

湖泊与池塘生物学

(第二版)

The Biology of Lakes and Ponds
(Second Edition)

[瑞典] Christer Brönmark Lars-Anders Hansson 著

韩博平 吴庆龙 林秋奇 等译

• 水论丛 •

The Biology of Lakes and Ponds

(Second Edition)

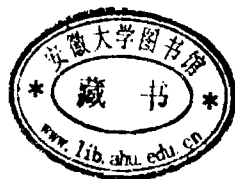
湖泊与池塘生物学

(第二版)

Hupo yu Chitang Shengwuxue

[瑞典] Christer Brönmark Lars-Anders Hansson 著

韩博平 吴庆龙 林秋奇 等译



高等教育出版社·北京
HIGHER EDUCATION PRESS BEIJING

图字：01-2011-7001 号

© Christer Brönmark and Lars-Anders Hansson, 1998, 2005
“THE BIOLOGY OF LAKES AND PONDS, SECOND EDITION” was originally published in English in 2005. This translation is published by arrangement with Oxford University Press
本书 *THE BIOLOGY OF LAKES AND PONDS, SECOND EDITION* 英文原版于 2005 年出版。本书翻译版由牛津大学出版社授权出版。

图书在版编目（CIP）数据

湖泊与池塘生物学：第 2 版/（瑞典）布朗马克（Brönmark, C.），（瑞典）汉森（Hansson, L. A.）著；韩博平等译. -- 北京：高等教育出版社，2013.4
书名原文：The Biology of Lakes and Ponds;
Second Edition
ISBN 978 - 7 - 04 - 036880 - 2

I. ①湖… II. ①布… ②汉… ③韩… III. ①湖泊 - 水生生物学②养鱼池塘 - 水生生物学 IV. ①Q178.51

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2013)第 014116 号

策划编辑 陈正雄 责任编辑 陈正雄 封面设计 张楠 版式设计 杜微言
插图绘制 尹莉 责任校对 胡晓琪 责任印制 田甜

出版发行	高等教育出版社	咨询电话	400 - 810 - 0598
社 址	北京市西城区德外大街 4 号	网 址	http://www.hep.edu.cn
邮政编码	100120		http://www.hep.com.cn
印 刷	北京铭成印刷有限公司	网上订购	http://www.landaco.com
开 本	787 mm × 1092 mm 1/16		http://www.landaco.com.cn
印 张	14.5	版 次	2013 年 4 月第 1 版
字 数	300 千字	印 次	2013 年 4 月第 1 次印刷
购书热线	010 - 58581118	定 价	39.00 元

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题，请到所购图书销售部门联系调换
版权所有 侵权必究
物 料 号 36880 - 00

中文版序

编写本书最初的目的是提供湖泊与池塘生物学方面的一本综合性的、反映最新进展的通俗易懂的教材。由于湖沼学发展的历史和我们个人的偏向，主要素材来自于欧洲和北美洲。但根据不同地区读者的反响，我们意识到读者所在地的生物种类和群落组成可能是不同的，而存在于生物群落中的基本过程和相互作用却是相同的。尽管本书的主要目的是增加和启发对湖泊、池塘生物群落生态学的理解，我们也希望本书能够使读者了解到，淡水不仅仅是生物生存的介质，也是人类生活最必需的资源。无论何处，缺乏足够的饮用水，任何文明都不能持续。因此，本书有大量篇幅是关于环境问题及可运用于各地的解决方法。在我访问中国和与中国学者合作时，我感受到他们的友好和对淡水生态学的热爱。但我们了解到目前大家对湖泊环境问题的普遍担忧，以及在处理这些环境胁迫时缺少足够的科学论证的现状。在西方国家，我们仍然在对那些因环境处理上所犯的错误而进行昂贵的补救。如果当初对这些环境问题的认识是充分的话，这些失误也就可以避免了。因此，我们真诚而热情地接受将本书译成中文。我们希望这本书能为中国青年学生以及水资源管理人员的管理与决策提供必要的淡水生态学知识，以便更好地以可持续的方式利用中国的淡水和淡水生物资源。

