科学通报 2014 年 第 59 卷 第 31 期：3043 ~ 3056
评 述 www.scichina.com csb.scichina.com
《中国科学》杂志社 SCIENCE CHINA PRESS

海岸带湿地自由生活海洋线虫的生态功能研究进展

杜永芬[①*], 高抒[①], WARWICK R M[②], 华尔[③]

① 南京大学海岸与海岛开发教育部重点实验室, 南京 210023;
② Plymouth Marine Laboratory, Plymouth, PL1 3DH, UK;
③ 中国海洋大学海洋生命学院, 青岛 266003
* 联系人, E-mail: duyongfen@nju.edu.cn

2013-11-20 收稿, 2014-07-10 接受, 2014-09-22 网络版发表
国家重大科学研究计划(2013CB956504)、国家自然科学基金(40906066)和江苏高校优势学科建设工程项目资助

摘要 线虫是一种丝线状的小型多细胞动物, 生存于多种环境. 其中约有 25%线虫栖息在海洋中, 在海洋沉积物中的数量一般为 1×10^6~12×10^6 inds m^{-2}, 通常以泥质河口和盐沼区域密度最高. 盐沼湿地中大量被固定的碳通常以碎屑通道形式进入生态系统, 在此过程中海洋线虫通过摄食及生物扰动作用扮演重要角色. 盐沼植被的生长对海岸带沉积环境产生重要影响, 进而改变海洋线虫的分布模式. 在微食物网中, 海洋线虫通过与细菌/碎屑耦合, 刺激细菌生长, 进而加速营养物质的再矿化; 海洋线虫是较高营养阶元的食物来源, 也是微型和大型底栖动物的重要联接. 此外, 海洋线虫作为潜在的环境指示种, 在生物监测领域被广泛应用. 我国海岸带湿地跨越不同的气候带, 但是该区域中有关海洋线虫现有资料非常匮乏. 为了刻画海洋线虫在海岸湿地的区域生态功能, 有必要深化海洋线虫的生物生态学基础研究, 定量刻画海洋线虫在物质循环和能量流动的贡献. 其中, 生物多样性的估算是生态系统动力机制研究的核心内容. 除室内和野外受控实验研究外, 应通过构建数学模型来预测生态系统对环境扰动的响应. 为了提高数据获取的效率, 方法学的改进也应给予重视.

关键词
海洋线虫
海岸湿地
底栖食物网
生物监测
中国海岸带

线虫(线虫门动物)是一种个体较小的多细胞蠕形动物, 形如丝线状, 几乎在所有可栖息环境均可以生存[1]. 在地球表面营底栖生活的所有后生动物中, 约 80%为线虫[2]. 线虫门动物中约 25%的类群在海洋中营自由生活, 在海洋沉积物的密度通常为 1×10^6~12×10^6 inds m^{-2}[3,4], 以泥质河口和盐沼环境为最高(15×10^6 inds m^{-2}). 因此, 自由生活海洋线虫(下文中简称为海洋线虫)代表了分布最为广泛的、数量最为丰富的、多样性最高的后生动物类群[5]. 大部分海洋线虫属于小型底栖动物的范畴(即通过 500 μm 孔径网筛而被 31~42 μm 孔径网筛所滞留的底栖动物); 少数类群个体略大(如 *Enoplids* 和 *Oncholaimids* 属的类群). 海洋线虫呈细长的圆柱型, 长 0.5~3 mm[1](图 1). 通常, 海洋线虫在丰度(80%~90%)和生物量上(50%~90%)均构成了小型底栖动物的优势类群, 桡足类居次. 因此, 有时小型底栖生物的研究就是指海洋线虫, 即认为其群落特征可代表小型底栖动物群落的概貌[6].

海岸湿地包括盐沼、红树林、潮滩及海草床, 代表了生物圈的部分最高生产力的系统[7,8]. 这些系统对大量物质担当着“源”或“汇”的功能[9,10], 其中小型、微型和大型底栖动物共同参与完成诸多的物质循环过程, 而海洋线虫在底栖生态系统中的生态位类似于开放水体的桡足类(图 2). 通常, 盐沼植物的碳生产为 100~1000 g C m^{-2} a^{-1}[13], 其中的极小一部分被消费者直接啃食, 绝大多数则通过碎屑通道进

引用格式: 杜永芬, 高抒, Warwick R M, 等. 海岸带湿地自由生活海洋线虫的生态功能研究进展. 科学通报, 2014, 59: 3043–3056
英文版见: Du Y F, Gao S, Warwick R M, et al. Ecological functioning of free-living marine nematodes in coastal wetlands: an overview. Chin Sci Bull, 2014, 59: 4692–4704, doi: 10.1007/s11434-014-0592-z



图 1 (网络版彩色)黄海河口湿地的自由生活海洋线虫

图片为蛋白银制片. 箭头指示底栖硅藻; 图比例尺=200 μm

入生态系统. 这些过程涉及植物体裂解, 以及碎屑的再矿化过程, 该过程由底栖生物群落, 尤其是小型和微型底栖生物主要参与完成. 底栖动物的摄食活动和生物扰动作用, 同样极大地加速了近岸生态系统的物质循环和能量流动[14]. 因此, 海洋线虫在各种生态过程中均发挥重要作用.

我国海岸带湿地跨越北半球 39 个纬度, 以季风、潮汐和波浪作用以及大河影响的陆海相互作用为特色. 它们大致可分为 3 种类型: 河口湿地(如长江口)、平原海岸湿地(如苏北潮滩)、及隐蔽的海湾顶部湿地(如浙闽的红树林). 当前, 城市化进程的巨大压力和土地利用方式的改变, 使得海岸带湿地不断退化和消失[15,16]. 可持续发展和有效的管理对资源利用和生态保护尤为重要, 为此, 弄清楚生态系统的动力过程是非常必要的.

基于海洋线虫的生态认知及其在海岸湿地中的重要作用, 本文重点概述和讨论海洋线虫的生物多样性、盐沼植被对其分布的影响、海洋线虫在底栖食物网的角色及在环境监测中的实际应用, 并展望了未来研究方向.

1 海洋线虫的生物多样性

分类学差异是用于识别生态系统各分类属性的良好标志, 长期被应用于生物多样性模式的建立[17,18]. 然而, 海洋线虫拥有形态学一致性和生物学多样性的双重特征; 海洋线虫不同种之间表面形态的相似性, 使其多样性通常被低估. 据保守估计, 全球海洋线虫约有 100000 种[19], 其中科学界目前已知的自由生活海洋线虫约为 20000 种, 其中 90%为海洋类群[20]. 截至目前, 仅在某些区域记载了相对较

