



Bioturbation Effects of Benthic Animals

# 底栖动物的生物扰动效应

孙刚 房岩 ⊙ 著

 科学出版社

长春师范学院学术著作出版基金资助

# 底栖动物的生物扰动效应

Bioturbation Effects of Benthic Animals

孙 刚 房 岩 著

科学出版社

北京

## 内 容 简 介

本书是作者在多年定位定量观测、室内模拟实验的基础上，总结已取得的系列成果，结合其他学者的相关成果写成的。本书重点阐述底栖动物对水生生态系统的生物扰动效应，同时介绍了底栖动物研究进展、底栖动物与人类生活的关系、底栖动物的分类、底栖动物生存的影响因素，论述了底栖动物在水体物质循环和能量流动中的作用、底栖动物对水体生态环境的指示作用、底栖动物对受损水体的修复作用、底栖动物在沉积物-水界面耦合中的扰动作用、底栖动物作为水生生态系统关键种的作用，详细分析了底栖动物对沉积物、上覆水和界面耦合的影响，探讨了生物扰动效应的应用、底栖动物研究展望等。

本书可供从事生态学、环境科学、农学、生物学研究和教学人员参考，作为相关专业本科生和研究生的参考书，也可供资源环境管理、农业开发和规划等政府部门的工作人员阅读。

---

### 图书在版编目(CIP)数据

---

底栖动物的生物扰动效应 /孙刚, 房岩著. —北京 : 科学出版社, 2013. 3

ISBN 978-7-03-036923-9

I . ①底… II . ①孙… ②房… III . ①底栖动物—研究 IV . ①Q958. 8

---

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2013) 第 042265 号

---

责任编辑：李秀伟 / 责任校对：胡小洁

责任印制：钱玉芬 / 封面设计：耕者设计工作室

科学出版社出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码：100717

<http://www.sciencep.com>

印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

\*

2013 年 3 月第 一 版 开本：787×1092 1/16

2013 年 3 月第一次印刷 印张：14 3/4

字数：320 000

**定价：88.00 元**

(如有印装质量问题，我社负责调换)

**本书相关研究工作受以下项目资助：**

国家自然科学基金项目

教育部留学回国人员科研启动基金项目

人力资源和社会保障部留学人员科技活动择优资助项目

吉林省人才开发基金项目

吉林省科技发展计划项目

吉林省自然科学基金项目

吉林省环境保护科技项目

吉林省教育厅科学技术研究项目

长春师范学院自然科学基金项目

东北师范大学自然科学青年基金项目

## 作者简介

孙刚，男，1969年3月出生，汉族，辽宁大连人，博士（后），三级教授，吉林省有突出贡献的中青年专业技术人才、吉林省拔尖创新人才、吉林省新世纪优秀人才、吉林省人才开发基金获得者、长春市百名优秀科技工作者。1991年7月毕业于东北师范大学环境科学系，获理学学士学位；1994年7月毕业于东北师范大学环境科学系，获理学硕士学位；1997年7月毕业于东北师范大学生命科学学院，获理学博士学位。1997~1999年在东北林业大学森林植物生态学教育部重点实验室、2000~2002年在吉林大学生物与农业工程学院、2002~2004年在东京农工大学做博士后研究。1999~2005年在东北师范大学生命科学学院、植被生态科学教育部重点实验室担任副教授，2005年起作为长春师范学院引进人才，担任生态学专业教授、生命科学学院生态学教研室主任、研究生部副主任。兼任国家自然科学基金评审专家、教育部留学回国基金评审专家、全国中文核心期刊评审专家、中国生态学学会数学生态专业委员会委员、吉林省科学技术信息评估专家、吉林省生态学会理事和副秘书长、吉林省泥炭学会常务理事、吉林省昆虫学会理事、吉林省社会主义新农村建设指导员、振兴长春经济行动计划百名专家学者、长春博士联合会常务理事和副秘书长等。

长期从事生态学、环境科学科研和教学工作，致力于界面生态学、环境生态学、理论生态学研究，主持国家自然科学基金项目、教育部留学回国人员科研启动基金项目、人力资源和社会保障部留学人员科技活动择优资助项目、博士后基金项目、吉林省发改委科研项目、吉林省人才开发基金项目、吉林省科技发展计划项目、吉林省自然科学基金项目、吉林省环境保护科技项目、吉林省教育厅科技计划项目等各级课题20余项，发表论文100余篇，获吉林省科学技术进步奖、吉林省高校优秀科研成果奖、吉林省自然科学学术成果奖、吉林省高等学校优秀课程、吉林省教育科学优秀成果奖、吉林省高等教育学会优秀高教科研成果奖等。

## 前　　言

底栖动物是指生活史的全部或部分时间生活于水体底部的水生动物群。底栖动物的种类繁多，包括绝大多数的动物门类，如原生动物、海绵动物、腔肠动物、扁形动物、纽形动物、颤口动物、线形动物、轮形动物、腹毛动物、环节动物、动物、须腕动物、软体动物、节肢动物、缓步动物、苔藓动物、腕足动物、寄生虫动物、棘皮动物、半索动物、脊索动物等。底栖动物的数量惊人，分布广泛，群落结构复杂，种间关系多样，其个体大小、起源、生境、摄食方式、生活史、生活方式、耐污能力、营养类型、繁殖方式、对氧气的喜爱等各有不同，是一个庞大的生态学类群，在食物网中起到生产者、消费者和分解者的多重角色，对水体物质循环、能量流动、营养结构、生态系统平衡和稳定起到重要作用。

底栖动物与人类生活的关系密切。作为优质的蛋白质来源，许多底栖动物是重要的水产资源、渔业捕捞和养殖对象，具有很高的经济价值。一些底栖动物是多种医药和工业原料。小型甲壳类、软体动物、多毛类等是经济鱼类及其他动物的天然饵料，其繁殖生长影响到水产资源的补充、丰歉与数量变动。有些种类的底栖动物对人类有直接或间接的危害，如海港、码头、船底及水下设施的污损和钻蚀生物严重危害港务建设、交通航运及石油井架等勘探开发作业，可能造成严重损失与破坏，影响生产，有些底栖动物是经济鱼、虾、贝、藻类的敌害生物。部分底栖动物具有观赏和收藏价值。底栖动物还是重要的科学的研究对象和仿生设计模板。

底栖动物特别是沉积食性大型动物由于摄食、爬行、建管、避敌、筑穴等活动，对沉积物初级结构造成改变，称为生物扰动 (bioturbation)。水生生态系统通过能流和物流的传递将水层系统与底栖系统融为一体的过程称作水层与底栖的耦合。水层-底栖界面耦合过程是构成河口、近岸和浅海水域的关键生态过程，而生物扰动正是这一关键生态过程中至关重要的环节和枢纽。国际上早在 20 世纪五六十年代就已开展了生物扰动的研究工作。在有关国际研究计划（如全球海洋生态系统动态研究、全球海洋通量联合研究、沿岸带陆海相互作用研究等）的影响下，大型底栖动物在水层-底栖耦合及生物地化循环中的作用也被纳入了海洋生态动力学的研究范围。作为水生生态学的热点研究内容之一，生物扰动研究是更加深入系统地了解水生生态系统结构与功能的启动点，也是在区域尺度上或更大时空尺度上开展水生态动力学和生物资源补充机制研究的核心内容之一。进一步揭示生物扰动的机理和变化规律，可对水层-底栖生态系统的耦合过程获得更加透彻的了解，从而更全面、更详细、更精确地掌握水域中各种物质的生物地球

化学循环的全过程，对正确认识水体的内源负荷特点、理解水华爆发机制、生态建模和水体修复等具有重要意义，展现出非常广阔前景。

人类从公元前已经开始研究底栖动物，近一个世纪不断取得新的成果。随着水体生态调查范围的不断扩大、计算机技术和现代统计方法的广泛应用，底栖动物生态学研究逐步由单纯的野外观测转入实验生态，由定性描述阶段跃入定量解析阶段。在研究内容上，注重过程、机制、动态规律的研究；在研究思路上，强调多学科交叉、渗透与综合；在研究方法上，大量应用高新技术，如系统建模等；在信息交流上，突出数据资料的标准化和可比性。随着人类加大对水域的利用、进一步走向海洋以及科学技术的创新，水域生态学的研究进展将愈加迅速，底栖动物的理论、应用与开发研究将越来越受到各国的重视。

