



普通高等教育“九五”国家级重点教材
全国高等农业院校教学指导委员会审定

淡水生态学

何志辉 主编

水产养殖、水生生物专业用

中国农业出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

淡水生态学/何志辉主编. - 北京: 中国农业出版社,
2000

普通高等教育“九五”国家级重点教材

ISBN 7-109-06297-X

I. 淡... II. 何... III. 淡水生物-水生生物学:
生态学-高等学校-教材 IV. Q178.51

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2000) 第 29872 号

中国农业出版社出版

(北京市朝阳区农展馆北路 2 号)

(邮政编码 100026)

出版人: 沈镇昭

责任编辑 林珠英

中国农业出版社印刷厂印刷 新华书店北京发行所发行

2000 年 10 月第 1 版 2000 年 10 月北京第 1 次印刷

开本: 787mm × 1092mm 1/16 印张: 18

字数: 410 千字 印数: 1 - 7 000 册

定价: 23.60 元

(凡本版图书出现印刷、装订错误, 请向出版社发行部调换)

前 言

淡水生物学是高等水产院校养殖专业必修的专业基础课,主要讲授淡水生物的分类与生态。20世纪80年代初笔者主编全国高等水产院校试用教材淡水生物学(农业出版社,1982、1985),其中下册“淡水生态学部分”是以原苏联莫斯科大学Константинов(1779)的“Общая гидробиология”和美国Wetzel(1975)的“Limnology”为重要参考资料,尽可能结合水产专业特点和总结国内外这方面的成就,在个体生态学基础上系统地阐述了群体生态学内容。该教材除水产院校采用外,大学生物系和环境保护等专业也有采用的,并可作为有关科技人员和研究生的主要参考书,1992年被评为农业部首届农科本科部级优秀教材,1997年经国家教委评审,入选为“九五”普通高等教育国家级重点教材。鉴于20世纪80年代以来国内外在淡水生态学方面都做了大量工作,有很多进展,笔者对原教材作了较大幅度的修订,并改书名为《淡水生态学》。

这次修订和重编过程中,考虑到当代生态学发展的趋势和特点,以内陆水体生态系统的结构和功能为纲,在保留原书精华的基础上,大量增添20世纪80年代以来国内外的新材料,尤其注意国内在这方面的新成就。同时对所使用的计量单位,按国务院1993年新颁布的“中华人民共和国法定计量单位”为准作了更改。文字力求简练,注意启发性,便于自学,力求编出兼具科学性、先进性、适应性和面向21世纪的高水平的高等农业院校教材。

为了突出群体生态和生态系统观念的特点,对全书章节结构作了较大调整。

新教材包括绪论以及非生物环境因子的作用,种群与群落,生物生产力和循环、演替、污染共四篇。

绪论中增添了“淡水生态学的产生、发展和现状”以及“限制因子的概念和原理”等,同时将生态系统的概念提前讲授,以便在学习生态学的全过程中树立生态现象的关联性和系统性的观念。

第一篇“非生物环境因子的作用”,包括原书1~5章(光、

温度、溶解盐类、溶解气体和其他非生物环境因子), 主要是删繁就简和补充新材料。

第二篇“种群与群落”, 包括原书 7、8 两章, 修订后拓宽了这方面的基础知识, 深化了种群数量的动态模型、群落种类结构等方面的内容。

第三篇“生物生产力”, 包括原书 6、9、12 三章。这一篇修订和增添材料较多, 在广度和深度上都明显加强。“初级生产力”一章在补充新材料基础上, 以 20 世纪 80 年代国内外对四大水系渔业资源调研为基础, 讨论了我国湖库浮游生物初级生产力的地理分布显著不同于国外的特点, 分析了生产力和生物量的时空分布。“次级生产力”一章根据水生动物生物能量学的原理, 全面地讨论了摄食、同化、代谢、生长和生产力的变动特点以及能量分配规律, 分析了个体、种群和生态系统的能量流和转化效率。“水体渔业生产力”一章总结了人们对水体经济生物再生产规律的认识和深化, 用渔生产力模型为例阐述了河流、湖泊、水库和养鱼池生产力以及生物生产过程特点, 并简介了渔生产力的评估方法和提高途径。

