

近岸水域生态学

[加] K. H. 曼 著

海洋出版社

内 容 摘 要

本书分：序言；问题和方法；海草系统、沼泽系统和红树林系统；以海藻为基础的系统；以浮游植物为基础的系统；微生物在近岸水域中的作用；珊瑚礁；沉积生物群落；水体运动与生产力；近岸生态系的鱼类和贝虾类生产；模式和管理各章。论述了初级生产，摄食，捕食，次级生产，碎屑形成、分解，能流，营养物质循环等生态过程的原理。

本书可供海洋、水产领域的高等院校师生，科研人员以及近海渔业管理人员参考。

责任编辑 庄一纯
责任校对 俞丽华

近岸水域生态学

〔加〕 K. H. 曼 著

蔡福龙 陈文桂 陈 英 译

李冠国 审校

※

海洋出版社出版（北京市复兴门外大街1号）

新华书店北京发行所发行 北京通县电子外文印刷厂印刷

开本：787 × 1092 1/16 印张：13.5 字数：270 千字

1989年12月第一版 1989年12月第一次印刷

印数：1 — 600

※

ISBN 7-5027-0042-0 / Q · 7 定价：8.20 元

序 言

本书采用的方法不同于其他许多书本，其不同点在于本书首先集中讨论生态学过程，而不是讨论生物体或种群。事实上，当我在撰写早先的版本时，便考虑过能否不说出一种植物或动物的名称就能做出有益的贡献。这个意见并非由于认为以生物为主体的生物学总是不如强调过程的生态学重要，而是由于下述信念：近岸水域中的大规模生态学过程对生物体和种群具有重要的影响，有时会产生不良的经济后果，人们必须注意这个问题。本书的许多章节确实也有许多植物和动物的名称，但这些名称只是在叙述诸如初级生产、摄食、捕食、次级生产、碎屑的形成、分解、能流、营养物质循环等生态学过程时附带出现的。

我并不为遗漏大量经典的，以生物为主体的海洋生物学文献而进行辩解。必须加以说明的是我不想给出详尽无遗的文献汇编，同时我又希望本书将对高年级大学生、研究生和从事研究与海岸带管理的专业人员提供帮助。所以，我努力阐明了所涉及的原理，并对每一部分给出了若干关键的参考资料。为了取得完备的文献，读者应查阅我所引用的参考文献目录，尤其是查阅那些评论文章。

向本领域提供的新著作正在迅速出版。在本书进行写作时就出现了一些新期刊，因此，必须把所有的注意力集中于最近的工作上，而无暇去叙述所讨论的概念的历史渊源。为此，我对那些在历史上作出过贡献而未被提及的人们表示歉意。我从个人的经验知道，这可能是最令人烦恼的。然而，在这样一本书里仅仅照顾现代的文献就已经是够难的了。

本书是在好几个地方写成的，当我在英格兰诺里奇（Norwich）的东盎格鲁大学休假时便开始写作，然后在我就任加拿大哈利法克斯（Halifax）的达尔湖西大学生物系教授时继续写这本书达一年之久。当我在北卡罗来纳州博福特（Beaufort）的德克大学海洋研究所从事研究工作时，本书取得了明显的进展，在加拿大新斯科舍省达特茅斯（Dartmouth）的贝德福海洋研究所才完成。我谨向那些在本书写作时曾经提供热情友好的支持、充分的讨论、中肯的批评和实际帮助的人们表示最热忱的感谢，我特别感激加拿大许多同事对本书各章节所提供的宝贵意见与看法，他们是 Bob Conover、Lloyd Dickie、Barry Hargrave、Brenda Harrison、Paul Harrison、Steve Kerr、John Lauzier、Trevor Platt Alistar Robertson 和 Bill Silvert 等博士，以及东盎格鲁大学的 J. Kitching 博士和 D. S. Ranwell 博士，德克大学海洋实验所的 J. Ramus 博士。