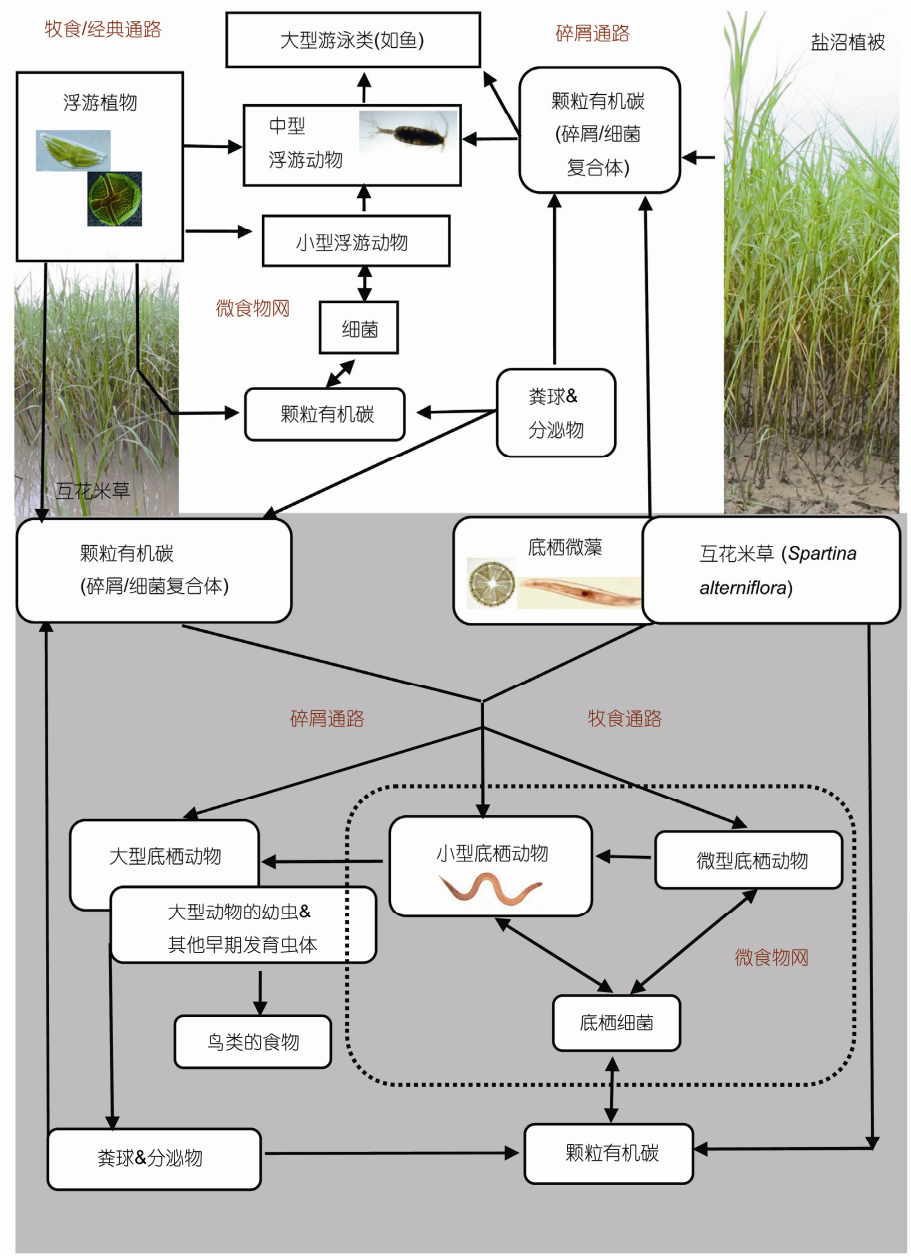

图 2　(网络版彩色)盐沼湿地潮滩食物网简图[11,12]

灰色部分指底栖生态系统; 底栖啃食食物链对近岸生态系统也有较大贡献

高的海洋线虫的生物多样性, 如英国不列颠群岛约为 450 种, 北海约为 800 种, 欧洲约为 1625 种[21]. 中国海岸带约为 1000 种(已记录 400 种)[22]. 有时在生态学中, 种级水平的详细界定并非必须, 属级或科级区分可满足需求. 比如, 在环境污染研究中, 人类活动压力较自然环境会在较高阶元上改变群落的结构组成[23,24]. 尽管如此, 由于海洋线虫数量丰富, 并且个体微小, 因此其分类学研究依然具有很大的挑战性.

海洋线虫的分析技术已经由单一的表型分类转向表形描述和分子技术的联合[25]. 分类技术的提高和工作组的培训, 使海洋线虫生态功能的估测更加近于实际. 近年来, 电子版的图形资料[1,26], 尤其是专门为自由生活海洋线虫设计的图谱, 已经可供使用[27,28]; 在比利时和欧盟已经设立了培训线虫分类的研究生课程. 分子生物学技术, 如多重 PCR, DNA 测序及变性梯度凝胶电泳(DGGE)等已用于生物多样

性的估算[29]. 据报道, 基于海洋线虫 18S rRNA gene 引物的 DNA 条码技术可以保证 97%的样本可以被正确区分[30,31]. 分子生物学技术和 3D 影像代表了分析技术的发展方向. 此外, 分子标序及其与形态学的精确描述相结合是研究关注的重点.

营养级多样性是海洋线虫的另一个重要属性, 它们几乎能利用所有的营养源, 如细菌、有机碎屑、微藻、真菌、微型底栖生物(主要为底栖原生动物)及其他的小型底栖动物. 最为广泛应用的是 Wieser[32] 根据线虫的口腔结构划分的分类系统: 选择性沉积食性者(1A)、非选择性沉积食者(1B)、刮食者或硅藻捕食者(2A)和捕食者或杂食者(2B). 以此为基础, 又有学者提出了 6 个类别的分类系统(图 3)[33,34]. 事实上, 根据食物的可获性, 许多机会食者也可能专注于某一类食物[35]. 也有研究认为之前认为的广食性种类也可能是专一食性的.

海洋线虫在不同的沉积物类型中形成了特定的形态学和生态适应. 例如, 与泥质沉积物中的线虫相比, 沙质沉积物的线虫个体倾向于修长型[36~38]. 如果沉积物中值粒径低于 200 μm, 则颗粒之间的缝隙会限制虫体的运动. 因此, “滑翔者”线虫多生活在沙质沉积物中, 而“掘穴者”多栖息在细沙和泥质沉积物中[33]. 泥质沉积物中的优势类群通常为沉积食者, 而表层刮食者和捕食者偏好于在沙质沉积物中. 这些营养多样性表明海洋线虫参与食物网中能量传递的几乎所有通道, 因此在各种沉积物类型中都是最重要的功能群[3].

2 植被对海洋线虫分布的影响

与陆架系统相比, 植被覆盖(藻类、海草及盐沼)是海岸湿地重要的生态特征. 它们通过对细沉积物颗粒的捕获效应影响沉积过程[39], 通过根系系统在沉积物中产生异质性结构[40]. 因此, 除常规的环境因子外(如温度、盐度及食物供给), 植被的出现及其

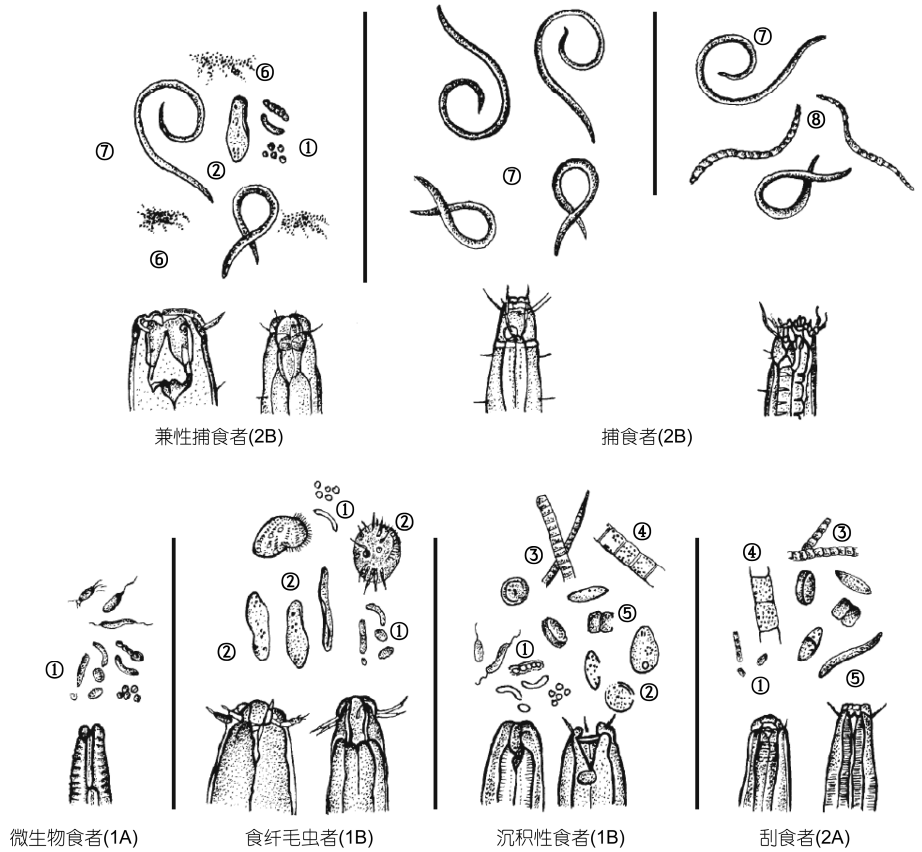

图 3 海洋线虫的口腔结构及其在河口潮滩中的主要食物来源[33,34]

1A, 无或仅有小的口腔; 1B, 有口腔但没有牙齿; 2A, 小齿有口腔; 2B, 具有强大的齿. ① 细菌; ② 纤毛虫; ③ 蓝藻; ④ 绿藻; ⑤ 硅藻; ⑥ 碎屑; ⑦ 线虫; ⑧ 寡毛类

覆盖类型是影响底栖生物分布的重要因子. 就物理因子而言, 湿地发育所伴随的沉积物淤积、再悬浮作用减弱以及生物栖息空间的增加都有助于刺激小型生物的生长. 就化学和营养因素而言, 植物根系的呼吸代谢可在其周围的沉积物中产生具有微尺度梯度的好氧环境[41,42]. 因此, 通过生产氧及其催化作用来加强硫化物氧化过程. 相比之下, 海草床中的缺氧具有破坏性, 并且持续时间较长[43]. 在海草床环境中, 与邻近无海草覆盖区相比, 海草覆盖区的沉积物组分通常为细沙, 有机质含量高, 含氧量底[6]. 互花米草盐沼中的重金属含量通常比邻近光滩低一些[44]. 另外, 促淤作用和植被对光线的遮蔽作用, 也改变表层沉积物中底栖微藻的分布. 在江苏潮滩, 夏季的叶绿素 *a* 浓度在米草覆盖区较邻近光滩高, 秋季则相反[45]. 由底栖微藻和植被提供的大量的有机质来源得以支持丰富的海洋线虫[46~48]. 有时, 某些红树林分泌的抗生素也会阻碍小型生物的生长, 使其密度较低[49]. 被掩埋的海草会导致底栖动物分布的局部缺失[50]. 上述系统结构的复杂性直接或间接地造成海洋线虫群落结构的异质性.