Lars-Anders Hansson

2012 年 1 月 16 日

序言

湖泊和池塘仅占地球表面很小的比例，但对于生态学理论的发展来说，关于它们的研究却发挥了特别重要的作用。在对地球表面这些小型“淡水透镜”进行的过程中，不断产生着重要的基础发现：从生态系统水平上的那些宏观概念，如营养结构与营养动力学(Elton, 1927; Lindeman, 1942; Hutchinson, 1948)、营养级联(Zaret 和 Paine, 1973; Carpenter 等, 1985)、生态化学计量学(Tilman, 1982; Sterner 和 Elser, 2002)，到竞争与捕食对群落结构的影响(Hutchinson, 1961; Hrbáček, 1961, Brooks 和 Dodson, 1965)，再到防御诱导的形态与行为等物种适应的关键特征(Gilbert, 1967; Krueger 和 Dodson, 1981; Dodson, 1988)。

之所以如此，其中一个很重要的原因是由于湖泊和池塘为我们了解生态系统的功能提供了极理想的天然实验场。像海洋岛屿上的动、植物一样，湖泊中的生物种群及群落较陆地生物群落而与其相邻的生境存在更强的交流隔离。那些生活在水面下的微生物、藻类、植物和动物几乎全部局限于液体环境，并难于越过周边的陆地。由于这种空间上的限制，它们的相互作用通常紧密而容易识别，但方式复杂而神秘。即使十分相邻的湖泊，它们之间在遗传和种类组成上所反映出的多样性也为揭示自然界中变异形成的驱动机制提供了非同寻常的机会。

将湖泊、池塘与周边陆地相隔离的观点可追溯到 Forbes 在 1887 年发表的经典论文《湖泊是一个小宇宙》(1925 年重印)。当然，我们不应过分强调这种独立性(Likens, 1984; Wetzel, 1990)。例如，一些限定在水体的生物种群遗传结构已表明偶然存在生物个体的交流，有一些水生动物则在湖泊之间或在水陆之间进行有规律迁移。另外，来自流域的有机与无机化学物质对湖泊的初级和次级生产可提供大量补充(Pace 等, 2004)。湖泊沉积物也的确保存了不仅发生在湖泊内部(Kilham 等, 1986; Hairston 等, 1999)、而且流域甚至流域以外(Davis 和 Shaw, 2001)各种各样的生态学与进化的历史事件。然而，就像 Forbes(1887)很早就注意到的，“与同等大小的陆地而言，在单一水体中发生的生命现象更为独立与完整”。他所描述的湖泊生物之间紧密相互作用的思想已成为进化生物学家、生态学家和湖沼学家们研究湖泊生态系统中适应、丰度、种类组成和营养级相互作用的重要范式和理念。

另一帮助我们理解湖泊在基础生态理论形成中发挥中心作用的理由源于“水”本身的属性。水是无机和有机分子的溶剂，是热量的存储器，能对光进行过滤吸收，是一种密度大的黏性介质。在这种介质中，不同尺度的流体运动发挥着关键的作用。由于湖泊中物理、化学与生物过程的紧密耦合，湖沼学家成为了首批将整体生态系统方法应用到生态学研究中的学者。在 August Thienemann(1925)将湖泊的形态、营养盐、溶解氧和生

物丰度结合在同一个概念框架中的过程中，他总结了近 40 年来在这一领域中形成的知识积累(Forbes,1887;Forel,1892)。而这些在地理学、化学、物理学与生物学过程之间的有机联系正是湖沼学研究的特点。

在淡水生物及其生存的水体环境相互作用多样性的综合研究方面，Christer Brönmark 与 Lars-Anders Hansson 是两位优秀的学者。他们的研究展现了从微型初级生产者到大型捕食性鱼类等水体生物之间是如何通过一些重要并引人入胜的方式进行相互作用，以及这些相互作用方式又是如何在宏观群落水平、生态系统水平上演绎的。在同类的研究中，他们的工作非常突出，颇具启发性。该书第一版出版后，作为一本易读的本科教材和研究生及教师研究湖沼学中生态问题的参考书，得到了很好的评价(Knight,2000;Kilham,2000)。此次第二版中，Brönmark 与 Hansson 拓展了书中种群及群落生态过程的覆盖范围，并将其与整个生态系统动力学联系起来，同时，根据大家对第一版提出的意见，完善了种间与种内相互作用发生的物理、化学背景部分的内容。这些增补使该书作为一本湖泊生态学以及将湖泊作为模式系统用于普遍生态学过程研究的入门书籍的作用得到加强。此外，在最后一章，作者还扩展了关于人类有意识或无意识的活动带给湖泊及池塘生态系统的挑战方面的内容。该书很好地把握了基础的生态学与湖泊学知识，有这样一本书在手，对湖泊和池塘的管理做出可靠决策的可能性将大大增加。

Nelson Hairston Jr.