目 录

第一章 问题和方法	(1)
第一节 近岸水域.....	(1)
第二节 近岸水域的高初级生产力.....	(1)
第三节 近岸水域的次级生产.....	(3)
第四节 生态系的研究方法.....	(4)
第五节 为什么要在生态系水平上进行研究.....	(5)
第六节 生态系研究的若干技术.....	(7)
第二章 海草、沼泽草与红树林系统	(11)
第一节 盐沼.....	(11)
第二节 海草生态系.....	(19)
第三节 红树林系统.....	(27)
第四节 讨论.....	(32)
第三章 以海藻为基础的系统	(34)
第一节 引言.....	(34)
第二节 大型藻生态系.....	(36)
第三节 礁石藻类系统.....	(43)
第四节 影响藻类系统生产力的因素.....	(46)
第四章 以浮游植物为基础的系统	(54)
第一节 初级生产者.....	(54)
第二节 浮游植物的生产.....	(57)
第三节 浮游植物生产与光的关系.....	(59)
第四节 浮游植物生产与营养盐的关系.....	(61)
第五节 湍流和浮游植物生产.....	(64)
第六节 溶解有机物的释放.....	(65)
第七节 在水体中浮游植物的被消费.....	(66)
第八节 浮游植物团块的动力学.....	(71)
第九节 浮游动物的次级生产.....	(74)
第十节 浮游动物在营养物质再生过程中的作用.....	(77)
第十一节 整个浮游生态系统的动力学.....	(77)
第五章 近岸水域中微生物的作用	(80)
第一节 引言.....	(80)
第二节 颗粒态和溶解态的有机物.....	(80)
第三节 水层中的微生物.....	(83)
第四节 底栖生物中的微生物过程.....	(86)

第五节 动物对微生物和碎屑的消费.....	(95)
第六章 珊瑚礁	(102)
第一节 特征生物.....	(102)
第二节 珊瑚礁的地貌学.....	(102)
第三节 钙化过程.....	(103)
第四节 珊瑚礁的功能区.....	(106)
第五节 珊瑚的营养.....	(107)
第六节 珊瑚的营养收支.....	(108)
第七节 珊瑚礁的代谢作用.....	(109)
第八节 全系统功能.....	(115)
第七章 沉积物中的生物群落	(117)
第一节 引言.....	(117)
第二节 有机物质的输入.....	(117)
第三节 底栖生物消费者的分级.....	(118)
第四节 细菌和原生动物的作用.....	(119)
第五节 小型底栖动物的作用.....	(120)
第六节 海底沉积物中的大型底栖动物.....	(122)
第七节 底栖生物的生产过程.....	(126)
第八节 营养物的再生作用.....	(132)
第八章 水运动和生产力	(134)
第一节 河口区.....	(134)
第二节 上升流系统.....	(141)
第三节 近岸水域中的锋.....	(144)
第四节 一般结论.....	(147)
第九章 近岸生态系中鱼类和贝虾类的生产	(148)
第一节 引言.....	(148)
第二节 北海中的鱼类生产力.....	(149)
第三节 斯科舍陆架的鱼类生产力.....	(150)
第四节 大陆架群落中鱼类产量的一些可供选择的途径.....	(151)
第五节 中、上层鱼类生产力的理论探讨.....	(152)
第六节 鱼类资源中的多种类相互作用.....	(154)
第七节 关键性阶段——仔鱼.....	(157)
第八节 哺乳动物、鸟类与人类的竞争.....	(158)
第九节 近岸水域中的洄游动物：太平洋鲑鱼的实例.....	(159)
第十节 与龙虾渔业有关的生态系相互作用.....	(161)
第十一节 结论.....	(163)
第十章 模型和管理	(164)
第一节 引言.....	(164)
第二节 由动力学模型所得到的见识.....	(164)

第三节	作为预报基础的模型.....	(169)
第四节	生态系概念的某些问题.....	(174)
第五节	一些了解生态系的可能途径.....	(176)
参考文献		(179)

第一章 问题和方法

第一节 近岸水域

本书所采用的术语——近岸水域应理解为靠近大陆块海岸线的水域。所讨论的这个系统中的大部分位于200米等深线以内的海域（200米等深线标志大陆架的边缘），但陆架边缘接近海岸和有主要上升流系统存在的那些海域，也属本书所讨论的范围。因此，我们将讨论各种类型的河口、大陆架系统、珊瑚礁和上升流区。

选择上述这些系统加以讨论的理由是，这些系统的生产力高，也易受损害。世界人口的大部分是集聚于沿海一带和注入近岸水域的河流两岸。因此在近岸水域中污染的影响最为明显。同时，人类已大量依赖近岸水域来获得食物和进行娱乐活动。在开发海洋植物和动物资源的同时加进了污染物的双重影响，使近岸水生生态系受到巨大的压力。只有研究和了解近岸水域生态系的运转方式，我们才能保持它们作为人类食物资源的价值和人类进行娱乐活动的潜力。