在盐沼区域内部, 底栖动物呈现明显不同的分布模式. 在长江口芦苇滩(*Phragmites communis*)中, 海洋线虫的密度在植株周围 3 cm 以外的密度相对较高[40]. 在澳大利亚新威尔士海岸带的海草床(*Zostera capricorni*)中, 虽然海洋线虫的丰度和多样性在海草覆盖区和邻近裸露区没有区别, 但在种类组成和营养多样性方面差异明显[6]. 其中约 32.4%的海洋线虫分布在海草覆盖区, 25% 分布在邻近的裸露区域, 两区域的共有种类较少[6,51,52]. 以啃食底栖微藻为主要食源者(2A, 图 3)在米草覆盖区占优势[6]. 不过澳大利亚的另一个热带海草床, 也有报道表明刮食者(2A)在裸露区占优势[53]. 此外, 红树林中海洋线虫也未能形成较统一的种群分布, 虽然现有关于红树林的调查数据中, 通常以 *Daptonema* 和 *Microlaimus* 两个属的虫体为优势类群. 据报道, 不同红树林区域的线虫摄食类型与其黏土含量有关[54], 同时其摄食结构对季节性的微藻、植物碎屑和黏土输出量响应快速.

引起生态变化的湿地修复实践已成为频繁事件, 在一些新近形成的盐沼中, 当地植被有时会被外来物种竞争取代. 这些情况使海洋线虫群落的生态过程将随着食物来源、沉积物结构、及其他相关环境的改变而变化. 例如, 随着沉积物中有机物质的增加, 分布在沉积物上层的线虫比例就会增加. 有些区域中海洋线虫的多样性降低, 好氧种类的比例减小[5].

此外, 其他问题如食物网通路的变化、生态演替及其在不同地理和气候条件下的特征、新的盐沼达到平衡所需要的时间等对海岸带管理均具有重要启示. 然而在这个方面能够用以分析的观测数据仍然是匮乏的. 在加利福尼亚人工形成的互花米草盐沼中, 底栖动物群落需要 5~8 年达到与自然盐沼的相均衡的状态; 海洋线虫通常在比较年轻的盐沼中的密度最高, 之后随着植被的发育逐渐降低[55]. 不过这些观察结果只是初步的, 因为所研究的线虫类生物偏向于体型较大者(250 μm 孔径筛网过滤), 而体型较小者的信息还很缺乏. 中国已经进行了大量的土地围垦, 但有关其对于海洋线虫生态影响的研究很少.

3 海洋线虫在食物网中的位置

在食物网中, 啃食食物链、碎屑食物链及微食物网是主要的碳通道. 这些能量通道以复杂的方式相互关联在一起. 因此弄清楚其有关过程和机制仍然具有一定的挑战性[35,56,57]. 这种情况在底栖系统尤其如此, 由于沉积物会阻碍生物的有效分离. 图 2 给出了海洋线虫在食物网中的位置, 对其主要作用总结为如下 3 方面.

3.1 小食物网的重要成员

如果消费者和猎物的粒级差异过大, 那它们直接的捕食作用会被削弱, 从而使食物网变得趋于“隔离”, 较为相对独立的亚食物网则得以建立和发展[58]. 小型底栖动物和微食物网的紧密联接是这一尺度规则的典型例证[7]. 微食物网结构也曾被称之为“小型底栖食物网”, 其主要组分为底栖细菌、微型底栖动物、小型底栖动物和一些大型底栖动物的某些组分(如幼体及其某些种类的早期发育阶段, 图 2). 这个小食物网可能会消耗系统中所有可用有机物质 70%~80%[7].

在侵蚀型沙滩上, 小食物网的组分由各种各样的小型底栖动物类群组成(主要是涡虫和桡足类), 该食物网与贫瘠的大型底栖动物群落的联系相对松散. 然而, 在有丰富的有机物质供应的能量耗散型海岸(如海岸盐沼), 以线虫为主导的小型底栖动物则与较高营养阶层联系紧密[59]. 这些联系将海洋线虫置于

整个底栖食物网的中心位置, 构成大型底栖动物/水鸟和碎屑/微生物的重要联接. 而且, 这些联接同时增强了生态系统的稳定性和承载力[58], 继而提高了小型底栖生物群落对外部抗干扰能力[60].

研究发现在毗邻黄海的河口盐蒿滩中(*Phragmites australis*), 海洋线虫在能量传递上具有重要作用. 依照在丰度、生物量和单位体积的新陈代谢, 该生境中的海洋线虫在整个纤毛虫动物和小型底栖动物的群落联合中均居优势[61]. 海洋线虫的类似重要性很可能也存在于濒临东海的互花米草盐沼(个人未发表资料). 在具有高有机质含量的系统中, 纤毛虫原生动物的重要性可能会变得相对较小, 海洋线虫的能量将被高效地输送到较高的营养阶层.

3.2 生物矿化和营养盐再生

除了作为消费者, 海洋线虫通过与微型生物群落(特别是细菌/碎屑复合体), 尽管是间接地紧密耦合, 发挥"催化"作用, 进而增强矿化作用[62]. 这种效应在海岸带湿地尤为明显, 如由沼泽植被和陆源物质提供大量有机物输入的盐沼湿地和及其邻近区域. 海洋线虫与微生物相互作用涉及多个过程.

(1) 海洋线虫的牧食作用移除衰老细胞, 使细菌始终维持生长状态, 从而刺激活性代谢和细菌的快速复制, 从而提高再矿化/营养盐的再生速率[14,63]. 底栖细菌的丰度(10^9 cells mL^{-1} 沉积物)是浮游系统中的 3 个数量级[64], 因此细菌群落代表了食物网中一很大的碳"汇"[8]. 另外, 海洋线虫可以直接分泌营养盐至沉积环境中(如含 N-和 P-的可溶解性代谢物), 以促进细菌生长.

(2) 线虫可通过对植被凋零物/碎屑颗粒的机械和化学碎裂将其分解, 使它们更容易接受细菌活动作用. 例如, 自然密度的海洋线虫, 可使江蓠藻屑的碳的矿化速度增加 3 倍[65]. 即使对于比较难裂解的互花米草, 自然密度的海洋线虫也可使其再矿化速率提高 50%, 继而大幅度地增加了大型底栖动物的利用速率[65]. 大多数盐沼的初级生产主要经碎屑能流途径进入生态系统的同时, 某些植被也经由少数线虫的直接啃食作用进入能流系统[62,66].

(3) 海洋线虫在运动轨迹中产生的黏性分泌物, 会刺激微生物的生长或改变其演替模式, 同时海洋线虫以这些细菌为食物. 这种"园艺效应"过程被称之为黏液陷阱假说[67]. 这些黏性小径同样会改变沉积物中的微结构与微气候[68]. 其他的"园艺效应机制"可能涉及线虫和微生物之间的特定的相互作用[69,70]. 颗粒有机碳和碎屑是联接细菌胞衣和生物膜的主要成分, 这些物质对自由生活海洋线虫非常具有吸引力.

(4) 海洋线虫通过掘穴和游泳活动(即生物扰动作用), 在沉积物与沉积物、沉积物与上覆水之间的营养物质和氧气交换中发挥重要传递者的作用[71,72], 并由此扩大了沉积物中有氧环境栖息地, 增强地球化学通量. 海洋线虫可能是地质地貌过程中最重要的结构单元[73]. 有关海洋线虫的生物扰动及其在营养盐的产生、扩散和交换中作用的详细研究涉及较少[74].

3.3 海洋线虫作为较高营养阶元的食物来源

海洋线虫是某些大型底栖动物的食物来源——小型甲壳类、鱼类和食肉性多毛类均捕食线虫. 对于一些较小的鱼类, 海洋线虫甚至是其主要食物来源[75,76], 尽管有关海洋线虫作为大型底栖动物营养来源的报告较少[77]. 在南卡罗来纳洲的北部湾入口处, 有关海洋线虫对沉积性食者能量需求的潜在重要性的研究发现, 海洋线虫的生物量约占泥质沉积物中总生物量的 78%~92%[78]. 相对照, 在荷兰斯凯尔德河河口, 大型底栖动物对线虫消化量仅占其总消费量的 1%[56].