本项研究工作受到国家自然科学基金项目（31070421）、教育部留学回国人员科研启动基金项目（教外司留 2005-546）、人力资源和社会保障部留学人员科技活动择优资助项目（人社厅发 2008-86）、吉林省人才开发基金项目（吉财行指 2007-259）、吉林省科技发展计划项目（20060577）、吉林省自然科学基金项目（201115163）、吉林省环境保护科技项目（吉环科字第 2010-19 号）、吉林省教育厅科学技术研究项目（2012218；2010150；2009435；2007169；2006113）、长春师范学院自然科学基金项目（2009002）、东北师范大学自然科学青年基金项目（20050406）等资助，获吉林省科学技术进步奖、吉林省高校优秀科研成果奖、吉林省自然科学学术成果奖等。本书是著者在已取得的系列成果基础上，结合其他学者的相关成果写成，内容包括底栖动物研究进展、底栖动物与人类生活的关系、底栖动物的分类、底栖动物生存的影响因素、底栖动物在水体物质循环和能量流动中的作用、底栖动物对水体生态环境的指示作用、底栖动物对受损水体的修复作用、底栖动物在沉积物-水界面耦合中的扰动作用、底栖动物作为水生生态系统关键种的作用、底栖动物对沉积物的生物扰动效应、底栖动物对上覆水的生物扰动效应、底栖动物对沉积物-水界面耦合的生物扰动效应、生物扰动效应的应用等。最后，展望了底栖动物的研究热点及前景，包括底栖动物的生物扰动效应研究、底栖动物的生态服务功能研究、底栖动物的功能群研究、底栖动物的环境指示作用研究、极端环境中的底栖动物研究、底栖动物的仿生学研究、底栖动物的开发利用研究。

由于著者学术水平有限，本书难免有一些疏漏和不足之处，恳请专家、学者和读者批评指正。

著 者

2013 年 1 月

# 目 录

## 前言

<b>第一章 绪论</b> .....	1
1.1 底栖动物的定义 .....	1
1.2 底栖动物研究进展 .....	1
1.2.1 国际底栖动物研究进展 .....	1
1.2.2 国内底栖动物研究进展 .....	6
1.3 底栖动物与人类生活的关系.....	10
1.3.1 重要的食品和药品来源 .....	10
1.3.2 重要的天然饵料 .....	11
1.3.3 重要的科学的研究对象 .....	11
1.3.4 不可忽视的有害生物 .....	12
<b>第二章 底栖动物的分类</b> .....	15
2.1 按个体大小分类.....	15
2.1.1 大型底栖动物 .....	15
2.1.2 小型底栖动物 .....	15
2.1.3 微型底栖动物 .....	15
2.2 按生境分类.....	15
2.2.1 海洋底栖动物 .....	15
2.2.2 陆水底栖动物 .....	16
2.3 按起源分类.....	16
2.3.1 原生底栖动物 .....	16
2.3.2 次生底栖动物 .....	16
2.4 按摄食方式分类.....	16
2.4.1 滤食性底栖动物 .....	16
2.4.2 沉积物食性底栖动物 .....	17
2.4.3 肉食性底栖动物 .....	17
2.4.4 寄生性底栖动物 .....	17
2.5 按栖息方式分类.....	17
2.5.1 固着型 .....	18

2.5.2 底埋型 .....	18
2.5.3 钻蚀型 .....	19
2.5.4 表栖型 .....	19
2.5.5 自由移动型 .....	19
2.6 按耐污能力分类 .....	19
2.7 按营养类型分类 .....	20
2.7.1 异养生物 .....	20
2.7.2 自养生物 .....	20
2.8 按对氧气的喜好分类 .....	21
2.8.1 需氧生物 .....	21
2.8.2 厌氧生物 .....	21
2.9 按扰动方式分类 .....	21
2.9.1 生物扩散者 .....	21
2.9.2 上行搬运者 .....	21
2.9.3 下行搬运者 .....	21
2.9.4 再生者 .....	22
2.9.5 管路扩散者 .....	22
<b>第三章 底栖动物生存的影响因素 .....</b>	<b>23</b>
3.1 物理因素 .....	23
3.1.1 底质 .....	23
3.1.2 水流 .....	25
3.1.3 水深 .....	26
3.1.4 悬浮物与透明度 .....	26
3.1.5 栖息地多样性 .....	27
3.1.6 物理扰动 .....	27
3.2 化学因素 .....	29
3.2.1 水温 .....	29
3.2.2 溶解氧 .....	29
3.2.3 有机物与生化需氧量 .....	30
3.2.4 pH .....	31
3.2.5 盐度 .....	32
3.2.6 重金属 .....	32
3.2.7 其他有毒物质 .....	33

---

3.3 生物因素.....	34
3.3.1 植物 .....	34
3.3.2 动物 .....	36
3.3.3 种群间相互作用 .....	37
3.4 人为因素.....	37
3.4.1 土地利用.....	37
3.4.2 生境破碎化 .....	38
3.4.3 工程建设.....	38
3.4.4 富营养化.....	39
3.5 地理因素.....	40
3.5.1 纬度 .....	40
3.5.2 海拔 .....	40
3.6 实例研究：长春南湖底栖动物群落特征与环境因子的关系.....	41
3.6.1 研究地点.....	41
3.6.2 研究方法.....	41
3.6.3 研究结果.....	41
<b>第四章 底栖动物在水体中的生态功能 .....</b>	<b>44</b>
4.1 底栖动物在水体物质循环和能量流动中的作用.....	44
4.2 底栖动物对水体生态环境的指示作用.....	46
4.3 底栖动物对受损水体的修复作用.....	48
4.3.1 过滤作用.....	49
4.3.2 降解作用.....	50
4.3.3 同化吸收.....	51
4.3.4 富集作用.....	54
4.3.5 转移作用.....	56
4.3.6 “生态岛”效应 .....	57
4.4 底栖动物在水层-底栖界面耦合中的扰动作用 .....	57
4.5 底栖动物作为水生生态系统关键种的作用.....	60
<b>第五章 底栖动物对沉积物的生物扰动效应 .....</b>	<b>62</b>
5.1 底栖动物对沉积物物理性质的扰动效应.....	62
5.1.1 地形地貌.....	62
5.1.2 含水率 .....	64
5.1.3 渗透性 .....	65
5.1.4 容重和孔隙度 .....	68

---

5.1.5 粒度组成	68
5.1.6 沉积物颗粒垂直分布	69
5.1.7 强度	74
5.1.8 稳定性	75
5.2 底栖动物对沉积物化学性质的扰动效应	80
5.2.1 有机质	81
5.2.2 生源要素	83
5.2.3 氧化还原特征	97
5.2.4 污染物	99
5.3 底栖动物对沉积物生物性质的扰动效应	110
5.3.1 土壤呼吸	110
5.3.2 土壤酶活性	112
5.3.3 土壤微生物	114
5.3.4 土壤动物	119
<b>第六章 底栖动物对上覆水的生物扰动效应</b>	123
6.1 底栖动物对上覆水氮素浓度的扰动效应	123
6.1.1 泥鳅扰动	123
6.1.2 水丝蚓扰动	126
6.1.3 河蚬扰动	128
6.2 底栖动物对上覆水磷素浓度的扰动效应	129
6.2.1 总磷	129
6.2.2 溶解性磷	129
6.2.3 颗粒磷	130
6.2.4 DTP/TP、PP/TP、DIP/DTP 和 DOP/DTP	130
6.3 底栖动物对上覆水 pH 的扰动效应	131
6.4 底栖动物对上覆水浊度的扰动效应	132
6.5 底栖动物对上覆水重金属浓度的扰动效应	133
6.5.1 长春南湖	133
6.5.2 新开河	136
6.5.3 伊通河	137
<b>第七章 底栖动物对沉积物-水界面耦合的生物扰动效应</b>	138
7.1 底栖动物对间隙水的扰动作用	138
7.1.1 氮	139
7.1.2 磷	140

---

7.1.3 铁 .....	141
7.2 底栖动物对沉积物-水界面营养盐交换的扰动作用 .....	142
7.2.1 沉积物-水界面营养盐通量的测定方法 .....	142
7.2.2 底栖动物对沉积物-水界面氮素交换的扰动作用 .....	143
7.2.3 底栖动物对沉积物-水界面磷素交换的扰动作用 .....	145
<b>第八章 生物扰动在水田生态系统中的应用 .....</b>	<b>148</b>
8.1 水田生态系统的服务功能 .....	148
8.1.1 物质生产 .....	148
8.1.2 调节区域气候 .....	148
8.1.3 蓄水调洪 .....	148
8.1.4 净化环境 .....	149
8.1.5 保持大气平衡 .....	149
8.1.6 维持生物多样性 .....	149
8.1.7 贮存营养物质 .....	149
8.1.8 社会功能 .....	149
8.2 水田立体开发研究动态 .....	150
8.3 水田立体开发的生物学和生态学机制 .....	152
8.3.1 物种互利共生 .....	152
8.3.2 实现多级利用 .....	152
8.3.3 循环再生 .....	153
8.3.4 增加多样性和稳定性 .....	153
8.3.5 优化环境条件 .....	153
8.3.6 提高资源和能量利用率 .....	154
8.3.7 化害为利 .....	154
<b>第九章 底栖动物研究展望 .....</b>	<b>156</b>
9.1 底栖动物的生物扰动效应研究 .....	156
9.2 底栖动物的生态服务功能研究 .....	156
9.3 底栖动物的功能群研究 .....	157
9.4 底栖动物的环境指示作用研究 .....	158
9.5 底栖动物修复受损水体的研究 .....	159
9.6 极端环境中的底栖动物研究 .....	162
9.6.1 热泉 .....	162
9.6.2 深海 .....	162
9.6.3 极地 .....	165

