

方格星虫属动物的研究进展

Advances on research of *Sipunculus*

陈细香^{1,2}, 林秀雁¹, 卢昌义¹, 叶 勇¹

(1. 厦门大学 近海海洋环境科学国家重点实验室, 福建 厦门 361005; 2. 福建泉州师范学院 化学与生命科学学院, 福建 泉州 362000)

中图分类号: S945

文献标识码: A

文章编号: 1000-3096(2008)06-0066-05

方格星虫纲(Sipunculidea Haschek, 1883)方格星虫目(Sipunculiformes Cutler et Gibbs, 1985)方格星虫科(Sipunculidae Quatrefages, 1865)方格星虫属(*Sipunculus* Linnaeus, 1766)动物广泛分布于大西洋、太平洋、印度洋、地中海、红海和加勒比海等海域。全世界 11 种, 我国 5 种, 主要分布于东南沿海。

方格星虫动物是中国红树林区的大型底栖经济动物之一, 密度可高达 300 个/m²[1]。它们是著名的海产珍品之一, 味美可口, 营养价值高, 在国内外市场广受欢迎[2]。国内外对方格星虫属部分种类就其分类、种质资源、形态解剖学特征、生理生化以及繁殖发育等方面进行了大量的研究工作。作者综述已有研究成果, 指出今后研究的方向和重点, 旨在为该属动物的进一步研究及其资源的合理保护利用、生物多样性及生态的良性循环提供参考。

1 方格星虫属海洋动物种质资源的研究

1.1 分类

方格星虫属最早由 Bohadsch 于 1761 年命名为 *Syrinx*, 1766 年由 Linnaeus 确定为 *Sipunculus*。之后又有诸多学者如李凤鲁^[3]、Cutler 等^[4] 等进行确认补充。1972 年 Stephen 等^[5] 对方格星虫属作了较系统的专论; 1985 年 Cutler 等^[6] 对本属进行了全面的研究。他们首先将属的分类特征重新修订, 并在属内新订立两个亚属, 即方格亚属(*Sipunculus*)和反孔亚属(*Contraporus*)。把前人已订立的 19 个种进行了比较和修改, 并阐明了它们的种间关系, 认为本属只能成立 10 个有效种和 2 个亚种。1963 年陈义^[7] 订立了一新种拟安氏方格星虫(*Sipunculus angasoides* Chen et Yeh, 1963), 标本采自中国的海南岛。

中国学者李凤鲁^[3,8] 在这方面作了大量工作。1990 年他对中国沿海的方格星虫属动物进行了整理与描述^[3], 纠正及更正了一些同物异名现象; 确认了不同学者对光裸方格星虫(*Sipunculus nudus*) 的命名, 其中包括: Linnaeus; Metalnikoff; Sato; 陈义; Rice 和 Stephen; Stephen 和 Edmonds; Gibbs; Cutler E B, Cutler N J 和 Nishikawa。而且将 *Sipunculus titubans* Selenka 和 *Sipunculus titubans* var. *diptychus* Fischer 以及 *Sipunculus norvegicus vema* Stephen 统一确认为光裸方格星虫。挪威方格星虫(*Sipunculus norvegicus* Danielssen 1868) 是 Danielssen 1868 年定名的, 而不同学者因在不同地域所采集到的标本中有所差异, 出现了不同的学名, 如 *Sipunculus nitidus* Sluiter 1900, *Sipunculus aequabilis* Sluiter 1902, Cutler E B 1977, Cutler E B 和 Cutler N J 1979, *Sipunculus infrons* Sluiter 1902 以及 *Sipunculus titubans* Murina 1976。Peters 于 1850 年定名了印度方格星虫(*Sipunculus indicus* Peters, 1850), 李凤鲁等研究发现 *Sipunculus discrepans* Sluiter 1898, Sato 1935 和 *Xenosiphon indicus* Johnson 1969 是同一个种。

就目前而言, 对方格星虫属乃至星虫动物门(Sipuncula) 的分类主要是依据传统的形态学、解剖学等基本方法进行, 难免有其局限性。Maxmen 等^[9] 利用 DNA 序列分析对星虫动物门进行了系统发育分类的重新界定。

