et al. Sex pheromones in marine polychaetes: Steroids from ripe *Nereis succinea*[J]. **Steroids**, 1994, 59: 341-344.
- [18] 朱明远, 杨宇, 吴宝铃. 日本刺沙蚕的性信息素研究[J]. 黄渤海海洋, 1995, 13(1): 40-46.
- [19] 周一兵, 王宏. 大连湾双齿围沙蚕 (*Perinereis aibuhitensis*) 卵子生成周期及其与温度和光照时间的关系[J]. 大连水产学院学报, 1995, 10(2): 9-17.
- [20] 朱明远, 杨宇, 吴宝铃. 温度和月向对多齿围沙蚕 (*Perinereis muntia* Savigna) 的群浮诱导[J]. 动物学报, 1993, 39(2): 221-225.
- [21] Abrantes A, Pinto F, Moreira M H. Ecology of the polychaete *Nereis diversicolor* in the Canal de Mira (Riad Aveiro, Portugal): population dynamics, production and oogenic cycle[J]. **Acta Oecologica**, 1999, 20(4): 267-283.
- [22] Olive P J W, Garwood P R. Gametogenic cycle and population structure of *Nereis (Hediste) diversicolor* and *Nereis (Nereis) pelagica* from North East England[J]. **J Mar Biol Assoc U K**, 1981, 61: 193-213.
- [23] Mettam C, Santhanam V, Havard M S C. The oogenic cycle of *Nereis diversicolor* under natural conditions [J]. **J Mar Biol Assoc U K**, 1982, 62: 637-645.
- [24] 黄凤鹏, 丘建文, 吴宝铃. 日本刺沙蚕 *Neanthes japonica* (Izuka) 大规模育苗的初步研究[J]. 黄渤海海洋, 2001, 19(4): 76-80.
- [25] 孙瑞平, 吴宝铃, 杨德渐. 中国海日本刺沙蚕研究[J]. 山东海洋学院学报, 1980, 10(3): 100-110.
- [26] 曾忠汉, 王子贤. 腺带刺沙蚕的早期发育[J]. 热带海洋, 1995, 14(2): 83-89.
- [27] 郑金宝. 多齿围沙蚕的繁殖及培育的初步研究[J]. 集美大学学报(自然科学版), 2000, 5(2): 38-43.
- [28] Rees S W, Olive P J W. Photoperiodic changes influence the incorporation of vitellin yolk protein by oocytes of the semelparous polychaete *Nereis (Neanthes) virens*[J]. **Comparative Biochemistry and Physiology Part A**, 1999, 123: 213-220.
- [29] Olive P J W, Lewis C, Beardall V. Fitness components of seasonal reproduction: an analysis using *Nereis virens* as a life history model [J]. **Oceanologica Acta**, 2000, 23: 377-389.
- [30] Ushakova O O, Sarantchova O L. The influence of salinity on fertilization and larval development of *Nereis virens* (Polychaeta, Nereidae) from the White Sea[J]. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 2004, 30(2): 129-139.
- [31] 鲁琳. 厦门地区软组潮间带多毛类的生态[J]. 台湾海峡, 1996, 15(3): 286-292.
- [32] 蔡立哲, 徐忠明. 海潭岛潮下带多毛类的分布[J]. 厦门大学学报(自然科学版), 1994, 33(4): 537-542.
- [33] Cammen L M. Ingestion rate: an empirical model for aquatic deposit feeders and detritivores[J]. **Oecologia**, 1980, 44: 303-310.
- [34] Tsuchiya M, Kurihara Y. The feeding habits and food sources of the deposit-feeding polychaete, *Neanthes japonica* (Izuka) [J]. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 1979, 36: 79-89.
- [35] 王诗红, 张志南, 吕瑞华. 丁字湾潮间带日本刺沙蚕幼体对底栖微藻的摄食率[J]. 青岛海洋大学学报, 2002, 32(3): 409-414.
- [36] 王诗红, 张志南. 日本刺沙蚕摄食沉积物的实验研究[J]. 青岛海洋大学学报, 1998, 28(4): 587-592.
- [37] 蒋霞敏, 郑忠明, 王美珍, 等. 双齿围沙蚕亲体培育技术试验[J]. 齐鲁渔业, 2001, 18(4): 28-30.

- [38] Gilbert F. Alteration and release of aliphatic compounds by the polychaete *Nereis virens* (Sars) experimentally fed with hydrocarbons[J]. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 2001, 256: 199-213.
- [39] Tita G, Vincx M, Nozais C. Predation and sediment disturbance effects of the intertidal polychaete *Nereis virens* (Sars) on associated meiofaunal assemblages[J]. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 2000, 243: 261-282.