9.6.4 洞穴 .....	165
9.7 底栖动物的仿生学研究 .....	166
9.8 底栖动物的开发利用研究 .....	168
<b>主要参考文献</b> .....	<b>169</b>
<b>主题词索引</b> .....	<b>206</b>

# 第一章 緒論

## 1.1 底栖动物的定义

底栖动物 (zoobenthos; benthic animal) 是指生活史的全部或部分时间生活于水体底部的水生动物群。底栖动物是一个庞杂的生态类群，涉及原生动物 (Protozoa)、海绵动物 (Spongia)、腔肠动物 (Coelenterata)、扁形动物 (Platyhelminthes)、纽形动物 (Nemertinea)、颤口动物 (Gnathostomulida)、线形动物 (Nemathehelminthes)、轮形动物 (Rotatoria)、腹毛动物 (Gastrotricha)、环节动物 (Annelida)、动吻动物 (Kinorhyncha)、须腕动物 (Pogonophora)、软体动物 (Mollusca)、节肢动物 (Arthropoda)、缓步动物 (Tardigrada)、苔藓动物 (Bryozoa)、腕足动物 (Brachiopoda)、帚虫动物 (Phoronida)、棘皮动物 (Echinodermata)、半索动物 (Hemichordata)、脊索动物 (Chordata) 等绝大多数的动物门类，其个体大小、起源、隶属关系、生境、摄食方式、生活史、生活方式、耐污能力、营养类型、繁殖方式、对氧气的喜好等各有不同。在分类地位越低等的门中，底栖动物类群越多，体现了生物起源于海洋、由水生到陆生的进化趋势。底栖动物营水体底层生活，是不同生物的空间生态位 (spatial niche) 分异的一种表现。不同垂直层次的食物种类不同，也造成了营养生态位 (trophic niche) 分异。这种生态位分异 (ecological niche differentiation) 是生物长期演化的结果，对空间、时间、资源等环境因子的趋异利用使得不同物种可以共存于同一水域，有利于提高生境空间利用效率、减小种间竞争强度。

底栖动物是水域中的重要生态类群，是水生生物群落中举足轻重的组成部分，从各种类型的淡水水域到海洋（自沿岸带到万米洋底深处）均有生存。由于底栖动物的分类、构造和生态复杂多样，在水域生态系统中具有不可替代的地位和作用，且与人类生活的关系密切，因此，随着人类加大对水域的利用、进一步走向海洋及研究手段的更新，水域生态学的研究进展愈加迅速，底栖动物的理论、应用与开发研究越来越受到各国的重视。

## 1.2 底栖动物研究进展

### 1.2.1 国际底栖动物研究进展

底栖动物的研究首先起源于海洋。公元前 4 世纪，古希腊亚里士多德 (Aristotle)

在《动物志》(*Historia Animalium*) 中记述了 170 多种海洋生物，按现代生物学分类隶属于海绵动物、腔肠动物、蠕虫、软体动物、节肢动物、棘皮动物、原索动物、鱼类、爬行类、海鸟、海洋哺乳动物等 10 多个主要动物类群，包括 110 多种。公元初古罗马普利尼乌斯 (Plinius) 的《自然历史志》(*Natural History*) 中，记录了 170 多种海洋生物 (陶磊，2010)。

18 世纪，欧洲科学家对海岸带的底栖动物进行了观察和研究。19 世纪，随着自然科学和航运事业的发展，海洋生物学进入到科学的研究阶段，西欧各国也都陆续开展了多次大规模的海洋生物调查 (陶磊，2010)。1831～1836 年，英国人达尔文 (Darwin) 在“贝格尔”(Beagle) 号航海中采集了蔓足类和珊瑚类，进行了出色研究。19 世纪中期，英国海洋生物学家福布斯 (Forbes) 在爱琴海用底拖网采集并观察海洋底栖动物，发现底栖动物的种类组成随水深而变化，提出了海洋生物的垂直分带现象，包括潮间带 (littoral zone)、昆布带 (laminarian zone)、珊瑚带 (coralline zone) 和深海珊瑚带 (deep sea coral zone)；后来，他根据底栖动物的种类组成和地理分布特点，将欧洲海域划分为若干个动物地理省 (animal geographic province)，出版了《英国海洋动物调查》(*Investigation of British Marine Zoology*, 1850 年) 和《欧洲海的自然史》(*The Natural History of the European Seas*, 1859 年)，被誉为海洋生态学的奠基人 (蔡立哲，2006)。19 世纪下半叶开始，各国竞相派出海洋考察船，设立滨海生物研究机构，海洋生物的研究工作日益兴盛。1860 年，弗莱明 (Fleming) 在曾铺设于地中海 2160m 深处的海底电缆上发现了水螅纲 (Hydrozoa)、腹足纲 (Gastropoda)、双壳纲 (Bivalvia)、八放珊瑚亚纲 (Octocorallia) 的某些动物和一些蠕虫 (helminth)，引起了学术界极大的兴趣与关注，促进了海洋底栖动物的调查研究。1872～1876 年，由英国皇家学会组织、汤姆逊 (Thomson) 领导的“挑战者”(Challenger) 号环球海洋调查被认为是海洋科学研究的一座重要里程碑，标志着始于中世纪海洋探险时代的结束以及海洋调查时代的开始。历时 3 年半之久的航行遍布世界三大洋，调查项目主要包括水温、密度、海洋地质、海洋动植物以及海水化学等方面，发现了大量海底动物。经过 20 多年的整理，汇聚成 50 多卷巨型海洋调查报告，记载的生物新种达 4400 多个，使当时已知的海洋生物种数增加数倍，其中对海洋生物的形态描述、分类鉴定以及对相关环境因素的记载被誉为海洋调查的经典工作 (陶磊，2010)。1872 年成立、1874 年正式开放的意大利那不勒斯海洋研究所 (Naples Marine Institute)，是最早的海洋生物研究机构。1888 年，英国海洋生物学会成立了普利茅斯海洋实验室 (Plymouth Marine Laboratory)。1888 年，美国在大西洋沿岸成立了伍兹霍尔海洋生物学实验室 (Woods Hole Marine Biological Laboratory)。1891 年，美国在太平洋沿岸成立了斯克里普斯海洋研究所 (Scripps Institution of Oceanography)。它们至今仍是世界上最活跃的海洋生物研究中心，特别是伍兹霍尔海洋生物学实验室的工作，对海洋生物学的发展起了重要

的推动作用。1891 年, 德国人赫克尔 (Haeckel) 提出了游泳动物 (nekton) 和底栖生物 (benthos) 两个概念。

20 世纪初, 底栖生物的研究主要包括群落结构组成、群落演替、能量传递等基础内容。现代底栖生物生态研究奠基人之一、丹麦人彼得森 (Pettersson) 于 1908~1913 年对北欧海域的底栖动物进行了定量研究, 划分了生物群落, 估算了该海域的生物量, 并首先使用了彼得森采泥器 (蔡立哲, 2006)。此后, 各国海洋生态学家陆续使用了各种类型的采泥器, 对不同硬底 (岩底) 和软底 (泥底、沙底) 的底栖动物群落作了大量的调查研究, 积累了丰富的世界海洋底栖动物分布资料。瑞典人埃克曼 (Ekman) 的《海洋动物地理学》 (*Zoogeography of the Sea*, 1935 年、1953 年)、美国人赫奇佩斯 (Hedgpeth) 主编的《海洋生态学和古生态学论文集》 (*Treatise on Marine Ecology and Paleoecology*, 1957 年) 和穆尔 (Moore) 的《海洋生态学》 (*Marine Ecology*, 1958 年) 等, 都促进了海洋生物学的发展。经过 20 世纪 50 年代以前半个多世纪调查成果的积累, 绘出了广大海域及重要经济区的底栖生物生物量分布图 (陶磊, 2010)。底栖动物研究逐渐进入定量分析、生物多样性与稳定性分析阶段, 并通过对底栖动物群落结构进行长期的生态调查以进行相关的环境监测 (陶磊, 2010), 主要包括两种方法: 一种是对长期的文献数据进行比较研究 (Whittaker *et al.*, 1967), 另一种则是利用长期的实测数据进行综合分析研究 (Sardá *et al.*, 1996)。

