

海洋生物学

相建海 主编

科学出版社

北京

内 容 简 介

海洋生物学是海洋科学中一门重要的基础学科。本书共分七章，对海洋生物学涉及的生物和生物过程、环境以及相关技术进行论述。第一章海洋生物学概述，讨论了海洋中生命的形成与进化，海洋生物学的概念以及研究的原则与方法；第二章海洋生物学起源与发展，论述了世界和中国海洋生物学研究的历史；第三章海洋生物多样性，主要描述了海洋微生物，植物，无脊椎、脊椎动物和深海热液喷口附近生物以及海洋生物多样性的保护等方面的内容；第四章海洋生态，介绍了包括海洋环境、海洋中生物的分布（浮游生物、游泳生物、底栖生物、深海生物）、生物生产力与能量转换、海洋中若干关键生物生态过程；第五章实验海洋生物学与生物技术，就当今海洋生物技术发展的各个方向进行了阐述；第六章人类活动对海洋生物的影响与作用，叙述了人类活动对海洋生物资源的影响以及与海洋环境健康之间的关系；第七章展望了新世纪的海洋生物学发展趋势。

本书是国内编著的第一部海洋生物学专著，系统地描述了海洋生物学各个分支领域的研究概况和最新进展。可供高等院校、科研院所以及从事海洋生物学工作的师生、学者参考使用。

图书在版编目（CIP）数据

海洋生物学/相建海主编，—北京：科学出版社，2003.1
ISBN 7-03-010512-5

I. 海… II. 相… III. 海洋生物学 IV. Q178.53

中国版本图书馆 CIP 数据核字（2002）第 042532 号

责任编辑：姜朋逊 霍春雁 李 锋 / 责任校对：钟 洋
责任印制：刘士平 / 封面设计：北新华文

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>

中国科学院印刷厂印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2003 年 1 月第 一 版 开本：B5 (720×1000)

2003 年 1 月第一次印刷 印张：19 1/4

印数：1—2 000 字数：373 000

定价：0.00 元

(如有印装质量问题，我社负责调换〈新欣〉)



相建海 男，1946年5月出生，1969年毕业于南开大学，1980~1982年就学于西德康斯坦茨大学。现任中国科学院海洋研究所所长、中国科学院实验海洋生物学重点开放室主任，博士生导师，海洋生物学家。

在海洋生物学研究领域，承担和完成了国家“六五”到“九五”的重大攻关项目，科学院重大和重点项目、国家基金项目等40余项，有论文、专著和报告近百篇，申请专利三项，获奖多次。是我国海洋生物技术领域的优秀学科带头人，在海产动物的繁殖与遗传学研究中取得若干创新进展，在海洋动物染色体和对虾多倍体诱导的研究成果得到国际公认，首先在国内系统地开展了海洋动物生化遗传学的研究，研究进展受到国际同行的重视。

担任国家攀登计划B“海水增殖殖生物优良种质和抗病力的基础研究”副主持人、国家“十五”863高技术资源与环境领域专家委员会主任，国家重点基础研究项目“海水重要养殖生物病害发生和抗病力的基础研究”首席科学家。共培养硕士、博士生25名，博士后4名，两次被科学院评为研究生优秀导师。1997年被国家教委和人事部授予“全国优秀留学回国人员”、“山东省专业技术拔尖人才”称号；2001年被科协授予“全国先进科技工作者”称号。

《海洋生物学》编委会

主编 相建海

编委 (以姓氏笔画为序)

孙 松 朱鑫华 宋金明 李新正 杨红生 杨纪明
张培军 陆保仁 相建海 曾志刚 董 波 焦念志
窦硕增

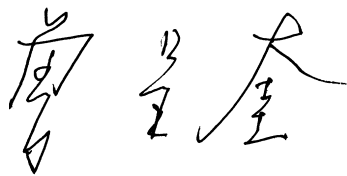
编写人员 (以编写章节先后为序)

相建海(第一章,第二章第一节) 徐鸿儒(第二章第二节)
林伟(第三章第一节) 陆保仁、丁兰平(第三章第二节)
李新正(第三章第三节) 杨纪明(第三章第四节)
曾志刚、李军(第三章第五节) 李新正(第三章第六节)
宋金明(第四章第一节) 孙松、朱鑫华、李新正、曾志刚(第四章第二节)
窦硕增(第四章第三节) 焦念志(第四章第四节)
张培军、王勇(第五章) 杨红生、董波(第六章第一节)
林荣根(第六章第二节) 相建海(第七章)

序

人类面临人口、资源、环境三大问题。海洋作为地球上尚未充分开发的重要疆域，越来越受到人们的重视。新中国成立后我国的海洋生物学研究得到长足发展，取得了举世瞩目的成就。对海洋生物资源的利用和开发，使我国海水养殖产量占全球海水养殖总量的46%，其中大型海藻、贝类和虾类养殖产量居世界第一。海水养殖业的发展，部分缓解了解决食品安全对陆地农业的压力，增加了劳动就业机会，扩大了出口创汇，促进了沿海地区经济的发展。然而，随着海水养殖业的迅速发展，基础理论研究严重滞后、扩大规模和投入的负面效应日趋显露。盲目的开发和过度利用生物资源导致海洋生态系统和海洋环境的破坏，渔业资源量严重下降，生物多样性受到破坏，养殖病害不断发生并日趋严重，造成了巨大的经济损失。如何合理高效地利用海洋生物资源，正确地掌握和发展海洋生物学知识是当前突出和亟待解决的问题。

相建海主编的这本《海洋生物学》正好适应了当前广大科研工作者和国家有关产业发展及生产单位的迫切的需要，及时而较全面地论述了海洋生物学涉及的生物多样性和生物过程，海洋生态和海洋环境以及当前发展的实验海洋生物学新技术。这是我国第一部关于海洋生物学的系统研究专著，是由一批工作在第一线的具有深厚理论基础和实践经验的以中青年海洋生物学家为主的团队完成的，其中包括了他们各自的研究成果和当今海洋生物学的最新进展和趋势。书中论述的部分内容反映了具有国际先进水平和重要理论价值及广泛应用前景的理论和研究成果。书中对世界海洋生物学主要内容进行较系统归纳和描述，也对我国海洋生物学研究各个领域进行了比较全面的总结，丰富了我国海洋生物学的知识。该书不但可以作为从事海洋科学研究的师生们的参考书，而且还有力地推动海洋生物学领域及应用技术的发展，还将对合理规划、高效利用我国海洋生物资源，发展海洋经济起到一定的指导作用。



2002年12月

前 言

浩瀚的海洋是生命的摇篮，占地球表面的 71%，面对人口爆炸、环境恶化、资源短缺三大危机，开发、利用和保护海洋已成为当今世界上一股强劲的潮流。围绕着海洋科学与技术发展的国际竞争比历史上任何时候都更加激烈。21 世纪是海洋的世纪，海洋逐渐成为人类第二生存空间，是人类未充分开发的最后一块疆土。谁拥有海洋就拥有未来。我国是世界上人口最多的国家，也是海洋大国。管辖的海域达 300 万平方公里，拥有大陆岸线 18 000 多公里，以及面积在 500 平方米以上的海岛 5000 多个，海域海洋生物物种繁多，已鉴定的达 20 278 种。丰富的海洋生物资源对 21 世纪中国的经济发展和进步具有战略意义。

近年来，向海洋要食物、要蛋白、要药物，对海洋生物资源进行综合利用、保护和持续开发已成为我国生存和发展的重要出路。而这些实践必须依赖于高新技术的研究和应用，必须加强海洋生物学的基础研究。我国海洋生物学的研究起步较晚，虽然在渔场调查、海洋水产养殖和栽培，以及实验生物学和海洋生物学的研究等方面取得了许多较高水平的成果，但仍远远不能满足国家的重大战略需求；和国际同领域的前沿研究相比还有相当差距，就是现有的一些资料和研究成果也比较零散，缺乏系统性的总结。迄今为止，国内还没有一本对我国海洋生物学各个分支领域的研究概况和最新进展进行论述的专著。针对现状，我们邀请了目前国内从事海洋生物学科研究和教学的学科带头人，根据各自的专业特长，结合自己工作成果，编写了这本《海洋生物学》。该书较全面地对当前海洋生物学发展涉及的生物和生物过程，环境以及相关技术，海洋生物技术以及人类和海洋生物之间的关系等各个方面进行了论述，并对新世纪海洋生物学发展趋势进行了展望。

参加本书编写的人员有中国科学院海洋研究所徐鸿儒、林伟、陆保仁、丁兰平、李新正、杨纪明、曾志刚、李军、宋金明、孙松、朱鑫华、窦硕增、焦念志、张培军、王勇、杨红生、董波、林荣根和我本人。上述各位作者为此付出了辛勤劳动。全书由周海欧、董波两位同志进行了编辑，由本人统一定稿。《海洋生物学》在出版过程中得到了中国科学院科学出版基金委员会难能可贵的及时资助，在此我们深表感谢。另外，在编写过程中得到了我国海洋生物学的泰斗——德高望重的曾呈奎院士的指导，还得到中国老教授协会海洋学分会的孙斌教授和中国科学院海洋研究所杨纪明教授的大力协助和热心关注，在此对他们表示衷心的感谢。由于业务水平和条件的限制，特别是我们面临着日新月异的科技时代，新理论、新发展和新成果不断涌现，使人应接不暇，书中难免存在不少缺点和错