通常认为, 鱼类尤其是仔鱼更偏向于捕食猛水蚤桡足类而不是线虫[79]. 然而, 根据肠道内含物进行的食性分析很可能只记录了桡足类, 因为它们的几丁质骨骼组分难于被消化[79~81], 而海洋线虫较高的消化率使得其难于探测[75]. 此外, 作为食物质量的良好指标, 必需脂肪酸(EFA)的含量, 特别是高度不饱和脂肪酸(HUFA, 特别是 22∶6ω3 和 20∶5ω3)含量的差异, 一直被认为是桡足类作为饵料优于海洋线虫的一个重要原因. 该论点主要是基于桡足类、植物寄生性线虫和土壤线虫的分析[82,83], 以及小型底栖动物的营养价值取决于其食性——桡足类主要捕食底栖微藻类真核生物, 含有 HUFA 和ω3 脂肪酸是真核生物的特征[84~86], 而海洋线虫主要捕食细菌类原核生物[5]. 越来越多的研究表明事实并非如此.

海洋线虫作为较高营养阶元的食物的重要性可能一直被低估, 至少在沿海湿地. 首先, 海洋线虫自身可以利用乙酸盐并将其代谢为 HUFAs. 该合成通

路通常仅限于藻类和细菌[5]. 已发现自由生活线虫秀丽隐杆线虫(*Caenorhabditis elegan*)拥有所有生产20∶5ω3 不饱和脂肪酸的脱氢酶[87]. 虽然目前对自由海洋生活线虫的脂肪酸组成知之甚少, 潮间带海洋线虫(*Oncholaimus moanae*)较高的 HUFAs 含量表明, 海洋线虫有可能是为其捕食者提供了高质量的食物来源[88]. 海洋线虫在底栖生态系统的生态位与陆架水层系统中的桡足类相似, 因此海岸带湿地线虫可能通过减少高度不饱和脂肪酸的限制提高较高营养阶层的转移效率.

其次, 如果考虑食物来源, 海洋线虫的营养价值可能和桡足类类似, 至少在那些以刮食性线虫(以取食底栖微藻类为主)为优势类群的环境, 如隐蔽海草床[6,51], 或者河口的下游区域[89]. 研究表明, 互花米草盐沼中桡足类和线虫δC^{13} 的值是非常相似[90]. 相比较潮滩沉积物中的线虫(*Oncholaimus moanae*)较高的 HUFAs 含量, 南大洋线虫的脂肪酸(FA)含量则普遍较低[91].

最后, 海洋线虫作为食物对大型底栖动物贡献可能随季节性变化. 研究发现在细粒沉积物组成的潮滩中, 从冬末至盛夏期间底栖细菌的丰度和生产量虽然较高, 但是海洋线虫仍然偏好于捕食底栖硅藻[92]. 因此, 该阶段的海洋线虫和桡足类作为大型动物的食物来源的机会可能是均等的. 冬末到盛夏期也是大多数动物度过幼虫或稚鱼期的重要阶段. 此外, 已有研究表明底栖鱼类对海洋线虫的捕食与鱼类的大小有关——较小个体的鱼类对海洋线虫丰度的消耗量大于较大个体的鱼类的消耗[93]. 在一定程度上, 沿海湿地的线虫为各种鱼类的育雏发挥了重要作用.

4 海洋线虫作为环境指示生物

来自生物效应监测的重要性在于, 通常是生物的有效性, 而不是污染物的绝对浓度决定生物对污染物的反应[5]. 长期以来, 鉴于海洋线虫的生物学特性及其在实践中的广泛应用, 其作为环境监测的潜在生物一直备受重视[2,94~97].

4.1 适于环境监测的特性

海洋线虫用于环境监测的优点概括如下[94~96]: (1) 与相对固定的沉积物永久而密切接触使其可提供某一具体地点的环境影响评价; (2) 个体小和高密度意味着小样本即可获得具有足够用于统计检验的群落数据; (3) 世代周期短表示对其亚致死影响可被迅速检测; (4) 物种多样性高表示高水平的信息量, 其广泛性分布有助于实施长时间序列的持续监测; (5) 对化学污染的敏感, 但对物理干扰的相对不敏感, 使得两种影响得以区分; (6) 对已知影响脊椎动物的激素干扰化学物质强烈反应, 使其监测应用更具前景.

应用的限制性是对这些大量的个体微小的生物的种类鉴定, 特别是那些底栖动物资料匮乏并且许多种群尚待描述的环境[94,95]. 不过, 通常属级鉴定即可满足要求, 并且那些带有属级图片索引已证实可让非专业人士自信地鉴定[1,17,98]. 此外, 分子生物学技术对批量处理鉴定问题也提供了一功能强大的工具[29,99], 例如, 基于 18S rRNA 的特异性引物的 DNA 条形码技术可以使 97%标本得以鉴定[30,31].

4.2 实际应用的一些监测指标/方法

基于海洋线虫比桡足类对环境压力更具有耐受概念, 线虫与桡足类比值(N/C)于 20 世纪 70 年代被提议用于环境指标[100~104]. 继而以刮食性线虫(2A 型, 图 3)与桡足类的比值区分沉积物类型和污染种类的变化[102]. 虽然这些比值具有争议, 但也曾被成功地应用于诸多区域[104].

单独用海洋线虫群落用于监测领域是在 20 世纪 80 年代提出的, 以非选择性沉积食者与刮食性线虫的比值的应用最为广泛[105]. 此外还包括营养多样性指数(TDI)[3]、多种多样性指数组合和成熟指数(MI)[106]. 多样性指数可应用于不同的分类/功能阶元, 如属级、科级及不同的营养类群. 新近提出了“咽管腔相对体积(RVPL)”[107]的概念, 即应用一形态学参数方法表示海洋线虫咽管的抽吸潜力, 其主要是依据虫体对污染的响应通常会表现为食物摄入量的减少. 已有系列的研究验证了 RVPL 在监测重金属和柴油燃料影响方面较为精确[97].

应用多种种群和环境数据进行数值化分析的多元统计方法, 在环境监测方面展示了巨大潜力. 其中, PRIMER 软件包(Plymouth Routines In Multivariate Ecological Research)作为强有力的工具在实践中应用的最为广泛. 该程序采取非度量方法对生物群落和环境参数的数据库进行分类和标序, 以检验这 2 个数据集的相互关系及其统计学的重要性[23,24].

秀丽隐杆线虫(*Caenorhabditis elegans*)作为一经

典而优秀的模式生物, 由于其具有实验室易于处理、对不同类型的压力和毒物高灵敏度及其生物学知识的透彻了解, 被广泛应用于污染物的生物传感器[108~111]. 在青岛有机质污染带, 秀丽隐杆线虫不但在季节变化, 而且在污染梯度方面, 展示了与获得广泛认可的具有污染指示作用的多毛类小头虫具有相同的分布模式[112,113]. 已证明, 较大的钩线虫科(Oncholaimidae)线虫作为污染指标具有全球性[114], 但是秀丽隐杆线虫是否如小头虫那样在环境污染方面具有全球效应尚为未知.

4.3 在海岸带湿地中的潜在应用

海洋线虫对环境扰动的响应是否依区域而异尚无定论. 无论如何, 海岸带湿地具有不同于陆架水域的显著特点. 例如, 组成泥质潮滩基本地貌单元的潮沟系统, 无论在流体力学和沉积动力学方面均具有一系列独特的特点: 潮水沟道两侧呈现了明显不同的沉积地貌特征, 凹岸侧形成侵蚀环境, 凸岸则形成淤积环境. 依潮水沟两侧的沉积物环境作为异质性单元, 研究发现线虫/桡足比值(N/C)在侵蚀侧大约为 50, 淤积侧均大于 100(表 S1). 该结果在一定程度上反映了水沟两侧的污染状态, 根据广泛使用的 N/C 比值, 低于 50 表示无扰动状态, 50~100 之间表示富营养化, 大于 100 表示严重污染[100,101], 以及特定的事实——随着沉积物颗粒在凹岸的沉降, 相对较多的有机污染物也随之堆积. 另一方面, 该结果也提供了除污染监测的其他环境信息, N/C 比值仅仅作为污染指示引起质疑. 该数值的时空变化同样可用以指示地貌演化模式. 对此, 海岸带湿地的空间异质性可谓是开展系列试验的天然实验室.

