

多毛类沙蚕作为生物饵料传播虾类病原风险的研究进展

祝佳钰, 朱凌仪, 赵楠楠, 葛庆超, 赵欢*

大连海洋大学水产与生命学院, 大连 辽宁

收稿日期: 2025年5月23日; 录用日期: 2025年6月15日; 发布日期: 2025年6月26日

摘要

多毛类沙蚕是虾类主要的生物饵料, 但其作为虾类病原的载体, 长期以来一直未受到足够关注。本文梳理了多毛类沙蚕作为生物饵料传播虾类病害的研究进展, 并提出了防控建议。多毛类沙蚕是白斑综合征病毒(WSSV)、急性肝胰腺坏死病(AHPND)和肝肠胞虫(EHP)等重要病原体的传播载体, 同时多毛类沙蚕本身也是多种致病弧菌的机械携带者。鉴于多毛类传播虾类病原的风险, 建议深入开展多毛类沙蚕病原学和流行病学研究, 并通过规范多毛类沙蚕生产管理和探索替代产品等措施, 降低多毛类沙蚕传播虾类病害的风险。本文可以为利用多毛类沙蚕作为生物饵料提供一定的理论基础, 为推进水产养殖绿色可持续发展提供一定参考。

关键词

多毛类, 虾病原体, 传播, 生物饵料

Research Progress on the Risk of Polychaete *Nereis* as a Biological Feed in Transmitting Shrimp Pathogens

Jiayun Zhu, Lingyi Zhu, Nannan Zhao, Qingchao Ge, Huan Zhao*

College of Fisheries and Life Science, Dalian Ocean University, Dalian Liaoning

Received: May 23rd, 2025; accepted: Jun. 15th, 2025; published: Jun. 26th, 2025

Abstract

Polychaete is a major biological feed for shrimp, but its role as a vector for shrimp pathogens has

*通讯作者。

文章引用: 祝佳钰, 朱凌仪, 赵楠楠, 葛庆超, 赵欢. 多毛类沙蚕作为生物饵料传播虾类病原风险的研究进展[J]. 水产研究, 2025, 12(2): 140-146. DOI: 10.12677/ojfr.2025.122015

long been understudied. This paper reviews the research progress on the transmission of shrimp diseases through polychaete *Nereis* as a biological feed and proposes prevention and control methods. Polychaete *Nereis* serves as a transmission vector for critical pathogens such as White Spot Syndrome Virus (WSSV), Acute Hepatopancreatic Necrosis Disease (AHPND), and *Enterocytozoon hepatopenaei* (EHP), while also acting as a mechanical carrier for various pathogenic *Vibrio* species. Given the risks associated with pathogen transmission via polychaetes, it is recommended to conduct research on the pathogenicity and epidemiology of polychaete *Nereis*. Additionally, methods such as standardizing production management and exploring alternative products should be implemented to mitigate the risk of disease transmission. This study provides a theoretical foundation for the use of polychaete *Nereis* as a biological feed and offers insights for promoting the green and sustainable development of aquaculture.

Keywords

Nereis, Shrimp Pathogen, Spreading of Pathogen, Live Feed

Copyright © 2025 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

多毛类动物是一类广泛存在于沿海潮间带软质沉积物中的底栖动物，多毛类具有丰富的氨基酸、微量元素以及多元不饱和脂肪酸(PUFAs)、EPA、DHA 等，在水产养殖业中尤其是在虾类育苗中具有作为饵料的潜在价值[1]。目前杂色沙蚕(*Nereis diversicolor*)、双齿围沙蚕(*Perinereis aibuhitensis*)、岩虫(*Marphysa sanguinea*)等大型底栖多毛类已在亚洲对虾类养殖业尤其在亲虾促熟时期作为常用的鲜活饵料。但是多毛类底栖生活和沉积食性这一特殊的习性也使其成为各类病原体的潜在传播媒介[2]。多毛类是否携带虾病原体已开始受到国内外学者的关注。本文系统梳理了近年来有关多毛类在虾类养殖中的应用以及其传播虾病原的研究进展，为多毛类作为虾类生物饵料提供一定的基础理论支撑。