收稿日期: 2005-06-21; 修回日期: 2005-09-05

基金项目: 国家自然科学基金项目(40476040); 福建省自然科学基金项目(D0410006)

作者简介: 陈细香(1972), 女, 福建莆田人, 讲师, 硕士, 厦门大学在职博士研究生, 主要从事环境生态学研究, 电话: 0592-2185748, E-mail: cx02@tom.com; 卢昌义, 通讯作者, 男, 教授, 博导, E-mail: lucy@xmu.edu.cn

1.2 部分种类分布

就目前资料来看,对方格星虫属动物分类研究最多的是光裸方格星虫、挪威方格星虫、强壮方格星虫、拟安氏方格星虫以及印度方格星虫。我国学者李凤鲁在这方面作了大量研究工作。

光裸方格星虫,俗称“沙虫”,广泛分布于大西洋、太平洋、印度洋沿岸,为全球分布种。我国沿海均有分布,尤以广西沿海资源最为丰富。挪威方格星虫分布于地中海,北大西洋,西太平洋,印度洋,红海以及中国东海、南海。强壮方格星虫广布于印度-西太平洋海域,红海、加勒比海亦有报告,我国发现于南海。拟安氏方格星虫目前仅发现于我国海南。印度方格星虫广泛分布于印度-西太平洋的浅海,我国南海和台湾。

2 方格星虫属动物营养价值的研究

方格星虫具有丰富的营养物质。我国多种本草中记载了其食用和药用价值,东南沿海民间称其为“海洋冬虫夏草”,将其作为一种高级补品。闽南人称之为“动物人参”。现代医药研究表明方格星虫含有多种活性物质,能够调节机体多种功能,并含有丰富的蛋白质、微量元素等,具有显著的延缓衰老、抗氧化、抗疲劳、耐缺氧、耐高温等功效,对心血管系统具有明显的保护作用。

现代医学研究表明方格星虫具有多种生物效应,其提取物蛋白质含量高达 55.3%,富含牛磺酸(3.12%)、精氨酸(6.72%)及人体必需氨基酸。此外,Zn, Cu, Ge, Se 等多种微量元素含量也很高,尤其是 Zn 高达 230 $\mu\text{g/g}$ 。

总之,方格星虫富含多种活性成分,具有抗疲劳、延缓衰老、增强免疫、调节血压、耐缺氧、耐高温、催乳,以及滋阴降火、清肺化痰等功效,是一种具有多种机体调节功能的药食佳品,有可能开发成为调节人体多种机能的保健食品或药品^[10-13]。

3 方格星虫属动物形态解剖、繁殖及胚胎发育的研究

3.1 形态解剖

方格星虫属动物一般体大,呈圆筒状。可分为吻与躯干两部分。吻部短,无钩,其上着生三角形乳突,尖端向后,呈鳞状排列。体壁厚,包括角质层、上皮细胞、环肌、纵肌及体腔膜。纵横肌层均分割为肌束,呈带状以致使体表出现方格状。此外,由躯干部背腹面纵肌成束延伸到吻的基部形成收吻肌(2对),以控制吻的出入。

星虫类动物具有发达的体腔,里边充满体腔液。体腔液中包含许多血细胞,如含有蚯蚓血红蛋白(hemerythrin)的红细胞。在体腔液中还含有具吞噬能力的变形细胞以及一种特殊的细胞丛,这些细胞丛排列成囊状或缸状,具纤毛,或固定在体腔膜上,或随体腔液的流动而流动,收集体腔中的代谢产物,最后通过肾脏排出体外。

消化道为一高度盘旋的U形管,肠螺旋纵贯体腔,被许多固肠肌牢牢固着。有直肠盲囊。具2条普利氏管,无细管。纺锤肌在体末端不固着。

神经系统有一对脑神经节,位于食道背面,有围咽神经环及腹神经索,但无膨大的神经节。由脑给出神经到吻部、体壁及收吻肌。在体表、触手及吻上有丰富的感觉细胞,吻的末端背面有一对纤毛窝,称为项器(nuchal organ),可能是其化学感受器^[3,14]。