20 世纪 60 年代以前, 底栖动物的研究对象主要是体径超过 1mm 或体重超过 1g 的大型种类。20 世纪 60 年代以来, 对沿岸和沉积物颗粒间生存的、体径为 0.4~1.0mm 的小型底栖动物 (也称沙间动物、间隙动物) 和体径小于 0.4mm 的微型底栖动物的调查研究受到较大重视, 包括底栖的原生动物、线虫类、甲壳动物、腹毛动物、幼吻动物、缓步动物、颤口动物和一些小型多毛类、纽虫类、腹足类、腕足类、棘皮动物等, 它们的数量远远超过大型底栖动物, 个体虽小, 但其生物量却与大型底栖动物相当; 它们的世代寿命较短, 生产力与生物量的比率 (P/B 值) 显著高于大型底栖动物。它们在一定水域是大型底栖动物的主要食物来源, 在水生食物链中占有相当重要的地位。

20 世纪 60 年代初期, 人们普遍使用底栖动物区系, 即种类的存在与否、常见种的丰度和生物量作为主要依据来评价海洋生态环境的状况。20 世纪 60 年代以来, 由于电子计算机、信息论、控制论和微量元素测定等自然科学新成就、新技术的应用, 海洋生物学的研究发展到新的阶段, 呈现出新的特点: ①上升到生态系统水平的综合研究, 如对珊瑚礁生态系统、上升流生态系统的研究; ②大力开展海洋实验生物学研究, 并与生产实践密切联系, 进行水产增养殖探索, “海洋水产生产农牧化” 成为了重要的发展方向; ③开始研究深海和远洋生物的生命活动、代谢和演变规律, 如美国等国家的学者在深海海底发现了由独特的化能自养细菌和动物等组成的、与淡水和绝大部分海域迥然不同的海底热泉生物群落, 为海洋底栖生物研究提出了新课题; ④海洋生物资源开

发的研究兴起，自 20 世纪 50 年代后期在柳珊瑚目 (Gorgonacea) 体内发现了有价值的药用成分后，沿海各国纷纷从海洋生物中寻找药物，目前已知超过 1000 多种 (陶磊, 2010)。

从 20 世纪 70 年代起，较为广泛地利用现代化仪器、数学手段研究底栖动物群落中各营养级之间的能量传递和物质释放，进而研究该水域的整个生态系统；并开始计算、预测底栖动物群落结构、主要成员特别是经济物种资源数量在环境参数改变后的变化趋势，以及它们与各环境因子之间的动态关系。20 世纪 70 年代中期，随着科技的进步，对底栖动物的研究也取得了重大的突破，底栖动物作为一个重要的变量进入了水生生态系统模型，数理统计方法开始成为群落生态学研究的一项基本方法，包括测定群落物种多样性指标的几个重要指数，如 Shannon-Wiener 多样性指数、Simpson 优势度指数、Margalef 丰富度指数、Pielou 均匀度指数等 (陶磊, 2010)。20 世纪 80 年代以后，底栖动物群落研究经常采用绘图-分布的方法，如 ABC 方法 (丰度/生物量比较) 和 BBS 方法 (生物量粒径谱)，这些方法介于非变量和多变量技术之间。ABC 方法基于丰度和生物量分布对不同环境条件参数的响应，可应用于任何样本内种群丰度和生物量分布的比较 (陶磊, 2010)。Warwick (1986) 首先将 ABC 方法应用于软相大型底栖动物群落，之后该方法被成功地应用于其他多种海洋环境中 (Stenton-dozey *et al.*, 1999; Smith and Simpson, 1998; Warwick and Clarke, 1994; Dauer *et al.*, 1993; Craeymeersch, 1991)。国外许多学者在河流和湖泊中广泛开展了底栖动物次级生产力的研究 (Casagranda and Boudouresque, 2005; Ramón, 2003; Raburu *et al.*, 2002)。

底栖动物很早就被国外学者用于水环境质量的监测和评价，取得了一系列具有借鉴意义的成果。德国学者 Kolkwitz 和 Marsson (1902) 首次把寡毛纲的颤蚓属 (*Tubifex*) 作为指示生物，评价淡水水域的有机污染。1916 年，德国学者 Wilhelmi 首先提出用小头虫属 (*Capitella*) 指示海洋污染，开辟了利用生物评估海洋污染的研究领域 (李新正等, 2010; Warwick, 1986)。1931 年，美国学者 Farrell 指出大型底栖无脊椎动物能指示环境条件的时间变化 (段学花等, 2010)。由于贻贝具有分布广、数量大、易采集等优点，而被许多国际组织用于监测海洋水体中的石油烃、氯代烃、重金属等污染物。但随着世界范围内潜在污染物种类的增多以及数量的上升，单个物种分析已经难以满足污染监测要求，许多学者纷纷提出用群落结构、酶学、血液学、微核技术、生态遥感技术等监测环境状况。20 世纪 70 年代以来，水污染生物监测的研究领域更加活跃，提出了多个与底栖动物相关的环境污染评价指数，主要应用于生物监测中的数据处理，如快速生物评价方法 (rapid biological assessment protocols, RBAP)、生物沉积物指数 (organism-sediment index, OSI)、底栖生物完整性指数 (benthic index of biological integrity, B-IBI)、底栖生物质量指数 (benthic quality index, BQI)、生物学污

染指数 (biological pollution index 或 biopollution index, BPI)、底栖生境质量指数 (benthic habitat quality index, BHQI) 等。1977 年, 美国试验和材料学会 (American Society for Testing and Materials, ASTM) 出版了《水和废水质量的生物监测》(*Biological Monitoring of Water and Effluent Quality*) (Cairns *et al.*, 1977), 概括了这方面的成就和进展, 综合阐述了各类水生生物监测和测试技术 (池仕运等, 2010)。1978 年英国首先提出大型底栖动物 BMWP (biological monitoring working party) 计分系统, 并应用于河流和海洋的有机污染监测, 该计分系统于 1979 年获得国际标准化组织 (International Organization for Standardization, ISO) 通过, 在欧洲得到普遍应用。1986 年, 奥地利的 Otto Moog 教授组织了由 6 个科研助理和 10 个博士研究生组成的科研团队, 专门研究底栖动物与河流生态之间的相互关系 (段学花等, 2010)。Borja 等 (2000) 建立了海洋生物指数 (AZTI's Marine Biotic Index, AMBI), 根据对环境污染的敏感性将大型底栖动物分成 5 个类群, 用以表征受污染河口与海洋的生态系统状况。Belan (2003) 在临近符拉迪沃斯托克 (Vladivostok) 的彼得大帝湾 (Peter the Great Bay), 利用 1986~1989 年 4 次调查共 30 个站位的表层沉积物与底栖动物数据进行多变量统计分析, 探讨了城市排污口附近水域污染的梯度变化与大型底栖动物群落状况, 借助诸多生态参数及污染指示种评价了化学污染压力对底栖动物的影响方式。Hatcher 和 Hatcher (2004) 通过大量数据研究了珊瑚礁生态系统对人类干扰的响应。Brazner 等 (2007) 在北美五大湖岸线的 450 个样站收集了大量的水生无脊椎动物数据资料, 分析人类在大区域范围内对淡水水体的扰动效应 (戴纪翠和倪晋仁, 2008)。这些研究强调了底栖动物在群落水平上的结构组成与空间变化, 较单个物种分析能够更加客观地评价环境压力对生态系统的影响 (李新正等, 2010)。

生物扰动 (bioturbation) 作为海洋生态学的一个重要内容, 国际上早在 20 世纪五六十年代就已开展了工作 (孙思志和郑忠明, 2010)。近 30 年欧美许多海洋大国在这一领域先后采用先进的仪器、设备和方法, 从室内到室外、从近海到陆架, 陆续进行了一些研究。20 世纪 70~80 年代, 河口水下三角洲及邻近海域的沉积物动力学研究广泛使用了高效箱式采样器、沉积物表层 X 摄影和放射性同位素法, 取得了一批研究成果。关于生物扰动促进沉积物中有机农药和重金属的清除作用也有一些报道, 研究发现小头虫 (*Capitella capitata*) 的活动提高了微生物对多芳环烃的降解。有关假说 (如营养偏害假说、扰动与多样性关系假说、稳定时间假说等) 的提出及就此展开的激烈争论, 推动了沉积生态学和生物海洋学的发展 (张志南, 2000)。20 世纪 80~90 年代, 生物扰动作为水层-底栖系统耦合过程的一个重要机制受到全球海洋通量联合研究 (JGOFS) 和陆海相互作用研究 (LOICZ) 的极大重视。Yamada 和 Kayama (1987) 发现底栖动物的排泄物对沉积物中氮的迁移转化有重要作用。Sayama 和 Kurihara (1983) 利用室内水箱研究了日本刺沙蚕 (*Neanthes japonica*) 的活动对沉积物中硝