第二节 近岸水域的高初级生产力

近岸水域包括世界上某些最高产的植物系统。Westlake (1963) 评述了全球范围的植物生产力，他指出：如果不考虑农业系统的话，热带雨林是所有植物系统中最高产的部分，每年达到5—8公斤/米²（有机物干重），其次是盐沼、芦苇沼泽地和沉水大型水生植物，每年达到2.9—7.5公斤/米²。通过海洋中浮游植物生产力的调查表明，大部分海洋每年固定的碳量不到50克碳/米²（小于0.1公斤/米²有机物干重计），而近岸水域的生产力比这个水平高出5倍，上升流区则更高（Koblentz-Mishke等, 1970; Ryther, 1969）。因此，如果把浮游植物和大型水生植物系统都考虑在内，那么近岸水域的初级生产力肯定比外海要高得多。生产力的分布并不均匀，高生产力集中在下述两个主要海域：一是上升流区，一是固着大型水生植物生长茂盛的沿岸狭带。让我们研究一下某些促成近岸水域高生产力的因素吧。

一、提高浮游植物生产力的因素

在大陆架和海洋的界面上存在几个能够提高浮游植物生产力的过程。第一个过程是风生的混合过程。初级生产限于水体上部的透光层，但是当浮游植物死掉和腐烂时，或者被浮游动物摄食并结合在浮游动物的粪粒中时，它就下沉到海底。在海底，死掉的动植物通过底栖食物网的加工，释放出矿物质。这时海底富营养水体和表层透光带之间具有空间隔离，任何能够使富营养水体上升的过程都将提高浮游植物的生产力（图1.1）。在风生成海洋表层离岸流的那些海域，深层富营养水在靠近陆地的地方补偿上升。例如Platt等人（1972）曾指出，如果强风刮了几天，且方向与新斯科舍海岸平行，那么这时科里奥利（Coriolis）效应导致水体远离海岸的净运动；在沿该海岸的所有内湾中，表层水几乎是同时地被较深水体所取代。这类现象在变化范围上讲，有完全局部和无规律性的，也有可以很好地被预测的季节性上升流，

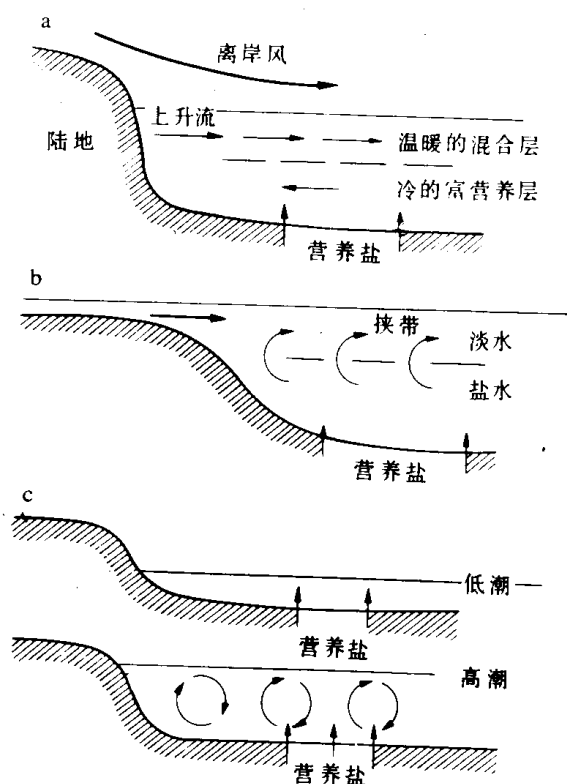


图1.1 引起近岸区富营养水上升的三种主要机制的说明图。

a. 风混合 b. 河流径流 c. 潮汐混合

梯度（从河口至开阔海）。在这些条件下，沉积物表层再生的营养物质很快地被带入表层水，并被用于初级生产。在这方面，美国罗得岛州的那烈耿泄特（Nara'gansett）湾就是一个有很好记录的例子。

最后，可以容易地证实，因近岸水域较浅，能很快被温带区域发生的季节性对流冷却所混合。当表面一层营养盐含量少的水比较暖和，下面一层营养物质多的水较冷时，就有一段时间的温度分层。此后，到秋季时表层开始冷却而引起较冷的水下沉，并被较深的水体所取代。这种混合作用最终会扩大到底部。这种对流混合，在浅的近岸水域中比在较深的外海水域，能更有效地把底层水带上来。

二、大型海洋植物的作用

大型海洋植物（种子植物或藻类）通常都是附着在固体上的。这一点使它们获得浮游生物所没有的好处。大型海洋植物附着在一个地方，而海水则随着潮汐、波浪和海风的运动从它们上面流过。凡是光合作用进行得快的水生植物都容易在接近其表面的界面层建立起二氧化碳或营养物质的分布梯度。如果植物获得碳、氮和其他元素的唯一方法是通过这些界面的扩散作用，那么水生植物的光合作用就必然会被抑制在一个很低水平上。幸而自然界中所有水体都在某种程度上具有湍动性，这种湍流扩散补充了分子扩散。固着的大型水生植物在这方面比浮游植物有利得多。当大型附着植物停留在一个地方时，由潮汐和风驱动的海流引起的湍流，产生一种极其有效的机制，破坏扩散梯度。因此，每单位面积大型固着藻类的生产力会比浮游植物高一个数量级。