为大多数野外的海洋线虫建立纯培养系, 从而进行毒理研究仍然是比较困难的. 与其他生境相比, 海岸带湿地的线虫很可能对污染具有独特的耐受性, 由于沿海湿地同时从陆地和海洋接受着大量的物质, 并由于陆海相互作用成为诸多污染物质的“源”或“汇”. 因此, 在海岸带湿地开展系列实验和野外试验, 以探究线虫群落的变化规律为基础, 开展海洋线虫的脆弱性和适应性研究, 有助于回答与对生态系统污染影响相关的一系列问题[29,115].

5 我国海洋线虫研究的一些进展

我国关于自由生活海洋线虫的生态学研究始于 20 世纪 80 年代[116,117], 尤其以中美在黄河口和长江口及其邻近水域开展的沉积动力学联合调查为一重要的国际背景[118,119]. 除对群落的定量描述外[116~120], 海洋线虫的研究愈来愈关注其群落本身在重大联合项目中作为系统的独立模块的作用, 以探讨特定区域生态过程和环境问题, 例如, “渤海生态系统动力学与海洋生物资源可持续利用”(中国 GLOBEC, 1999~2004 年)[121], 以及“典型河口陆海相互作用及其环境效应”(海岸带陆海相互作用(LOICZ), 2002~2007 年)[122,123].

虽然上述研究并没有集中在沿海湿地, 但实地调查涵盖了我国从渤海到南海的所有水域[117~121]. 共计鉴定了约 400 种, 其中包括 40 个新种和 3 个新属[117,124~130]. 同样, 有关海洋线虫详细的群落资料仍然集中于陆架水域(表 S2). 相比较, 我国的沿海湿地包括 2×10^4 km^2 低地(即海拔为 2 m 以下)和 9.7×10^4 km^2 潮间带滩涂[15]. 其中仅在部分地区涉及海洋线虫群落的重要性研究[125,127,131], 其详细描述见于青岛湾、厦门岛和深圳河口(表 S3). 初步调查已发现盐沼中丰富的海洋线虫, 其在河口湿地(碱蓬(*Suaeda glauca*)盐沼)和互花米草中的密度超过 9×10^6 inds m^{-2}[61], 比陆架水域高几倍.

有关海洋线虫在海岸湿地生态功能的研究相对较少. 据报道, 较本地原生芦苇(*Phragmites australis*), 互花米草(*S. alterniflora*)产生的植物凋落物质量更高, 从而刺激海洋线虫的生长[132], 进而间接地改变了长江口湿地的生态功能. 野外试验发现, 所有放置秋茄红树林(*Kandelia candel*)凋落叶的芯样处理组中, 沉积食性海洋线虫, 尤其是食细菌类线虫(*Diplolaimella* sp.)的数量均显著地增加, 表明海洋线虫在碎屑分解过程的重要作用[133]. 海洋线虫在沿海湿地具有的重要性同样地在其他相关研究得以证明. 例如, 有关养虾池的能流模式研究表明, 海洋线虫同其他功能群相比, 在水层系统中同样发挥重要作用[134]. 利用 ^{14}C 现场同步示踪技术对海洋线虫捕食底栖微藻的研究, 揭示了食物网中海洋线虫与微型生物间的相互作用[135,136].

生物监测方面, 发现在具有不同污染梯度的青岛湾有机物污染带, 秀丽隐杆线虫(*Metoncholaimus moles*)表现出一定的指示效应[112,113]. 此外, 海洋线虫对意外或极端事件(如溢油事件)的响应, 以及线虫在环境评估的潜在应用也备受关注[137~139]. 总体来说,

我国有关海草生境中海洋线虫的数据很匮乏, 同样有关分子生物学的研究也较少[140,141].

6 未来研究重点

生物多样性评估是基础研究和环境管理中的一项基础工作, 不仅涉及各种生境中物种的鉴定、与多样性有关的环境调控、多样性对自然或人为胁迫扰动的耐受力、功能多样性(即将来自不同分类实体的物种依据功能相似性划分为一个群体阶元), 而且关系到其与生态系统功能的联系(研究重点摘要见表S4).

海洋线虫在底栖生态系统中的作用类似于水层系统中的桡足类. 因此, 继大规模的湿地围垦之后的生态修复研究中, 海洋线虫在盐沼生态系统动态过程的贡献是一个重要环节. 根据线虫和其他环境组分之间的相互作用, 对海洋线虫在盐沼生态系统动力中的位置应进行详细评估. 为此, 除实验室模拟和现场原位观察外, 数学模拟和预测是具有前景的有力研究工具.

生态工程中互花米草的引进及其快速蔓延对盐沼生态产生了深刻的影响. 为了评估互花米草的生态效应, 获得底栖生物信息对盐沼系统来说较为关键. 大型底栖生物调查代表的往往是大尺度的观察数据, 缺乏更深入的针对整个底栖动物群落(微型、小型和大型底栖动物)的综合透视. 我国的海岸湿地非常广阔, 并且包括一系列各种各样的地质地貌条件[142,143]. 海洋线虫在这些生态系统中的作用需要更加透彻的认知.

应重点研究特定类群对特定环境(例如海水酸化、海平面上升、全球变暖、缺氧环境和有机污染物)的响应, 并在一些典型地区实施长期监测. 基于信息化数据分析构建环境监测评价系, 用以提高公众对海洋线虫作为绝佳生物环境监测的意识, 这也将是行之有效的.

海洋线虫在应用领域的前景, 主要体现在水产养殖和制药业. 海洋线虫作为水产养殖潜在的饵料资源的可行性取决于其营养价值和大规模培养技术的发展. 某些线虫在代谢过程中产生的特殊物质, 如神经毒素、纤维素酶和多不饱和脂肪酸, 可以将乙酸盐和葡萄糖合成氨基酸, 这些物质有可能在医学研究中展现应用潜力.

另外, 还应根据生物学和物理学机理探索技术改进, 以提高从沉积物中提取海洋线虫样本的效率. 虽然长期以来海洋线虫的提取和计数方法已有常规的程序, 但仍有改进的余地. 如果丰度和生物量的准确评估可以快速高效地进行, 那么将可能引发海洋线虫生态学研究变革性突破. 该工作对于沿海湿地环境的研究尤其重要, 因为其线虫密度较陆架水域高得多. 目前尝试的一些方法尚未广泛应用, 但新技术的研发将有良好的前景[144,145].

最后, 建立综合性信息化数据库, 可以提供广泛的有效信息, 如 DNA 序列、分类学、系统发生、形态学(包括系列图谱展示与介绍)、生态学、社会经济价值、医疗保健及其相应的文献信息来源.

致谢 感谢英国南安普敦大学 Collins M 教授在文稿撰写中提出了内容结构和语言订正建议, 以及两位审稿专家提出的建设性修改意见.

参考文献

1 Platt H M, Warwick R M. Free-living marine nematodes. Part Ⅰ: British enoplids. Pictorial key to world genera and notes for the identification of British species. In: Kermack D M, Barnes R S K, eds. A New Series Synopses of the British Fauna, vol 28. Cambridge: Cambridge University Press, 1983. 1–307
2 Bongers T, Ferris H. Nematode community structure as a bioindicator in environmental monitoring. Trends Ecol Evol, 1999, 14: 224–228
3 Heip C, Vincx M, Vranken G. The ecology of marine nematodes. Oceanogr Mar Biol Ann Rev, 1985, 23: 399–489
4 Soetaert K, Vincx M, Wittoeck J, et al. Meiobenthic distribution and nematode community structure in five european estuaries. Hydrobiologia, 1995, 311: 185–206
5 Giere O. Meiobenthology: The microscopic Motile Fauna of Aquatic Sediments. 2nd ed. Berlin: Springer-Verlag, 2009. 1–513
6 Fonseca G, Hutchings P, Gallucci F. Meiobenthic communities of seagrass beds (*zostera capricorni*) and unvegetated sediments along the coast of new south wales, Australia. Estuar Coast Shelf Sci, 2011, 91: 69–77