误，为了我国海洋生物学的发展和进一步提高，我们诚恳希望读者提出批评和意见，多多指正。

相建海

2002年12月于青岛

目 录

第一章 海洋生物学概述	(1)
第一节 海洋生物学的概念	(1)
第二节 海洋中生命的形成与进化	(1)
第三节 海洋生物学研究的原则与方法	(3)
第二章 海洋生物学起源与发展	(5)
第一节 世界海洋生物学起源与发展	(5)
第二节 中国海洋生物学发展史	(6)
第三章 海洋生物多样性	(13)
第一节 海洋微生物	(13)
第二节 海洋植物	(35)
第三节 海洋无脊椎动物	(63)
第四节 海洋脊椎动物	(94)
第五节 深海热液喷口附近生物	(104)
第六节 海洋生物多样性及其保护	(114)
第四章 海洋生态	(131)
第一节 海洋生命的理化环境：流体介质中的生命	(131)
第二节 海洋中生物的分布	(147)
第三节 生物生产力与能量转换	(205)
第四节 海洋若干个关键生物生态过程	(216)
第五章 实验海洋生物学与海洋生物技术	(235)
第一节 实验海洋生态学	(235)
第二节 发育与进化	(238)
第三节 遗传学	(243)
第四节 比较生理学	(248)
第五节 比较生物化学	(251)
第六节 海洋生物基因工程	(252)
第七节 海洋生物细胞工程	(256)
第八节 海洋生物化学工程	(260)
第九节 海洋微生物技术	(261)
第十节 海洋生物活性物质与海洋药物	(262)
第十一节 海洋生物材料	(262)

第十二节 海洋动物疾病的诊断与防治.....	(264)
第六章 人类活动对海洋生物的影响和作用.....	(268)
第一节 海洋生物资源的合理开发与持续利用.....	(268)
第二节 人类活动与海洋环境健康.....	(274)
第七章 新世纪的海洋生物学发展趋势.....	(287)

第一章 海洋生物学概述

第一节 海洋生物学的概念

天高任鸟飞,海阔凭鱼跃。浩瀚的蓝色海洋一直被人们认为是以鱼类作为代表的海洋生物自由生存的乐土。古代人类以大海作为“营渔盐之利,行舟楫之便”的场所,海洋生物与人类早已结下了不解之缘。

世界海洋总面积超过 $3.6 \times 10^8 \text{ km}^2$, 占地球表面积的 71%。生物门类中的 88% 生活在海洋。据估计,海洋在不影响生态平衡的情况下,每年可向人类提供 3×10^9 吨鱼虾贝藻等海洋食物,能满足 3×10^{10} 人的蛋白质需要。目前世界开发的渔业资源,海洋捕捞大约 8×10^7 吨,海水养殖大约 1.5×10^7 吨,可挖掘的潜力相当大。更何况海洋生物作为保健、药物和功能性材料开发的经济和社会价值难于估量,理所当然地引起人们越来越大的兴趣。

海洋生物的研究早就从人们对形形色色的海洋生物及其多式多样的分布的观察和描述时开始的。海洋生物学是一门综合性交叉学科,主要包括海洋有机体的功能、海洋生物多样性和生态三个方面的内容(J.S. Levinton, 1995)。它是研究海洋中生命有机体的起源、分布、形态与结构、进化与演替的特征和生物生命过程的活动规律;探索海洋生物之间和生物与其所处的海洋环境之间的相互作用和相互影响的科学。

第二节 海洋中生命的形成与进化

从亚里士多德时代至今,“自然发生”一直被援引为生命起源的解释。尽管许多科学家一直批评这种生命物质起源于非生命物质的观点,巴斯德也令人信服地证明了生命一定起源于已经存在的生命形式,但最初生命起源的问题一直困扰着科学家们。在过去的 50 年中,广为流传的 Oparin 和 Haldane 学说已经证明:利用太阳的紫外线和大气中放出的电做为能源,大气中非生命的物质通过化学合成作用形成了原始生命。

新陈代谢的研究有助于理解生物的进化。真核生物的光合作用利用氧和二氧化碳产生葡萄糖。然而,在原核生物中却有非常多样的能量储存和物质合成途径,能量储存利用除了氧之外的许多氧化剂,除了葡萄糖之外还能利用许多其他能源。蓝藻和其他植物广泛运用 H_2O 做为 H 源,而光合细菌却能利用许多非 H_2O 的 H 源物质。一些细菌通过氧化还原途径,利用化学能量取代了光能驱动的葡萄糖合

成。只不过是真核生物在所有的可能途径中选择了最高效的反应途径而已。

化石记录了生命的历史,放射性同位素的应用使我们知道了化石的年龄。已知最为古老的化石大约有 3.1×10^9 年的历史,在该年代的黑硅石中发现含有细菌和蓝藻的结构。 2.7×10^9 年前的岩石(地层)中有记录着古代蓝藻的石灰岩沉积层,而 $1.0 \times 10^9 \sim 2.0 \times 10^9$ 年前的化石则呈现了极具多样化的原始生物。澳大利亚科学家通过对海底沉积岩的研究,发现了地球上 2.7×10^9 年前的复杂生命形式,这比过去所认为的复杂生命形式开始时间早了 1.0×10^9 年。他们发现的固醇分子化石是目前世界上最古老的生物分子。真核细胞是一种含有细胞并具有独特的细胞核的生命形式,经过长期而缓慢的向多细胞的进化,现代的生物门类迅速形成了。

尽管许多人仍然在寻找地球外生命,但现在还没有证据表明陆生生物是由陨石带来的“殖民者”发展而来的。陨石可能含有有机物质的遗迹,却从未发现它们含有生物化石。从这些贫瘠的陨石提供的信息,我们可以更加确信前寒武纪化石的确反映了地球生命的起源。

有机分子如何在无生命的条件下产生? Urey 和 Miller 曾提出早期大气的成分,他们将这些气体在一个容器中混合,并不断对其放电。经过长时间的处理,产生了许多简单的有机分子,包括大部分的细胞组成物质。因而海洋被认为曾经是一个“温暖而稀薄的汤”,生命就是从这里产生的。“汤”里的 ATP 可能是细胞最初的能量来源。后来,该化合物成为代谢系统最重要的组成部分。

从分子到细胞的过程,需要许多的发展阶段。细胞是逐渐才变得复杂的——DNA 并不是开始就产生并决定一切的,DNA 决定的繁殖模式是逐渐发展而来的。研究表明,热会使氨基酸聚合成为类蛋白,这些类蛋白在低温时能组成微球体。这些微球体被一种类膜边界所包围,能够生长和分裂。许多生命特征都可以在这些复合体中发现,但是它们明显是非生命化学的集合。

Oparin 的凝聚体显示了许多聚合体在水溶液中形成小滴的能力。这些化学系统和生命相关:物质可以在其中浓缩,脂肪可以在其周围形成保护膜。凝聚体还含有能吸收物质、催化反应和释放产物的酶。在这个小滴中形成了微小的代谢系统。生命可能从凝聚体时期开始了进化;化学的选择有利于那些催化系统,这些系统能在竞争中淘汰它们的对手。这些所谓的“原生物”(protobiont)最终发展出在 DNA 指导下繁殖的能力。生命的单位是细胞;生命需要细胞的功能组成和 DNA 的信息储存系统。

把来自于新陈代谢、化石及非生物合成的证据再加一点想象可以合成一个初步的生命发展史:太阳系由原始星体大爆炸释放的物质所组成,地球失去了属于它的由 H_2 和稀有气体组成的大气。地球内部的巨大的热能产生了现在的地核、地幔和地壳的格局。随着新的还原性大气的产生,原始的“汤”中非生命合成和聚合作用在化学选择下发生了。凝聚作用导致起催化作用的“原生物”的出现。“汤”

中的 ATP 可能是最早的高能物质,被生物用来提供生命活动的能量。和 DNA 相关的繁殖系统推动了凝聚体跨越生命的门槛,偶然的复制错误使生命进化成为可能。当外界的 ATP 供应不足的时候,生物开始利用周围环境中的富含能的有机物来生产 ATP,因此发酵成为生物的典型特征。这些生物是厌氧异养生物,可能以最原始的化石为代表。

Berkner-Marshall 理论认为寒武纪的生物多样性异常增高与充足的 O_2 的出现满足了高效的呼吸活动有关。足够的 O_2 的积聚形成了臭氧层屏蔽紫外线,使得生命在志留纪登陆成为可能。参考化石记录,我们可以得到一个大致不同生物出现的时间表。尽管我们不能确切地知道生命的历史,但是越来越多的证据都在支持前面所论述的生命起源模型。

总之,生命的产生是一种奇迹。从基本粒子的碰撞中合成出最初的生命形式,这种偶然性的概率是多么小!可以想象产生出生命的进化一定经历了无数次的失败。想一想,在基本粒子的合成中,无论是温度、能量、数量等因素稍有一点偏差,就不可能出现生命,我们的世界就完全改变。即使出现生命,也并不必然产生具有自我意识——如人类的生物。这里没有丝毫的投机取巧,完全取决于一种独特的偶然,取决于一种长期的进化。