第四篇“循环、演替和污染”, 包括原书 10、11 和 13 章, “有机质的分解和养分循环”一章, 增添了水生细菌的生态作用、现存量、生产量的新材料和新认识以及“腐质及其在水生态系统中的作用”一节。“群落演替和生态系的发展”以及“水体污染的生物学问题”两章以删繁补新为主。

新教材总字数约 40 万字, 较原书增多 10% 左右。除第二篇“种群与群落”由周一兵副教授执笔外, 其余由何志辉执笔。

本书初稿蒙孙儒泳院士和李思发教授审阅并提出一些中肯的意见, 周望舒同志协助更改计量单位和整理校对书稿, 使教材质量进一步提高, 笔者谨表深切谢意。

淡水生态学是一门内容广泛、理论性和实践性都很强的学科, 由于我们水平有限, 失误或错误之处在所难免, 希望读者批评指正。

何志辉

2000 年 3 月

目 录

前言

绪论	1
一、生态学的内容、任务和方法	1
二、淡水生态学的产生、发展和现状	3
三、我国在淡水生态学方面的研究和成就	5
四、生物与环境关系的一般规律	5
五、限制因子的概念和原理	7
六、水圈及其分区	8
七、生态系统	10

第一篇 非生物环境因子的作用

第一章 光	13
一、光照强度与光合作用	14
二、光谱成分和藻类的色素适应	16
三、光与水生生物的行为	17
四、浮游生物昼夜垂直移动	18
五、光对动物生命过程的作用	20
第二章 温度	22
一、水生生物的极限温度	23
二、温度和淡水生物的地理分布	27
三、温度对生长、发育的影响	28
四、周期性变温对水生生物生活的意义	30
第三章 溶解盐类	32
一、水体的化学分类	32
二、水生生物的水—盐代谢和渗透压调节	33
三、水生生物对盐度变化的适应能力	38
四、盐度对淡水生物生活的影响	40
五、盐类成分的意义	42
六、离子的颀颀作用和协同作用	44
七、内陆盐水的生物资源	45

第四章 溶解气体	50
第一节 氧气	50
一、嫌气性生物和好气性生物	51
二、呼吸强度与呼吸系数	51
三、对呼吸条件变化的适应	54
四、窒息现象	56
五、氧过量的危害	57
第二节 二氧化碳及其他气体	57
一、二氧化碳	57
二、硫化氢	58
三、沼气	59
四、氨	59
五、氮	60
第五章 其他非生物环境因子	61
一、pH (氢离子浓度)	61
二、悬浮物	62
三、底质	63
四、水的运动	64
五、水位	66
六、水体的容积大小	67

第二篇 种群与群落

第六章 水生生物种群	69
第一节 种群的基本特征	69
一、种群的密度	70
二、出生率和死亡率	71
三、种群的年龄结构和性比	74
四、生命表和内禀增长率	75
五、种群中个体的空间分布类型	79
第二节 种群增长的模型	82
一、种群在无限环境中的指数式增长	82
二、种群在有限环境中的逻辑斯谛增长	84
三、具有时滞的种群增长模型	87
四、种群增长模型与资源管理	88
第三节 种群数量变动及其生态对策	92
一、种群的数量变动	92
二、种群的生态对策: r -对策者和 K -对策者	95

第四节 动物种群的生产量及其测定方法	96
一、周转时间法 (turnover time method)	96
二、累计生长法 (increament - summation method)	97
三、指数方法 (exponential method)	98
四、碳预算法 (carbon - budget method) 或生理学方法 (physiological method)	98
五、同年群法 (cohort method)	99
第七章 淡水生物群落	101
第一节 群落的结构	102
一、群落的营养结构	102
二、群落的时空结构	104
三、群落的种类结构	105
第二节 群落的种间关系	113
一、种间竞争和生态位	113
二、捕食与寄生	116
三、共生互利	120
四、偏利和偏害	120
五、刺激与抑制	120
第三节 水生群落的适应	120
一、水层区群落的适应	120
二、水面区群落的适应	122
三、水底区群落的适应	124
第四节 淡水生物群落的划分	126
一、淡水浮游生物类型	126
二、淡水底栖生物群落的划分	127

第三篇 生物生产力

第八章 初级生产力	131
第一节 初级生产力及其测定方法	131
一、生物生产力及有关概念	131
二、水体中的初级生产过程	132
三、初级生产力的测定方法	133
第二节 决定初级生产力的因素	134
一、现存量	135
二、养分	135
三、光	138
四、温度	139