7 Mitsch W J, Gosselink J G. The value of wetlands: Importance of scale and landscape setting. Ecol Econ, 2000, 35: 25–33
8 Perillo G M E, Wolanski E, Cahoon D R, et al. Coastal Wetlands: An Integrated Ecosystem Approach. Amsterdam: Elsevier, 2009. 1–3
9 Boorman L A. Salt marshes-present functioning and future change. Mangroves Salt Marshes. 1999, 3: 227–241
10 Costa M, Catarino F, Bettencourt A. The role of salt marshes in the Mira estuary (Portugal). Wetl Ecol Manag, 2001, 9: 121–134
11 Kuipers B, de Wilde P A W J, Creutzberg F. Energy flow in a tidal flat ecosystem. Mar Ecol Prog Ser, 1981, 5: 215–221
12 Van Oevelen D, Soetaert K, Middelburg J J, et al. Carbon flows through a benthic food web: Integrating biomass, isotope and tracer data. J Mar Res, 2006, 64: 453–482
13 McLusky D S, Elliott M. The Estuarine Ecosystem: Ecology, Threats, and Management. Oxford: Oxford University Press, 2004. 1–941
14 Gerlach S A. Food-chain relationships in subtidal silty sand marine sediments and the role of meiofauna in stimulating bacterial productivity. Oecologia, 1978, 33: 55–69
15 Wang Y, Zhu D K. Characteristics and exploitation of coastal wetland of China. Resour Environt Yangtze Basin, 2006, 15: 553–559
16 Zedler J B, Kercher S. Wetland resources: Status, trends, ecosystem services, and restorability. Annu Rev Environ Resour, 2005, 30: 39–74
17 Warwick R M, Platt H, Somerfield P J. Free-living marine nematodes. Part Ⅲ. Monhysteridas. Pictorial keys to world genera and notes for the identification of British species. In: Kermack D M, Barnes R S K, eds. A New Series Synopses of the British Fauna, vol 53. Shrewsbury: Field Studies Council, 1998. 1–296
18 Bevilacqua S, Sandulli R, Plicanti A, et al. Taxonomic distinctness in mediterranean marine nematodes and its relevance for environmental impact assessment. Mar Pollut Bull, 2012, 64: 1409–1416
19 Lambshead P J D. Marine nematode biodiversity. In: Chen Z X, Chen S Y, Dickson D W, eds. Nematology: Advances and Perspectives. Vol 1. Wallingford: CABI Publishing, 2004. 439–468
20 Eyualem A, Decraemer W, de Ley P. Global diversity of nematodes (Nematoda) in freshwater. Hydrobiologia, 2008, 595: 67–78
21 Costello M J, Bouchet P, Emblow C S, et al. European marine biodiversity inventory and taxonomic resources: State of the art and gaps in knowledge. Mar Ecol Prog Ser, 2006, 316: 257–268
22 张志南, 周红. 自由生活海洋线虫的系统分类学. 青岛海洋大学学报, 2003, 33: 89–90
23 Warwick R M. A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities. Mar Biol, 1986, 92: 557–562
24 Warwick R M. The level of taxonomic discrimination required to detect pollution effects on marine benthic communities. Mar Pollut Bull, 1988, 19: 259–268
25 Powers T. Nematode molecular diagnostics: From bands to barcodes. Annu Rev Phytopathol, 2004, 42: 367–383
26 Vandepitte L, Vanaverbeke J, Vanhoorne B, et al. The MANUELA database: An integrated database on meiobenthos from European marine waters. Meiofauna Mar, 2009, 17: 35–60
27 Deprez T. NeMys: An all-round database system for biological information. MarBEF News Lett, 2006, 4: 31–32
28 Tarjan A C, Keppner E J. Illustrated key to the genera of free-living marine nematodes in the superfamily Chromadoroidea exclusive of the Chromadoridae. Gainsville, Florida: UF/IFAS Extension Publ# EENY-082, 1999
29 Eyualem A, Mekete T, Thomas W K. A critique of current methods in nematode taxonomy. Afr J Biotech, 2011, 10: 312–323
30 Bhadury P, Austen M C, Bilton D T, et al. Molecular detection of marine nematodes from environmental samples: Overcoming eukaryotic interference. Aqua Microb Ecol, 2006, 44: 97–103
31 Bhadury P, Austen M C, Bilton D T, et al. Development and evaluation of a DNA-barcoding approach for the rapid identification of nematodes. Mar Ecol Prog Ser, 2006, 320: 1–9
32 Wieser W. Die Beziehung zwischen Mundhöhlengestalt, Ernährungsweise und Vorkommen bei freilebenden marinen Nematoden. Eine skologisen-morphologische studie. Ark Zool, 1953, 4: 439–484
33 Wieser W. The effect of grain size on the distribution of small invertebrates inhabiting the beaches of Puget sound. Limnol Oceanogr, 1959, 4: 181–194
34 Moens T, Vincx M. Observations of the feeding ecology of estuarine nematodes. J Mar Biol Ass UK, 1997, 77: 211–227
35 Polis G A, Strong D R. Food web complexity and community dynamics. Amer Nat, 1996, 147: 813–846
36 Perkins D M, Reiss J, Yvon-Durocher G, et al. Global change and food webs in running waters. Hydrobiologia, 2010, 657: 181–198
37 Reiss J, Bridle J R, Montoya J M, et al. Emerging horizons in biodiversity and ecosystem functioning research. Trends Ecol Evol, 2009, 24: 505–514
38 Schratzberger M, Warr K, Rogers S. Functional diversity of nematode communities in the southwestern north sea. Mar Env Res, 2007, 63: 368–389
39 王爱军, 高抒, 贾建军. 互花米草对江苏潮滩沉积和地貌演化的影响. 海洋学报, 2006, 25: 92–99
40 袁兴中, 陆健健. 潮滩微地貌元素-“生物结构”与小型底栖动物的空间分布. 生态学杂志, 2003, 22: 124–126

41 Teal J M, Kanwisher J. Gas exchange in a Georgia salt marsh. Limnol Oceanogr, 1961, 6: 388–399
42 Lee R W, Kraus D W, Doeller J E. Oxidation of sulfide by Spartina alterniflora roots. Limnol Oceanogr, 1999, 44: 1155–1159
43 Guerrini A, Colangelo M A, Ceccherelli V U. Recolonization patterns of meiobenthic communities in brackish vegetated and unvegetated habitats after induced hypoxia/anoxia. Hydrobiologia, 1998, 375-376: 73–87
44 高文华, 杜永芬, 王丹丹, 等. 罗源湾潮间带沉积物中重金属元素分布及环境评价. 环境科学, 2012, 33: 3097–3103
45 王丹丹, 高抒, 杜永芬. 江苏如东海岸互花米草盐沼沉积物叶绿素 *a* 分布特征. 生态学杂志, 2012, 31: 2247–2254
46 Novak R. Ecology of nematodes in the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica* (L.)Delile 1. General part and faunistics of the nematode community. Mar Ecol, 1989, 10: 335–363
47 Blanchard G F. Measurement of meiofauna grazing rates on microphytobenthos: Is primary production a limiting factor? J Exp Mar Biol Ecol, 1991, 147: 37–46
48 Urban-Malinga B, Gheskiere T, Degraer S, et al. Gradients in biodiversity and macroalgal wrack decomposition rate across a macrotidal, ultradissipative sandy beach. Mar Biol, 2008, 155: 79–90
49 Gwyther J, Fairweather P G. Meiofaunal recruitment to mimic pneumatophores in a cool-temperate mangrove forest: Spatial context and biofilm effects. J Exp Mar Biol Ecol, 2005, 317: 69–85
50 Neira C, Rackemann M. Black spots produced by buried Macroalgae in intertidal sandy sediments of the Wadden Sea: Effects on the meiobenthos. J Sea Res, 1996, 36: 153–170
51 Danovaro R, Gambi C. Biodiversity and trophic structure of nematode assemblages in seagrass systems: Evidence for a coupling with changes in food availability. Mar Biol, 2002, 141: 667–677
52 Fonseca M S, Zieman J C, Thayer G W, et al. The role of current velocity in structuring eelgrass (*zostera marina*) meadows. Estuar Coast Shelf Sci, 1983, 17: 367–380
53 Fisher R, Sheaves M. Community structure and spatial variability of marine nematodes in tropical australian pioneer seagrass meadows. Hydrobiologia, 2003, 495: 143–158
54 Schrijvers J, Vincx M. Cage experiments in an East African mangrove forest: A synthesis. J Sea Res, 1997, 38: 123–133
55 Craft C, Sacco J. Long-term succession of benthic infauna communities on constructed *Spartina alterniflora* marshes. Mar Ecol Progs Ser, 2003, 257: 45–58
56 Van Oevelen D, Middelburg J J, Soetaert K, et al. The fate of bacterial carbon in an intertidal sediment: Modeling an *in situ* isotope tracer experiment. Limnol Oceanogr, 2006, 1302–1314
57 Legendre L, Rassoulzadegan F. Food-web mediated export of biogenic carbon in oceans: Hydrodynamic control. Mar Ecol Progs Ser, 1996, 145: 179–193
58 Woodward G, Ebenman B, Emmerson M, et al. Body size in ecological networks. Trends Ecol Evol, 2005, 20: 402–409
59 Menn I. Beach morphology and food web structure: Comparison of an eroding and an accreting sandy shore in the north sea. Helgoland Mar Res, 2002, 56: 177–189
60 Alongi D M. Effect of physical disturbance on population dynamics and trophic interactions among microbes and meiofauna. J Mar Res, 1985, 43: 351–364
61 Du Y F, Xu K D, Warren A, et al. Benthic ciliate and meiofaunal communities in two contrasting habitats of an intertidal estuarine wetland. J Sea Res, 2012, 70: 50–63
62 Lillebø A I, Flindt M R, Pardal M A, et al. The faunal role in the degradation of the common intertidal salt marsh plant *Scirpus maritimus*. Hydrobiologia, 2007, 579: 369–378
63 Tietjen J H. Microbial meiofaunal interrelationships: A review. In: Proceedings of the Microbiology VIII Conference of the American Society of Microbiology on aquatic microbial ecology, 7–10 February 1979, Clearwater Beach, Florida. Washington: American Society for Microbiology, 1973. 335–338
64 Pascal P Y, Dupuy C, Richard P, et al. Bacterivory of a mudflat nematode community under different environmental conditions. Mar Biol, 2008, 154: 67–682
65 Findlay S, Tenore K R. Effect of a free-living marine nematode (*Diplolaimella chitwoodi*) on detrital carbon mineralization. Mar Ecol Prog Ser, 1982, 8: 16–166
66 Lillebø A I, Flindt M R, Pardal M A, et al. The effect of macrofauna, meiofauna and microfauna on the degradation of *Spartina maritima* detritus from a salt marsh area. Acta Oecol, 1999, 20: 249–258
67 Riemann F, Schrage M. The mucus-trap hypothesis on feeding of aquatic nematodes and implications for biodegradation and sediment texture. Oecologia,1978, 34: 75–88
68 Fenchel T. Worm burrows and oxic microniches in marine sediments. 1. Spatial and temporal scales. Mar Biol, 1996, 127: 289–295
69 Warwick R M. Survival strategies of meiofauna. Mar Sci, 1981, 15: 39–52