第三节 海洋生物学研究的原则与方法

现代海洋生物学不仅是一门独立的综合学科,而且也是海洋科学研究中的热点和难点,这是因为海洋中的生命现象较物理、化学现象更为特殊和复杂,因而更具有挑战性;加上海洋生物与人类衣食住行密切相关,因而具有特殊的重要性。目前该学科的发展特点与趋势主要有:

1. 研究空间与时间的扩展与深化

现代海洋生物学研究的空间与时间尺度,一方面在宏观层面上扩展,另一方面朝微观中深化。宏观更宏,微观更微。宏观上,全球海洋任何一个海域,从南极到北极,从海面到大洋深处,都在开展生物学调查与研究;科学家们越来越重视全球或大尺度上中长期的海洋生物学研究。微观上,生物个体的研究已从普通个体到微小个体如 nano-plankton($20\mu\text{m}$)甚至到 pico-plankton($<2\mu\text{m}$),生理、生化机制的研究已从整体到细胞深化至分子水平,生态学的研究也深入到微生境、微生态。

2. 学科交叉与综合

学科交叉与综合已成为现代海洋生物学的重要发展趋势。科学技术的日新月异,不仅使学科的交叉成为可能,更是促进海洋生物学发展的必要前题。在海洋学层面上,海洋生物学与海洋化学、海洋地质学和物理海洋学之间加快了相互交叉与

渗透;在生物学层面上,科学家对海洋生物的研究绝不再局限于单一或两、三门学科上,更常常是生态学、发育学、遗传学、生物化学、生物物理学和生物数学等多学科的交叉。现代生物技术、计算机技术、化学分析技术、遥感遥测技术以及海洋技术等在海生物研究中得到越来越多的应用。

3. 海上考察试验与室内实验分析相结合

海洋生物学研究起源于海上考察,而且它至今仍然是取得第一手材料与数据的重要源泉。海洋生物学假说与理论的证实最终不能离开海上考察或试验。但实验室可以保证科学家在人工控制与模拟的条件下,不受自然环境的限制,随意重复或深入进行各种各样的实验和数据分析。两者结合起来,优势互补,相得益彰。难怪世界各国一方面在建造更多的设备精良、导航准确、性能高超的海洋生物考察船或深海潜水器,另一方面在沿海建立越来越多和现代化程度越来越高的实验室和水族楼。

4. 研究的国际化,竞争与合作

海洋是人类共有的财富,要深入全面研究海洋生物学,国际合作是必要和可能的。但各国又具有特有的经济专属区,为了自身的利益,不得不在研究中进行激烈的竞争。比如在鲑鳟鱼资源的捕捞管理上,就连一向称为兄弟同盟的加拿大与美国或欧盟国家之间在谈判配额时,也要你争我吵,各自利用鲑鳟鱼种群 DNA 指纹分析图得到的科学证据,力求多得到一些份额。在国际海洋划界中,渔场物理边界和生物特征无疑是考虑的重点因素之一。

5. 生物资源的持续发展、环境的科学管理成为海洋生物学研究的主要目标

资源与环境是地球科学研究永恒的主题,也是海洋生物学研究的重点。自古以来,海洋是人类“营渔盐之利,行舟楫之便”的场所。蓝色大海源源不断、慷慨无私地提供了大量优质蛋白和化工产品;绵延曲折的海岸带为人类社会铺就了优良美好的生存空间。然而,人类自身的活动不仅给渔业资源的再生造成了威胁,也给地球上生命赖以生存的海洋环境带来了污染和破坏。面对资源短缺、环境恶化和人口“爆炸”的严峻挑战,人类在考虑如何更科学合理地保护、开发和利用海洋生物资源,确保它的持续发展;也在探索如何更好地监测海洋环境的变异和对海洋环境进行有效的科学管理。毫无疑问,海洋生物学研究要把这两个重大问题的解决作为自身的目标。

第二章 海洋生物学起源与发展

第一节 世界海洋生物学起源与发展

早期的生物学家是自然哲学家,他们对自然中的生物进行解剖学和生活习性的观察。亚里士多德(公元前 384~327)和他的希腊同代人最早记录了他们对海滩上一些生物观察的结果。林奈(1707~1778)发展了现在仍然使用的命名物种的方法。他描述了几百种海洋动植物种类。尽管人类航海的历史开始很早(1492 年哥伦布就发现了美洲大陆)但海洋生物学到 19 世纪才发展成为一门科学。英国的福布斯(1815~1854)多次在地中海航海探险中利用采泥器收集了一系列海洋生物,进行了描述,同时提出了“海底 300 米以下生命不再存在”的世界上第一个海洋生物学的假说(Azoic theory)。福布斯所著的《欧洲海的自然历史》被看作是海洋生态学领域的第一部著作。在这本书里,他首创并使用了垂直分布、种群动力学等生态名词,所以 Forbes 也被称为海洋生态学的奠基者。1850 年挪威的萨斯以描述了生活于 300 米以下的 19 种生物的事实推翻了上述假说。在这段时间,浮游生物网首次开始使用,潜水器也开始研发。达尔文(1809~1881)作为世界海洋生物学的奠基人之一,提出了世人熟知的物种起源学说;同时提出的珊瑚礁发育理论影响深远。渔业学研究开始于 19 世纪初;稍后,海洋生态学在美国成为渔业学的同义语。1872~1876 年,世界著名的“挑战者”号考察船进行了环球大洋探险,其间获得并描述了 4 717 种新的海洋生物,是人类第一次全球尺度的海洋生物学研究。

进入 20 世纪,许多国家开始组建大海洋研究机构,如美国的斯克瑞普斯海洋研究所(1903)、伍兹霍尔海洋研究所(1930);大学中也建立了海洋生物学专业或研究机构。Murray(1912)撰写的《大洋深处》被称为海洋生态学的第一部经典著作。

战争破坏了生产力,但它也畸形地加快了与战争相关的海洋生物学的发展。两次世界大战期间,各参战国从维护自身的利益出发,大大增加了海洋学包括对海洋生物学的研究投资,海洋生物声学、生物的污损研究等有了较快发展。特别是第二次世界大战期间,政治与战争的需要大大刺激和促进了与海洋生物学相关技术的发展,从而很快扩展了海洋生物学家们的能力与本领。

细胞生物学、胚胎学、生物化学等实验技术应用到海洋生物学研究中,使得实验海洋生物学得到应有的重视。此间,航海技术和其他技术有了长足发展,斯库巴(SCUBA 即人工肺)潜水和深海潜水器等的相继问世与应用,使科学家能够在海上定点、定时直接观察活的生物并进行取样。1950~1952 年丹麦的伽拉塞亚号开展了大规模的深海考察,进一步丰富了对深海生物的认识。20 世纪 60 年代至今,海

洋生物学研究进入快速发展阶段:学科齐全、设备精良的研究机构不断涌现。Kinne(1970~1978)所发表的《海洋生态学》(共5卷)内容较为详实、新颖,涉及环境动力学、机制、生态系统、培养、海洋管理等各方面,可称为近代海洋生态学的另一部经典之作。另外,各国派遣的海洋远征队所写的大幅、多本调查报告涉及海洋生物的种类和分布及其与环境的关系为海洋生物学发展作出了很大贡献。此外,各滨海国家所建立的海洋研究所进行了大量个体生态和种群生态及实验生态研究,促进了海洋生态学发展。

目前从事海洋生物学研究的研究所、实验站数以百计;研究队伍不断壮大,海洋生物学家已成千上万;先进的综合考察船具有现代化的导航设施,速度快、续航力大、实验仪器齐备良好,足以保证到世界四大洋的任何一个海面进行考察。设备优良、自动化程度高的深潜器已深入到海洋的最深处——11 000m的玛利亚纳海沟,取回海底的微生物供科学家研究。

第二节 中国海洋生物学发展史

中国近海处于亚洲大陆东侧的中纬度到低纬度地带,南北跨越30多个纬度,受大陆气候条件影响显著,南北温差较大,适于冷、温和暖水性多种海洋生物的生长和繁殖,是开展海洋生物学研究最适宜的地区之一。

同世界其他国家一样,中国海洋生物学是随着社会生产力的发展而发展的,形成过程非常漫长,有自己独特的学术思想,对世界海洋生物学做出了突出贡献。

1. 古代中国海洋生物学发展史

居住在中国的古代先民,很早就对海洋生物有了一定的认识,并加以利用。日积月累,逐步发展形成为独具特色的学问。

(1) 远古时期 人类对海洋生物的认识是与自身的进化同步发展的,古人类早就注意到可食用的海洋生物。考古发现,早在18 000年前的旧石器时期,北京周口店的山顶洞人就食用海洋贝类,并用海蚶壳做“项链”,美化生活。在沿海“贝丘”遗址和山东省胶县三里河新石器时代大汶口文化遗址中,出土了大量鳎鱼、梭鱼、黑鲷等鱼骨。甲骨文中有“贝”、“鱼”和“渔”的记载。伏羲时已开始造网罟,教佃渔。这都说明,中国远古先民具有一定的生产力,对贝、鱼等有了一定的认识,而且已经能够捕捞一些游泳的海洋鱼类。

(2) 先秦时期 我国奴隶社会的商代生产力有了提高,已能采捕贝、鱼,用贝壳作货币。春秋战国时代,社会逐渐向封建制转化,生产力大大发展,对海洋生物的知识更多、利用能力更强,文字记载更丰富。《周易》等书记载了包牺氏“作结绳而为网罟,以佃以渔”;《竹书纪年》记载,夏代曾“东狩于海,获大鱼”。更为可贵的是,除了对资源的评价外,还出现了保护海洋生物资源的宝贵思想。夏禹、周文王