3.2 繁殖、胚胎发育及幼体生态学

目前对方格星虫属动物繁殖和胚胎发育的研究大部分集中在光裸方格星虫的繁殖生物学及生殖周期等方面,资料较为丰富。

国外学者对星虫类繁殖生物学研究,特别是性腺发育和胚胎及早期个体发育的形态学、组织学及生物学研究做了不少工作^[15-18],至于光裸方格星虫,国外对其繁殖生物学研究也不多,仅报道了坦帕湾种群6月份产卵^[15],那不勒种群7月份产卵^[16]。相比之下国内同行的研究较多^[19-23]。

光裸方格星虫雌雄异体,性比1:1。星虫对于疏松的中细沙底质较为适应,但是否适用于星虫的人工育苗与繁殖还有待进一步研究。体腔内的生殖细胞最初成团附着在具有运动能力的滋养细胞上,卵原细胞经过5个发育时期,即细胞增殖期(1~2 μm)、细胞质生长期(3~30 μm)、滤泡膜形成期(30~70 μm)、胶质膜形成期(70~160 μm)和成熟期($\geq 160 \mu\text{m}$);体腔内全年都有生殖细胞存在,卵细胞分期成熟,分批产卵,7~12月份排卵,翌年5~9月份产卵。精细胞的发生时间与卵细胞同步。精原细胞的发育经过细胞增殖期、细胞生长期、细胞分化期和成熟期4个发育时期;精子分批成熟,多次产出。

光裸方格星虫生殖细胞的起源、滤泡细胞和胶质膜的作用、卵原细胞增殖期、性细胞发育时期的划分、产卵与排卵的重叠和肾管收集成熟精卵机制及产卵等问题是目前国内外学者研究讨论的重点。吴斌^[20]认为滤泡膜主要作为一层营养膜而胶质膜则作为一层保护膜;而兰国宝等^[21]则认为滤泡细胞应为保护膜而胶质膜应为营养膜。作者同意兰国宝的看

法。王庆恒等^[23]参考鱼类生殖细胞发育的分期方式将雄性生殖细胞的发育分为增殖期、生长期、成熟期和变态期,将卵的发育分为小生长期、大生长期、成熟前期、成熟期;他们认为兰国宝^[21]的分类有误,其精卵细胞增殖期是在将壶状细胞复合体尾部误认为是原生殖细胞团的基础上描述的。这有待于进一步的实验验证。

光裸方格星虫的精卵只有经肾管收集并停留一段时间进行最后的“激活包装”才能完全成熟,且具有受精能力^[24]。这是有别于其他大多数无脊椎动物的繁殖特征。受精卵约经 3 h 发育为担轮幼虫,经 24 h 左右发育为海球幼虫。担轮幼虫为卵黄营养型。海球幼虫为浮游生物营养型,摄取单细胞藻类或有机碎屑为食,浮游生活 2~3 周后变态为稚星虫。兰国宝等^[25]用人工授精法获得光裸方格星虫胚胎,用自然受精法获得幼体并观察其发育状况。

尽管 Hatschek^[26]和 Gerould^[27]很早就已研究过方格星虫的胚胎发育,但关于方格星虫幼体生态学的研究较少。国内学者兰国宝等^[28]首先研究了方格星虫幼体生长发育与不同种类饵料的关系。试验结果表明 9 种海产单细胞藻类和面包酵母都是方格星虫幼体的良好饵料,其中以扁藻、等鞭金藻、叉鞭金藻、绿色巴夫藻、牟氏角毛藻和三角褐指藻投喂效果最好,星虫幼体日平均生长率达 46~52 μm ,存活率达 80% 以上。而且指出饵料密度对星虫幼体生长及存活的影响明显;初期幼体宜投喂细胞较小的金藻和角毛藻,后期投喂扁藻。这一研究填补了方格星虫幼体生态学研究的空白,为人工养殖方格星虫提供了饲料保证。