如主要大洋的东边界流中出现的那些上升流。

对浮游植物生产力的第二个主要刺激因素是河流的径流。有关河口作用的详细讨论将在第八章进行，图1.1 b给出了一个普通的例子。河流的淡水由表层流向海洋，产生分层的河口。在上层和下层的交接处，剪切力引起湍流混合，使咸水渐渐被带到淡水中流出。结果使从近表层离开河口的水量比淡水流量要大得多。例如 El Sabh (1974) 计算出圣劳伦斯河流出口的水量，平均等于它本身水量的25倍。在海洋表层发生这种向外运动，必定会由相等流入量的深层富营养水体来补充，这部分富营养水体上升至河口表层，而使初级生产力增加。这一圣劳伦斯河系统所牵涉到的水量为20000—750000米³/秒，每天载带有510—2040吨磷酸盐磷。

河口的涨潮和退潮是促进富营养水体从底部向上垂直混合的第三个主要因素。当潮汐交换量比河流向河口的输入量还大时，盐度的垂直梯度可能被破坏，以致河口的上、下水层盐度实际相等。从而，最明显的盐度梯度是水平

在所有气候带和多数类型的海岸, 都有大型水生植物群落生长在海的边缘。在那些裸露的, 多岩石的海岸, 没有一点儿土壤可供有根植物生长, 但海藻却能演变出固着器, 成功地用固着器缠在任何固体表面上。在荫蔽的, 有沉积物的海岸, 有根植物的群落则生长茂盛。在潮间带位置高的地方是盐沼或红树林沼泽地, 而在潮下带则见有一些海草床。大型海洋植物显著缺乏的区域是高能沙滩和邻近的沙质浅滩, 这些沙滩非常不适于大型藻类或显花植物的生长。代之, 硅藻群落有时却长得十分茂盛, 这些硅藻是长在沙粒的间隙之中的。

盐沼是温带的特征, 而在热带或亚热带则为红树林群落所代替 (Chapman, 1975)。盐沼上生长的植物中最常见的属是盐角草 (*Salicornia*)、米草 (*Spartina*)、断节草 (*Arthrocnemum*)、车前草 (*Plantago*)、红树林系统中红茄冬 (*Rhizophora*)、白骨壤 (*Avicennia*)、金蕨 (*Acrostichum*) 和木榄 (*Bruguiera*) 分布都很广。这些系统的生产力很少达到象大型褐藻那样高, 而只有 300—2000 克碳 / 米² · 年, 以干重计稍大于 4 公斤 / 米² · 年 (请见第二章)。这些大型植物中多数种类不直接被摄食, 而进入盐沼本身的或邻近水域中的碎屑食物链。

在岩石海岸, 墨角藻 (*Fucus*) 和范叶藻 (*Ascophyllum*) 之类的海藻是潮间带的主要生物种属, 还有各种各样为植食性无脊椎动物提供“草皮”的小型藻类。藻体组织通常比显花植物较为柔软, 也不太抗腐烂, 因而大量藻类直接被植食动物吃掉, 或很快被同化进入碎屑食物链中。在潮下带, 大型藻类在硬表面占优势, 而海草群落则出现在软基质上。密集的海藻床或海草床则为丰富多样的无脊椎动物及其捕食者提供栖息场所和食物。如前所述, 大型藻类的生产力有很高水平。从这点来看, 海草虽然也是高产的, 但不如藻类那么引人注目。常见藻类有巨藻 (*Macrocystis*)、昆布 (*Ecklonia*) 和海带 (*Laminaria*), 而大叶藻 (*Zostera*)、海龟草 (*Thalassia*) 和海神草 (*Cymodocea*) 是较常见的海草。

关于近岸水域特定区域中, 大型植物和浮游植物生产力的估价进行得很少。Mann (1972b) 指出, 在新斯科舍的圣玛格丽特 (St. Margaret) 湾 (海域面积约为 140 公里²) 大型海藻占初级产物生产总量的 75% 左右 (见第三章第二节)。Peters 和 Schaaf (未公开发表) 作出了更大范围的估算。在他们对维持美国东部渔场食物网进行的部分研究工作中, 估计美国码头上卸鱼总量的三分之二左右是在靠岸 5 海里¹⁾ 的海域内捕获的, 他们还选择从纽约的长岛北部直到南乔治亚这一片近岸水域 (宽达 5 海里) 作为他们的研究海域。他们得出结论说, 大型植物的产量占初级生产总年产量的 62%, 而浮游植物和底栖硅藻则只占 38%。有关计算的细节见第二章第四节。