2. 多毛类作为鲜活饵料应用于虾类养殖具有潜在携带病害的风险

多毛类动物隶属于环节动物门多毛纲，多毛类物种丰富，分布范围广，是海洋生物多样性的的重要组成部分。多毛类具有底栖生活习性，一般生活在沉积质中，其独特的生活方式使其极易接触到病原体 and 污染物，目前已有少数研究报道表明多毛类与蚯蚓相似，通过在体外形成蛋白质-多糖共聚物型的粘液，减少细菌对机体的侵入，多毛类体壁粘液的产生是其抵抗细菌的侵袭主要途径[3]。同时沙蚕体腔液中具有称为“粒细胞”的颗粒体腔细胞，可以发挥吞噬活性，通过细胞毒性和包囊作用抵抗大体积病原体。此外多毛类也被证实具有体液免疫，已经在其体内发现抗微生物肽(AMPs)对宿主防御的作用[4]。多毛类特殊的防御机制使其对病原体或外源物质具有一定耐受性，从而适应底栖生活[5]。

近年来的研究发现多毛类具有丰富的氨基酸、微量元素以及多元不饱和脂肪酸(PUFAs)等，在水产养殖业中尤其在甲壳动物养殖中具有作为饵料的潜在价值。已有报道表明多毛类绿沙蚕(*Nereis virens*)、杂色沙蚕(*N. diversicolor*)、双齿围沙蚕(*Perinereis aibuhitensis*)等体内存在雌二醇、睾丸激素等促性腺激素，可以促进甲壳类动物的性腺发育和卵母细胞发育[1][6][7]。国内学者近期的研究也证实双齿围沙蚕(*P. aibuhitensis*)、岩虫(*Marphysa sanguinea*)、旗须沙蚕(*Nereis vexillosa*)和环唇沙蚕(*Cheilonereis cyclurus*)均可以促进对虾性腺成熟，其中岩虫组亲虾的性腺成熟率最高可达 56.67% [8]。鉴于多毛类体内具有丰富虾

蟹类性腺发育所需的多不饱和脂肪酸,目前一些大型底栖多毛类已成为亚洲对虾类养殖业尤其是亲虾促熟常用的鲜活饵料之一。

已有研究报道表明,池塘对虾养殖生物鲜活饲料主要涉及多毛类的三个属羽须鳃沙蚕属 *Dendronereis* [9]、围沙蚕属 *Perinereis* [1] [7] [10]和岩虫属 *Marphysa* [11]。这些属的多毛类均为大型穴居动物[12]。其中围沙蚕属 *Perinereis* 沙蚕偏好沙质沉积物,而岩虫属 *Marphysa* 和羽须鳃沙蚕属 *Dendronereis* 沙蚕在软泥质沉积物中更为常见。穴居沙蚕在觅食和底栖生活过程中通过水平和垂直移动,引发强烈的生物扰动,从而加强了沉积质和孔隙水间的混合,从而促进虾池底质-水质间有机物的降解,有效改善虾类养殖过程中沉积质中的物质循环[13] [14]。但在对虾养殖过程中,池塘底部不仅可以积累有机物,也会成为病原体的储存库。已有研究发现,白斑综合征病毒(WSSV)在沉积物中可保持活性和感染性长达 35 天[15],副溶血性弧菌在沉积物中广泛存在[16],而在患白便综合症(WFS)的虾粪便中检测到肝肠胞虫(EHP)孢子[17] [18]。通过食物链传播和共同栖息是虾类病原体传播的两种最重要情况。穴居沙蚕长期栖息在池塘沉积物的洞穴中,这一定程度增加了机体接触沉积质虾病原体的时间。对于泛嗜性病原体如对虾白斑病毒(WSSV)和对虾急性肝胰腺坏死病毒(AHPND),持续接触潜在宿主是推动病原体适应和扩大宿主范围的重要因素[19]。其次,穴居沙蚕的沉积食性使其极易接触沉积物中的病原体。对羽须鳃沙蚕(*Dendronereis* spp.)和杂色沙蚕(*Nereis diversicolor*)的摄食行为进行观察发现,这两类沙蚕会用大颚抓取虾饲料并拖入栖息洞穴中进行摄食,对其肠道内容物成分进行分析,发现其肠道不仅有食物碎屑还具有泥沙,证明这两类沙蚕的碎屑食性。在养殖池塘中穴居沙蚕可能通过摄食感染病毒的虾尸体从而摄入病原体。此外,穴居沙蚕的底内生活方式一定程度可以减弱化学药物的药效,使病原体在多毛类体内存活时间延长。Desrina 等人采集对虾白斑病害爆发后进行化学处理的虾池池塘底部 30~40 厘米深处的羽须鳃沙蚕(*Dendronereis* spp.)和岩虫(*Marphysa* spp.),利用一步法聚合酶链反应进行检测,发现其体内具有 WSSV [2]。综上所述可以看出穴居多毛类的底内生活及沉积食性使其具有对虾疾病的流行病学传播的可能性。但多数研究由于缺少组织病理学、原位杂交、电镜细胞病理学的直接证据,尚未能证实多毛类能被虾类病原体感染。然而,多毛类作为载体传播虾类病原的风险不容忽视。