五、垂直水流	139
六、动物滤食	139
第三节 浮游植物初级生产力	140
一、湖泊和水库	140
二、养鱼池	142
三、胞外产物	143
四、水柱呼吸量	144
五、现存量及 P/B 系数	144
六、生物量和生产力的时空分布	146
第四节 其他生物的初级生产力	149
一、水草	149
二、底生或周生藻类	151
三、各类生产力间的关系	152
四、生物圈的初级生产力和光能利用效率	153
第九章 次级生产力	155
第一节 水生动物的次级生产	155
一、摄食	155
二、食物能量的分配和利用	161
三、种群的能量流和生产量	171
第二节 各类动物的次级生产力	172
一、浮游动物	172
二、底栖动物	176
三、鱼类	179
第三节 生态系统的能流和次级生产	180
第十章 水体渔业生产力	184
第一节 水体生物生产规律的认识	184
第二节 各类水体的生物生产力和渔产力	187
一、河流	187
二、湖泊	188
三、水库	189
四、鱼池	191
第三节 决定水体渔产力的各项因素	193
第四节 水体渔产力的评估	195
第五节 提高水体渔产力的途径	200
一、施肥	200
二、移植、驯化、放养和清野	203

第四篇 循环、演替和污染

第十一章 有机质的分解和养分循环	207
第一节 碳循环	207
一、水中的有机质	207
二、水生微生物	210
三、有机质的消耗和转化	216
四、湖泊中有机碳的分布	222
五、水体有机质的收支平衡	223
六、腐质 (detritus) 及其在水生生态系统中的 作用	225
第二节 氮循环	229
一、水体中氮的输入和支出	229
二、水体中氮的内循环	232
第三节 磷循环	235
一、水体中磷的输入	236
二、磷在水层中的循环	236
三、磷和水底沉淀	237
第十二章 群落演替和生态系的发展	240
第一节 水生生物群落的演替	240
一、演替的一般概念	240
二、演替的一般趋势	241
三、自养演替和异养演替	243
四、生态系统的稳定性	243
第二节 水体的富营养化和湖泊的演替	245
一、从贫营养型湖到富营养型湖	246
二、硬水泥灰湖	247
三、腐殖质湖	248
四、沼泽	249
第三节 湖泊的营养分类	249
第十三章 水体污染的生物学问题	255
一、水体污染的原因和对水生生物的影响	255
二、人为富营养化	256
三、水体的增温化	259
四、水体的生物自净过程	260
五、污水的生物处理	262

六、水污染的生物学监测	264
主要参考文献	276

绪 论

一、生态学的内容、任务和方法

生态学 (ecology) 一词来自希腊文 “oikos” (栖所) 和 “logos” (研究), 意即生物栖息场所的研究。1869 年德国生物学家赫格尔 (E. Haeckel) 首先对生态学下一个定义: 生态学是研究有机体和它们环境之间相互关系的科学, 这个定义一直广泛流行到现在。虽然有些作者认为有机体与其环境关系的研究几乎贯穿整个生物科学的内容, 不是生态学所独有的, 于是也提出了一些新的概念, 但是到目前还没有一个更概括、更确切的可以取代赫格尔在 19 世纪提出的生态学定义。

最近二十几年来, 随着环境污染、人口增长、资源开发等问题的发展和深化, 生态学作为系统地处理这些问题的手段也发展壮大起来了。过去所谓 “有机体” 仅指不包括人类在内的动物、植物和微生物; 所谓 “环境” 也仅指生物的栖息场所。可是在现代的生态学里, 不但把人包括在 “生物” 之中, 而且十分强调人类活动所引起的影响; “环境” 不单指生物的栖息环境, 而且也着重于人类的生活环境。因此, 现代生态研究的对象已超出生物科学的范畴, 几乎成为研究人类的自然环境和社会环境的一门综合性学科。

生物科学在其发展初期, 研究对象主要为细胞与个体。20 世纪 60 年代以来, 生物学的研究向着微观和宏观两个方向发展。一方面从个体、细胞向细胞器、亚细胞器、分子的方向发展; 另一方面从个体向种群、群落、生态系统、生物圈的方向发展。因而, 生态学按其研究的生命体系的水平可分为个体生态学 (autecology)、种群生态学 (population ecology)、群落生态学 (community ecology)、生态系统生态学 (ecosystem ecology) 等, 后三类又合称为群体生态学 (synecology)。