- [40] Tsuchiya M, Kurihara Y. The feeding habits and food sources of the deposit-feeding polychaete, *Neanthes japonica* (Izuka)[J]. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 1979, 36(1): 78-89.
- [41] Meziane T, Retiere C. Growth of *Nereis diversicolor* (L.) juveniles fed with detritus of halophytes[J]. **Oceanologica Acta**, 2002, 25: 119-124.
- [42] Bock J, Mayer L. Digestive plasticity of the marine benthic omnivore *Nereis virens*[J]. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 1999, 240: 77-92.
- [43] Mayer L M, Schick L L, Self R F L, et al. Digestive environments of benthic macroinvertebrate guts: enzymes, surfactants and dissolved organic matter[J]. **J Mar Res**, 1997, 55(4): 785-812.
- [44] Ahrens M J, Hertz J, Lamoure E M, et al. The effect of body size on digestive chemistry and absorption efficiencies of food and sediment-bound organic contaminants in *Nereis succinea* Polychaeta[J]. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 2001, 263: 185-209.
- [45] Last K S, Olive P J W. Photoperiodic control of growth and segment proliferation by *Nereis* (*Neanthes*) *virens* in relation to state of maturity and season[J]. **Marine Biology**, 1999, 134(1): 191-199.
- [46] 俞大维. 杭州地区日本沙蚕的初步研究[J]. 杭州大学学报, 1985, 12(1): 111-118.
- [47] 刘向辉, 戈峰, 潘卫东. 沙蚕组织内几种营养成分分析[J]. 中国海洋药物, 2002, 6: 35-41.
- [48] Hoeger U, Abe H.  $\beta$ -Alanine and other free amino acids during salinity adaptation of the polychaete *Nereis japonica*[J]. **Comparative Biochemistry and Physiology: Part A**, 2004, 137(1): 161-171.
- [49] Scaps P, Borot O. Acetylcholinesterase activity of the polychaete *Nereis diversicolor*: effects of temperature and salinity[J]. **Comparative Biochemistry and Physiology Part C**, 2000, 125(3): 377-383.
- [50] Takagl T, Cox J A. Primary structure of myohemerythrin from the annelid *Nereis diversicolor* [J]. **FEBS Letters FEBS**, 1991, 285(1): 25-27.
- [51] 林继辉, 符泽雄. 人工繁殖双齿围沙蚕的初步研究[A]. 中国水产学会. 全国鱼虾饲料学术讨论会论文集[C]. 北京: 学术期刊出版社, 1988. 193-198.
- [52] 王冲. 双齿围沙蚕人工育苗生产性试验[J]. 水产科学, 2000, 19(1): 33-35.
- [53] 侯洪建, 王世党, 于诗群, 等. 双齿围沙蚕土池育苗技术研究[J]. 齐鲁渔业, 2003, 20(10): 26-27.
- [54] 王美珍. 杭州湾滩涂沙蚕人工增殖养殖技术[J]. 水产养殖. 1999, 2: 5-6.
- [55] 王希升, 王广成, 曹建亭, 等. 日本刺沙蚕的养殖[J]. 齐鲁渔业, 2003, 20(2): 7-8.
- [56] 蔡清海. 沙蚕人工养殖技术[J]. 科学养鱼, 2002, 3: 22.
- [57] 顾晓英, 郑忠明, 蒋霞敏, 等. 沙蚕养殖技术[J]. 饲料与营养, 2002, 7: 64.
- [58] 黄猛. 养好双齿围沙蚕应注意的几个问题[J]. 齐鲁渔业, 2003, 20(9): 36-37.
- [59] 程岩雄, 李利卫. 主养沙蚕滩涂套养贝类模式[J]. 科学养鱼, 2003, 5: 28-29.
- [60] Milana A K, Roman P K, Tatiaua F A, et al. The Abdominal-B-like gene expression during larval development of *Nereis virens* (Polychaeta)[J]. **Mechanisms of Development**, 2002, 115: 177-179.
- [61] Lelievre-Chotteau A. Identification of two ets related genes in a marine worm, the polychaete annelid *Nereis diversicolor* [J]. **FEBS Letters**, 1994, 354: 62-66.
- [62] Bocquet-Muchembled B. Expression and evolution studies of ets genes in a primitive coelomate, the polychaete annelid, *Hediste* (*Nereis*) *diversicolor* [J]. **Comparative Biochemistry and Physiology Part B**, 2002, 132: 685-697.
- [63] 赵百慧, 钱冬萌, 闫志勇, 等. 沙蚕丝氨酸蛋白酶家族相关基因的克隆和测序[J]. 青岛大学医学院学报, 2003, 39(1): 18-22.

(本文编辑: 刘珊珊)