第三节 近岸水域的次级生产

从海洋生产力的全球观点看, 近岸水域的贡献可予忽略不计, 其理由是近岸水域只占世界大洋总面积的很小部分。然而近岸水域在全球生产力所起的作用远远超出其比值。近岸水域是一种荫蔽的区域, 其生产力高度集中, 因此成了各种各样鱼类和贝虾类 (包括许多具有商业价值的种类) 的理想养鱼场。

Korringa (1973) 说明了荷兰海岸的内湾和河口是如何成为鲷 (*Solea*) 和鲆 (*Pleuronectes*) 的养鱼场的。幼鱼集聚在那里, 其密度达到每平方米一条, 并以栖息在各类型沉积物中的丰

1) 海里 = 1852 米。

富多样的底栖生物作为饵料。McHugh (1976) 报道了美国每年 2925×10^6 公斤的捕鱼量中, 约 2025×10^6 公斤是以河口作为养育场的鱼类。在澳大利亚, 对许多种鱼类的生活史了解得甚少, 但最近对海草床上的生态学关系进行的研究结果表明, 具有重要经济价值的鳕鱼 (*Sillaginidae punctatus*), 在其生活史的头三年是栖息在那儿的, 并在那儿长大 (Robertson, 1977)。

养育的功能对甲壳类和鱼类来说同等重要。在美国路易斯安那州有一个捕虾业, 六十年代每年捕获量超过 14×10^6 公斤。亲虾在 15—100 米深处产卵, 后期幼体则游进河口觅食, 长大。这里有两种虾, 其中褐虾在春季游入河口, 而白虾则在夏末。褐虾在 1 米左右深处的水下大型植物间觅食, 而白虾则集聚在具有大量有机碎屑的浅水中 (Day 等, 1973)。

很多证据表明, 近岸水域除了作为幼鱼和甲壳类动物的养育场, 还可作为高产种群的栖息处。龙虾、蟹、牡蛎、扇贝、蛤和贻贝都是在近岸捕到的, 而且都是一些最有价值的海味, 例如加拿大的龙虾在过去半个世纪中每年的捕获量为 $13.5—22.5 \times 10^6$ 公斤, 目前价值达 1 亿美元以上, 其中绝大部分都是用小船从近岸捕到的。

要是我们把注意力转向大陆架, 那么我们会发现, 世界大部分海洋捕鱼量 (51×10^6 多吨) 是来自大陆架。其中有些海域 (如北海和太平洋东北部) 被大规模开发并经深入的研究。而另一些海域则最近才开始有人在那儿大量捕鱼, 对这些海域人们了解得甚少。

最后世界上还有一些主要上升流区, 例如秘鲁、美国西部和西非等海域, 产鱼量潜力巨大, 在过去 10 年中就已经开始深入的生态学研究。本书将不可能以同样的份量介绍世界上所有的主要渔场, 然而将努力对这些渔场共同具有的一般性生态学过程进行探讨。

第四节 生态系的研究方法

如同硬币有两面一样, 生态系也有其两个方面, 一面的标记是生物, 另一面的标记是生态学过程。这两个方面不是相互排斥的, 而是互为补充的。但许多人倾向于只注意其中的一个方面, 忽视了另一方面。

从历史上来说, 生态学是从生物学发展而来的。长期以来, 生态学的一个公认定义是“生物和它们的环境之间的相互关系”, 其专门化领域则包括个体生态学、生理生态学和种群生态学等等。每一门学科的概要可从一些教科书找到, 这些教科书是 Daubenmire 写的《植物与环境》(1974), Andrewartha 和 Birch 写的《动物的分布及其丰度》(1954)。随着生态学的发展, 借用数学和物理学的高级复杂的方法, 以提高诸如环境平衡、种群调节或群落结构这些领域的研究水平。变异、选择和竞争的概念同种群生物学结合起来, 进一步了解生物进化过程非常有益, 在所有这些方面, 调查的基本单元是单个生物。

最近人们已将注意力转向生物之间的相互作用, 而不是生物体本身。Lindeman (1942) 强调了在食物链中因摄食 (或营养) 作用引起的能量和物质流动。另外一些学者则认为元素在自然群落中的循环是主要的, 这种循环过程是从植物的吸收开始, 接着是营养传递、排泄和分解, 最后由物理搬运把这些元素带回初级生产的地点。逐渐地产生出一种看法, 认为这种流动是以可鉴认的形式出现的, 并与由相互作用的组分构成的系统 (或者生态系) 有关。显然在构成等级制中, 从分子开始, 循着细胞、组织、器官、生物体、种群和群落向上升, 有一个更高的结构水平, 就是生态系。众所周知, 在一个等级制中的每一个水平上都有一些