3. 多毛类传播不同种虾病害的研究进展

3.1. 白斑综合征病毒(White Spot Syndrome Virus, WSSV)

Vijayan 等对印度泰米尔纳德邦北方海岸 8 个不同站位的岩虫(*Marphysa* spp.)利用套式 PCR 进行 WSSV 检测,结果有 5 个站位检出 WSSV 阳性,WSSV 感染率达到 16.7%~75%,其中养殖场附近水域的岩虫阳性感染率较高。在室内采用病毒粗提液对岩虫进行攻毒实验,攻毒感染时长为 7 天,攻毒方式为浸泡。套式 PCR 检测结果显示,60%以上的岩虫呈现 WSSV 阳性。用病毒浸泡感染组岩虫投喂卵巢未成熟的斑节对虾(*Penaeus monodon*) 7 天后用套式 PCR 检测发现对虾感染率达 83%。鉴于 WSSV 携带岩虫体内未出现肠道功能的异常,该报道认为岩虫(*Marphysa* spp.)是对虾白斑病毒 WSSV 的钝化载体[11]。Supak Laoaroon 等用 WSSV 感染的斑节对虾肉投喂多齿围沙蚕(*Perinereis nuntia*) 1 天后,利用组织病理学和 PCR 进行感染检测。结果发现在接种攻毒后的两周多数沙蚕体内开始检测到阳性,对阳性个体进行组织病理学观察发现 WSSV 携带量高的 *P. nuntia* 没有观察到肥大核,未出现 WSSV 感染特征,推测 *P. nuntia* 是 WSSV 携带者[20]。Haryadi 等对印度尼西亚养殖池塘中羽须鳃沙蚕(*Dendronereis* spp.)的 WSSV 感染率进行分析,发现羽须鳃沙蚕的点感染率可达 90%,但是没有任何患病症状。这表明羽须鳃沙蚕可能存在病毒-宿主适应性。通过感染实验,发现受 WSSV 感染的羽须鳃沙蚕(*Dendronereis* spp.)可通过饵料投喂方式将 WSSV 病毒水平传播给健康的虾,并且 *Dendronereis* spp. WSSV 的患病率与养虾池 WSSV

的发生呈正相关[9]。而 Desrina 等在红树林和热带河口区域潮间带的羽须鳃沙蚕胃肠中检测到 WSSV 免疫反应细胞, 推测羽须鳃沙蚕可能是 WSSV 的潜在传播宿主[21]。Kim 等对韩国对虾养殖区域附近的生物进行 WSSV 检测, 发现双齿围沙蚕(*Perinereis aibuhitensis*)具有 81.3% 的阳性检出率, 进一步利用双齿围沙蚕投喂中国明对虾(*Fenneropenaeus chinensis*)一个月后发现虾类感染率显著升高至 56% [22]。Shalini 等利用 WSSV 阳性的独齿围沙蚕(*Pereneris cultrifera*)投喂南美白对虾(*Penaeus vannamei*)后对虾患病死亡率在 15 天之后持续上升[23]。以上研究证实了多毛类存在虾类 WSSV 传播的风险, 但目前对于多毛类是病原体的宿主还是机械载体尚未有定论。*Dendronereis* 属可能是 WSSV 的寄主[21], 而 *Marphysa* 属似乎只是机械载体[11]。