生态学与进化生物学系

康奈尔大学

参考文献

- Brooks, J. L. and Dodson, S. I. (1965). Predation, body size, and composition of plankton. *Science*, **150**, 28 – 35.
- Carpenter, S. R., Kitchell, J. F. and Hodgson, J. R. (1985). Cascading trophic interactions and lake productivity: Fish predation and herbivory can regulate lake ecosystems. *Bioscience*, **35**, 634 – 9.
- Davis, M. B. and Shaw, R. G. 2001. Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change. *Science*, **292**, 673 – 9.
- Dodson, S. I. (1988). The ecological role of chemical stimuli for zooplankton: Predator-avoidance behavior in *Daphnia*. *Limnology and Oceanography*, **33**, 1431 – 9.
- Elton, C. (1927). *Animal ecology*. MacMillan Co., New York.
- Forbes, S. (1925). The lake as a microcosm. *Bulletin of the Illinois Natural History Survey*, **15**, 537 – 50. (Originally published 1887)
- Forel F.-A. (1892). *Le Léman; monographie limnologique*. Tome I. Géographie, hydrographie,

- géologie, climatologie, hydrologie. Lausanne, F. Rouge, 543.
- Gilbert, J. J. (1967). *Asplanchna* and postero-lateral spine production in *Brachionus calyciflorus*. *Archiv für Hydrobiologie*, **64**, 1 – 62.
- H Hairston, N. G., Jr., Lampert, W., Cáceres, C. E., Holtmeier, C. L., Weider, L. J., Gaedke, U., Fischer, J. M., Fox, J. A. and Post, D. M. 1999. Rapid evolution revealed by dormant eggs. *Nature*, **401**, 446.
- Hrbáček, J. (1962). Species composition and the amount of zooplankton in relation to the fish stock. *Rozpr. Československé Akademie Ved Rada Mathematickch a Přírodních Ved*, **72**, 1 – 114.
- Hutchinson, G. E. (1948). Circular causal systems in ecology. *Annals of the New York Academy of Sciences*, **50**, 221 – 46.
- Hutchinson, G. E. (1961). The paradox of the plankton. *American Naturalist*, **95**, 137 – 45.
- Likens, G. E. (1984). Beyond the shoreline: A watershed-ecosystem approach. *Internationale Vereinigung für theoretische and angewandte Limnologie*, **22**, 1 – 22.
- Kilham, P., Kilham, S. S. and Hecky, R. E. (1986). Hypothesized resource relationships among African planktonic diatoms. *Limnology and Oceanography*, **31**, 1169 – 81.
- Kilham, S. S. (2000). Review of “The Biology of Lakes and Ponds” by Brönmark and Hansson. *Limnology and Oceanography*, **45**, 752.
- Knight, T. (2000). Review of “The Biology of Lakes and Ponds” by Brönmark and Hansson. *Ecology*, **81**, 286 – 7.
- Krueger, D. A. and Dodson, S. I. (1981). Embryological induction and predation ecology in *Daphnia pulex*. *Limnology and Oceanography*, **26**, 219 – 23.
- Lindeman, R. L. (1942). The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology*, **23**, 399 – 418.
- Pace, M. L., Cole, J. J., Carpenter, S. R., Kitchell, J. F., Hodgson, J. R., Van de Bogert, M. C., Bade, D. L., Kritzberg, E. S. and Bastviken, D. (2004). Whole-lake carbon 13 additions reveal terrestrial support of aquatic food webs. *Nature*, **427**, 240 – 3.
- Sterner, R. W. and Elser, J. J. (2002). Ecological stoichiometry: The biology of elements from molecules to the biosphere. Princeton Univ. Press., Princeton.
- Thienemann, A. (1925). Die Binnengewässer Mitteleuropas. Ein limnologische Einführung. *Die Binnengewässer*, **1**, 225.
- Tilman, D. (1982). Resource competition and community structure. *Monographs in Population biology*. Princeton University Press, NJ.
- Wetzel, R. G. (1990). Land-water interfaces: Metabolic and limnological regulators. *Internationale Vereinigung für theoretische and angewandte Limnologie*, **24**, 6 – 24.
- Zaret, T. M. and Paine, R. T. (1973). Species introduction in a tropical lake. *Science*, **182**, 449 – 55.