4 方格星虫属动物生理生化的研究

对方格星虫属动物生理生化的研究,主要集中在光裸方格星虫的蚯蚓血红蛋白以及不同 P_{CO_2} 下星虫体内新陈代谢变化等方面。国外学者在这方面作了较多工作。

蚯蚓血红蛋白是唯一的天然非血红素载氧体。它是一种含铁的金属蛋白,存在于为数不多的无脊椎动物体内,如多毛类 (polychaeta)、星虫类 (sipunculida) 和腕足类 (brachiopoda) 等,并在这些动物体内担负着运送和贮存氧的重任。20 世纪 60 年代从星虫类 *Phascolopsis gouldii* 体腔内分离得到蚯蚓血红蛋白,其结构和性质立即引起了化学工作者和生物学家的浓厚兴趣。随后又从其他无脊椎动物及多种组织中分离得到各种形式的蚯蚓血红蛋白,且不同物种、不同组织中其存在形式不完全相同。它们多以八聚体的形式存在于动物体内红细胞中,由相

似的 8 个亚单位组成。每个亚单位相对分子质量为 13 500~13 900。Boeri 等报道了光裸方格星虫蚯蚓血红蛋白中每两个铁原子结合有一个氧分子, Holleman 等指出光裸方格星虫的氧合蚯蚓血红蛋白 (oxyhemerythrin) 中铁的含量为 0.87%^[29], Bates 等^[29]研究了光裸方格星虫蚯蚓血红蛋白热力学和动力学特征,结果指出其氧平衡间存在微弱的点位-点位(同向弯曲式)的交互作用, Hill 常数 n 在 1.0 和 1.4 之间,而且不具波尔效应; 25 $^{\circ}\text{C}$ 时平衡常数 $k = 1.0 \times 10^5 / M$ 。在连二亚硫酸钠存在下氧合蚯蚓血红蛋白的分解不符合一级反应动力学特征,但反应过程趋向于逐渐减速。反应初始时一级反应速率常数为 120/s。

黄勃等^[30]研究了不同生长阶段的光裸星虫的消化酶活性,结果表明淀粉酶和纤维素酶的活力随着个体的增大而增大,脂肪酶活力随着个体的增大而减小,但变化不是很明显。

光裸方格星虫生活在潮间带沉积物中,升高的 CO_2 分压(易导致血碳酸过多症)或氧不足是这种环境的自然特征。Buchner 等^[31]通过描述光裸方格星虫体壁组织分离出的线粒体中依赖 P_{O_2} 的呼吸情况研究了其与氧一致性的能量关系。结果表明 P_{O_2} 在 2.8 和 31.3 kPa 间变化时线粒体的呼吸从 56.5 上升到 223.9 $\text{nmol}/(\text{mg} \cdot \text{h})$,呼吸作用对水杨羟肟酸和 KCN 敏感;利用寡霉素作为 ATP 合酶专性抑制剂研究线粒体的自由基形成和质子泄漏的比率对线粒体的氧消耗和解耦联的参与情况。

Langenbuch 等^[32]调查光裸方格星虫在长期 CO_2 暴露中的效应。实验期间,分别通入循环海水和混合有不同浓度 CO_2 的气体 (P_{CO_2} : 对照组中 0.03 kPa, 实验组中分别为 1.01 和 3.03 kPa)。动物 100% 死亡所需时间从对照组的 220 d (海水 pH 8.10 \pm 0.10) 降到 1% CO_2 时的 64 d (海水 pH 7.05 \pm 0.10)、3% CO_2 时的 15 d (海水 pH 6.55 \pm 0.05)。在 CO_2 的诱导死亡率增加的同时动物的行为习惯也发生了变化。对照组中方格星虫一放在沉积物上就立刻开始挖掘洞穴。相反,1% CO_2 浓度下的方格星虫反应就慢得多,4 周后有些方格星虫就已经很虚弱,无法再掘洞穴,而且几天之内大部分濒于死亡。在高 CO_2 水平(3%),动物从潜伏期的开始就显得懒洋洋的。在 CO_2 诱导的酸毒症现象中,方格星虫表现为减少能量交换,而这正是环境胁迫之下的典型策略。Plrtner 等^[33-35]研究了光裸方格星虫体壁肌肉组织在不同细胞内外 pH 值、 P_{CO_2} 和 $[\text{HCO}_3^-]$ 下氧的消耗情况。认为光裸方格星虫分离的体壁肌肉组