突然出现的特性，这些特性是无法用较低水平的词汇来充分解释的 (Fiebleman, 1954)。细胞具有一些自动调节的特性，而这些特性就不是构成细胞的分子所具备的。生物具有一些行为特征，但这些行为特征并不能在一些个别组织和器官中观察到。同样，生态系具有一些特征无法在生物体或种群的水平上加以研究，许多这样的特性是同能量和物质在该系统中的通量有关，它可称之为生态学过程。

Odum (1971) 在讨论生物学结构等级制时曾经说过下面这样一段话：“从长远的观点看，不存在某个等级水平比另一个等级水平更重要，或者更值得加以研究。在任何等级水平上的发现都有助于对另一个等级水平的研究，但决不能完全解释那个等级水平所发生的现象。”这是一个非常重要的观点，因为人们有时会争辩说，当较小的单元还没有被充分了解时，对复杂的种群和群落的研究工作没有什么益处。

如果将这些意见应用到生态学上，我们就会看到，对生物体和种群的研究有助于对生态系中的一些过程的研究，但决不能完全解释这些过程。而且我们在着手进行生态系水平上的研究之前，并不需要等待事先完全了解有关的生物体和种群。在近岸海洋生态学方面，有关生物体和种群的资料我们掌握得比较多，而有关生态学过程的资料则要少得多。本书的目的在于强调这些过程，并鼓励人们去帮助弥补上述的不足。

第五节 为什么要在生态系水平上进行研究

研究生态系往往是难度大，代价高，因此，要研究生态系必须尽可能把理由提得明确一些。有时难题实际比看起来的要小些。观察一个完整的生态系常常意味着要大尺度地进行研究，后勤工作相当困难，而且要测定一些过程的速率，而不是测定生物个数和生物量，这种测定在技术上则可能更难一些。同时，从小单元转移到大单元，可能意味着简化，测定一个样品中全部浮游植物的碳固定量比起记录每一种组成种类的种群密度变化要更为容易，而且每年初级生产总量的变化性比组成种类生产力的变化性小得多。同样地，测定通过底栖群落的能量通量比研究其全部组成种类的动能学也要来得简便。尽管有许多难题；然而在生态系水平上进行研究的理由是令人坚信不移的。一旦我们能看到这种生态系的一些过程不断地进行着，而且在影响着生物体和种群等级水平上的活动，那么，了解这个系统的一些过程对于我们认识任何等级水平的活动将是必不可少的。

经济问题也是很实际的，要是机构内的一些人被责令负责管理一种有经济意义的生物资源（如鱼群或贝虾类），这些人当然会试图把他们的全部或大部分精力投入鱼类或贝类种群动力学的研究工作。不过，这种努力的历史表明，在生态系水平上进行研究往往会更有益。Cushing (1961) 重新分析了二十世纪三十年代英国普利茅斯港鲱鱼业歉收的情况。1925—1926年鲱鱼捕获量高达45万千克，而在6年以后下降到不及原来的四分之一（图1.2），而且从未再恢复过。Cushing指出，在一年内的不同时间有二种相互竞争的食物链。通向沙脑鱼幼体的食物链获胜，使水柱中的磷被封存在沙脑鱼体内，因而不能供通向鲱鱼的食物链中的浮游植物所使用。所以说鲱鱼渔业歉收是同涉及上层幼鱼、浮游动物、浮游植物、营养物质的相互作用形式有关，言外之意也是与搬运营养物质的水体运动有关。沙脑鱼食物链获胜的根本原因还搞不清楚，但显然这应该从整个生态系来考虑才可能表达出来。

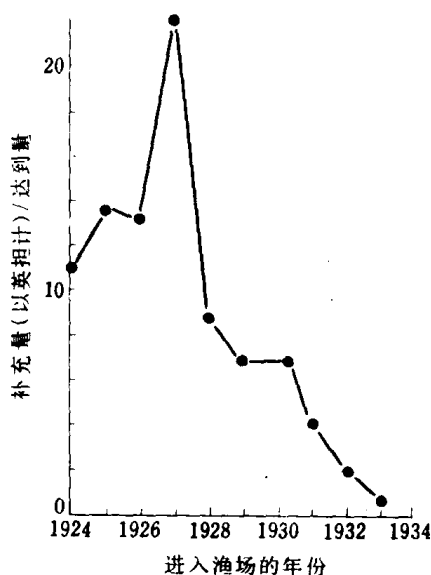


图1.2 英国普利茅斯港鲱鱼渔业的补充
鱼群量 (1924—1933年) (Cushing, 1961)