3.2. 虾肝肠胞虫(Enterocytozoon Hepatopenaei, EHP)

虾肝肠胞虫(Enterocytozoon hepatopenaei, EHP)是一类寄生于虾肝胰腺上皮细胞的微孢子虫, 该病害会引起对虾生长迟缓, 从而对虾类养殖业产生一定危害。Krishnan 等对印度沿着 3 个州的 330 份野生岩虫(*M. graveleyi*)样品通过 PCR 筛选进行流行病调查, 发现 EHP 阳性检出率为 7.6%, 其中 I 步 PCR 阳性率为 2.1% (严重感染), 巢式 PCR 阳性率为 5.5% (轻度感染), 并且发现大部分(75%)阳性个体位于对虾养殖场附近。用受 EHP 感染的虾粪便喂养未性成熟的岩虫个体 15 天后发现, 所有岩虫个体 PCR 检测结果均为阳性, 但 EHP 阳性个体未出现任何病变。之后将阳性岩虫个体放入无 EHP 污染的土壤中投喂正常饵料, 阳性个体在停止 EHP 攻毒后的 30 天后仍处于轻度感染状态, 至停止攻毒第 60 天才呈现 EHP 阴性。用攻毒后的岩虫投喂发现凡纳对虾出现病变, 证明 EHP 可以通过岩虫进行水平传播。收集 EHP 阳性岩虫的卵及幼体进行垂直传播研究, 未在卵及幼体中检测出 EHP, 说明 EHP 在岩虫体内通过世代进行垂直传播的可能性很小[24]。目前有关多毛类 EHP 传播机制的研究相对较少, 已有部分研究调查了多毛类体内 EHP 的流行情况。Desrina 等对爪哇岛北海岸沿岸的 9 个地区 20 个虾池中的多毛类进行 EHP 调查, 发现阳性检出率为 10%, 对阳性个体进行组织病理学检测发现部分个体出现肠道粘膜上皮细胞核增大和体表皮细胞肥大的变化, 但未发现 EHP 成熟孢子[25]。赵若恒对我国浙江和海南区域 102 份沙蚕(*Nereis succinea*)样品进行 EHP 流行情况调查, 仅发现 3 个弱阳性[26]。以上研究表明多毛类可能作为 EHP 载体进行病害的传播。

3.3. 感染性皮下和造血坏死病毒(Infectious Hypodermal and Hematopoietic Necrosis Virus, IHNV)

感染性皮下和造血坏死病毒(IHNV)会引起对虾游泳反常, 不食不动很快死亡, 因此感染性皮下和造血组织坏死病毒 IHNV 也是目前世界对虾养殖业的主要病毒之一。Liu 等分别利用高负荷或低负荷 IHNV 的对虾养殖池塘废水通过多毛类辅助砂滤系统 4 周, 利用实时荧光定量 PCR 技术对多毛类辅助砂滤系统中的沙蚕(*Perinereis helleri*)体内 IHNV 的含量进行测定, 发现高负荷 IHNV 养殖废水池中的沙蚕肠道均检测出 IHNV, 而低负荷废水池中的沙蚕只有少量检出, 并且检出值位于最低检出限度, 但是沙蚕没有出现任何病变。用清洁海水饲养 2 天后, 清除肠道内容物的沙蚕体内 IHNV 载量明显降低。这表明沙蚕(*P. helleri*)可能只是甲壳动物特异性病毒的机械携带者[27]。

4. 多毛类还可携带多种致病弧菌

穴居多毛类沙蚕特殊的生活习性使其极易接触到环境中的致病微生物。Desrina 等从外表健康的羽须鳃沙蚕(*Dendronereis* spp.)体腔液中分离出具有蔗糖发酵功能的弧菌属 *Vibrio*, 这表明弧菌可能是多毛类动物的正常共栖菌种[2]。闫志勇对双齿围沙蚕肠道内菌群进行分析, 分离出 3 株菌株属于弧菌属 *Vibrio*