织中有氧代谢的能量转换减少是由于细胞外 pH 较低引起的,最终导致星虫新陈代谢下降^[36]。

5 方格星虫属动物环境毒理学研究

星虫属底栖动物,主要分布在泥沙质底质,属于取食沉积物类型,吞噬底质中的有机质,主要以底质中的有机碎屑和细菌为食。因此与周围环境密切接触,研究其环境毒理学效应尤其重要。然而资料相对比较稀少。

Yan 等^[37]用放射性示踪剂示踪方法研究了重金属 Cd, Cr 和 Zn 暴露下光裸方格星虫体内重金属的生物有效性。星虫对这 Cd, Cr 和 Zn 的吸收率通常较低,分别为 0.001 6~0.002 0, 0.010 7~0.026 9 和 0.023 5~0.046 3(L·g)/d。随着周围环境水中 Zn 浓度增加, Zn 的吸收率以不成比例比较慢的比率增加,表明在 Zn 浓度高时机体可能具有部分调节能力。利用脉冲示踪放射性技术测定金属的同化效率分别为 6%~30% (Cd), 0.5%~8% (Cr) 和 5%~15% (Zn)。试验结果表明沉积物颗粒大小和示踪标记时间(分别为 7 和 30 d)并不影响金属同化率。同时测定了星虫肠液中解吸附后的金属浓度。Cd 的释放率达到 63%,而 Cr 的不到 4%。对 Cd 而言,金属同化率和肠液中金属解吸附释放情况间有很大关系,而对 Cr 和 Zn 而言则不然。因此提出利用星虫肠液金属解吸附释放浓度所进行生物有效性的研究方法能检测 Cd 在生物体内蓄积情况。动力学模型表明 Cd, Cr 和 Zn 在生物体内的蓄积主要取决于对沉积物的取食情况。提出沉积物可能是星虫体内重金属生物积累的直接来源的观点。

6 展望

综上所述,方格星虫属动物的研究取得了大量的成果,重点解决了分类、野生资源的生态、分布的调查、生物学特性、繁殖、营养价值以及生物化学等研究方面的一些重要问题。为了切实保护并利用好这一属物种资源,还需要继续深入地进行以下几个方面的研究。

方格星虫是海洋渔业资源中具有重要经济意义的种类,一直是当地居民挖掘的主要对象。由于长期无休止地乱捕滥挖,使这一经济动物的生境反复地受到严重的破坏,造成资源量急剧下降,甚至危及红树林。为了发展经济以及保护红树林的需要,人工养殖显得尤其重要。广西海洋研究所科技人员经 15 a 攻关,终于取得重大突破,成功培育出了方格星虫人工苗种。这是迄今世界上首次攻克方格星虫浮游幼体至底栖稚虫的变态诱导技术难关^[38],应推广

应用,积极保护本属动物。

研究中发现光裸方格星虫幼体在变态过程中死亡率很高,说明其海球幼体的变态所必需的底质生态条件、食物条件和变态诱导因子等一系列关键性生态因子及生态生理机制尚未确切了解和掌握。因此今后应在这些方面加强研究。

星虫属于红树林区的大型底栖动物,较固定地生活在一定区域的沉积物中或直接以沉积物中的有机颗粒为食,较其他类型滩涂底栖动物富集更高的重金属^[39]。随着工农业生产的迅速发展,重金属等污染物在星虫动物体内的累积,并将附着较高富集的重金属直接或间接进入人类食物。因此希望能利用海洋生态学、毒理学、生物化学、组织学、电镜技术及分子生物学等多种生物技术的综合研究方法对星虫进行全面的生态毒理学研究,而这对海洋经济水产资源保护和餐桌的食品污染防治具有重要意义。