皆禁令,川泽非时“不入网罟,以成鱼鳖之长”。《礼记》明确记载了准许捕鱼的季节。

(3) 秦汉至南北朝时期(公元前 221~581)秦汉进入中国封建社会初期,已出现了海洋生物分类研究。《尔雅》《说文解字》对多种海洋生物作了记载和解释。汉代朱仲著《相贝经》,专门对海贝进行了分类研究。而《史记》和《汉书》,不仅有对海洋生物地理分布的记载,而且有对海洋生物的资源评价。三国时期(220~280)东吴和南朝的宋、齐都大力发展了海洋事业。《临海水上异物志》、《博物志》、《名医别录》等书籍已记载不少海洋生物。在生物分类、生长、习性、地理分布等方面都取得了重要成就。

(4) 隋至元代(581~1368) 隋至元代是中国封建社会的中期,生产力进一步发展。隋唐五代,认识了许多海洋生物新种。唐代的《吴地记》、《本草拾遗》记载了不少海洋生物及新种,后汉即在合浦海上大量采珠,陆龟蒙的《蟹志》是我国第一部蟹类专著。宋代《三山志》和《日华本草》,特别是毛胜著《水族加恩簿》对许多海洋生物作了质量评价,而且知道了对珍珠贝、牡蛎、江珧、海豹等海洋水产动物的人工养殖,这是一个巨大的进步。对国外海洋动物也有了文献记载。

(5) 明清时代(1368~1911) 明清是中国封建社会后期,中国人对海洋生物的认识于明代(1368~1644)中期遥遥领先于世界各国。明代屠本?的《闽中海错疏》是我国最早的一部地方海洋动物志,主要记载福建的海洋水产动物。共记录了涉及现代 50 多个科 100 多种鱼和软体、节肢、环节、爬行、棘皮、腔肠、哺乳等动物,描述了它们的形态、习性和一些种的食用质量评价,还指出了生物的多样性。另外,黄省曾的《鱼经》、杨慎的《异鱼图赞》和胡世安《异鱼图赞补》等专著,以及清(1644~1911)人的《异鱼图赞闰集》、《记海错》等专著,对中国海洋生物学的发展具有重要意义。

2. 近现代中国海洋生物学发展史

中国古代的科学技术长期居于世界领先地位,但从 15 世纪逐渐落后下来。包括海洋生物学在内的近代科学技术在欧洲兴起后,19 世纪中叶逐步传入中国。半封建半殖民地的中国,积贫积弱,科学难以发展。1949 年中华人民共和国成立后,现代海洋生物学迅速发展起来。

(1) 近现代中国海洋生物学研究事业的发展

1) 萌动发展阶段(1840~1949) 1840 年后,西方海洋生物学逐渐传入中国。1902 年清政府推行“新政”,部分有识之士,出国留学,将近代海洋生物学引入中国。1912 年天津、上海和江苏成立水产学校,1920 年集美水产学校创立。1921 年秉志在南京高等师范创建了中国第一个生物系,并带领学生采集海洋生物标本。青岛观象台 1928 年设立海洋科,是中国第一个海洋研究机构。1930 年秋,中国科学社蔡元培等倡议成立中国海洋研究所,并筹建中国第一个海洋博物馆——青岛

水族馆。1930年中华海产生物学会在厦门大学成立,是中国第一个海洋学术组织。1946年,山东大学创建了水产学系和海洋研究所;厦门大学创建了海洋系和海洋研究所;台湾大学成立了海洋研究所。1947年在上海成立中央水产实验所。

旧中国外患内战不断,经济落后,民生凋敝。尽管我国海洋生物学研究始于20世纪初叶,但只是对海洋藻类和海洋动物进行了零星采集与分类,主要作了一些近海海洋生物的调查和研究。朱元鼎、伍献文对海洋鱼类的研究,童第周对文昌鱼实验胚胎的研究,曾呈奎对海藻的研究,金德祥对硅藻的研究,朱树屏、郑重对浮游生物的研究,陈义对多毛类和星虫的研究,张凤瀛对棘皮动物的研究,沈嘉瑞对蟹类等甲壳类的研究,喻兆琦对虾类的研究,张玺对软体动物的研究,汤佩松对海藻含碘量的研究,许植方对海人草的研究等,都是开创性的工作。

2) 奠定基础阶段(1949~1956) 新中国的成立给海洋科学事业的发展与繁荣创造了条件。1949年新中国成立后,中国海洋生物学随着共和国前进的步伐,获得了迅速的发展。

1950年8月,新中国第一个海洋研究机构——中国科学院水生生物研究所青岛海洋生物研究室的成立,标志着新中国海洋研究工作,特别是海洋生物学全面系统规模化研究的开始。1951年成立了中国海洋湖沼学会,次年成立了山东大学海洋系和上海水产学院。

3) 全面发展阶段(1956~1966) 1956年全国科学技术发展纲要中《中国海洋科学发展规划》,以及1963年5月国家科委制定的“1963~1972年海洋发展规划”,为中国海洋科学的发展勾画出宏伟蓝图,指明了前进方向。

1957年中国科学院海洋生物研究室扩建为海洋生物研究所;该所改装成的我国第一艘专业海洋调查船“金星号”,成为后来全国海洋综合调查的主力。1959年该所又扩建为中国科学院海洋研究所,由单一的海洋生物研究转向多学科综合性发展的道路,成为中国海洋科学的中坚力量。20世纪50年代后期,一大批品学兼优的大、中学生被充实到中国科学院。该院竺可桢副院长号召陆地科学家“下海”,从事海洋科学研究,迅速壮大了海洋科研队伍。1958~1960年,全国海洋综合调查在近海全面展开,既取得了大量珍贵资料,又培养了人才,奠定了现代中国海洋学发展的基础。1957年以后,沿海各省市也普遍成立了海洋研究单位,海洋研究事业蓬勃发展。1962年调整时期,只保留了中国科学院海洋研究所、国家科委海洋组调查队,以及划归中国科学院领导的在广州、厦门、杭州、大连的工作站。1959年3月山东海洋学院宣告成立,这是中国第一所海洋综合性理工科高等学校。1962年中国海洋湖沼学会和中科院海洋研究所在青岛召开了海洋动、植物区系学术讨论会,为我国海洋动、植物区系理论的建立奠定了初步基础。1964年成立了国家海洋局。国家海洋局分别在青岛、杭州、厦门等地组建了综合性的第一、第二、第三海洋研究所和其他专业研究机构。

直到“文革”前夕,中国海洋生物学的某些领域的工作,达到了世界水平。

4) 缓慢发展阶段(1966~1976) “文化大革命”中,仅有少数为海防建设或直接为生产服务的科研项目,勉强能够开展部分工作,整个中国海洋生物学几乎陷于瘫痪。而这一时期,正是国际上海洋生物学突飞猛进发展的时期,中国与国际水平的距离又一次拉大。

5) 恢复和深入发展阶段(1976年以来) 1978年全国科学大会的召开,使中国海洋生物学进入了恢复和深入发展的时期。

“文革”以后到“八五”期间,是我国海洋生物研究的第二个发展高峰。改革开放政策给海洋生物学研究与国际接轨带来了机遇,国际合作广泛开展;海洋生态学、海洋水产农牧化原理与应用研究、海洋生物多样性研究、由个体水平到细胞和分子水平的实验海洋生物学研究全面展开。全国范围的科学考察,如1981~1986年的全国海岸带、滩涂调查,1990~1992年海岛调查和贯穿于其间的区域性调查,如西沙群岛、北部湾和南沙群岛等的科学考察也相继进行。

改革开放以来,中国参与了许多国际合作项目。中国海洋生物学研究开始整体上走向世界,南极和南大洋考察就是一个重要标志。1984~1985年,中国首次对南大洋和南极洲进行了科学考察并建立了长城站。此后又进行了多次南极考察和环南极海洋调查,并举行了国际南极研究学术讨论会,成立了中国极地研究所。1995年中国首次远征北极科学考察队到达北极点。

近50年来,中国在海洋科学各个重要领域里,都有研究或较深入地研究。中国海洋生物学形成了完整、齐全的科研体系,在世界上已有了一定地位和影响,少数领域的研究成果达到了世界领先水平。

香港地区的海洋生物学研究始于第二次世界大战前,开始主要在香港大学,规模较小。20世纪60~70年代香港大学和中文大学海洋生物学研究均有相当大的进展。20世纪80~90年代,随着经济和科教快速发展,除上述两所大学外,香港科技大学和其他大学也积极加入了海洋生物学研究的行列,并与内地的同行不断加强交流与合作,这段时间是香港海洋生物学研究发展最迅速的时期。

我国台湾的海洋生物学研究始于20世纪40年代中期。50年代初经济部与台湾大学合办了渔业生物试验所,60年代台湾的海洋科学研究有较快发展,目前台湾11所大学设有海洋科学研究系所,有近千人从事海洋科学的研究。其研究内容主要集中在渔业科学和水产养殖生物学和分类学研究方面。1991~1996年台湾推行了海洋科技中程计划,推动海洋生物学基础研究,改进和开发水产养殖和海洋生物技术。仅1990~1994年期间,投入约130亿新台币。