个体生态学: 主要研究生物的个体发育和系统发育与环境的相互关系。

种群生态学: 主要研究同种个体组成的种群与环境的相互关系。

群落生态学: 主要研究由多种种群形成的群落的结构与功能、形成和发展等方面与环境间的相互关系。

生态系统生态学: 主要研究由群落与其周围理化环境构成的生态系统的结构与功能、系统的平衡与调控机制等。

个体生态学和群体生态学是生态学中不可分割的两个部分, 因为孤立地研究个体而不同种其他个体或周围的异种种群和非生物环境结合起来考虑, 就很难得出正确的结论; 另一方面, 群落或生态系统是由不同的生物种群组成的, 如不了解组成群落的主要物种的生态, 也很难研究群落的生态。

生态学也可按研究的生物类别分为植物生态学、动物生态学、藻类生态学和鱼类生态学等等; 或按栖息地的特点区分为陆地生态学、海洋生态学、内陆水生态学或淡水生态学

等等。

由于生态学和其他科学的相互渗透,也发展成一系列边缘科学,如数学生态学、化学生态学、进化生态学、经济生态学等等。

由于和生产实践密切联系,由此产生了一系列应用生态学的分支,如资源生态学、渔业生态学、污染生态学、放射生态学等等。

有时生物学被用作生态学的同义词,因为狭义的生物学曾经被看作研究物种的生活方式的一门学科,如海洋和陆水的生态学常被通称为水生生物学或称为海洋生物学、淡水生物学等。

淡水生态学作为生态学的主要分支学科之一,是研究内陆水体中生物与其环境之间相互关系的科学,它的研究对象也包括个体、种群、群落和生态系统。当前生态系统已成为生态学的研究中心,因而淡水生态学的基本任务是:通过对内陆水体生态系统的结构和功能的研究,阐明其能流和物流特点及演替和平衡的规律,为合理开发和利用内陆水生物资源,挖掘生物生产潜力,以及加强水质管理、防治水体污染等方面提供科学依据。为了了解生态系的结构与功能,也要研究各种水生生物的生态学。

为了解决国民经济中不同问题的需要,当前水生生物学也发展了如下的若干分支。

渔业水生生物学:研究提高经济水生生物资源和改善其质量的远景,拟定预测和提高水体生物生产力的方法。

养鱼水生生物学:研究怎样控制水生态系统培养养鱼生产需要的生物产品(活饵料)的方法,以保证在最少费用下创造最多的生物产品。

卫生水生生物学:研究形成水质的生物学过程和控制这些过程的方法,以保证人类的用水需要。

工艺水生生物学:研究清除船舶、码头、水利建筑、管道和其他工业建筑上附着的水生生物的方法以及怎样防止金属在水下受到生物的侵蚀等等。

农业水生生物学:研究水稻和其他半水生农作物田地中水生生物的形成过程和控制这些过程的方法,以便提高农作物的收获量。

航行水生生物学:研究与航运有关的水生生物学现象,如水生生物发光、附着生物在船舶的丛生等等。

生态学的主要工作方法之一是测定各类群生物的数量、生物量、生产量和判定它们的功能作用,与此同时通常还测定环境条件。通过定量调查首先可以了解和核证物种的生态要求,如比较某种底栖生物在不同土壤中的数量,就可判定它们喜好哪种土壤和喜好程度;同样方式也可判定物种对温度、盐度和其他环境因素的关系。其次,根据定量资料可以了解种群和群落的结构、变动情况以及地区差异等等。此外,要了解各类生物在生态系统发展过程中的作用,定量调查也是不可缺少的一环。生态学研究方法的基础是对自然界直接观察和测定,有时为了精确地确定个别环境因素的作用,也可采用生理学的方法,通过实验观察来核证从自然界得来的材料。

为了判定各类生物在生态系统中的功能,必须确定它们在物质与能量的传递中的意义。为此,要应用生理学、微生物学、生物化学、毒理学、生物物理学和其他学科的工作方法。有时为了创造生态系统中主要生物学过程的数学模型,还要应用包括电子计算技术