图中数据相对单位为港内每到一只捕鱼船载有的英担数 (1英担 = 51千克)

但真正详尽的研究还将会揭示, 尚有别的一些影响饵料生物种群动力学的因素, 因而需要对整个生态系有所了解。

还有一个鳀鱼渔业的例子可用于说明了解整个生态系的必要性以及目前知识的不足, 秘鲁鳀鱼渔场出现在冬季有富营养深层水强烈上涌的地方。这里浮游植物生产力高, 这些浮游植物是为密集的浮游动物群体提供食物的。鳀鱼兼以浮游动物和浮游植物为饵料, 数量非常之多。Paulik (1971) 评述了三个科学家对该上升流区潜在的鱼产量作出的估算。第一个科学家是从捕鱼量的统计数字加以外推, 并假定有一半左右的产量由捕捞获得, 由此估算出总产量为2000万吨。第二个科学家作出了同样的估算, 他假定在47.9万平方公里²的海域内, 每平方公里面积上初级生产力为235.7吨碳, 并假定具有两个环节的食物链, 每一环节的效率为10%, 总效率为1%。第三个科学家的估算结果与上述二个科学家相同, 但他是假定海域面积只有6万平方公里², 食物链只有一个半环节, 其总效率为12%。正如Paulik (1971) 所说的, 如此显著的不一致确实令人吃惊, 这提醒我们对海洋生产过程的了解是很不够的。在本书写作之时, 秘鲁的鳀鱼渔业正处于衰退状态。因此充分了解整个生态系 (鳀鱼渔场只是这个生态系的一部分) 是非常必需的。

一个类似的例子是美国加利福尼亚沿岸的太平洋沙丁鱼 (*Sardinops Caerulea*) 渔业的衰退和崩溃。1944—1945年那里的捕获量为55万吨, 而在20年间下降到只有几百吨, 此后沙丁鱼的捕捞便完全被禁止了。渔业衰退的直接原因是补充鱼群量的减少, 证明过量捕捞减少了产卵成体的数量 (Murphy, 1966)。情况因水温的变化和鳀鱼 (*Engraulis mordax*) 丰度急剧增加而进一步复杂化, 这种鳀鱼至少在幼体阶段是同沙丁鱼争夺食物的。Gulland (1974) 在重新整理资料之后指出, 沙丁鱼幼鱼存活率是与沙丁鱼和鳀鱼二者的总产量成正比的 (图1.3), 这暗示着同鳀鱼的竞争是一个重要的因素。产生这种变化的根本原因是清楚的, 并且大多数与整个生态系有关。Culland (1974) 对未来的研究工作提出了一些建议, 他认为应研究决定幼鱼存活和生长的因素, 并研究饵料生物的种群动力学。这种研究可能是一个开头。

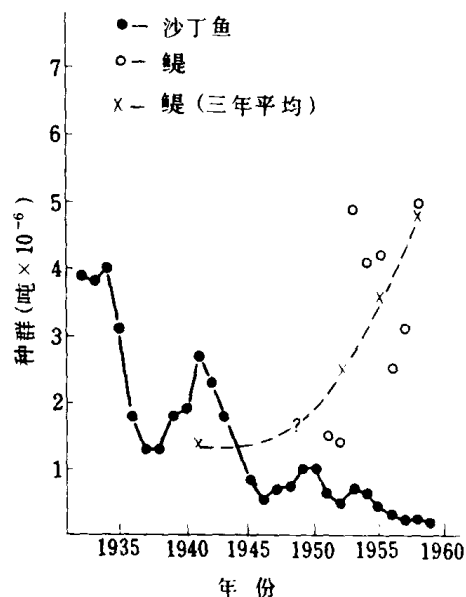


图1.3 1932—1959年加利福尼亚渔场沙丁鱼和鳀鱼种群量大小的估计值 (Murphy, 1966)

第六节 生态系研究的若干技术

一、方块流程图

建立一个有关生态系的种种概念的第一步，是决定用哪些共同的单位来表达各个生物量和通量。早期工作者（如Lindeman, 1942; Teal, 1957; Slobodkin, 1959）强调能量流动，倾向于用卡来表达一切。在实践中，光合作用和呼吸过程的能量通常是由氧或碳的通量估算出来的，而生物量的卡值则往往由碳含量近似地估计出来，所以碳是反映生态系特性的一个好单位，并可直接同能量单位相比较。另一个可供选用的主要单位是氮。植物中碳的固定和氮的摄取往往是不相同的，甚至是相反的，动物中碳的呼吸和氮的排泄形式往往有差异。在许多情况下，正如下面将要证明的，通过生态系的碳和能量的通量受到氮的可获得性的限制。因此为了全面了解，我们必需知道碳和能量的通量以及氮的通量这两个问题，在实践中通常是从其中的一个开始。