(韩博平译)

前言

你是否还记得，自己当年在一个小池塘沿岸植物中拖网时发现的丰富的生物种类是多么不可思议？你是否还记得，童年时在湖泊或池塘中第一次捕捉到鱼的那种感觉？你是否还记得，从池塘中捞起的蛙卵，在小鱼缸中孵出了蝌蚪？这些小家伙，就像是黑色割草机，不停地啃食水边的藻类，直到有一天它们变成了小青蛙？或许，你还记得漫长的夏日里在湖边嬉耍的快乐，虽然湖底的淤泥多少还让你觉得恶心，缠在大腿上的水生植物也会令你毛骨悚然，不时地担心水下有一群蚂蟥和一些不知名的动物等着攻击你！的确，我们每个人对湖泊与池塘的感觉是不同的，我们与水的关系也因为欢乐、神秘，甚至恐惧而多姿多彩，更因为我们的身体本身就含有大量的水并通过雨水、陆地、生物和湖泊的联系（水文循环）而融入这个变幻无际的世界。如果你曾经拥有这样的感觉，说明你已在对淡水世界的认识上迈开了第一步。人类总是依赖并被水生植物与动物所吸引。淡水生物给人类提供了直接的食物资源，而水本身更是维持人类生命的必需品。因此，研究和认识水体系统是如此的重要，最终，一个特殊的学科形成了，我们称之为湖沼学（源于希腊语中湖泊一词：*limnos*）。

经典湖沼学采用整体的、生态系统的方法研究淡水系统，侧重于湖泊中的化学物理过程（湖泊代谢、营养盐循环和湖泊分类）。然而，到底是生物过程还是非生物过程对湖泊生态系统的塑造起着更为重要的作用？在这个问题上，科学家之间还存在分歧。很长一段时间以来，诸如温度、营养盐等的非生物因子被认为是影响湖泊和池塘生态系统结构与动态的决定性因素。很少强调竞争、捕食等生物之间的相互作用以及食物链中存在的复杂关系。但最近一个阶段，由于现代进化生物学与生态学的理论越来越多地应用于淡水系统的研究，人们开展了大量有关生物面对非生物及生物环境条件在生理、形态和行为方面发生适应的研究，以及这些生物过程与非生物限制因子的相互作用是如何决定淡水生态系统动态的。

在全球尺度上，不同淡水水体在水体大小以及持久性方面存在很大的差异。它们可以小到一潭水，大到北美洲的五大湖和俄罗斯的贝加尔湖。有一些湖泊形成已有数百万年的历史，而寿命很短的临时性湖泊只是一年中一段时间有水或只在特别湿润的年份才有水。所有的气候带都分布着永久性湖泊，在地球的北极，一年的绝大部分时间里湖泊是由冰雪覆盖的，而在热带，湖泊则全年经历着高温。自然这种时间、空间以及气候条件的变化导致了生物赖以生存的生境条件的巨大差异。因此，不同水体系统中的生物表现出丰富的适应多样性，并特化形成对一系列特定生物及非生物条件的适应。然而，尽管不同淡水水体的生物存在着很大的差异，但它们在许多生态特征上却又呈现出惊人的相似性。

在本书中,我们将侧重于淡水生态系统中适应与过程的一般格局。尽管我们引用了来自南极、北极以及热带地区的水体研究案例,但重点是来自北美洲、欧洲等温带地区的湖泊和池塘。这当然一方面是我们的偏爱,但更多是因为多数这样的研究是在北温带地区完成的。生物举例的选取方面,只要可以展现、解释具体过程或原理,无论是植物、动物还是微生物我们都加以采用。与经典湖沼学教材相比,我们有意识地对大型生物(鱼类)和小型生物(纤毛虫、异养鞭毛虫和细菌)予以格外强调,现有的研究已证实这些生物在淡水生态系统结构及动态过程中发挥着重要作用。

除强调一般的格局与适应性外,我们还希望能对水体生态学与经典湖沼学中最重要内涵加以介绍。但由于篇幅的限制,我们随后即意识到要按照原本的计划介绍所有的内容和主题是不可能的。因此,我们选择了介于经典湖沼学与现代进化生态学之间的定位。本书内容不同于经典湖沼学,而是侧重强调生物对非生物环境的适应以及生物过程与食物网的相互作用的重要性。因此,我们呈献了那些自认为有趣而且淡水生态学工作者在初涉此行时应了解和掌握的重要内容。本书主要面向学习淡水生态学与湖沼学课程的本科生,以及想对淡水生态学更加深入了解的研究生。尽管如此,我们也希望野外博物学家或者湖泊及池塘的发烧友们对本书感兴趣。