在内的现代化数理分析的手段。

二、淡水生态学的产生、发展和现状*

江河、湖泊、沼泽、池塘等内陆水体不仅是人类生活和工农业用水的主要来源，而且在航运、发电、渔业等方面给人类带来许多利益。因此自古以来人类就对淡水生物与其环境产生浓厚的兴趣，在生活和生产活动中积累了许多感性知识。我国是世界上最早开始池塘养鱼的国家，有着丰富的淡水养殖经验，如范蠡的《养鱼经》以及其他古籍中都记载有与淡水生态有关的基本知识。但真正从科学上对淡水生物与其环境开展研究，不过 100 多年的历史。

在 19 世纪以前，已经有一些动物学家和植物学家从事淡水生物的分类以及个别种类的分布和生活史的研究。1868 年，P. E. Muller 首次用拖网在瑞士的湖泊中采到浮游生物并作了大量研究。1969 年，瑞士学者 F. A. Forel 发表了日内瓦湖底栖动物的研究，首次提出“湖沼学”（limnology）一词，作为研究内陆水体地质学、物理学、化学和生物学的综合学科。因而后人称 Forel 为湖沼学的创始人。此后随着研究工作的进展，湖沼学各分支学科逐渐趋于独立，其生物学部分谓之“淡水生物学”。

大约与湖沼学问世同时，1866 年 Haeckel 提出生态学一词作为研究生物与环境相互关系的科学。在此影响下，许多湖沼学研究者在实际工作中深入地考察了这种关系，并提出一些重要的生态学概念，为淡水生态学的建立奠定了基础。

19 世纪后叶，由于渔业资源的衰退、水体污染和各国生物站与考察队的建立，对淡水生物学和海洋生物学的发展的生态学方向起了重要的促进作用。

古代人口密度小，捕鱼技术落后，对鱼虾的捕捞量很有限，因而有所谓“取之不尽，捕之不竭”的说法。19 世纪中叶随着捕鱼技术的发展，不加控制地滥捕鱼类以及城市工业污水的影响，在内陆水体和部分海区相继出现渔获量逐年下降的现象。这时为了正确地组织捕捞，必须了解水体中有多少鱼以及可以捕多少而不致于影响资源状况等问题。这就要求研究鱼类的生殖、生长、发育、洄游、营养等方面，与此相关地也要研究其生活环境，特别是作为天然饵料的浮游生物和底栖动物的种、量和食物关系。这些问题正是水生生态学的主要内容。

由于工业的发展和大城市的兴起，引起了水体的污化，需要寻求多种方法防止和解决污染问题。人们从长期实践中发现水生生物对污水的自净过程起着巨大作用。同时查明不同污化程度水中生活着不同的生物类群，因此有可能应用生物种量作为污染程度的指标和采用生物学方法加速水的净化过程，这方面的研究奠定了卫生水生生物学的基础。

各国生物站和考察队对海洋与内陆水体的调查，积累了动植物区系、各种类的生物学和水生生物分布的大量资料，也丰富了淡水生态学的内容。

20 世纪以来，随着生态学的成长，以形态分类为基础的淡水生物学，在发展过程中不断充实了生态学的内容，并逐步从个体的研究推进到种群和群落的研究。发表的著作也很多，如 Kofoid (1903) 关于 Illinois 河浮游生物的研究，Birge 和 Juday (1911—1922) 关于

* 本节某些方面引用刘建康先生 (1979) “关于淡水生物学发展的方向”中的材料和观点，特此致谢。

美国湖泊的生物学研究, Thieinmann (1918—1935) 和 Naumann (1929) 关于湖泊营养类型的研究, P. Swelch (1935) 的湖泊学专著, C. A 捷尔诺夫 (1934) 的水生生物学专著等等。1952 年 Welch 的《湖沼学》一书, 把湖沼学定义为研究内陆水体生物生产力的一门学科, 实际上已经是一部淡水生态学的专著了。与此同时, 人们从实践中体会到, 淡水水体是生物与环境相互作用和相互制约所构成的一类自然系统, 只有着眼于整个系统开展研究才能得出正确的结论。许多作者根据不同领域的研究结果, 提出了某些用来描述自然系统的术语, 如 Tansley (1935) 的“生态系统”、苏卡切夫 (1940) “生物地理群落”等等。