(2) 近现代中国海洋生物学研究进展 新中国成立前,海洋生物学基础薄弱,发展缓慢,科研工作多局限于分类研究。新中国的海洋生物学获得了迅速、全面地发展,突出特点就是基础研究与资源开发紧密结合。这既推动了学科自身的发展,又为合理开发利用海洋生物提供了理论根据,加快了国民经济的发展和社会进步。

1) 分类区系研究 1934~1935年,厦门大学、中国科学社等团体和中央研究

院组织了沿海生物调查。

1935~1936年,张玺领导了胶州湾海产动物采集团,调查发现了两种稀有的原索动物——柱头虫和文昌鱼。1941年,中国地理研究所进行了此期间惟一一次海洋考察——福建东山海洋考察。

近70年来,曾呈奎、张玺、刘瑞玉、齐钟彦、郑执中、郑守仪、谭智源、成庆泰、徐恭昭等系统地开展了我国近海海洋生物分类研究,基本上查清了我国近海海洋动植物的生态习性、资源分布和区系特点,为开发海洋生物资源准备了基础资料。

2) 生态研究 新中国成立后,才真正开始浮游生物研究。在分类研究和海洋调查的基础上,进行了动物区系和营养的研究,包括生态、生理、生化、水产等诸多领域。对热带海域的大洋性浮游植物新种研究贡献极大(我国25种,外国仅两种)。20世纪80年代以后拓宽了研究范围,增加了深度,对环境与浮游植物的关系作了深入的研究。

海洋生产力,是当代生物海洋学研究热点。中国自20世纪60年代初起步,80年代后才蓬勃开展。研究的海域自沿岸海湾、河口上升流和海岛水域到临近陆架;从近海到大洋乃至南极海域,取得了不少成果。

在底栖生物研究方面,20世纪50年代后期,在刘瑞玉组织和领导下,中国科学院海洋研究所开始了海洋底栖生物的生态研究,基本查清了中国海域底栖生物组成特点和数量分布;对胶州湾和闽中上升流区底栖生物的研究,初步揭示了底栖生物群落结构的动态规律。他们先后重点研究了我国对虾和小型底栖生物、南大洋和中太平洋底栖生物,报道了南沙海域的热泉动物。

20世纪80年代以来,海洋生态学紧密结合我国经济发展,全面展开了海洋水产生产农牧化原理与应用研究、海洋生物多样性研究。关于大型水利工程和沿海工程对生态的影响的研究,如三峡工程对于长江口生态系统影响的预测和大亚湾核电站零点调查等,取得了可喜成果。

3) 实验生物学研究 在实验生态研究方面,1930年,日本技师大 洋四郎在大连进行中国首次海带养殖实验。1952~1974年,曾呈奎等关于紫菜和海带的研究,解决了养殖中的关键问题,掀起了以养殖海带和紫菜为主的我国第一次海水养殖浪潮,促使我国成为海藻养殖大国。1960年,吴尚?等攻克了中国对虾育苗难关;1980年前后,赵法箴等解决了工厂化人工育苗工艺,使对虾养殖业蓬勃发展。1974~1978年,张福绥等关于贻贝的研究,建立了人工采苗和工厂化育苗工艺,此后又成功地引进了海湾扇贝,从而掀起扇贝养殖高潮。另外,科学家们对梭鱼、牙鲆等繁殖,对船蛆防治和生物处理废水等的研究也很出色。

在生理研究方面,50多年来,曾呈奎等对海藻光合作用和色素吸收进行了研究。通过对原绿藻的深入研究,查明了藻类进化的3条途径,揭示出光合生物的系统发育关系,从而提出藻类的分类系统,开拓了海藻比较光合作用和进化的研究领域,丰富和发展了生物进化论,是我国进化论研究的3项重要成果之一。

20世纪60年代初期,中国科学院生理研究所和海洋研究所合作,徐科等利用电生理学技术研究了对虾、乌贼巨大神经纤维的兴奋传导等,开拓了电生理学研究的领域。中国科学院海洋研究所、青岛海洋大学、上海水产大学、海洋局第一海洋研究所深入进行了对虾、扇贝等的生理研究,福建海洋研究所研究了海洋动物的视觉生理。

在生物化学研究方面,从50年代开始,纪明侯等研究了多种海藻的化学成分及含量,以及含量随季节的变化,研究了褐藻胶、碘等的提取方法,指导建立了我国第一个褐藻胶生产车间。曹天钦等对文昌鱼的肌球蛋白,其他人对部分海生鱼、虾、贝、蟹的蛋白、核酸、酶、激素等进行了卓有成效的研究工作。

海洋生物遗传学研究方面起步较晚,最先进行研究的是近海沿岸和河口区无脊椎浮游性幼体遗传性状与环境的关系。20世纪70年代方宗熙发现了海带雌、雄性生活史,由此建立了海带单倍体雌、雄性克隆,并培育出纯系杂交种“单杂10号”。80年代以后新一代中青年科学家对牡蛎、珍珠贝、对虾、黑鲷等进行了遗传研究。

在发育生物学研究方面,20世纪50和60年代,童第周等关于硬骨鱼胚胎发育的研究和文昌鱼的器官发育与进化的研究,为海洋发育生物学奠定了基础。80年代初,吴尚?等实验证明,文昌鱼和海鞘卵子细胞质早在受精前就有了分化,认为不能片面强调细胞核的作用,而忽视细胞质和细胞核的相互作用,以及环境的影响,从而拓宽了细胞分化的研究领域,为探索胚胎早期分化的机制指明了方向。

4) 海洋渔业资源学的研究 渔业资源的开发利用推动了海洋渔业资源学的发展。20世纪50年代开始,我国科学家在全国范围进行了一系列海洋生物与渔业的调查,规模较大的有1953~1958年的烟威鲈鱼渔场调查和1958~1962年的全国海洋综合调查。根据近50年全国各地对各海域的调查,编写出了各海区的渔业资源和渔业区划报告,全面系统地反映了中国海洋渔业资源面貌和生产状况。报告并按区域特点提出了开发意见,对渔业生产和管理具有重要意义。对于影响重要的海洋增养殖对象,如海带、紫菜、海蜇、贻贝、扇贝、珍珠贝、对虾和真鲷等生活史的不同阶段的主要环境因素开展了深入研究;对于重要捕捞对象如鲈鱼、大黄鱼、小黄鱼、带鱼、太平洋鲱、绿鳍马面鲀、?鱼、对虾和毛虾等的数量变动规律、洄游路线、生态习性、渔场形成条件、资源管理与增值措施等进行了全面研究。中国科学院海洋研究所、水科院黄海水产研究所、辽宁海洋水产所等研究所以及上海水产大学、青岛海洋大学等对我国渔业资源的调查和评估做出了重要贡献。张孝威主持了烟威鲈鱼渔场调查,杨纪明评估了渤、黄、东、南海鱼类生产力,朱德山等测算了越冬场?鱼资源量,唐启升主持了我国专属经济区渔业资源调查。

主要参考文献

鉴.海洋出版社

中国海洋年鉴编辑部.1995.1991~1993 中国海洋年鉴.海洋出版社

中国海洋年鉴编辑部.1997.1994~1996 中国海洋年鉴.海洋出版社

生物学史编纂组.1980.科技史文集第四辑.上海科学技术出版社

杨纪明.1985.海洋渔业资源开发潜力评估.海洋开发.(4):40~46

宋正海,郭永芳,陈瑞平.1986.中国古代海洋学.海洋出版社

张震东,杨金森.1983.中国海洋渔业简史.海洋出版社

曾呈奎.1998.中国的海洋科学及其展望.海洋与湖沼.29(1):1~8

第三章 海洋生物多样性

第一节 海洋微生物

一、引言

海洋微生物是在海洋环境中能够生长繁殖、形体微小,单细胞的或个体结构较为简单的多细胞的、甚至没有细胞结构的一群低等生物。它们通常要借助光学显微镜或电子显微镜放大才能观察到。海洋微生物类群十分庞杂,种类繁多,按其结构、形态和组成不同,可分为三大类:非细胞型(如海洋病毒)、原核细胞型(如海洋细菌和海洋放线菌)及真核细胞型(如海洋酵母菌和海洋霉菌)。海洋微生物学则是研究海洋微生物及其生命活动规律的学科。研究内容涉及海洋环境中微生物形态结构、分类鉴定、生理生化、生长繁殖、遗传变异、生态分布以及微生物各类群间、微生物与人类、海洋动植物和海洋理化、地质等自然界诸因素的相互关系等。海洋微生物学既是海洋生物学中的一个分支学科,也是微生物学的一个分支。通过研究海洋微生物及其生命活动规律,我们可以不断发掘微生物资源,充分利用其有益活动,从而发挥其在海洋养殖、海洋开发利用和净化保护海洋环境的有利作用;也可以通过防止、消除微生物的有害活动、或通过改造转害为利,从而达到减少和防治海洋病害微生物的沾污以及它们对海洋生态环境危害的目的。

二、海洋微生物类群

(一) 海洋病毒

1. 定义

海洋病毒是海洋环境中土著性、超显微的、仅含有一种类型核酸(DNA 或 RNA)、专性活细胞内寄生的非细胞形态一类微生物。它们能够通过细菌滤器,在活细胞外具一般化学大分子特征,进入宿主细胞又具有生命特征。