本书的第一版用作淡水生态学和湖沼学的教材已有几年,我们收到朋友与同事的修改建议。在第二版的修订中,我们进行了一些大的调整与修改。首先我们扩展了“非生物环境结构”章节,以便增强物理和化学因子对湖泊与池塘生物影响的分析与讨论。另一个主要的调整是对第6章(生物多样性与环境胁迫),修改后更强调环境胁迫对生物多样性的影响。最后,针对科学前沿的快速发展,我们针对最新的发现与概念进行了全面的更新。这些修改使得整体篇幅增加了25%。希望这些增加的部分能使本书更有价值,继续鼓励大家对湖泊与池塘生物学的兴趣。

尽管本书是对淡水生态学与湖沼学的一个导论,在“进一步阅读材料”部分,通过指定一些更为专业的书籍为深入研究提供了额外的参考资料。除此之外,在每一章后面,还提供了实验、野外观测以及问题与讨论等实践方面的材料,并结合大量的图例和词汇解释,这使本书不仅适合传统的教学应用,也适合自学,特别在有导师指导下针对问题的自学(problem-based learning, PBL)。

两位作者在撰写本书的过程中一直保持紧密的合作,几乎每天都会就一些重要的问题进行讨论,并商议进行文字表达的修饰。我们对本书最终出版有同等的责任,作者排名依据我们姓名的字母顺序。然而,写书是一项高度依赖于他人的工作。我们获得了来自同事与朋友的大量帮助。Görel Marklund制作了所有漂亮的线条图,Marie Svensson和Steffi Doewes帮助我们排版,Colin Little, Mikael Svensson, Staffan Ulfstrand, Lars Leonardsson, Gertrud Cronberg, Lars Tranvik, Wilhelm Granéli, Tom Frost, Larry Greenberg, Ralf Carlsson和Stefan Weisner则对本书的手稿和第一版提供了建设性的意见。隆德(Lund)大学生态学系以及隆德科技大学环境工程系的几个湖沼学班级也给我们提供了有益的建议。我们也感谢第二版的编辑,牛津大学出版社的Ian Sherman先生,在写作过程

中给我们耐心而热心的建议。瑞典研究理事会提供插图绘制的资助。我们要特别感谢 Nelson Hairston Jr. 及 Nelson Hairston Sr. 两位先生允许我们使用论文 “Étude”。最后，我们感谢我们的夫人 Eva 和 Ann-Christin，以及孩子们 Victor, Oscar, Emilia 和 Linn, Sigrid, Yrsa，分享我们每天的努力与生活欢乐。

Christer Brönmark
Lars-Anders Hansson
2004 年 6 月
(韩博平译)

目录

第 1 章 绪论	1
第 2 章 非生物环境与生物的适应	5
引言	5
保持悬浮	5
湍流	7
湖泊的形成	8
温度	10
光	18
受集水区影响的非生物因子	20
水色	21
碳	22
pH	24
营养盐	26
氧气	36
生境持续性	42
实验与观察	45
第 3 章 生物体：非生物环境中的表演者	48
引言	48
病毒	50
原核生物	51
真核生物	51
原生动物	52
初级生产者	53
多细胞动物——由分化细胞组成的动物	59
实验与观察	77
第 4 章 生物间的相互作用：竞争、植食、捕食、寄生和共生	78
引言	78
竞争	79
捕食和植食	91
寄生	111
共生	113

实验与观察	114
第5章 淡水生态系统中食物网的相互作用	118
引言	118
生态系统方法的演变	119
级联营养相互作用	120
稳态转换	129
微生物组分	132
淡水食物链中相互作用的强度	135
演替	145
生物对非生物环境的影响	147
实验与观察	149
第6章 生物多样性与环境胁迫	151
引言	151
湖泊和池塘生物多样性	152
古湖沼学方法：了解湖泊历史的工具	161
水体富营养化	162
酸化	165
污染	169
全球气候变化	172
太阳紫外线辐射	173
环境灾害的组合效应	174
外来物种	175
全球环境的分化	181
应对环境威胁的对策	183
参考文献	184
进一步阅读材料	203
词汇表	206
索引	211
译后记	216