20 世纪 50 年代以来, 生态学进入一个新的发展阶段, 不同学科的广大学者, 逐渐把注意力集中到作为生物圈功能单元的生态系统。以 E. P. Odum 为代表的一批现代生态学家, 系统地发展了有关生态系统的原理和概念。淡水水体的有限空间和相对隔离性是研究生态系统的良好基地, 加上环保和渔业方面的迫切需要, 淡水生态学家更为重视并广泛开展内陆水体生态系统的研究, 发表了许多专著, 如 Ruttner (1961)、Macan (1963)、Hutchinson (1967)、Wetzel (1975)、Uhlmann (1975)、Константинов (1979)、Moss (1980)、Hammer (1986) 等关于湖沼学、淡水生态学、水生生物学、盐湖生态系统方面的著作。

1964 年国际生物学规划委员会 (IBP) 成立, 目的是在全球规模的国际合作和协调的基础上进行“生产力生物学的原理与人类福利”的基础研究, 其中包括“淡水群落生物生产力组”, 其任务是研究淡水生态系统中生物生产力的现状、潜力和展望以及人类对变化着的环境的适应。出版了“淡水鱼类生产的生物学基础 (1967)”、“淡水水体的生产力问题” (1972)、“腐质及其在水生生态系统中的作用” (1972) 等讨论会论文集, 1980 年出版了《淡水生态系统的功能》一书, 作为上述工作的总结。此外还出版了 IBP 的手册丛书。

1971 年联合国教科文组织成立了“人与生物圈”研究计划 (MAB) 国际协调理事会, 来接管并进一步发展 IBP 的研究工作。MAB 是综合性的生态学研究计划, 目的是为生物圈资源的合理利用和保护提供科学依据。重点研究: ①人类影响下生态系统的功能特点; ②人类影响下资源的管理和恢复; ③人类的投入和资源的利用; ④人类对环境压力的反应。所确定的 14 个研究项目中有 5 项属于淡水生态系统。

1985 年国际生活水资源管理中心召开“水产养殖中的腐质系统”学术讨论会, 1987 年出版了“水产养殖中的腐质和微生物生态学”论文集。

1987 年召开了“大湖的功能和结构特点”国际学术讨论会, 出版了“大湖生态结构与功能”论文集 (1990), 对大型深水湖泊的理化环境、生物群落及生物生产力作了全面总结和分析。

总之, 淡水生态学的发展从淡水生物的形态分类开始, 在发展中不断充实生态学的内容, 从个体、种群、群落的研究进入整个生态系统的结构、功能和生产力的研究。当前的趋势是: ①从静态的结构研究到动态的功能研究; ②从描述现状的定性研究到预报未来的定量研究; ③野外调查和室内实验相结合; ④宏观研究和微观研究相结合; ⑤生物学与地理、化学、物理和数学互相渗透; ⑥运用自动化测试、计算机和遥感技术等现代化实验手段; ⑦开展国际协作。

三、我国在淡水生态学方面的研究和成就

我国淡水养鱼历史悠久，人们在长期实践中对鱼类与其他水生生物的生活习性和水体中的生物学过程都积累了丰富的感性知识。例如，四大家鱼的混养、看水养鱼、鱼苗拉网锻炼等等，就包含着高度的生态学原理，像鱼池施肥、培养活饵料等近代水生生物学所注意的问题，在我国渔农中已经有了几百年以上的实践经验。新中国成立后，我国的科学技术有了很大发展，在内陆水体生态学方面也作了大量的调查研究工作，取得可喜的成绩：

1. 以渔业利用为目的进行了湖泊、水库的渔业基础和渔业资源调查。如 20 世纪 50 年代长江中下游的大规模湖泊调查以及随后对一些代表性水库的渔业生物学基础调查；80 年代初在原国家水产总局布置下开展的黑龙江、黄河、长江和珠江四大水系的渔业资源调查和渔业区划。这些工作积累了大量的湖沼学和生物学数据，为湖泊水库生态系统的分析和研究提供了基础资料。

2. 对主要淡水鱼类和其他生物的个体和种群生态作了大量调研和实验研究。50 年代首创了鲢、鳙、青、草等家鱼的人工繁殖，解决了淡水养鱼对种苗的大量需要。对江河湖泊经济鱼类和珍稀动物的生态和资源作了广泛调查，研究了湖泊常见的浮游动物和贝类的种群生态和生产量。

3. 对一些重点湖泊水库进行了较全面系统的湖沼学和生态学调查及渔业增产试验，特别是武汉东湖在湖泊调查基础上开展渔业增产试验和富营养化的研究，到 90 年代深入到湖泊生态系统结构和功能的研究。