方格星虫属动物种类较多,而目前的研究主要集中在本属动物的分类以及光裸方格星虫的繁殖生物学、胚胎发育和生理生化等方面,资料相对集中、狭窄。因此今后的研究应该扩大研究对象,增加本属其他动物研究内容以丰富本属动物的研究资料。

参考文献:

- [1] 李复雪,高世和,周时强. 福建沿海红树林区的动物资源及其开发利用 [J]. 福建水产, 1989, 4: 18-23.
- [2] 林鹏. 中国红树林生态系 [M]. 北京: 科学出版社, 1997. 115-340.
- [3] 李凤鲁,孔庆兰,史贵田,等. 中国沿海方格星虫属(星虫动物门)的研究 [J]. 青岛海洋大学学报, 1990, 20 (1): 93-99.
- [4] Cutler E B, Cutler N J, Nishikawa T. The Sipuncula of Japan: Their systematics and distribution [J]. *Publ Seto Mar Biol Lab*, 1984, 29 (4/6): 249-322.
- [5] Stephen A C, Edmonds S J. The Phyla Sipuncula and Echiura [M]. London: Trustees of the British Museum (Natural History), 1972.
- [6] Cutler E B, Cutler N J. A revision of the genera *Sipunculus* and *Xenosiphon* (Sipuncula) [J]. *Zoological Journal of Linnean Society*, 1985, 85: 219-246.
- [7] 陈义. 海南岛桥虫类动物调查初步报告 [A]. 中国科学院海洋研究所. 海洋科学集刊(4) [C]. 北京: 科学出版社, 1963. 1-13.
- [8] 李凤鲁,周红,王玮. 中国沿海星虫动物门名录 [J]. 青岛海洋大学学报, 1992, 22(2): 72-88.
- [9] Maxmen A B, King B F, Cutler E B, et al. Evolutionary relationships within the protostome phylum Sipuncula: a molecular analysis of ribosomal genes and his-