[28]。苏筱竺在未经净化处理的双齿围沙蚕体内检测到溶藻弧菌(*Vibrio alginolyticus*)、嗜芳香环弧菌(*Vibrio cyclitrophicus*)、副溶血弧菌(*Vibrio parahaemolyticus*)等多种弧菌[29]。海洋弧菌是危害海水养殖生物的重要致病病原,其中部分种类严重危害虾类养殖业。急性肝胰腺坏死病(Acute hepatopancreatic necrosis disease, AHPND)可由携带毒素基因(PirA 和 PirB)特定质粒的副溶血性弧菌(*V. parahaemolyticus*)引起。由于该质粒可通过水平基因转移进行传播,且副溶血性弧菌在海洋环境中广泛存在,因此在多毛类动物中可能存在 AHPND 病原体。这些研究都表明沙蚕体内可能存在传播甲壳类致病弧菌的风险。但目前未有沙蚕在自然环境下感染携带 pVA1 型质粒的副溶血弧菌的报道。

5. 防控建议

多毛类沙蚕作为生物饵料在虾类养殖中广泛应用,但其可能携带病原体(如病毒、细菌、寄生虫等),导致虾类疾病传播风险。可以通过如下过程进行防控:

(1) 加强多毛类病原学和流行病学的研究

有关多毛类沙蚕是否可以传播甲壳类病原的试验,多数只利用 PCR 进行检测,大部分研究未经过电泳、免疫组化、原位杂交等方法确认多毛类是否是甲壳类病原的宿主或媒介。目前仅有少数几种多毛类动物如岩虫属 *Marphysa*、围沙蚕属 *Perinereis* 以及须臈沙蚕属 *Dendronereis* 有相关报道,尚有部分生物饵料多毛类未开展调查,对于多毛类是病原体的宿主还是媒介,在不同种沙蚕中尚未有定论。相较于国外,国内有关多毛类沙蚕相关病原性和流行病学的研究尚未得到重视,这增加虾类育苗尤其是促熟过程中的重要鲜活饵料传播病原体的风险。利用现有的虾类病害防治的行业标准,在国内常见的经济多毛类如双齿围沙蚕、岩虫、日本刺沙蚕等种类中定期开展野生群体及养殖群体病原检测,并结合病理学研究的深入,建立适合多毛类的病原检测技术,利用室内实验进行沙蚕水平及垂直传播方式的研究,掌握虾类病害在多毛类体内的传播模式,明确不同多毛类是否具有感染病原的风险,为开展多毛类携带病原体的风险评估提供基础理论支撑。

(2) 加强多毛类苗种投喂前的管理

随着对虾需求量的增加,作为亲虾鲜活饲料的多毛类近年来的需求也增加,这增加了进口多毛类对本地对虾养殖业的生物安全风险。一些对虾养殖场为了减少病害,自行培育多毛类,以防止疾病传播。然而,多毛类的产量往往不足以满足需求,这引起野外采集多毛类的增加。但是一般采集的多毛类多来源于养殖场附近河口区域,这一区域会受到养殖废水的影响,而存在较高的生物安全风险。此外,野生多毛类动物群体通常可能会携带多种不同传播策略的病原体,或者感染具有不同基因型的同一种病原体[30]。因此为减少生物安全风险,建议优先使用人工养殖的沙蚕。同时在投喂之前,对多毛类沙蚕进行隔离暂养,观察其是否存在异常症状(如溃烂、活力差),并对沙蚕进行疫病检疫,确定沙蚕无疫病再进行使用。对发现疫病的沙蚕采取药物处理或进行火化。通过投喂抗生素或消毒剂进行病原的去除,或利用紫外线或臭氧处理对沙蚕暂养水体进行消毒。如明确沙蚕是病害的机械携带者,则可通过砂滤系统进行沙蚕净化,从而降低虫体的病原载量。