4. 开展了全国或地区性湖泊水库的营养分类、富营养化状况及其防治、鱼产力的评估以及湖泊生物资源的合理开发利用和水质保护等方面的研究。

5. 在总结渔农实践经验的基础上，开展了养鱼池生态学和高产机理的研究，如探讨了高产塘水质、浮游生物和初级生产力的特点、养鱼水质的生物学指标、养鱼池养分循环等等，对某些养鱼池还作了生态系统的分析。

6. 开展了内陆盐水及其生物资源的调查和利用的研究，如对青海湖、达里湖、艾比湖等中盐和超盐湖的系统调研及资源利用和增殖试验，对中国西北部盐湖的卤虫生态和资源的研究。为了在海水养殖中增添一种活饵料，从晋南盐水水体筛选出一种枝角类——蒙古裸腹溞驯养于海水中，并系统地研究了这种溞在海水中的生物学和生态学及大量培养和投喂试验。

7. 其他方面，如鱼类和甲壳类生物能量学的研究，大型水利工程的生态和环境影响、水体污染的生物监测等等。

四、生物与环境关系的一般规律

生态学的基本观点应该是生物与环境的辩证统一。生物是由非生物产生的，因此有机体的生命活动不能脱离外界环境的影响，但是与此同时，有机体通过本身的生命活动也不断地改变着外界环境。每种有机体的生长、发育和繁殖都要求一定的外界条件，同时有机体又能在一定限度内适应外界条件的变化。长期作用着有机体并引起其生理指标稍为脱离正轨的偏差的环境变化，是决定有机体适应新条件变化的先决条件。不同等级的生物系统

——个体、种群、群落都和周围环境紧密地相互作用、相互制约，并处于结构和功能的统一状态。

环境一般泛指生物周围存在的一切事物。对于每一个有机体来说，周围的无机界和同种或异种的其他有机体都是它的环境。因此环境是由许多因子组成的，这些因子对有机体的影响程度也是不同的。有些因子是保证着有机体的代谢作用而为其生存、发育和繁殖所不可缺少的主要因子，有些是以不同程度改变着主要因子，因而是间接地影响有机体的因子；另一些则是对有机体及其主要环境因子都没有明显影响的因子。不过，对于每个物种来说，周围环境中完全无关的因子实际上是不存在的，因为这些因子都是相互联系、相互影响的，只是有时对有机体的作用极其微小，不具实际意义而已。随着人类对自然规律认识的深化，目前认为某些无关的因子，也可能成为重要的环境因子。

水体中环境因子按其性质可分三类：

1. 非生物因子 物理因子和化学因子，如光能、温度、水流、水中悬浮物、溶解盐类、溶解气体、pH、溶解有机质等等。
2. 生物因子 同种或异种的其他生物。
3. 人为因子 人类活动的影响。

由于代谢特点的不同，同样的环境条件，对不同物种的作用可能是不同的。有些生物能适应较大幅度的环境变化，有些生物则只能适应较狭幅度的环境变化。有机体能够生存的环境变化幅度称为物种的生态幅（ecological valence）。具有广生态幅的种称为广生种，反之称狭生种。典型的狭生种，如石珊瑚（*Madrepora*）仅生活在水温不低于 20℃、盐度很少变化的海区坚硬的土壤上。广生种较多，温带常见的淡水生物多属此类。有些具极高生态幅的广生种特称为随遇种，如一种肉足虫（*Cyphoderia ampulla*）在海水、混盐水和淡水中都可生活，在温水池塘和冷水湖泊中均能见到。同样，也可按个别环境因素的适应幅度，把水生生物划分为广温种和狭温种，广盐种和狭盐种等等。

物种生活的环境变化越剧烈，其生态幅度就越大。比如在海洋沿岸生活的种类，就较生活于温度、盐度十分稳定的大洋种类更广盐性和更广温性，生活于表水层的生物通常也较深水层的种类更广生性。水体中生活条件的差异性越大，则其中生物的组成也越多样性；水体中某些环境因素偏离正常的平均值越大，则其中生物的种类越贫乏。