70 Moens T, Dos Santos G A P, Thompson F, et al. Do nematode mucus secretions affect bacterial growth? Aquat Microb Ecol, 2005, 40: 77–83
71 Alkemade R, Wielemaker A, De Jong S, et al. Experimental evidence for the role of bioturbation by the marine nematode *Diplolaimella dievengatensis* in stimulating the mineralization of *Spartina anglica* detritus. Mar Eco Prog Ser, 1992, 90: 149–155
72 Aller R C, Aller J Y. Meiofauna and solute transport in marine muds. Limnol Oceanogr, 1992, 37: 1018–1033
73 Murray J M H, Meadows A, Meadows P S. Biogeomorphological implications of microscale interactions between sediment geotechnics and marine benthos: A review. Geomorphology, 2002, 47: 15–30
74 Meadow P S, Meadows A, Murray J M H. Biological modifiers of marine benthic seascapes: Their role as ecosystem engineers. Geomorphology, 2012, 157-158: 31–48
75 Feller R, Coull B. Non-selective ingestion of meiobenthos by juvenile spot (*Leiostomus xanthurus*) (pisces) and their daily ration. Vie Milieu, 1995, 45: 49–59
76 Colombini I, Berti R, Nocita A, et al. Foraging strategy of the mudskipper *Periophthalmus sobrinus* Eggert in a Kenyan mangrove. J Exp Mar Biol Ecol, 1996, 197: 219–235
77 Yu O H, Suh H-L, Shirayama Y. Feeding ecology of three amphipod species *Synchelidium lenorostralum*, *S. trioostegitum* and *Gitanopsis japonica* in the surf zone of a sandy shore. Mar Ecol Prog Ser, 2003, 258: 169–199
78 Sikora J P, Sikora W B, Erkenbrecher C W, et al. Significance of ATP, carbon, and caloric content of meiobenthic nematodes in partitioning benthic biomass. Mar Biol, 1977, 44: 7–14
79 Gee J M. Impact of epibenthic predation on estuarine intertidal harpacticoid copepod populations. Mar Biol, 1987, 96: 497–510
80 Coull B C. Are members of the meiofauna food for higher trophic levels? Trans Am Micro Soc, 1990, 109: 233–246
81 Coull B C, Greenwood J G, Fielder D R, et al. Subtropical Australian juvenile fish eat meiofauna: Experiments with winter whiting *Sillago maculata* and observations on other species. Mar Ecol Prog Ser, 1995, 125: 13–19
82 Watanabe T, Kitajima C, Fujita S. Nutritional values of live organisms used in Japan for mass propagation of fish: A review. Aquaculture, 1983, 34: 115–143
83 Kanazawa A. Essential fatty acid and lipid requirement of fish. In: Cowey C B, Mackie A M, Bell J G, eds. Nutrition and Feeding in Fish. London: Academic Press, 1985. 281–298
84 Dobbs F, Guckert J. Microbial food resources of the macrofaunal-deposit feeder *Ptychodera bahamensis* (hemichordata: Enteropneusta). Mar Ecol Prog Ser, 1988, 45: 127–136
85 Dobbs F C, Guckert J B. *Callianassa trilobata* (Crustacea: Thalassinidea) influences abundance of meiofauna and biomass, composition, and physiologic state of microbial communities within its burrow. Mar Ecol Prog Ser, 1988, 45: 69–79
86 Findlay R H, Dobbs F C. Quantitative description of microbial communities using lipid analysis. In: Kemp P F, Sherr B F, Cole J J, eds. Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology. Boca Raton: Lewis Publications, 1993. 271–284
87 Wallis J G, Watts J L, Browse J. Polyunsaturated fatty acid synthesis: What will they think of next? Trends Biochem Sci, 2002, 27: 467–473
88 Leduc D, Probert P K. The effect of bacterivorous nematodes on detritus incorporation by macrofaunal detritivores: A study using stable isotope and fatty acid analyses. J Exp Mar Biol Ecol, 2009, 371: 130–139
89 Hourston M, Potter I C, Warwick R M, et al. The characteristics of the nematode faunas in subtidal sediments of a large microtidal estuary and nearshore coastal waters differ markedly. Estuar Coast Shelf Sci, 2011, 94: 68–76
90 Couch C A. Carbon and nitrogen stable isotopes of meiobenthos and their food resources. Estuar Coast Shelf Sci, 1989, 28: 433–441
91 Guilini K, Veit-Köhler G, De Troch M, et al. Latitudinal and temperal variability in the community structure and fatty acid composition of deep sea nematodes in the Southern Ocean. Prog Oceanogr, 2013, 110: 80–92
92 Epstein S S. Microbial food webs in marine sediments. II. seasonal changes in trophic interactions in a sandy tidal flat community. Microb Ecol, 1997, 34: 199–209
93 Spieth H, Möller T, Ptatscheck C, et al. Meiobenthos provides a food resource for young cyprinids. J Fish Biol, 2011, 78: 138–149
94 Kennedy A D, Jacoby C A. Biological indicators of marine environmental health: Meiofauna–A neglected benthic component? Environ Monit Assess, 1999, 54: 47–68
95 Patrício J, Adão H, Neto J M, et al. Do nematode and macrofauna assemblages provide similar ecological assessment information? Ecol Indic, 2012, 14: 124–137
96 Höss S, Weltje L. Endocrine disruption in nematodes: Effects and mechanisms. Ecotoxicology, 2007, 16: 15–28
97 Boufahja F, Hedfi A, Amorri J, et al. Experimental validation of the "relative volume of the pharyngeal lumen (RVPL)" of free-living nematodes as a biomonitoring index using sediment-associated metals and/or Diesel Fuel in microcosms. J Exp Mar Biol Ecol, 2011, 399: 142–150

98 Platt H, Warwick R M. Free-living marine nematodes. PartⅡ. British chromadorids. Pictorial keys to world genera and notes for the identification of British species. In: Kermack D M, Barnes R S K, eds. A New Series Synopses of the British Fauna, Vol 38. Great Britain: Bath Press, 1988. 1–502

99 Griffiths B, Donn S, Neilson R, et al. Molecular sequencing and morphological analysis of a nematode community. Appl Soil Ecol, 2006, 32: 325–337

100 Raffaelli D, Mason C. Pollution monitoring with meiofauna, using the ratio of nematodes to copepods. Mar Pollut Bull, 1981, 12: 158–163

101 Amjad S, Gray J S. Use of the nematode-copepod ratio as an index of organic pollution. Mar Poll Bull, 1983, 14: 178–181