第 1 章 绪 论

如果对一个湖泊或水塘做一个彻底的生物调查，我们会发现大量的生物物种，小到病毒大到鱼类；如果对不同类型的湖泊进行采样，我们则会发现任意一个湖泊中的生物只是所有淡水生物物种的一小部分。并且，有些物种仅出现在某些特殊的湖泊和池塘中，而其他一些物种生活的环境则更为广泛。湖泊中的非生物条件可能差异很大，比如，淡水水体的 pH 可在 2 ~ 14 的范围内变化。当然，没有哪种生物能对如此大的环境梯度均作出生理或形态上的适应性变化。相反，生物的适应能力一般只能使它们在相对较窄的非生物环境变化幅度中生存。湖泊所提供的非生物环境（一个舞台）是由这个湖特定的物理和化学特征组成，比如形态、沉积物状况、营养盐浓度、光照强度、pH 和温度。非生物环境在不同湖泊间、同一湖泊内的不同区域或不同时间存在明显的差别（Southwood, 1988; Moss 等, 1994）。只有那些对非生物环境产生相应的适应性变化并存活下来的生物（即在非生物环境中找到适合自己的生态位）才能在该环境中成功地定居和繁殖。为了理解这个非生物环境，我们可以假设，一个湖泊中只有三个重要的非生物变量，如光、温度和溶解氧。如果我们将这三个变量的变化范围画成图，可以得到一个三维的非生物环境——一个立方体（图 1.1），表示定居其中的生物所能生存的非生物条件范围。在第 2 章中（非生物环境），我们阐述了淡水湖泊中一些最重要的非生物过程以及淡水生物为应对这些非生物限制而进化出相应的适应性特征。为了便于操作，在二维空间中用“框”符号表述这个环境结构（图 1.2）。

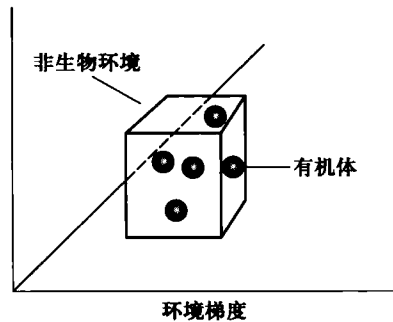


图 1.1 非生物环境（如某个特定湖泊所提供的环境平台）。三个轴表示不同的环境梯度（如光、温度和溶解氧）。球体表示在该非生物环境占据一定生态位的物种，这些物种可以栖息在这个湖泊中。

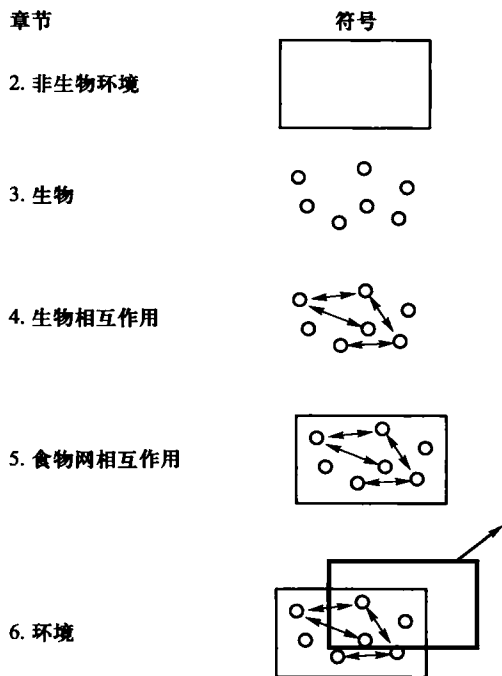


图 1.2 本书各章的主题及对应的符号描述，相关解释见正文。

本书的第 3 章介绍湖泊和池塘中的生物(在图 1.2 中用小圈表示)，并对一些常见生物的分类、形态和个体生态学进行了论述。这一章中提到的生物多数将在本书其他章节的例子中出现，因此，它将提供有关湖泊或池塘中生物的一个基本概貌。当读者需要了解不同淡水生物种类的具体信息时，第 3 章也能作为这些信息的主要来源。