- tone H3 sequence data [J]. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 2003, 27: 489-503.
- [10] 黄玉良, 黄群, 黄哲元, 等. 复方星虫口服液对小鼠免疫功能的影响 [J]. 福建中医学院学报, 1998, 8(2): 32.
- [11] 沈先荣, 蒋定文, 贾福星, 等. 海洋星虫提取物的抗疲劳作用研究 [J]. 中华航海医学与高气压医学杂志, 2003, 10(2): 112-114.
- [12] 蒋定文, 沈先荣, 贾福星, 等. 海洋星虫提取物的营养分析及免疫调节作用的初步观察 [J]. 中国生化药物杂志, 2004, 25(2): 96-97.
- [13] 沈先荣, 蒋定文, 贾福星, 等. 方格星虫延缓衰老作用研究 [J]. 中国海洋药物, 2004, 1: 30-32.
- [14] Cockrum E L, McCauley W J. Zoology [M]. Philadelphia: Saunders, 1965.
- [15] Rice M E. Observation on the development of six species of Caribbean Sipuncula with a review of development in the phylum [A]. Rice M E, Todorovic M. Proceedings of the international symposium on the biology of Sipuncula and Echiura [C]. Belgrade: Naneo Delo Press, 1975. 141-160.
- [16] Hyman L H. The invertebrates [M]. New York: McGraw Hill Press, 1959. 614-696.
- [17] Rice M E. Reproduction of marine invertebrates (Vol. 2) [M]. New York: Academic Press, 1975. 67-127.
- [18] Rice M E. Factors influencing larval metamorphosis in *Golfingia misakiana* (Sipuncula) [J]. **Bull Mar Sci**, 1986, 39(2): 362-375.
- [19] 郭学武, 李复雪. 光裸星虫生殖周期的研究 [J]. 热带海洋, 1993, 12(2): 69-76.
- [20] 吴斌. 光裸方格星虫 (*Sipunculus nudus* L.) 生殖细胞及胚胎发育 [J]. 广西科学, 1999, 6(3): 222-226.
- [21] 兰国宝, 阎冰. 方格星虫繁殖生物学研究 [J]. 水产学报, 2002, 26(6): 503-509.
- [22] 李进寿, 冯丹青, 周时强, 等. 光裸方格星虫 (*Sipunculus nudus*) 人工繁殖及生物学的初步研究 [J]. 杭州师范学院学报 (自然科学版), 2004, 3(2): 136-139.
- [23] 王庆恒, 杜晓东, 黄洪艳, 等. 湛江地区光裸星虫的生殖细胞发育和生殖周期 [J]. 湛江海洋大学学报, 2005, 25(1): 5-9.
- [24] Gonse P. Lovogenese chez *Phascolosoma vulgare* I. Définition cytologique des stades de croissance des ovocytes [J]. **Acta Zool**, 1956, 37: 193-224.
- [25] 兰国宝, 阎冰, 廖思明. 方格星虫胚胎与幼体发育的研究 [J]. 热带海洋学报, 2003, 22(6): 70-75.
- [26] Hatschek B. Über Entwicklung von *Sipunculus nudus* [J]. **Arb Zool Inst Wien**, 1883, 5: 61-140.
- [27] Gerould J H. Studies on the embryology of the Sipunculidae I. The embryonal envelope and its homologue [J]. **Mark Anniversary Volume**, 1903, 4: 439-452.
- [28] 兰国宝, 廖思明, 阎冰, 等. 方格星虫幼体饵料研究 [J]. 水产科学, 2005, 24(2): 1-4.
- [29] Bates G, Brunori M, Amiconi G, et al. Studies on Hemerythrin. I. Thermodynamic and Kinetic Aspects of Oxygen Binding [J]. **Biochemistry**, 1968, 7(8): 3 016-3 020.
- [30] 黄勃, 雷新桂, 王林桂. 东寨港翡翠贻贝、红肉河蓝蛤和光裸星虫消化酶的研究 [J]. 海洋水产研究, 2003, 24(1): 29-34.
- [31] Buchner T, Abele D, Pörtner H O. Oxyconformity in the intertidal worm *Sipunculus nudus*: the mitochondrial background and energetic consequences [J]. **Comparative Biochemistry and Physiology B-Biochemistry & Molecular Biology**, 2001, 129(1): 109-120.
- [32] Langenbuch M, Pörtner H O. High sensitivity to chronically elevated CO₂ levels in a eurybathic marine sipunculid [J]. **Aquatic Toxicology**, 2004, 70: 55-61.
- [33] Pörtner H O, Kreutzer U, Siegmund B, et al. Metabolic adaptation of the intertidal worm *Sipunculus nudus* to functional and environmental hypoxia [J]. **Marine Biology**, 1984, 79(3): 237-247.
- [34] Pörtner H O, Reipschläger A, Heisler N. Acid-base regulation, metabolism and energetics in *Sipunculus nudus* as a function of ambient carbon dioxide level [J]. **Journal of Experimental Biology**, 1998, 201(1): 43-55.
- [35] Pörtner H O, Bock C, Reipschläger A. Modulation of the cost of pH regulation during metabolic depression: a ³¹P NMR study in invertebrate (*Sipunculus nudus*) isolated muscle [J]. **Journal of Experimental Biology**, 2000, 203(16): 2 417-2 428.
- [36] Reipschläger A, Nilsson G E, Pörtner H O. A role for adenosine in metabolic depression in the marine invertebrate *Sipunculus nudus* [J]. **American Journal of Physiology**, 1997, 272(1): R350-356.
- [37] Yan Q L, Wang W X. Metal exposure and bioavailability to a marine deposit-feeding sipuncula, *Sipunculus nudus* [J]. **Environmental Science & Technology**, 2002, 36(1): 40-47.
- [38] 贺根生. 我国方格星虫人工育苗获突破 [N]. 中国科学院, 科学时报, 2004-11-19(第二版).
- [39] 何斌源, 戴培建, 范航清. 广西英罗港红树林沼泽沉积物和大型底栖动物中重金属含量的研究 [J]. 海洋环境科学, 1996, 15(1): 35-41.

(本文编辑: 刘珊珊)