102 Warwick R M. The nematode/copepod ratio and its use in pollution ecology. Mar Poll Bull, 1981, 12: 329–333

103 Raffaelli D. The behaviour of the nematode/copepod ratio in organic pollution studies. Mar Env Res, 1987, 23: 135–152

104 Coull B, Hicks G, Wells J. Nematode/copepod ratios for monitoring pollution: A rebuttal. Mar Poll Bull, 1981, 12: 378–381

105 Lambshead P. Sub-catastrophic sewage and industrial waste contamination as revealed by marine nematode faunal analysis. Mar Ecol Prog Ser, 1986, 29: 247–260

106 Bongers T, Alkemade R, Yeates G. Interpretation of disturbance-induced maturity decrease in marine nematode assemblages by means of the maturity index. Mar Ecol Prog Ser, 1991, 76: 135–142

107 Boufahja F, Beyrem H, Aïssa P. Relative pharyngeal volume (RVP): New index for stress monitoring using meiobenthic nematodes. Meiofauna Mar, 2006, 15: 43–50

108 Candido E P, Jones D. Transgenic *Caenorhabditis elegans* strains as biosensors. Trends Biotech, 1996, 14: 125–129

109 Leung M C K, Williams P L, Benedetto A, et al. *Caenorhabditis elegans*: An emerging model in biomedical and environmental toxicology. Toxicol Sci, 2008, 106: 5–28

110 Ma H, Kabengi N J, Bertsch P M, et al. Comparative phototoxicity of nanoparticulate and bulk ZnO to a free-living nematode *Caenorhabditis elegans*: The importance of illumination mode and primary particle size. Environ Poll, 2011, 159: 1473–1480

111 Yu Z Y, Chen X X, Zhang J, et al. Transgenerational effects of heavy metals on L3 larva of *Caenorhabditis elegans* with greater behavior and growth inhibitions in the progeny. Ecotoxicol Environ Safety, 2013, 88: 178–184

112 张志南, 党宏月, 于子山. 青岛湾有机质污染带小型底栖生物群落的研究. 青岛海洋大学学报, 1993, 23: 83–91

113 党宏月, 黄勃, 张志南. 青岛湾有机质污染潮间带底栖生物研究Ⅱ. 小型底栖生物生态特点. 海洋科学集刊, 1996, 37: 91–101

114 Warwick R M, Robinson J. Sibling species in the marine pollution indicator genus *Pontonema* Leidy (Nematoda: Oncholaimidae), with a description of *P. mediterranea* sp. nov. J Nat Hist, 2000, 34: 641–662

115 Valentini A, Pompanon F, Taberlet P. DNA barcoding for ecologists. Trends Ecol Evol, 2009, 24: 110–117

116 张志南, 李永贵, 图立红, 等. 黄河口水下三角洲及其邻近水域小型底栖动物的初步研究. 海洋与湖沼, 1989, 3: 197–208

117 Zhang Z N, Platt H M. New species of marine nematodes from Qingdao, China. Bull British Museum (Nat History) Zool, 1983, 45: 253–261

118 Fleeger J W, 唐质灿, Higgins R P. 长江口及邻近海域小型底栖桡足类和动吻类生态的初步研究. 海洋科学集刊, 1986, 27: 199–208

119 Guo Y Q, Somerfield P, Warwick R M, et al. Large-scale patterns in the community structure and biodiversity of free-living nematodes in the Bohai Sea, China. J Mar Biol Ass UK, 2001, 81: 755–763

120 Cai L Z, Fu S J, Yang J, et al. Distribution of meiofauna abundance in relation to environmental factors in Beibu Gulf, South China Sea. Acta Oceanol Sin, 2012, 31: 92–103

121 Tang Q S, Su J L, Zhang J. "China GLOBEC Ⅱ: A case study of the Yellow Sea and East China Sea ecosystem dynamics". Deep-Sea ResPart II-Top Stud Oceanogr, 2010, 57: 993–995

122 Hua E, Zhang Z N, Yu Z S, et al. Preliminary study on the immediate response of the nematode community to typhoon soudelor. Deep-Sea Res Part II-Top Stud Oceanogr, 2010, 57: 1064–1070

123 Liu X S, Zhang Z N, Huang Y. Sublittoral meiofauna with particular reference to nematodes in the Southern Yellow Sea, China. Estuar Coast Shelf Sci, 2007, 71: 616–628

124 张志南, 谷峰, 于子山. 黄河口水下三角洲海洋线虫空间分布的研究. 海洋与湖沼, 1990, 21: 11–19

125 范士亮, 刘海滨, 张志南, 等. 青岛太平湾砂质潮间带小型底栖生物丰度和生物量的研究. 青岛海洋大学学报, 2006, 36: 98–104

126 张志南, 周红, 慕芳红. 渤海线虫群落的多样性及中性模型分析. 生态学报, 2001, 21: 1808–1814

127 杜永芬, 徐奎栋, 孟昭翠, 等. 南海小型底栖动物生态学的初步研究. 海洋与湖沼, 2010, 41: 199–207

128 Fu S J, Cai L Z, Boucher G, et al. Two new *Richtersia* species from the northern Beibu Gulf, China. J Nat Hist, 2013, 47: 1921–1931

129 Huang Y, Zhang Z N. Two new species of Xyalidae (Nematoda) from the Yellow Sea, China. J Mar Biol Ass UK, 2010, 90: 391–397

130 Huang Y, Sun J. Two new free-living marine nematode species of the genus *Paramarylynnia* (Chromadorida: Cyatholaimidae) from the Yellow Sea, China. J Mar Biol Ass UK, 2011, 91: 395–401

131 林岿璇, 张志南, 韩洁. 南麂列岛海洋自然保护区潮间带小型生物初步研究. 青岛海洋大学学报, 2003, 32: 219–225
132 Chen H L, Li B, Hu J B, et al. Effects of *Spartina alterniflara* invasion on benthic nematode communities in the Yangtze Estuary. Mar Ecol Prog Ser, 2007, 336: 99–110
133 Zhou H. Effects of leaf litter addition on meiofaunal colonization of azoic sediments in a subtropical mangrove in Hong Kong. J Exp Mar Biol Ecol, 2001, 256: 99–121
134 翟雪梅, 张志南. 虾池生态系能流结构分析. 青岛海洋大学学报, 1998, 28: 275–282
135 季如宝, 张志南. ^{14}C 示踪法测定养虾池小型底栖动物对底栖硅藻的摄食. 青岛海洋大学学报, 1994, 24: 199–205
136 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. 青岛海洋大学学报, 2002, 32: 409–414
137 Liu X S, Xu W Z, Cheung S G, et al. Marine meiobenthic and nematode community structure in Victoria harbour, Hong Kong upon recovery from sewage pollution. Mar Poll Bull, 2011, 63: 318–325
138 Liu X S, Xu W Z, Cheung S G, et al. Subtropical meiobenthic nematode communities in Victoria harbour, Hong Kong. Mar Poll Bull, 2008, 56: 1491–1497
139 Lü Y, Zhang W, Gao Y, et al. Preliminary study on responses of marine nematode community to crude oil contamination in intertidal zone of bathing beach, Dalian. Mar Poll Bull, 2011, 62: 2700–2706
140 Shen X Q, Yang G P, Liu Y J. Nematode diversity of Qingdao coast inferred from the 18 s ribosomal DNA gene sequence analysis. J Ocean Univ China, 2007, 6: 132–136
141 Tian Y, Ru S G. Effects of monocrotophos on the mRNA express of stress-lated genes of *Caenorh abditis elegans*. J Ocean Univ China, 2012, 42: 50–56
142 王颖. 中国区域海洋学——海洋地貌学. 北京: 海洋出版社, 2012. 1–676
143 Tang B P, Zhang D Z, Ge B M, et al. Sustainable utilization of biological resources from coastal wetlands in China. Chin Sci Bull, 2013, 19: 2270–2275
144 Du Y F, Xu K D, Lei Y L. Simultaneous enumeration of diatom, protozoa and meiobenthos from marine sediments using Ludox-QPS method. Chin J Oceanol Limnol, 2009, 27: 775–783
145 叶树明, 高少佳, 潘佚, 等. 激光诱导荧光检测技术在小型底栖生物分离系统中应用的研究. 科技通报, 2006, 22: 395–399

补充材料

表 S1 福建罗源湾潮水沟 0~4 cm 沉积物表层小型底栖动物的丰度($\times10^3$ inds m^{-2})及其百分比

表 S2 中国海域开展的相关研究比较

表 S3 我国海岸带湿地中海洋线虫的群落结构

表 S4 海洋线虫的重点研究方向

本文的以上补充材料见网络版 csb.scichina.com. 补充材料为作者提供的原始数据, 作者对其学术质量和内容负责.