显然，在一个特定的系统中，非生物环境条件将淘汰掉那些不能在生理上或形态上作出适应性变化的生物。另一方面，能够适应湖泊或池塘特定的非生物环境条件的生物将自由地生存并与其他生物发生相互作用。但为什么生物不具备让它们能栖息在更多湖泊的适应能力？实际上，生物具备进化出适应各种环境条件的机会，但是必须考虑能量分配约束问题(Voltaire,1759)。这个过程可用纸牌游戏描述：想象一下，纸牌代表生物在每天的“生存竞争”游戏中所能用到的适应性。但是，没有足够多的运气(能量)获得应对各种需求的好牌——你不能总期待获得一手的 A 和 K。于是，可以假设有四个方面值得生物作出好的适应性变化：善于获取资源，用黑桃表示；防御捕食者能力，用梅花表示；成功繁殖，用红心表示；耐受非生物约束，用方块表示。现在我们有四套不同花色的牌，每套花色牌象征一系列提高存活和生殖概率的适应性变化。如上所述，不可能有足够的运气(能量)在所有花色中都获得高分，因此，我们必须限定一个生物“手”中牌的总点数为 21。从进化的角度看，这意味着一个物种如将大部分点数用在获取资源(黑桃)，成为湖泊中的王者，那么在其他花色上只能持普通的牌(图 1.3)。这个游戏的进展将决定这个特化种能否成功；它很可能在资源竞争是主要影响因素而防御、繁殖和

非生物约束的影响处于次要位置时成为群落的优势种。但是，许多种类都是泛化种，它们将 21 个点数为均匀地分布到各属性特征中；在大多数情况下变得“足够好”，但绝不是某一方面超群的物种(图 1.3)。

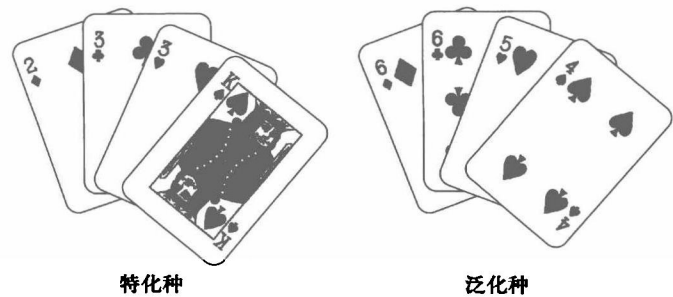


图 1.3 分别代表特化种和泛化种的两手牌。每个颜色代表特殊的适应性。进一步讨论见正文。

在连续变化的环境中，包括淡水水体内部和水体之间的季节变化和空间差异，特化种偶尔可获得存活的机会，并常常短期内在有限的区域内占据绝对优势。相反，泛化种很少占据优势，但几乎在任何时候存活于任何地方。

包括捕食、竞争、寄生和互利共生在内的生物相互作用(在图 1.2 中用箭头表示)决定了任何一种生物在非生物环境内的最终成功概率。因此，任一种生物的分布和成功是非生物约束和生物过程共同作用的结果。以下的例子阐述了不同因子重要性的层次性：随着水体面积的增大，影响淡水螺分布的因素相应发生变化(图 1.4; Lodge 等, 1987; 参见 Wilbur(1984)关于池塘中蝌蚪的类似模型)。在他们的概念模型中，Lodge 等(1987)认为从区域角度来说，钙的可获得性是影响淡水螺在湖泊和水塘中分布的最重要因素。螺需要钙构建它们的壳，只能生活在钙浓度超过 $5 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的湖泊中。因此，这一非生物限制因子成了螺能否在湖泊和池塘中栖息的首要约束因素(图 1.4)。在一些特别小的池塘中，其他的非生物因素可能成为影响螺种群分布的重要因素。间歇性水体一年当中有一段时