(3) 寻找合适的替代产品

已有研究发现多毛类沙蚕由于具有丰富且平衡的多不饱和脂肪酸(PUFAs)、脂肪提取物、多肽以及激素类物质可以促进甲壳类动物性腺成熟。近年来随着海洋生物活性物质的筛选分离技术的快速发展,越来越多的活性物质被提取并利用。Nguyen 等研究发现在中国对虾的性腺促熟过程中,沙蚕的中性脂肪提取物、极性脂肪提取物与多肽类物质在添加到基础人工配合饲料中,中国对虾亲虾表现出良好的性腺发育效果[6]。因此不断深化多毛类体内活性物质的提取及活性分析的研究,包括不饱和脂肪酸、激素以及多肽等,明确这些活性物质对甲壳类动物促熟以及免疫方面的促进作用,利用提取以及活性物质体外表

达等技术, 获得多毛类活性物质, 对比多毛类生物活性物质配合人工饲料与天然多毛类对甲壳类免疫及生长机能的影响, 从而形成合成饲料, 既保留沙蚕优秀的性腺促熟效果, 又可以避免天然饵料的病害传播风险。

6. 结论

研究表明, 多毛类沙蚕在池塘环境中的生态位以及多毛类的特殊摄食习性使得这些生物能够获取并对虾病原体进行传播。环境中的病原体异常富集可能导致病原体在多毛类动物体内积累, 或者使多毛类经历适应性变化。但是目前我们对多毛类动物在对虾病原体传播中所扮演角色的理解相对薄弱。病原体在多毛类体内是存活状态还是无活性的残留物, 病原体能否在多毛类动物体内发育, 病原体是否会从多毛类动物传播给对虾并导致疾病的发生, 这些问题尚需要进一步实验来进行验证。对这些问题的深入探究可以降低多毛类传播虾类病害的风险, 从而有助于制定更加有效的防控措施, 推进水产养殖业的高质量发展。

基金项目

中国国际大学生创新创业大赛项目(202410158017), 辽宁省教育厅一般项目(LJ212410158026, 2024JBYBZ003)。

参考文献

- [1] Leelatanawit, R., Uawisetwathana, U., Khudet, J., Klanchui, A., Phomklad, S., Wongtripop, S., *et al.* (2014) Effects of Polychaetes (*Perinereis nuntia*) on Sperm Performance of the Domesticated Black Tiger Shrimp (*Penaeus monodon*). *Aquaculture*, **433**, 266-275. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2014.06.034>
- [2] Desrina, Verreth, J., Verdegem, M., *et al.* (2018) Polychaetes as Potential Risks for Shrimp Pathogen Transmission. *Asian Fisheries Science*, **31**, 155-167. <https://doi.org/10.33997/j.afs.2018.31.s1.011>
- [3] Nunes, B., Vidal, D., Barbosa, I., Soares, A.M.V.M. and Freitas, R. (2016) Pollution Effects on Biochemical Pathways Determined in the Polychaete *Hediste diversicolor* Collected in Three Portuguese Estuaries. *Environmental Science: Processes & Impacts*, **18**, 1208-1219. <https://doi.org/10.1039/c6em00297h>
- [4] Zasloff, M. (2019) Antimicrobial Peptides of Multicellular Organisms: My Perspective. In: Matsuzaki, K., Ed., *Antimicrobial Peptides*, Springer, 3-6. https://doi.org/10.1007/978-981-13-3588-4_1
- [5] Cuvillier Hot, V., Boidin Wichlacz, C. and Tasiemski, A. (2014) Polychaetes as Annelid Models to Study Ecoimmunology of Marine Organisms. *Journal of Marine Science and Technology*, **22**, 2-4.
- [6] Nguyen, B.T., Koshio, S., Sakiyama, K., Ishikawa, M., Yokoyama, S. and Kader, M.A. (2012) Effects of Polychaete Extracts on Reproductive Performance of Kuruma Shrimp, *Marsupenaeus japonicus* Bate—Part II. Ovarian Maturation and Tissue Lipid Compositions. *Aquaculture*, **334**, 65-72. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2011.11.038>
- [7] Meunpol, O., Duangjai, E., Yoonpun, R. and Piyatiratitivorakul, S. (2010) Detection of Prostaglandin E2 in Polychaete *Perinereis* sp. and Its Effect on *Penaeus monodon* Oocyte Development *In Vitro*. *Fisheries Science*, **76**, 281-286. <https://doi.org/10.1007/s12562-009-0208-8>
- [8] Yang, D., Wang, C., Kou, N., Xing, J., Li, X., Zhao, H., *et al.* (2022) Gonadal Maturation in *Litopenaeus vannamei* Fed on Four Different Polychaetes. *Aquaculture Reports*, **22**, Article ID: 100920. <https://doi.org/10.1016/j.aqrep.2021.100920>
- [9] Haryadi, D., Verreth, J.A.J., Verdegem, M.C.J. and Vlak, J.M. (2014) Transmission of White Spot Syndrome Virus (WSSV) from *Dendronereis* spp. (Peters) (Nereididae) to Penaeid Shrimp. *Journal of Fish Diseases*, **38**, 419-428. <https://doi.org/10.1111/jfd.12247>
- [10] Poltana, P., Lerkitkul, T., Pongtippatee-Taweepreda, P., Asuvapongpattana, S., Wongprasert, K., Sriurairatana, S., *et al.* (2007) Culture and Development of the Polychaete *Perinereis* cf. *nuntia*. *Invertebrate Reproduction & Development*, **50**, 13-20. <https://doi.org/10.1080/07924259.2007.9652222>
- [11] Vijayan, K., Stalin Raj, V., Balasubramanian, C., Alavandi, S., Thillai Sekhar, V. and Santiago, T. (2005) Polychaete Worms—A Vector for White Spot Syndrome Virus (WSSV). *Diseases of Aquatic Organisms*, **63**, 107-111. <https://doi.org/10.3354/dao063107>
- [12] Ngqulana, S.G., Owen, R.K., Vivier, L. and Cyrus, D.P. (2010) Benthic Faunal Distribution and Abundance in the