化-脱氮作用的影响。Jones 和 Jago (1993) 使用先进的地球物理技术（声波反射、电子抗体）及由视频数字仪和计算机影像分析组成的现场监测系统，研究了穴居大型动物对沉积物性质的改造。Pelegrí 和 Blackburn (1994) 研究了穴居动物对潮滩沉积物硝化和反硝化作用的影响，发现穴居动物的活动可大大促进氮的硝化和反硝化作用之间的耦合。Mortimer 等 (1999) 在英国沿岸沉积物特性调查 (LISP) 中应用了生物扰动实验系统 (annular flux system, AFS)，在 Humber 河口泥滩上发现波罗的海白樱蛤 (*Macoma balthica*) 的扰动作用使沉积物的再悬浮率提高了 4 倍，紫贻贝 (*Mytilus edulis*) 的存在使有机颗粒的生物沉降率最大时可达天然沉降率的 40 倍。普利茅斯海洋实验室在英国 Tamary 河口定量研究了生物扰动、扩散和物理扰动对金属元素和营养盐在沉积物-海水界面传输的相对贡献。在沿岸富营养海底，广泛使用了放射性同位素<sup>210</sup>Pb、<sup>173</sup>Cs 和<sup>234</sup>Th 现场测定生物扰动导致的颗粒有机碳 (particulate organic carbon, POC) 和溶解性有机碳 (dissolved organic carbon, DOC) 的通量变化 (Bradshaw *et al.*, 2006)。Crusius 等 (2004) 利用同位素<sup>210</sup>Pb、<sup>239</sup>Pu 和<sup>240</sup>Pu 在美国 Massachusetts Bay 测算出底栖动物的扰动深度为 25~35cm。Rosenberg 等 (2000) 用“底质分层成像技术” (sediment profile image, SPI) 观察到底栖动物的最深洞穴在 18.8cm，大多数在 10cm 左右。洞穴的深度与沉积物溶解氧 (dissolved oxygen, DO) 的状况有关 (刘道彬, 2008)。

底栖动物生态学研究已经经历了一个多世纪的发展。随着水域生态调查范围的不断扩大、多元统计方法和计算机技术的广泛应用，底栖动物群落研究已由单纯的野外观测和简单的定性描述阶段跃入多因子控制实验和定量解析阶段 (陶磊, 2010；周红和张志南, 2003；Emma *et al.*, 2005)。

### 1.2.2 国内底栖动物研究进展

公元前 3 世纪左右的中国《黄帝内经》中，已有用墨鱼和鲍治病的记录。公元前 2 世纪~公元前 1 世纪成书的《尔雅》，记载了包括底栖动物在内的很多种海洋动物。中国明朝的《闽中海错疏》(1596 年) 中，记载有 200 多种海产生物。这是我国海洋生物学研究的萌芽阶段。

我国对底栖动物的科学的研究起步相对较晚，很多标本在早期都是外国学者采集后送到国外进行分析的，以至于我国的很多标本，包括模式标本，都保存在国外的一些博物馆里。我国学者的海洋生物科学的研究始于 20 世纪 20 年代，先后对北戴河、烟台、青岛、厦门、香港、海南岛等沿海地区进行了调查，整理发表了一些调查报告，并有一些涉及软体动物、甲壳类动物和棘皮动物等方面的研究论文，但工作进展甚微。20 世纪 30 年代初在厦门组织了全国性的“中华海产生物学会”，20 世纪 30 年代中期海洋生物

研究中心逐渐转移到青岛。20世纪30年代后期至40年代，中国海洋生物研究基本处于停顿状态。20世纪50年代以后，中国科学院、教育部、国家水产局、海洋局系统及一些省市，先后创建了海洋生物的研究机构，从北自鸭绿江口、南至南海诸岛沿海都开展了多次的调查和标本采集，如中国近海海洋普查（1958～1960年）、北部湾调查（1959～1962年）、东海大陆架综合海洋调查（1975～1976年）等，以及渔场调查、海洋水产养殖和栽培等一系列实验生物学和海洋生物学的基础理论研究，获得了大批底栖动物的标本，取得了许多较高水平的成果。

20世纪50～70年代主要是将底栖生物群落与沉积类型相联系并进行相关定性定量的描述。梁彦龄（1963）在国内率先研究了湖泊中寡毛类和水生昆虫的生态分布及种群密度。20世纪80年代以来，通过开展国际性合作，引进国外先进的技术，底栖动物生态学研究取得了巨大的成功（陶磊，2010）。1980～1982年和1985～1987年与美国合作分别对长江和黄河的河口水下三角洲及其邻近海域进行了联合调查（张志南等，1990a，1990b）。国家先后启动了全国海岸带和海涂综合资源调查（1980～1985年）、全国海岛调查（1989～1994年）、126大陆架专项调查（1997～2000年）、近海海洋综合调查与评价专项（简称908，2005～2012年）等。在这一期间，我国海洋底栖动物群落生态学研究主要包括群落的种类组成与分布、群落优势种的数量分布与季节变化、群落的空间与时间结构、群落结构及其变化的动态分析、群落的演替、不同海域之间群落类型的比较等（陶磊，2010）。林双淡等（1984，1980）、张水浸等（1986）对杭州湾北岸潮间带底栖动物的群落结构及生态学进行了系列调查研究。杨万喜（1999，1998，1996）对嵊泗岛潮间带群落进行的生态学研究为进一步研究该海区群落结构及海洋生态系统打下基础。厦门大学李复雪教授带领研究生对我国红树林区底栖动物群落生态进行了调查（周时强等，2001，1993；周时强和李复雪，1986；高世和和李复雪，1985）。国家海洋局第三海洋研究所在底栖动物生态学领域做了出色研究，包括九龙江口红树林海岸底栖动物生态学研究（何明海等，1993；何明海，1991）等。

21世纪初，我国引进底栖生物粒径谱概念并开始进行研究，如黄海典型站位底栖动物粒径谱研究（邓可等，2005；林岿瀛等，2004）。厉红梅和孟海涛（2004）对深圳湾底栖动物群落进行了采样调查，并探讨了底栖动物群落结构组成时空差异的环境影响因素。郑荣泉等（2007，2006）、陈斌林等（2007）、章飞军等（2007）分别对长江口潮下带春季大型底栖动物、连云港近岸海域底栖动物和乐清湾滩涂大型底栖动物的群落结构进行了研究。目前已经探明了渤海、胶州湾、长江口、福建省沿海和南麂列岛等地的底栖动物资源，并研究了影响海洋底栖动物分布的生态因子，为进一步研究底栖生态系统的结构与功能提供了重要的参考资料（蔡立哲，2006）。这些底栖动物生态学研究不仅为评估中国水域生态系统健康状况提供理论依据，而且还是科学管理和利用大型底栖动物资源的基础。国内在底栖动物次级生产力方面的研究尚属起步阶段，仅有少量的研

究报道（阎云君和李晓宇，2006, 2005；龚志军等，2004, 2001；龚志军，2002；阎云君等，2002, 2001, 1999；阎云君，1998；陈其羽，1987）。梁彦龄（1979）在国内开展了湖泊底栖寡毛类次级生产量的研究。陈其羽（1987）报道了武汉东湖铜锈环棱螺（*Bellamya aeruginosa*）的生产量。阎云君（1998）系统地研究了浅水湖泊大型底栖动物生态能量学及生产量。阎云君和梁彦龄（2002）测定了72种大型水生无脊椎动物的能量密度，发现底栖动物的能量密度随物种、季节、地区、年龄等的不同而存在差异，寡毛类的能量密度为22.99～25.08kJ/g dw，软体动物的能量密度为16.72～22.99kJ/g dw，昆虫及其幼虫的能量密度变异较大，为10.45～25.08kJ/g dw。

由于研究方法的制约，我国在小型和微型底栖动物生态研究方面明显滞后，发表的研究数据和资料十分有限（类彦立和徐奎株，2007；杜永芬和张志南，2004；王诗红等，2002）。有关陆架海域小型底栖生物的生态学研究，启动于渤海海域（慕芳红等，2001；张志南等，2000, 1999），并在黄海、东海和南海陆续开展（张艳等，2007；华尔等，2005；张志南，2000）。主要类群的分类鉴定和区系生态研究大多是在黄海和渤海的潮间带、养虾池及100m水深以内的浅海陆架进行的。系统分类学的研究促进了小型底栖动物群落生态、生物多样性、粒径谱、种群动态、实验室培养、摄食和生活史的研究（黄勇等，2007；王睿照和张志南，2003；王诗红等，1994；于子山和张志南，1994）。“中-英”长江口联合调查时，初步开展了底栖猛水蚤目（Harpacticoida）和动吻虫（*Echinoderes* sp.）的群落生态学研究。国家海洋局第一海洋研究所在已故吴宝玲教授的带领下，曾进行过黄海小型多毛类的分类和区系研究，包括新种5个、新记录20余个（赵晶和吴宝玲，1991）。国家海洋局第二和第三海洋研究所结合太平洋多金属结核的调查和实验性开采，对深海小型底栖动物的调查研究已经起步（高爱根等，2002）。厦门大学环境科学研究中心在台湾海峡和厦门附近潮间带开展了部分小型底栖动物类群的分类鉴定和群落生态研究。香港科技大学海滨实验室开展了小型底栖动物（底栖猛水蚤）捕食与微生物之间相互作用的研究（蔡立哲，2006；蔡立哲和邹朝中，2000；方少华等，2000；蔡立哲和李复雪，1998）。