2. 种类

海洋病毒多种多样,具形态多样性及遗传多样性。海水中海洋病毒的密度分布呈现近岸高、远岸低;在海洋真光层中较多,随海水深度增加逐渐减少,在接近海底的水层中又有所回升的趋势,其密度有时可达 $10^6 \sim 10^9$ 个病毒颗粒(VPS)/ml。

超过细菌密度的 5~10 倍。

海洋中病毒能够侵染多种海洋生物。海洋噬菌体的裂解致死占异养细菌死亡率的 60%；海洋蓝细菌、海洋真核藻类等重要海洋初级生产者也可被海洋病毒感染。病毒还能裂解某些种类浮游动物。众所周知，病毒的感染致病，给水产养殖业（如鱼、虾、贝）造成了巨大的损失。现已查明，从 1993 年开始在全国对虾养殖地区几乎普遍发生的、危害性极大的急性流行病即由一种杆状病毒[白斑综合征杆状病毒(WSSV)]所引起。有些海洋病毒具有帮助某些海洋浮游植物生长的作用，对海洋环境和人类生存有益。目前，海洋病毒在海洋生态系统中的作用正日益被人们所关注。

(二) 海洋细菌

1. 定义

海洋细菌细胞无核膜和核仁，DNA 不形成染色体，无细胞器，属于原核生物；不能进行有丝分裂，以二等分裂为主；个体直径一般在 $1\mu\text{m}$ 以下，呈球状、杆状、弧状、螺旋状或分枝丝状；具有坚韧的细胞壁；能游动的种以鞭毛运动。海洋细菌是海洋微生物中一大类群，也是海洋微生物学的主要研究对象。

由于近岸海水中存在着众多暂时生长在海洋环境中的陆生细菌，因此严格地说，海洋细菌是指那些只能在海洋中生长与繁殖的细菌。一般来说，真正海洋细菌具有 3 个基本特征：①至少在开始分离和初期培养时要求生长于海水培养基中；②生长环境中需要氯或溴或其中之一元素存在；③需生活于镁含量较高的环境中。另外，许多海洋细菌是嗜冷或适压生物。

2. 种类组成

据《伯杰细菌鉴定手册》(第 8 版)记载，约有 180 种细菌属于海洋细菌。最常见的有假单胞菌属(*Pseudomonas*)、弧菌属(*Vibrio*)、无色杆菌属(*Achromobacter*)、黄杆菌属(*Flavobacterium*)、螺菌属(*Spirillum*)、微球菌属(*Micrococcus*)、八叠球菌属(*Sarcina*)、芽孢杆菌属(*Bacillus*)、不动杆菌属(*Acinetobacter*)和发光杆菌属(*Photobacterium*)等。海洋细菌个体较小，在培养基上生长较慢；相对于非海洋细菌，对糖的分解能力较弱，而对蛋白质分解能力较强；产生色素的较多。一般来说，在海水中革兰氏阴性杆菌(G^-)占优势(有人认为可达 90%以上)。在远洋沉积物中，革兰氏阳性菌(G^+)居多；芽孢杆菌在海水中少见，但在大陆架沉积物中则最为常见；球菌种类在海水中也较少见；能游动的杆菌和弧菌在海洋细菌中占优势。

3. 新陈代谢类型

几乎所有已知生理类群的细菌，都可在海洋环境中找到。可以根据海洋细菌

生长所需要的营养物质的性质不同,将它们分为自养和异养两种类型。

海洋自养细菌是指在海洋环境中能以简单的无机碳化合物(二氧化碳、碳酸盐)作为生长的碳源的细菌。根据它们生长所需要的能源不同,又可分为海洋光能自养细菌和海洋化能自养细菌。

海洋光能自养细菌因其含有细菌叶绿素等色素,能够直接利用光能;以无机物,如分子氢、硫化氢或其他无机硫化合物作为供氢体,使二氧化碳还原成细胞物质。如着色菌科和绿菌科细菌即属于海洋光能自养细菌。海洋化能自养细菌生长所需的能量来自无机物氧化过程中放出的化学能。如海洋硝化、亚硝化细菌,通过氨氧化成亚硝酸盐,并进一步氧化成硝酸盐获取能量;氧化硫细菌等化能自养菌通过把游离的硫或硫化物氧化成硫酸盐获取能量。

海洋异养细菌是指在海洋环境中不能以无机碳化合物作为生长的主要或惟一碳源物质的细菌。其中,有些异养细菌需要在有机物作为供氢体才能利用光能将二氧化碳还原成细胞物质,如红螺菌属的一些细菌,可称为光能异养细菌,它们在生长时大多需要外源生长因子。海洋中化能异养细菌很多,是海洋细菌的最大类群。它们从氧化某些有机化合物过程中获取能量,其碳源主要来自有机化合物(如糖类等),其氮源可以是有机物的也可以是无机的。一般来说,人们习惯上将那些必须利用有机物作为碳源,利用蛋白质、蛋白胨、氨基酸作为氮源的细菌称为海洋异养细菌。根据其利用有机物的特性,海洋异养细菌又可分为腐生型与寄生型两种类型。前者以无生命的有机物(如动植物尸体、排泄物和腐败食物等)作为营养物质;而后者则是寄生于活的动植物中,从宿主体内获得生长所需的营养物质。腐生菌和寄生菌之间还存在一些中间的过渡类型,即兼性腐生菌与兼性寄生菌。

除根据所需营养物质的性质对海洋细菌进行分类外,还可根据它们对氧的需要情况,把海洋细菌分成海洋好氧细菌、兼性厌氧细菌和厌氧细菌等。其中,海洋好氧细菌是指那些具有完善的呼吸酶系统,能够将分子氧作为受氢体进行氧化呼吸来获取能量,但在无游离氧的环境中不能生长的细菌;海洋厌氧细菌是指因缺乏完善的呼吸酶系统而不能利用分子氧,只能进行无氧发酵获取能量的细菌。厌氧细菌按对氧的耐受程度及在一定氧浓度环境中的生存能力,又可细分为专性厌氧菌、中等厌氧菌和微嗜氧菌。除此之外,还有介于好氧及厌氧间的兼性厌氧细菌。大多数海洋细菌是兼性厌氧菌,但在有氧条件下往往生长更好,专性好氧菌和厌氧菌都比较少见;另外,还可将海洋细菌分为浮游和附着等类型。

以上几种类型海洋细菌的划分不是绝对的,它们在不同条件下生长时,往往可以互相转变。如红螺菌科的紫色非硫细菌在有光和厌氧条件下生长时,可以利用光能来还原二氧化碳,此时它们属光能自养型细菌;但当它们在有机物存在的条件下生长时,又可直接利用有机物与光能进行生长,此时它们属于光能异养型细菌。异养型细菌也不是绝对不能利用二氧化碳,它们当中有许多可以利用二氧化碳,只是它们不能以二氧化碳作为惟一碳源或主要碳源进行生长,而是在有机物存在的

条件下也可以利用二氧化碳,将它还原成部分的细胞物质。自养型细菌是能利用二氧化碳作为惟一碳源进行生长,但也并非是说它们绝对不能利用有机物生长。

4. 特性

细菌比高等动植物对环境有更大的适应性。近海地区由于风浪、潮汐及径流等的运动和人类及生物的活动使陆源细菌进入近岸海域和远洋水上层中,并适应生存,因此生活在这些环境中的海洋细菌的生理生态特性与陆生细菌相似。但生活在深海的细菌,因深海环境具有高盐、高压、低温和低营养等特点,因此其生理、生态特性与陆源细菌迥然不同。

(1) 嗜盐性 海水的显著特征是含有相当稳定的高浓度盐分,含有各种盐类和微量元素,因此嗜盐性是海洋细菌最普遍的特性。此外,海洋细菌还能耐受高渗透压。海水中钠是海洋细菌生长所必需的,除渗透需求外,在输送基物进入细胞的过程中起着重要的作用。此外,钾、镁、钙、磷、硫和其他微量元素也是某些海洋细菌生长所必需的,如钾在维持渗透压时可部分代替钠;镁可减少海洋细菌生长在含钠低的培养基中解体现象,因此具有维持细胞膜的功能。

(2) 嗜冷性 在海洋中,由于海流不断运动以及海水有巨大的热容量,因而海洋水温的变化范围比陆地的小得多,90%以上水体的温度是在 5°C 以下。绝大多数海洋细菌都具有在低温下生长的特性。某些中温细菌,虽然其最适生长温度为 20°C 左右,但也能在 $0\sim 5^{\circ}\text{C}$ 下缓慢生长,这些细菌称为耐冷细菌(psychrotrophs)。嗜冷细菌(psychrophiles)是指那些在 0°C 附近能够生长繁殖,最适生长温度不高于 15°C ,最高生长温度不超过 20°C 的细菌。它们对热反应极为敏感, $20\sim 25^{\circ}\text{C}$ 已足以阻碍其生长与代谢,它们的细胞膜结构具有适应低温的特点,主要分布于极地、深海和高纬度的海洋中。同海洋细菌的嗜冷特点相对应,海洋细菌对较高温度的忍受能力是有限的(海洋中的高温细菌,只在海底热泉的特异环境中发现过)。海洋细菌对温度的耐受程度,同其所处环境的盐度之间可能存在着一定关系。