个体、种群和群落都有适应环境变化的能力，也就是说当外界条件变化时（在一定范围内）能够保持本身结构的完整性和功能的稳定性。任何适应性都表现在能量收支的调节上，从而保证在不同的环境状况下生物系统内部的能量平衡。按照系统的等级（个体、种群、群落），这些适应可以分别称为个体发生适应、种系发生适应和群落适应。如按照机制，则可分为生化适应、生理适应、行为适应、形态适应和其他一些适应。通常各种适应是相互联系和相互促进的，比如动物形成了皮下脂肪层（形态适应），可减少温度变化的作用。与此同时也为本身选择最适温度区（行为适应）或改进酶系统的工作（生化适应）创造了条件。

每一物种以其确定的物质与能量代谢形式为特点，如果不能维持其固有的代谢形式，有机体就不能正常地生长和发育。当物质与能量的平衡受到破坏时，生物或是改变分布地点，尽可能迁移到适宜的环境去，或是改变代谢强度甚至代谢性质，以适应新的环境条

件, 否则就不能生存。

生物在保证本身代谢特点下消耗最少能量时的生活条件, 称为最适条件。某一因素的最适度对有机体不同生理机能可能是不同的。比如杜邦钩虾 (*Gammarus duebeni*) 生长最快时的温度为 19℃, 但适合生殖的温度为 4~16℃。最适度不是指保证某一功能的最适条件, 而是指保证全部生理机能的最适条件。因素的最适度对每种生物不是固定的, 而是随生物的发育阶段、生理状态和其他环境因素的改变而有变化。比如: 温度与昆虫生长率的关系, 在不同龄期常有差别。鳟 (*Salmo salar*) 仔鱼和幼鱼所选择的温度是不一样的, 仔鱼选择 14℃, 幼鱼则选择 10.4℃。

种的生态幅也不是恒定的, 而是随年龄和其他条件而改变。鲤仔鱼生活的盐度上限为 6, 当年鱼则达到 7~10。一种糠虾 (*Mysis relicta*) 在波罗的海半咸水中能忍受的氧气低限达 1.6ml/L, 而在淡水中低于 3~4ml/L 即死亡。多数动物在繁殖期以及卵和幼体对环境的要求都较严格。这些时期的生态幅比较狭。

具有很大生态意义的不仅是某一因素的绝对值, 还有其变化速度。如果变化不快, 有机体较易适应, 反之急速的影响常使有机体过度紧张而形成某种压力, 如温度急变所引起的的影响就叫温压, 盐度急变的影响叫盐压, 余类推。

环境因素有时比较稳定 (大洋的盐度, 深水湖深层水的温度等), 但通常是变化着的。某一环境因素在空间和时间上的变化越剧烈, 通常具有越大的生态意义。环境因素的变化有周期性变化和非周期性变化两类。周期性变化的因素导致物种形成特有的生物学周期、种群数量变动形式和其他特征; 非周期性变化的因素主要影响物种的分布和数量。

环境因素的影响程度, 可能与生物本身的密度有关, 也可能与密度无关。生物因素的作用与密度的关系很密切, 比如捕食者对被食者种群的作用, 随后者密度的增大而加强, 寄生者对寄主的影响也是这样; 非生物因素的影响通常与密度无关或关系较小, 但有时也有显著的关系, 例如沿岸植物丛生时较单个时更易抵抗拍岸浪的冲击, 鱼类成群时更易抵抗某些毒物的作用。

五、限制因子的概念和原理

生物的个体或种群的生存和繁殖取决于综合的环境条件, 在具体情况下, 对特定的生物来说, 不是所有的环境因子都有同样的重要性, 其中某些因子限制生物的分布、丰度或产量因而具有最大的生态意义的, 一般称之为限制因子 (limiting factors)。

李比希 (Liebig, 1840) 首先指出, 作物的产量一般不是受到水、CO₂ 之类本身大量需要而自然环境中也很丰富的营养物质的限制, 而是受到需要量虽少但在土壤中也非常稀少的元素 (硼、铁等等) 的限制。据此他提出的“植物的生长取决于处于最小量状态的营养物质”的观点, 被称为李比希最小因子定律。

李比希仅提出因子处于最小量状态时可能成为限制因子, 但事实上某个因子过量时也可能成为限制因子。例如, 光、温度、盐度等过高时, 同样可以限制生物的生活和生存。因此, 谢尔福德 (Sheffield, 1915) 指出: 任何一个环境因子在数量或质量上的不足和过多, 即当其接近或达到某种生物的耐受限度时, 都会使这种生物种群衰退或不能生存。这一观点被称为耐受性定律 (law of tolerance), 耐受性定律不仅注意到因子量的过少, 也注