我国自20世纪70年代末开始将大型底栖无脊椎动物应用于水质环境监测和评价，广泛利用底栖动物对黄河干流、京津地区河流、北京官厅水库、安徽丰溪河、洞庭湖、湖北鸭儿湖、武汉东湖、辽宁浑河等的水质进行生物评价，取得一定成果（池仕运等，2010；戴友芝等，2000；柯欣等，1996；王士达，1996；任淑智，1991b；黄玉瑶等，1982）。颜京松等（1980）利用摇蚊及大型底栖无脊椎动物多样性指数评价了甘肃境内黄河支流和官厅水库的水质，首次对Trent生物指数（Trent biotic index, TBI）、Chandler生物指数（Chandler biotic index, CBI）、Shannon-Wiener多样性指数和Goodnight-Whitley生物指数（Goodnight-Whitley index, GI）进行了比较研究，认为TBI和CBI更加适用于黄河水质生物评价。崔玉珩和孙道元（1983）对渤海湾排污区

进行了底栖动物调查，开展了水环境质量的生物学评价，发现该污染区底栖动物的群落结构、种类组成、生长、季节变化等仍属正常，排污对蓟运河口附近海域底栖动物的影响不明显，而海河口附近的排污对底栖动物的影响在局部水域已明显可见，但范围较小。1990年后，参考美国的科级生物指数（family biotic index, FBI）和 Beck 指数（beck index, BI），我国进一步推进了水质生物评价工作（王备新等，2005；王备新，2003；王备新和杨莲芳，2001）。童晓立等（1995）、杨莲芳等（1992）评价了安徽九华河水质和广东南昆山溪流的水质。王建国等（2003, 1999）计算和修订了适合我国东南部与庐山地区的底栖动物耐污值（tolerance value），提出了可适用于我国东南部山区溪流和平原河湖水质生物评价的 BI 指数分级的参考标准，为 BI 指数在我国的应用提供了前期研究基础。姜建国和沈韫芬（2000）在评述的 7 个与耐污能力有关的生物指数中有 6 个与底栖动物有关。蔡立哲等（2002）根据在深圳湾福田潮间带泥滩获得的底栖动物数据，结合国外相关评价标准，提出了污染程度评价标准的 Shannon-Wiener 多样性指数 ( $H'$ ) 范围，共分为 5 级： $H'=0$ （无底栖动物），严重污染； $H'$  值小于 1，重度污染； $H'$  值为 1~2，中度污染； $H'$  值为 2~3，轻度污染； $H'$  值大于 3，清洁。刘玉等（2003）采用大型底栖动物 BMWP 计分系统对珠江的 3 个河段进行有机污染生物评价，结果表明该方法与化学监测的互补性较好。汤琳等（2005）通过全面筛选各种生物指标，表明底栖动物的 Shannon-Wiener 多样性指数能够敏感反映黄浦江水质变化，可作为水环境生物监测的核心指标。

国内对水体中生物扰动的研究起步较晚，加上技术方法落后，一直未能取得突破性进展。最早的工作始于 20 世纪 80 年代初期中-美合作开展的河口三角洲沉积动力学调查，获得了表层沉积物生物扰动的剖面图，并据此判别了长江口和黄河口水下三角洲及其附近水域的生物扰动带。在胶州湾、大亚湾和闽南台湾浅滩上升流生态系统的调查中，都曾有一些涉及沉积物-海水界面营养盐和碳通量的报道。在“中-美浅海生态系统动力学联合研究计划”和国家自然科学基金的支持下，生物扰动实验系统（AFS）于 1998 年 11 月在青岛海洋大学海洋生态动力学实验室成功运转，在胶州湾的流亭泥质滩潮间带顺利地进行了预备性实验。1999 年 1 月和 4 月，在唐岛湾的高潮带和中潮带使用该系统以杂色蛤（*Venerupis variegata*）和缢蛏（*Sinonovacula constricta*）为扰动生物开展了第一阶段的生物沉降实验。该系统由 3 部分构成，即环形水槽、微电机及控制板、OBS-3 型浊度传感器，既可在实验室内也可在现场条件下使用，是研究水层-底栖界面物质通量的有效实验手段（张志南等，1999）。“中-英浅海生态动力学合作项目”开展了胶州湾水层-底栖耦合模型的研究，进行了生物沉降、再悬浮和侵蚀率实验。张志南等（2000）在胶州湾现场采集沉积物样品，研究了双壳纲（Bivalvia）动物的生物沉降作用。于子山等（1999）应用玻璃珠示踪技术，研究了大型底栖动物对沉积物的垂直扰动行为，证明大型扰动生物在沉积物-海水界面生源要素的地球化学循环中占有十

分重要的地位。韩洁等（2001）模拟自然水流，对胶州湾潮间带菲律宾蛤仔（*Ruditapes philippinarum*）养殖断面和非养殖断面的生物沉降和沉积物再悬浮过程进行了比较分析。王诗红等（2002）深入研究了日本刺沙蚕（*Neanthes japonica*）对底栖硅藻、沉积物和小型底栖生物3种食物的摄食率、颗粒选择性及由于摄食行为造成的对沉积物的改造。刘敏等（2005）应用模拟实验研究了长江口潮滩生态系统氮循环过程中大型底栖动物的扰动效应。国内针对生物扰动的另外一些研究工作是围绕扰动生物中的重要类群——有机污染指示生物开展的，如张夏梅和李永祺（1993）通过室内控制实验研究了小头虫（*Capitella capitata*）的生物扰动作用对沉积物油污沉降的影响，发现生物扰动可通过改变沉积物的理化环境而引起烃类氧化菌生长与代谢的提高，并因此使得沉积物中油污的生物降解提高了15%。

在广大科学工作者的积极努力下，已基本掌握了我国主要水域大型底栖动物类群的种类、分布和资源利用情况。在国际有关研究计划，如全球海洋生态系统动态研究（GLOBEC）、全球海洋通量联合研究、沿岸带陆海相互作用研究等的影响下，我国大型底栖动物生态学的研究也开始发生质的变化，大型底栖动物在水层-底栖耦合及生物地化循环中的作用也被纳入了海洋生态动力学（Chinese GLOBEC I、II）的研究范围（张志南，2000）。生物扰动实验系统的建立，使水层-底栖界面过程的实验研究成为可能（张志南等，2000，1999）。

## 1.3 底栖动物与人类生活的关系

### 1.3.1 重要的食品和药品来源

海洋生物是人类优质蛋白质的重要来源，目前全世界所消耗的动物蛋白质（包括饲料用的鱼粉），有12.5%~20.0%（鲜品计算）来自海洋（孙刚，1995）。许多底栖动物是人类餐桌上喜爱的食品（如虾蟹类、双壳类、瓣鳃类等），成为渔业采捕和养殖的重要对象，具有巨大的经济价值。潮间带和大陆架浅海的底栖动物种类极多，组成成分复杂，为人类提供了大量水产食品和工业原料。全球海洋每年生产300多万吨虾蟹和大约同样数量的贝类。在中国的海岸带和浅海区，经济底栖动物产量也相当大，包括对虾属（*Penaculus*）、新对虾属（*Metapenaeus*）、鹰爪虾（*Trachypenaeus curvirostris*）、白虾属（*Exopalaemon*）、龙虾属（*Panulirus*）、梭子蟹（*Portunus trituberculatus*）、青蟹（*Scylla serrata*）、绒螯蟹属（毛蟹，*Eriocheir*）、魁蛤属（*Acar*）、毛蚶（*Scapharca subcrenata*）、蛤仔（*Venerupis philippinarum*）、文蛤（*Meretrix lusoria*）、四角蛤蜊（*Mactra veneriformis*）、贻贝目（Mytiloida）、扇贝属（*Pecten*）、牡蛎目（Osteroida）、红螺（*Rapana bezona*）、海参纲（Holothurioidea）、瓣鳃科