(3) 适压性 水深每增加 10m ,其静水压力约增加 $1\text{kg}/\text{cm}^2$ 。深海一般指的是水深超过了大洋平均深度(约 $3\ 800\text{m}$)的海区,约占地球表面积的一半。海洋最深处(马里亚纳海沟,水深为 $10\ 924\text{m}$)的静水压力可超过 $1\ 000\text{kg}/\text{cm}^2$,所以深海海底要承受约 $380\sim 1\ 100\text{kg}/\text{cm}^2$ 。压力增加导致一系列物理化学的复杂变化,包括pH值、水的结构和气体溶解度的改变,所以妨碍了浅海和陆源细菌在深海中的生长。深海嗜压细菌具有适应高压并生长代谢的能力,能在高压环境中保持酶系统的稳定性。而在多数情况下,嗜压菌的酶在正常压力下反而失活。有些嗜压细菌所产生的蛋白酶,能被高静压力所活化。嗜压细菌的核糖体具有独特性,有些脂肪酸对于深海细菌的生长是重要的。细菌的形态(如鞭毛结构、多形性和细胞大小)在高压下也可能发生变化。除嗜压细菌(其生存繁殖有赖于高静压力)外,还有一类在常压($1\text{kg}/\text{cm}^2$)和高压($600\text{kg}/\text{cm}^2$)下均能生长的细菌,称为耐压细菌。

一般来说,嗜压细菌和耐压细菌均为适应低温环境的细菌,其耐压程度同其所处环境的温度有一定关系。迄今所分离到的海洋嗜压细菌都是革兰氏阴性假单胞菌。除嗜冷型外,有些深海细菌还能耐受高温,它们栖息于自深海海底喷出的、处于适度还原状态的热水中。这些细菌大多数属于古细菌属,少数为甲烷球菌或其他细菌属。有些细菌最高生长温度已达 110°C , 低于 80°C 不能生长。由于水在常压下 100°C 即可沸腾,因此高压对于深海中的超高温细菌可能是必需的。

(4) 低营养性 总的来说,海水是处于寡营养状态的,其中营养物质较为稀少,有机碳平均水平相当低。某些浮游型海洋细菌适应于低浓度营养的海水,因此分离培养海洋细菌忌用营养丰富的培养基。海洋中寡营养细菌在低营养环境条件下多呈球型,这样可以增加表面积与体积的比值,提高吸收营养物质的能力。处于此状态的细菌因能透过 $0.45\mu\text{m}$ 的滤膜,因此被称为滤过性细菌或超微型细菌。许多细菌此时会丧失在培养基上生长的能力,但仍具有代谢活性,可称为活的非可培养状态。20 世纪 60 年代以来,美国学者 H. W. 詹纳施采用连续培养技术,在恒化器中研究海洋细菌对低营养的反应,对有机化合物吸收与利用,取得较接近于海洋中实际状况的成果。尽管如此,由于海洋寡营养细菌的分离、培养及鉴定较困难,并且它们生长慢、研究周期长,因而在较长一段时间内其研究发展并不快。近年来随着生物技术等许多新手段,如荧光抗体技术、放射自显影技术及聚合酶链反应和核酸杂交技术的应用,大大加快了低营养状态下海洋细菌的研究步伐。

(5) 趋化性与附着生长 绝大多数海洋细菌都具有运动能力,某些细菌还具有沿着某种化合物的浓度梯度而移动的能力,这一特点称为趋化性。海水营养物质虽然较为稀少,但海洋中各种固体表面和不同性质的界面上却吸附积聚着相对丰富的营养物质,从而为海洋细菌的生长繁殖提供较为优越的微环境。由于具有趋化性,细菌易于在营养水平低的情况下黏附到各种表面进行生长繁殖,营养物质缺乏时附着能力可不同程度地提高。细菌鞭毛及胞外黏多糖的有无和数量都影响细菌在非生物表面的附着。一般情况下,界面能和负电荷量小的表面易为细菌所附着,环境中营养物质浓度和水流冲击程度,也影响细菌的附着。通过附着表面生长繁殖,是海洋细菌适应环境条件变化的一种生存策略。某些专门附着于海洋植物体表面生活的细菌,称为附生植表细菌。海洋细菌附着生长的特性对于海洋生物和非生物固体表面膜的形成起着重要的作用,如海洋物体表面污着生物的形成,就是在这个基础上发展起来的。

(6) 发光性 少数几个海洋细菌属具发光的特性,这类细菌可从海水中或者从活的或死的海洋动物(如鱼虾)体表、消化道以及发光器官上分离到,为异养型海洋细菌。发光细菌只有在条件适宜时才能发光,并且在实验室保存不当或时间过长便丧失发光,它们一般在不含氯化钠的培养基上不生长,只有在含有 $2\% \sim 3\%$ 的氯化钠的培养基上才能生长良好。生物发光是鉴定海洋发光细菌的主要特征,目前主要分为发光杆菌属(*Photobacterium*)和射光杆菌属(*Lucibacterium*)两个菌

属。关于海洋细菌发光的机制有两种观点：一种称为“荧光素酶说”，认为在发光细菌体内存在荧光素(luciferin)，由于细菌产生一种所谓荧光素酶(luciferase)的作用，而使荧光素在体内发光；另一种称为“发光素学”，认为在活的发光细菌体内有一种发光物质，该物质被排出细胞后氧化发光。

除以上几种特性外，海洋细菌的多态性特点也是常见的，即在同一株细菌的纯培养中，往往可观察到多种形态的细胞。

5. 海洋细菌分布

海洋细菌在海洋中数量多、分布广，是海洋微生物中最重要的成员。海洋细菌种类和数量分布与海洋环境密切相关。其数量平面分布特点是：沿岸地区由于营养盐丰富，数量较多；随着离岸距离增大，细菌密度呈递减趋势；内湾和河口细菌密度最大。在细菌的垂直分布上，基本是随深度增加密度减小。在外海水域，表层海水中因含有大量的疏水性物质(碳氢化合物、脂类等有机物及一些无机物)，海洋细菌数量相对较多；随深度增加、水温下降、压力增大，细菌密度逐渐减少，至水一底泥界面处又有所回升。在许多海区浅层水中，由于波浪和表面水流的作用破坏了垂直分层现象，使细菌在垂直分布上没有明显差别。底泥中由于含有相对多的养分，使得其中细菌密度一般较海水中大，泥土底质中的细菌密度一般高于沙土底质。采用传统培养方法，在每毫升近岸海水中一般可分离到 $10^2 \sim 10^3$ 个细菌菌落，有时超过 10^5 个；而在每毫升深海海水中，有时却分离不出一个细菌菌落。在每克底泥中细菌数量一般在 $10^2 \sim 10^5$ 个之间，高的可达到 10^5 个以上；在深达5m的海底淤泥中也可发现海洋细菌的踪迹。采用荧光显微计数法所测海水细菌密度比传统培养法的约高 $10^2 \sim 10^3$ 倍，一般为 1×10^6 个/ml。在海洋调查中，有时会发现某水层中的细菌数量剧增，出现不均匀的微分布现象。这主要是由于海水中有有机物质分布不均匀所引起，特别是由于浮游植物的爆发性生长(如赤潮)，释放到海水中可作为营养物质的有机物增多，造成海洋细菌在某一深度出现一个密度高峰的现象。除有机物质外，季节风、海流、温度及盐度等环境因素也可造成海洋细菌在某海域形成密集化。

6. 海洋细菌间及与其他海洋生物间的相互关系

在海洋中，任何一种生物的环境中，都生存着其他生物。生物间的相互作用，构成非常复杂和多样化的关系。概括地讲，海洋细菌间及同其他海洋生物间既包括竞争、捕食关系，也包括共栖、互利、寄生、偏害和原始合作等共生关系。这种相互联系、相互依赖、相互制约、相互影响的关系，是在长期进化过程中形成和发展起来的，对增加生态系统的稳定性具有重要意义。

(1) 海洋细菌间及与其他海洋微生物的相互关系 海洋细菌相互间存在着非常复杂的关系。如厌氧条件下，海洋光合细菌利用环境中由硫酸盐还原菌还原硫

酸盐所产生的硫化氢作为供氢体,以硫酸盐还原菌氧化有机物所产生的 CO_2 作为碳源,进行光合作用,将 CO_2 还原成细胞物质,同时又将硫化氢氧化为硫酸盐,生成的硫酸盐及有机碳又可为硫酸盐还原菌所利用。二类细菌共存时均可产生更多的细胞物质,形成互利关系。亚硝酸盐细菌与硝酸盐细菌的协同作用,可将有机氮化合物分解后所产生的氨,有效地氧化成硝酸盐;在海洋中这两类细菌往往伴生在一起,对氮循环具有重要作用。海洋细菌间还广泛存在着拮抗关系。多种海洋细菌(如假单胞菌、弧菌等)在其生命活动过程中,能够产生抗菌物质,抑制对其分泌物敏感的其他细菌,这种现象同细菌相互间的空间和营养竞争密切相关。海洋蛭弧菌能够寄生裂解多种弧菌、气单胞菌、假单胞菌。海洋细菌同其他海洋微生物间相互关系也非常复杂。海洋细菌可被海洋病毒所寄生裂解,而海洋细菌也可通过释放胞外酶抵御海洋病毒的侵染,呈现一种相互拮抗关系。海洋细菌所产生的维生素,对某些海洋真菌(特别是藻状真菌)的生长具有积极作用。海洋细菌利用固氮蓝细菌所固定的氮,同时为蓝细菌提供光合作用必需的无机营养和生长因子,并形成缺氧的还原性环境,使蓝细菌的固氮作用得以正常进行。除病毒外,海洋细菌同其他海洋微生物间也广泛存在着拮抗关系。细菌所产的抗菌物质,能够抑制其他海洋微生物的生长。如生活在虾卵上的一种细菌(*Alteromonas* sp.)所产生的化学物质 isatin,具有抑制病原真菌的作用;而海洋放线菌、海洋真菌等也能产生抑制海洋细菌的物质。从空间角度来看,有些海洋细菌能够附着在其他微生物表面,甚至进入宿主细胞内,如在蓝细菌细胞表面可观察到大量共生的细菌。附着细菌同被附着微生物既能形成互利关系(如与固氮蓝细菌间),也可形成寄生关系,如一种类似蛭弧菌的海洋细菌能够寄生在与海绵共生的蓝细菌细胞壁同细胞膜之间,对宿主造成危害。