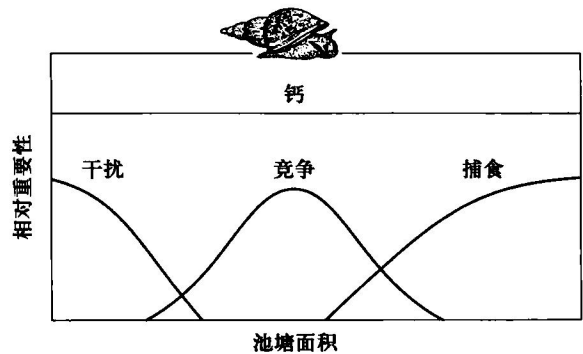


图 1.4 在不同池塘面积下决定淡水螺分布的因子。
因子按相对重要性排列。引自 Lodge 等(1987)。

间是干涸的,或者温带地区一些小型浅水水体在冬天完全结成冰,但并不是所有的螺种类都能够作出适应性变化以度过旱季。在永久性小型水体中,这些非生物干扰因素不会影响螺的种群密度;它们会建立起较高的种群数量,以至于资源成为限制因素,从而使竞争(一种生物相互作用)成为群落结构调控的最重要因素(图 1.4)。此外,在一些较大的池塘和湖泊中,高种群密度的捕食者,如螯虾和鱼,将使螺的种群密度降低到竞争不再是重要因素的水平,捕食成为调节群落结构的最重要因素(图 1.4)。因此,在这个例子中,非生物环境主要是由钙的可获得性和池塘的大小所决定。一旦这些变量达到某个值,生物相互作用开始起作用。在第 4 章(生物间的相互作用),我们将阐述生物的相互作用(竞争、植食、捕食、寄生和共生)的重要性、理论意义,以及它们怎样影响生物个体及在种群水平上的生态学特征。因此,利用相同资源的两个种群之间的竞争或捕食者对被捕食者的影响对于池塘和湖泊系统结构和动态十分重要。但是,在自然系统中,通常不是仅有两个物种共存和相互作用,而是有多个捕食者、植食者以及初级生产者物种等,物种之间的相互作用可能极其复杂。有时候的确很难对这些群落是如何组织给出一个定论,而且几乎不可能预测当系统受到干扰时会发生怎样的变化。为了有效地处理这种复杂性的问题,通常根据生物的营养状态将它们进行分类。它们被分组归到各营养级中,如捕食者、植食者、食碎屑者和初级生产者。然后,我们将这些营养级连接成食物链或食物网,并检验不同营养级的生物之间直接和间接的相互作用。目前已经识别出一些营养级间略微复杂的相互作用,而这些相互作用在淡水水体敞水区和底栖生境的群落构建中发挥十分重要的作用。在第 5 章(食物网相互作用),我们主要关注理论背景,并展示了基于不同生境和不同生物的食物链理论的实验检验结果。第 5 章的最后部分是关于淡水生物如何影响它们所栖息的非生物环境。如,最近的研究已经表明生物过程能影响湖泊温度和碳的可获得性等非生物环境特征。

本书的最后一章是关于当前淡水系统中存在的一些环境问题(生物多样性和环境胁迫;图 1.2)。人类活动产生的干扰常常改变湖泊的非生物环境。我们用非生物环境“框”位置的改变来表示这一变化,结果是一些有机体落在框外——它们将会消失。我们阐述了各种环境问题的背景情况和已经被采纳的促进受干扰湖泊和池塘恢复的方法。我们讨论的环境问题包括富营养化、酸化、紫外辐射和外来物种的引入,以及这些胁迫的协同作用。我们也将深入探讨不同尺度的环境变化对生物多样性可能产生的影响。虽然很多环境问题比较严峻,在有些地区甚至是灾难性的,但现在的努力将有助于更为合理地使用淡水水体。我们希望这会促进对淡水资源进行更全面的规划和管理,使水域生态系统可持续发展。

(韩博平 肖利娟 林秋奇 译)



第2章 非生物环境与生物的适应

引言

在一个特定的湖泊或池塘中，包括物理和化学因子在内的非生物学特征构成了淡水生物生活的环境。有些生物能够很好地适应这一环境，有些则不能很好地适应，有些甚至完全不能适应。这种假想的非生物环境可以视为是由湖泊或池塘中所有物理和化学特征组成。本章涵盖了主要的非生物因子：湍流、温度、pH、生境持续性、光、碳、营养盐和溶解氧等。湖泊和池塘间以及它们内部非生物环境的时空变化要求生活在这些特定水体中的生物具有不同的适应性。然而，生物针对环境约束所形成的适应性变化在各分类类群间并无明显不同，因此，细菌针对低的溶解氧浓度或 pH 的适应性变化也能在水生高等植物和鱼类中发现。

生物特定的适应性表示这些生物在什么环境条件下能够成功生存并繁殖。因此，有关生物适应性特征的知识可以用来预测在特定环境条件下的群落组成。在接下来的内容中，我们将从生物的角度来论述各种非生物环境条件。

本书的标题包括“湖泊”和“池塘”，因此我们应当留意到：湖泊和池塘的划分是基于水体受非生物因素的影响程度，如风引起的湍流和垂直混合。湖泊一般是指风引起的湍流在水柱的垂直混合中起着关键作用的水体；在池塘中，轻微的温度变化就可以导致混合。这一章我们将从生物如何保持悬浮以及温度在水域生态系统功能中的重要性开始。

保持悬浮

浮游生物的密度通常大于水，这会导致它们从水柱中沉降到湖底。为了避免这种情