- Mfolozi-Msunduzi Estuarine System, Kwazulu-Natal, South Africa. *African Journal of Aquatic Science*, **35**, 123-133. <https://doi.org/10.2989/16085914.2010.497645>
- [13] Kristensen, E., Jensen, M.H. and Andersen, T.K. (1985) The Impact of Polychaete (*Nereis virens* Sars) Burrows on Nitrification and Nitrate Reduction in Estuarine Sediments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **85**, 75-91. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(85\)90015-2](https://doi.org/10.1016/0022-0981(85)90015-2)
- [14] Papaspyrou, S., Thessalou-Legaki, M. and Kristensen, E. (2010) The Influence of Infaunal (*Nereis diversicolor*) Abundance on Degradation of Organic Matter in Sandy Sediments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **393**, 148-157. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2010.07.015>
- [15] Satheesh Kumar, S., Ananda Bharathi, R., Rajan, J.J.S., Alavandi, S.V., Poornima, M., Balasubramanian, C.P., et al. (2013) Viability of White Spot Syndrome Virus (WSSV) in Sediment during Sun-Drying (Drainable Pond) and under Non-Drainable Pond Conditions Indicated by Infectivity to Shrimp. *Aquaculture*, **402**, 119-126. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2013.04.001>
- [16] Darshanee Ruwandeeepika, H.A., Sanjeeva Prasad Jayaweera, T., Paban Bhowmick, P., Karunasagar, I., Bossier, P. and Defoirdt, T. (2012) Pathogenesis, Virulence Factors and Virulence Regulation of Vibrios Belonging to the *Harveyi* Clade. *Reviews in Aquaculture*, **4**, 59-74. <https://doi.org/10.1111/j.1753-5131.2012.01061.x>
- [17] Rajendran, K.V., Shivam, S., Ezhil Praveena, P., Joseph Sahaya Rajan, J., Sathish Kumar, T., Avunje, S., et al. (2016) Emergence of *Enterocytozoon hepatopenaei* (EHP) in Farmed *Penaeus* (*Litopenaeus*) *vannamei* in India. *Aquaculture*, **454**, 272-280. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2015.12.034>
- [18] Tang, K.F.J., Han, J.E., Aranguren, L.F., White-Noble, B., Schmidt, M.M., Piamsomboon, P., et al. (2016) Dense Populations of the Microsporidian *Enterocytozoon hepatopenaei* (EHP) in Feces of *Penaeus Vannamei* Exhibiting White Feces Syndrome and Pathways of Their Transmission to Healthy Shrimp. *Journal of Invertebrate Pathology*, **140**, 1-7. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2016.08.004>
- [19] Woolhouse, M.E.J., Taylor, L.H. and Haydon, D.T. (2001) Population Biology of Multihost Pathogens. *Science*, **292**, 1109-1112. <https://doi.org/10.1126/science.1059026>