(2) 海洋细菌同海洋植物间相互关系 海洋细菌同海洋植物间相互关系非常密切。藻类在生长过程中,不断向外释放许多代谢产物,如脂、肽、糖类、维生素和毒素,以及生长抑制和促进因子等,在其周围形成一种独特的环境,其中聚集着大量的细菌。这些细菌能够有效地利用藻类所释放的有机物质生长繁殖;同时,海洋细菌又可将部分所摄取的有机物质经代谢后,以矿物或其他形式为藻类提供营养及必需的生长因子(如维生素)等。某些藻类处于无菌条件下,不能进行正常的变态,甚至无法存活。除协同作用外,海洋细菌同海洋植物间还普遍存在着拮抗关系。如藻类能够产生抑制细菌生长的抗生素类物质,而细菌也可以通过直接或间接作用抑制藻类生长,甚至裂解藻细胞。细菌还可以同藻类竞争环境中的无机营养,如磷等。另外,海洋细菌可被异养藻类(如夜光藻)所摄食,相互间形成捕食者-被捕食者的食物关系。海洋细菌能够附着在几乎所有海洋植物体表上,形成特殊的微生物区系。利用各种多糖类的细菌常是海藻体表的重要菌群,如褐藻酸降解菌是海带上的优势菌群。有的细菌甚至可以内生于海洋藻类,如甲藻细胞中,它们既可存在于藻细胞核中,也可存在于藻细胞质和细胞器中。藻菌相互关系已日益

被人们所重视。由于在海洋浮游植物暴发性增殖过程中,都有独特结构与功能的细菌菌落与之相伴,因此藻菌关系研究对于摸清赤潮发生机制和演替过程进而寻找防治途径,对于藻毒素产生机制的研究均有重要意义。藻菌相互关系,对于藻类,特别是大型经济藻类细菌性病害研究也是必不可少的。褐藻酸降解菌是海带藻体上正常微生物区系成员,但在条件改变下,这类细菌能够发展形成强烈降解褐藻酸钠和海带藻体的特殊优势菌群,限制了其他类群微生物的生存和发展,导致海带育苗系统中脱苗和烂苗。现已发现多种能够寄生侵染藻类的细菌。对于海洋生物代谢产物研究来说,藻菌关系也是非常重要的。附生于海藻体表上的细菌中,能够产生抗生素类物质的占有相当高的比例;与藻共生细菌能够产生诱导海洋无脊椎动物(如海星)幼体附着和变态的物质;与产毒藻共生细菌能在藻毒素产生过程中起着一定作用,甚至存在着可独立产毒的细菌。另外,藻菌关系研究对于海水养殖中饵料资源开发利用以及生态调控都具有重要意义。

(3) 海洋细菌与海洋动物间相互关系 同海洋植物一样,海洋动物同海洋细菌间共生关系也非常普遍。附生于海洋动物体表的细菌能够有效地利用宿主所释放出的营养物质;某些鱼类被细菌附着后,游泳速度获得提高。前面提及,虾卵表面共生的交替单胞菌能够产生抑制病原真菌的化学物质,而在无这种细菌的环境中卵则容易受到真菌的侵袭。除外共生外,海洋细菌还能生活于海洋动物体内,其相互关系更加密切。如船蛆能够有效地吸收利用共生于其消化道内细菌固氮及降解纤维素所产生的营养物质;共生于海底热泉附近动物体内的硫化细菌因能氧化硫化物进行有机物初级生产,维持了这类动物的生存;某些海洋动物利用其发光器官内发光细菌所发出的光用于捕食等活动,而发光细菌则可以从动物中获得营养,二者间具有一种互利共生关系。另外,海洋细菌同海洋动物,如原生动物间存在着捕食关系。某些海洋动物因能进行渗透营养(osmotrophs),所以有与细菌竞争溶解有机质的可能性。海洋细菌还可以同海洋动物进行空间竞争,如通过释放拮抗物质,抑制无脊椎动物幼体在固体表面的附着。海洋细菌同海洋动物相互关系研究具有重要意义。其中,研究最多的是海洋动物消化道中细菌的作用。通过溶菌酶作用,海洋动物能够消化吸收所摄入体内的细菌;栖居于消化道内的细菌能够形成特异的微生物区系(如弧菌等是海洋动物消化道中常见的细菌)。它们通过释放胞外酶(也包括由于动物溶菌作用所释放的酶)分解动物所吞食的、难以消化的有机物质,如几丁质等,产生氨基酸、维生素及其他营养物质供动物利用。实验发现,牡蛎(*Crassostrea virginica*)在无菌条件下,生长缓慢、变态困难及存活率很低。除提供营养外,动物肠道内正常细菌群落还能通过分泌抗菌物质等,抑制病原菌的侵入;或者其正常稳定的细菌群落利用排它性特点排斥病原菌,具有较强的抗干扰能力。海洋细菌在无脊椎动物幼虫的附着与变态过程中,具有促进及抑制的双重作用,因此对于水产养殖及海洋防污具有重要意义。目前发现共生于多种海洋动物体内的细菌能够产生具有应用价值的活性物质。另外,多种细菌能够寄生于海洋

动物体内外,常常引起寄主致病或死亡。如弧菌、气单胞菌(*Aeromonas*)等能够感染鱼、虾、蟹、贝等各种海水养殖动物,使养殖业遭受严重的经济损失。

(三) 海洋放线菌

海洋放线菌是介于细菌与真菌之间的单细胞原核生物。放线菌菌丝细胞结构及生理特性与细菌基本相同,除枝动菌属(*Mycoplana*)细胞为 G^- 外,其余放线菌均为 G^+ 。大多数放线菌具有生长发育良好的菌丝体。根据菌丝形态和功能可分为营养菌丝(又称为基质菌丝或基内菌丝),气生菌丝和孢子丝三种。气生菌丝为营养菌丝发育到一定时期,长出培养基外并伸向空间的菌丝;当气生菌丝发育到一定程度,其上分化出可形成孢子的孢子丝。孢子直径、菌丝宽度与细菌中的球菌、杆菌相近。放线菌主要通过形成无性孢子的方式进行繁殖,也可借菌体断裂片段繁殖。

海洋放线菌在海洋中广泛分布,从近海到深海远洋都可找到它们的踪迹。海洋放线菌为异养菌,绝大多数是好气腐生菌,少数寄生菌是厌氧菌。海洋放线菌,特别是腐生菌,在海洋生态系物质循环中起着重要作用。由于具有代谢的多样性并能产生多种生物活性物质,尤其是抗生素,海洋放线菌在海洋药物开发利用领域具有巨大潜力。有的放线菌可感染海水养殖动物,如鱼类,给水产养殖业造成一定危害。在海洋中可分离到的种类有:灰色放线菌(*Actinomyces griseus*)、球孢放线菌(*A. globisporus*)、海洋诺卡氏菌(*Nocardica marina*)、大西洋诺卡氏菌(*N. atlantica*)、海分枝杆菌(*Mycobacterium marinum*)和嗜盐小单孢菌(*Micromonospora halophytica*)等。

(四) 海洋蓝细菌

蓝细菌(*Cyanobacteria*)亦名蓝藻或蓝绿藻,含有光合色素——叶绿素 a,并含有蓝细菌所特有的、在光合作用中起辅助色素作用的藻胆素,进行产氧型光合作用;细胞核无核膜,亦无有丝分裂器,不能进行分裂,以裂殖为主;细胞壁由多黏复合物(肽聚糖)构成,含二氨基庚二酸,革兰氏染色阴性。由于此类生物具有原核细胞构造,在细胞学上类似细菌的性状比类似植物的性状多,所以现在趋向于将它们归属于原核微生物中。

蓝细菌形态差异极大,已知有球状或杆状的单细胞和丝状两种形体,许多种能不断地向细胞壁外分泌胶黏物质,将一群群细胞或丝状体结合在一起,形成胶团或胶鞘,特殊的细胞包括孢子(外生孢子、内生孢子及厚壁孢子)和异形胞。蓝细菌个体直径或宽度一般为 $3\sim 10\mu\text{m}$ 。细胞无鞭毛,许多蓝细菌丝状体呈现一种滑动的运动方式。