(Bothidae)、鲽科 (Pleuronectidae) 等动物。许多底栖动物是重要的医药原料。

### 1.3.2 重要的天然饵料

底栖动物是海洋生态系统食物链中的重要环节，有些种类（如小型甲壳类、软体动物、多毛类等）是经济鱼类及其他动物的天然饵料，小型和微型底栖动物在一定海域是大型底栖动物的主要食物来源 (Eggers *et al.*, 1978)。底栖动物数量的变动影响着渔业的发展。底栖动物的蛋白质含量在 60% 以上，并且具有较高的能量及转化效率。据阎云君 (1998) 测定，苏氏尾鳃蚓 (*Branchiura sowerbyi*) 的能值为  $24.0095 \pm 1.3372 \text{ kJ/g dw}$ ，河蚬 (*Corbicula fluminea*) 的能值为  $22.0819 \pm 0.3252 \text{ kJ/g dw}$ 。软体动物的螺类、砚类、小蚌类是青鱼终生的天然饵料，鲤鱼也摄食部分小型的螺类、砚类。水生寡毛类的各种水蚯蚓、水生昆虫的摇蚊幼虫是鲤鱼、鲫鱼、青鱼、草鱼、鳊鱼和团头鲂等多种鱼类的良好天然饵料，其中各类水蚯蚓还是鲤科鱼类、鲶科鱼类鱼苗的良好开口活饵料 (房岩等, 2011c)。

### 1.3.3 重要的科学对象

海洋是生命的发源地，地球上的生命经历了 30 多亿年的进化史，其中 85% 以上的时间是完全在海洋中度过的。海洋中动物门类的多样性远远超过陆地和淡水，其中许多门类的动物只能生活在海洋中。研究生命的起源和演化、生物的分类系统，离不开海洋生物学的工作。随着调查船只和采集设备、技术的发展，世界对海洋的研究已逐步由近海向深海大洋和极地拓展。美国伍兹霍尔海洋研究所的科学家们借助深海潜水器“阿尔文号” (Alvin)，对东太平洋的底栖动物边界层进行了多学科研究，首次发现一种底栖动物夜间的呼吸速率比白天高 3~5 倍，证明深水动物的代谢率具有周期性；同时发现，在距离海底 5m 范围内，大型浮游动物的代谢率随着从海底向上距离的增大而显著地降低，初步揭示了开阔大洋生态系统的碳、氧及能量收支平衡 (李新正等, 2010)。我国在 2005 年 11 月至 2006 年 3 月对南极进行的第 22 航次考察中，首次在南极圈内对该海域的大型底栖动物进行生态调查，获得大量珍贵的标本。2008 年我国对北极进行的第 3 次科学考察也首次把大型底栖动物列入计划 (李新正等, 2010)。2012 年 6 月，我国“蛟龙”号潜水器在西太平洋马里亚纳海沟 (Mariana Trench) 试验区实现 7000m 载人深潜，采集到深海沉积物样品和生物样品，发现了丰富的海底生物多样性。对极地、海沟等极端环境，以及生物多样性和生产力极高的热泉、冷泉等区域的底栖动物研究，很有可能为生物进化提供新的证据。

随着仿生学的发展，软体动物的贝壳成为了新型仿生材料 (房岩等, 2006)。贝壳

的珍珠层属天然复合材料，其中 95%（体积分数）是片状文石，其余 5% 是蛋白质-多糖基体。这些文石片交错排列成层，文石间填充着有机基体（Heuer *et al.*, 1992）。这样的材料不仅具有陶瓷材料的强度和化学稳定性，又具有金属材料的抗冲击能力。当单层膜厚度达到纳米级时，有可能发生特殊的尺寸效应。利用这一特点，可以开发出新型的超硬材料，在减摩、耐磨等方面加以应用。

底栖动物特有的一些生理机能和生化特点，如底栖动物通过潜穴、爬行、匍匐、游泳、觅食和避敌等行为对沉积物-水界面之间物质迁移、转化的扰动，底栖动物对营养盐和污染物的吸收、转化、降解、排泄途径，底栖动物渗透压和体温的调节机制等，也可能成为仿生学新的研究内容。

#### 1.3.4 不可忽视的有害生物

有些底栖动物对人类有直接或间接的危害。附着生长于水下物体和设施（如船底、浮标、输水管道、冷却管、沉船、海底电缆、木筏、浮子、浮桥、水雷、试验板等）表面的固着动物（如牡蛎目 Osteroida、贻贝目 Mytiliida、藤壶科 Balanidae、苔藓动物门 Bryozoa、水螅科 Hydridae、海鞘纲 Ascidiacea 等）、植物（藻类）和微生物，称为污损生物（或称污着生物、附着生物，fouling organisms）。世界上已知有近 2000 种污损生物（动物 1344 种、植物 614 种）。生物污损（biofouling）是指船底及水中设施上生长生物的现象，具有多种危害。①增加船舶的航行阻力。大型污损生物和微生物黏膜附着在船体和螺旋桨，导致航速降低和燃料消耗增加，甚至在军事上贻误战机。②堵塞管道，严重影响生产。③加速金属腐蚀。污损生物会加快金属电化学腐蚀的过程和速度。④使水中仪表及转动机件失灵。例如，藤壶幼体夏季一旦附着在间歇性转动的仪器或机械上，由于生长迅速，立即会影响其性能，特别是给海洋钻探带来很大麻烦。⑤影响声学仪器的工作。岸用及船用声呐、鱼群探测仪和水听器等，都可能受到污损生物的影响，具体表现为，声呐等的导流罩或换能器受生物污损后，由于生物吸收声能，因而影响声能的辐射并导致声信号的失真；污损生物产生气泡，引起混响，导致水听器效率下降，甚至无法正常工作。⑥对浮标、水雷等造成不利影响。附着生物增加基体重量，破坏基体的漆膜，加速腐蚀，增加潮流的阻力，带来操作及保养的麻烦，使浮标、水雷等偏离原定的方位。⑦损害水产业。污损生物常堵塞网孔，使网具的阻力增加，流水量减少，渔获量下降；内外水体交换减少，箱内 DO 降低，网的重量增加，网箱下沉。污损生物附着在养殖贝类的贝壳上，会竞争摄食饵料和氧气而影响产量；附着在藻类的叶状体上，则使光合作用效率下降，影响生长和发育。

防除生物污损（anti-biofouling）受到各国重视。当前对船舰最有效、最简便的防污措施，是把防污剂配制成防污涂料涂刷于船底，药物通过漆膜不断地往外渗出，形成

一种有毒表面以预防或毒杀动物的幼虫，达到防污的效果。我国 20 世纪 50 年代就研制成功了以氧化亚铜为毒料的防污漆和防锈漆，收到了较好的防污效果，防污有效期 1 年左右。但是由于长期使用，生物产生了抗药性，影响到防污效果。我国从 1958 年开始寻找新的防污剂，通过百余种药物的室内外实验，筛选出 15 种有效药物，包括两种有机锡（三丁基氟化锡、三苯基氯化锡）。1972 年以后，又获得若干长效防污涂料配方，增加了防污涂料的品种。但是，有机锡的广泛使用使港湾局部水体锡含量升高，污染海洋环境，影响海洋生物，包括养殖生物的正常生长。

钻孔生物（boring organisms）比污损生物对人类的危害更大，破坏海上设施，造成严重经济损失，其中以双壳纲（Bivalvia）和甲壳纲（Crustacea）动物最为突出。海筍科（Pholadidae）为海生双壳类软体动物，善于钻凿岩石、贝壳、泥炭、硬黏土或软泥，世界性分布，多栖于潮间带，少数在深水中。壳的一端有数列切割缘，带锯齿，用于钻凿。有几种钻孔生物的钻入深度仅为壳长，有长水管的种类则可钻入数倍于壳长的深度，其水管有坚板保护。分布于大西洋两岸的大海筍（*Zirfaea crispata*）长 8cm，壳长形，灰白或锈色，见于潮间带到 75m 深范围内，钻在石灰石和木材中。海筍（*Pholas dactylus*）壳质薄，背缘反折在壳顶上，绞合部无齿，能钻入片麻岩内，会发光。马特海筍（*Martesia striata*）长 2.5cm，灰白色，生活在木材中，破坏渔船和海港木材建筑。凿石而居的海筍一般只钻入石灰岩，对坚硬的花岗岩则很少钻入，所以在建港、筑堤时应避免使用石灰岩。在中国塘沽新港防波堤石灰岩上发现的吉村马特海筍（*Martesia yoshimurai*），繁殖力强，在一块约 1000cm<sup>3</sup> 的石块中曾找到 108 个个体，危害海港岩石建筑。史氏马特海筍（*Martesia smithi*）形似灰豌豆，钻在岩石和贝壳内。分布于加利福尼亚州（California）沿岸的平顶海筍（*Penitella penita*）钻入硬黏土、砂岩和水泥，有时危害建筑物。还有的海筍穴居木材中，如马特海筍（*Martesia striata*）和食木海筍属（*Xylophaga*），前者对木材的危害程度有时比船蛆还要严重，后者偶尔可钻入海底电缆、塑料或其他物体。双壳类的船蛆属（*Teredo*）体呈蠕虫状，壳小而薄，球形，仅包住身体的前端一小部分，钻木而栖，约有 60 多种，中国沿海已发现 10 多种，除了滩栖船蛆属（*Kuphus*）以外，其他所有船蛆种类均钻入木、竹中生活。裂铠船蛆（*Teredo manni*）在我国沿海各地均有发现，生长和繁殖迅速，对沿海码头、木桩、木船等木建筑破坏严重。甲壳类的蛀木水虱属（*Limnoria*）、团水虱属（*Sphaeroma*）、蛀木跳虫属（*Chelura*）等，常着生于港湾和码头的木桩、护木以及其他木质设施上，终生在木材表层穿凿。它们同船蛆内外夹攻，使木材很快坏损。蛀木虱已知有 20 余种，其中有 7 种以海藻为食，其余均钻食木材，以木材为饵料。海绵动物中的穿贝海绵属（*Cliona*）、多毛类中的才女虫属（*Polydora*）和一些苔藓动物等，常穿凿扇贝、牡蛎、珠母贝等经济贝类，使其生长受到影响。棘皮动物中的球海胆（*Strongylocentrotus intermedius*）等能用坚硬的棘穿凿珊瑚礁。软体动物中的住房蛤