- [20] Supak Laoaroon, S., Boonnat, A., Poltana, P., et al. (2005) Infectivity of White Spot Syndrome Virus (WSSV) to the Polychaete *Pereneis nuntia* and a Possibility of WSSV Transmission from the Polychaete to the Black Tiger Shrimp *Penaeus monodon*. In: Walker, P.J., Lester, R.G. and Bondad-Reantaso M.G., Eds., *Diseases in Asian Aquaculture*, Colombo, 25-28 October 2005, 353-361.
- [21] Desrina, Verreth, J.A.J., Prayitno, S.B., Rombout, J.H.W.M., Vlak, J.M. and Verdegem, M.C.J. (2013) Replication of White Spot Syndrome Virus (WSSV) in the Polychaete *Dendronereis* spp. *Journal of Invertebrate Pathology*, **114**, 7-10. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2013.05.002>
- [22] Kim, K.S., Park, S.Y., Lee, I.R., et al. (2009) Prevalence of White Spot Syndrome Virus (WSSV) in Marine Organisms around the Shrimp Farm and Polychaete Worm-Mediated Transmission of WSSV to *Fenneropenaeus chinensis*. *Journal of Fish Pathology*, **22**, 15-21.
- [23] Badhul Haq, R.S.M.A. (2016) WSSV Transmission Studies on *Polychaete pereneris* Cultifera to Pacific White Shrimp SPF *Litopenaeus vannamei* in Captivity. *International Journal of Pure & Applied Bioscience*, **4**, 59-75. <https://doi.org/10.18782/2320-7051.2366>
- [24] Krishnan, A.N., Kannappan, S., Aneesh, P.T., Praveena, P.E. and Jithendran, K.P. (2021) Polychaete Worm—A Passive Carrier for *Enterocytozoon hepatopenaei* in Shrimp. *Aquaculture*, **545**, Article ID: 737187. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2021.737187>
- [25] Desrina, D., Budi Prayitno, S., Harjuno Condro Haditomo, A., Latritiani, R. and Sarjito, S. (2020) Detection of *Enterocytozoon hepatopenaei* (EHP) DNA in the Polychaetes from Shrimp Ponds Suffering White Feces Syndrome Outbreaks. *Biodiversitas Journal of Biological Diversity*, **21**, 369-374. <https://doi.org/10.13057/biodiv/d210144>
- [26] 赵若恒. 虾肝肠胞虫的流行病学及防控药剂的筛选和效果的研究[D]: [硕士学位论文]. 大连: 大连海洋大学, 2019.
- [27] Liu, S., Rao, M., Cowley, J.A., Morgan, J.A.T., Barnes, A.C. and Palmer, P.J. (2020) Polychaetes (*Perinereis helleri*) Reared in Sand Beds Filtering Nutrients from Shrimp (*Penaeus monodon*) Culture Ponds Can Transiently Carry IHNV. *Aquaculture*, **528**, Article ID: 735560. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2020.735560>
- [28] 闫志勇. 双齿围沙蚕消化道菌群的分析 and 生物活性物质的研究[D]: [博士学位论文]. 青岛: 青岛大学, 2007.
- [29] 苏筱竺. 三种药物对双齿围沙蚕(*Perinereis aibuhitensis*)的急性毒性及其体内抑菌效果的研究[D]: [硕士学位论文]. 大连: 大连海洋大学, 2019.
- [30] Ben-Ami, F., Rigaud, T. and Ebert, D. (2011) The Expression of Virulence during Double Infections by Different Parasites with Conflicting Host Exploitation and Transmission Strategies. *Journal of Evolutionary Biology*, **24**, 1307-1316. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2011.02264.x>