属 (*Petricola*)、钻岩蛤属 (*Saxicava*)、石蛏属 (*Lithophaga*)、开腹蛤属 (*Gastrochaena*) 等，都能穿凿岩石、珊瑚礁和贝壳等，对岩石堤岸、珊瑚礁和经济贝类的养殖造成危害。

某些固着型底栖动物常群居，过度孳生时可造成不利影响，如淡水壳菜 (*Limnoperna lacustris*) 常在输水管道内大量繁殖附着，使得管道糙率增大，管道的过流面积减小，降低输水效率，甚至堵塞管道，引起事故。同时，淡水壳菜 (*Limnoperna lacustris*) 呼吸水中的 DO，代谢过程中排泄氨氮和营养盐，造成水质恶化，而且附着在壁面的贝壳腐烂后会腐蚀管壁。

一些底栖动物是经济鱼、虾、贝、藻类的敌害和病害生物（孙刚等，1995），如龙虱科 (Dytiscidae) 成虫和幼虫均为肉食性，对鱼苗和小规格鱼种危害很大。水生昆虫，如蜻蜓目 (Odonata) 幼虫、仰泳蝽科 (Notonectidae) 等，有时数量很大，消耗氧气，危害苗种，也属养鱼敌害。螺类、砚类、蚌类等如果在池塘中大量存在，滤食细小的浮游生物，会使水质清瘦，消耗 DO，影响鲢鱼、鳙鱼生长（孙刚等，1999e）。有的底栖动物还是鱼类寄生虫的中间宿主，成为鱼病传播的帮凶。

## 第二章 底栖动物的分类

底栖动物是一个庞杂的生态类群，包括的种类和生活方式极为复杂。按照不同的分类标准，可将底栖动物分为不同的类群。

### 2.1 按个体大小分类

#### 2.1.1 大型底栖动物

不能通过  $500\mu\text{m}$  孔径筛网的个体为大型底栖动物 (macrofauna; macrozoobenthos)，主要由底栖寡毛类、软体动物、水生昆虫及其幼虫、海绵、珊瑚、多毛类、甲壳动物的虾和蟹等大型无脊椎动物组成。

#### 2.1.2 小型底栖动物

能通过  $500\mu\text{m}$  孔径筛网但不能通过  $42\mu\text{m}$  孔径筛网的个体为小型底栖动物 (meiofauna; meizoobenthos)，主要有底栖线虫类、甲壳动物的猛水蚤类和介形类、动物类等。

#### 2.1.3 微型底栖动物

能通过  $42\mu\text{m}$  孔径筛网的个体为微型底栖动物 (nanofauna; microzoobenthos)，主要有底栖原生动物等。

### 2.2 按生境分类

#### 2.2.1 海洋底栖动物

海洋底栖动物 (marine zoobenthos) 种类繁多、构造多样，包括大部分动物分类系统 (门、纲) 的代表，如原生动物 (Protozoa)、海绵动物 (Spongia)、腔肠动物 (Coelenterata)、扁形动物 (Platyhelminthes)、纽形动物 (Nemertinea)、颚口动物 (Gnathostomata)

lida)、线形动物 (Nemathelminthes)、腹毛动物 (Gastrotricha)、环节动物 (Annelida)、动吻动物 (Kinorhyncha)、须腕动物 (Pogonophora)、软体动物 (Mollusca)、节肢动物 (Arthropoda)、缓步动物 (Tardigrata)、苔藓动物 (Bryozoa)、腕足动物 (Brachiopoda)、帚虫动物 (Phoronida)、棘皮动物 (Echinodermata)、被囊动物 (Tunicata)、脊索动物 (Chordata) 等，多达几十万种，远远超过水层中的海洋中大型浮游动物（约 5000 种）、鱼类（约 20 000 种）和哺乳动物（约 110 种）种类之和（李新正等，2010）。

## 2. 2. 2 陆水底栖动物

陆水底栖动物 (inland aquatic zoobenthos) 主要包括软体动物、环节动物、节肢动物等，门类数少于海洋底栖动物。

## 2. 3 按起源分类

### 2. 3. 1 原生底栖动物

原生底栖动物 (primary zoobenthos) 终生营水底生活，能直接利用水中的 DO，常见的种类包括水栖寡毛类、蛙类、双壳类软体动物、蠕虫、底栖甲壳类等（梁彦龄和王洪铸，1999）。

### 2. 3. 2 次生底栖动物

次生底栖动物 (secondary zoobenthos) 的祖先曾为陆生，后来在系统发生和进化过程中重新适应水中生活，主要包括各类水生昆虫、软体动物门中的肺螺亚纲 (Pulmonata)，如椎实螺属 (*Lymnaea*) 等。水生昆虫是最为典型的次生底栖动物，其生活史对策因种类不同而异。一些类群在幼虫期间营水生，成体则羽化离开水体到陆地或空中完成交配，多数水生昆虫属于此类。另外一些类群的幼虫营水生，成虫水生陆生均可，但多为水生，如水生鞘翅目 (Coleoptera) 昆虫（梁彦龄和王洪铸，1999）。

## 2. 4 按摄食方式分类

### 2. 4. 1 滤食性底栖动物

滤食性 (filter feeding) 底栖动物也称悬浮物食性 (suspension feeding) 底栖动物，

依靠各种过滤器官滤取水体中的悬浮有机碎屑或微小生物。如许多双壳类通过出入水管系统形成水流，以体内黏液膜获取食物；甲壳类用肢体活动吸入海水，以附肢刚毛网滤取食物颗粒。

#### 2.4.2 沉积物食性底栖动物

沉积物食性 (deposit feeding) 底栖动物吞食沉积物，在消化道内摄取其中的有机物质，如芋参属 (*Molpadia*)、心形海胆属 (*Echinocardium*)。多数种类无选择地吞食水底沉积物，少数种类则是有选择地摄食。

#### 2.4.3 肉食性底栖动物

肉食性 (carnivorous) 底栖动物有较强壮的捕食器官，捕食小型动物和动物幼体，如对虾、龙虾、海葵和蝶形鱼类等。浅海、深海中都有其代表，深海种类常借发光来诱捕食物。

#### 2.4.4 寄生性底栖动物

寄生性 (parasitic) 底栖动物吸取寄主体内的营养，多缺乏捕食器官。

在海洋底栖动物中，以前 3 类摄食方式为主。

### 2.5 按栖息方式分类

根据栖息方式，可将底栖动物分为底上动物 (epifauna) 和底内动物 (infauna)。底上动物包括在底质上部生活的各种固着动物、附着动物和匍匐动物，它们或者栖于硬质水底，有特殊的固着器官，如茗荷属 (*Lepas*) 和柄海鞘 (*Styela clava*) 等以柄部固着于基质表面，牡蛎、藤壶等以石灰质外壳直接黏附于基质表面，贻贝、扇贝等用足丝束固着于基质上，或者匍匐爬行于基底表面，如螺类、鲍、海星、寄居蟹等。一些底栖动物当环境不适时，能脱离原固着基，迁移至新地点重新固着。固着动物常具保护身体的外壳和自水中获取食物的过滤网或触手丛，多栖于水流通畅的环境。水螅和苔藓动物常常大量丛生，在群体丛中栖息有一些匍匐爬行的动物（如小型螺类、海星、蟹类、蠕虫等），形成丰富多彩的附生生物群落。底内动物生长于软质水底，体型适应潜底，包括大多数多毛类、双壳类和一些腹足类软体动物、甲壳类、棘皮动物以及全部肠鳃类半索动物等，有两种类型。①埋栖种（如多种蛤类、蟹类等），栖于沙内，有的细长呈