方框图在初步分析一个生态系的工作中是有用的，它是从系统科学借用来的一种技术。该系统中的全部实体都用方框来代表，它们之间的通量以箭头表示，图1.4 表示美国路易斯安那州的一个盐沼系统的方框图，该图在某些方面与传统的食物网很相似，只是方框中的那些实体不是一些单一的种，而是由与该系统有相同功能关系的许多种组合而成的许多类群。方框图概括了该系统中已知的营养方面的相互作用，也可用于阐明下述观点：如果我们想要了解这个系统的功能，我们就必须拥有方框中的生物量和方框间的通量这两方面的资料。

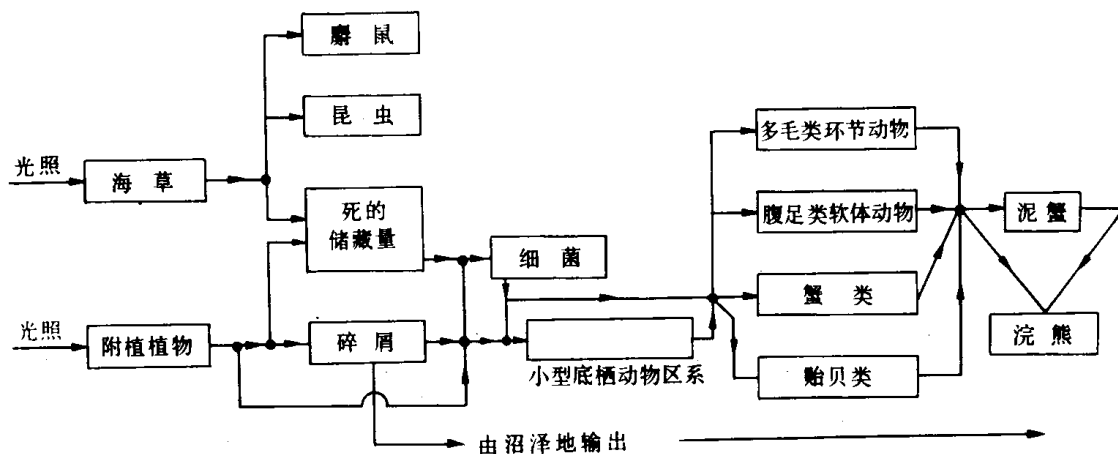


图1.4 美国路易斯安那州盐沼的方框流程图 (Day等人, 1973)

二、估算平均流量

作为讨论能量通量或碳的通量的一种体制，参考一下由Odum (1971) 提出的符号是有益的 (图1.5)。对营养输送中的能量和物质的通量来说，提出净生产力和消费者清除作用的概念是十分重要的，这个净生产力等于每单位时间新合成的生物量。生产力的测定方法是在国际生物学规划 (IBP) 时期发展起来了的。测定近岸水域生态系的生产力，所需用的方

法可见于下列各著作: Vollenweider (1969) 提出测定初级生产力的方法, Holme 和 McIntyre (1971) 提出测定底栖生物生产力的方法, Edmondson 和 Winberg (1971) 提出测定浮游动物生产力的方法, Ricker (1971) 提出测定鱼类生产力的方法。应用这些方法可估算出某个适当时间内 (如一年) 方框的生物量平均值和通量平均值。图 1.6 表示出图 1.4 所示路易斯安那州邻近盐沼的水体中年平均通量, 从图 1.6 可读出一些具有商业价值的种类 (如牡蛎、虾和青蟹) 的生产力, 还可以见到, 通过这些方框的通量比通过浮游动物的通量小, 但浮游

动物的产量只有不到 10% 的部分, 在邻近盐沼区域被消耗掉, 其余部分则被输出到近岸水域内。这种流程图作为描述一个系统 (其目的在于管理这个系统) 的方法, 则比简单地罗列一组生物量数据要好得多。

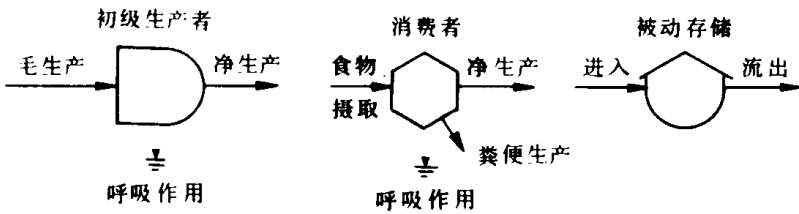


图 1.5 Odum (1971) 采用的表示能量循环的符号

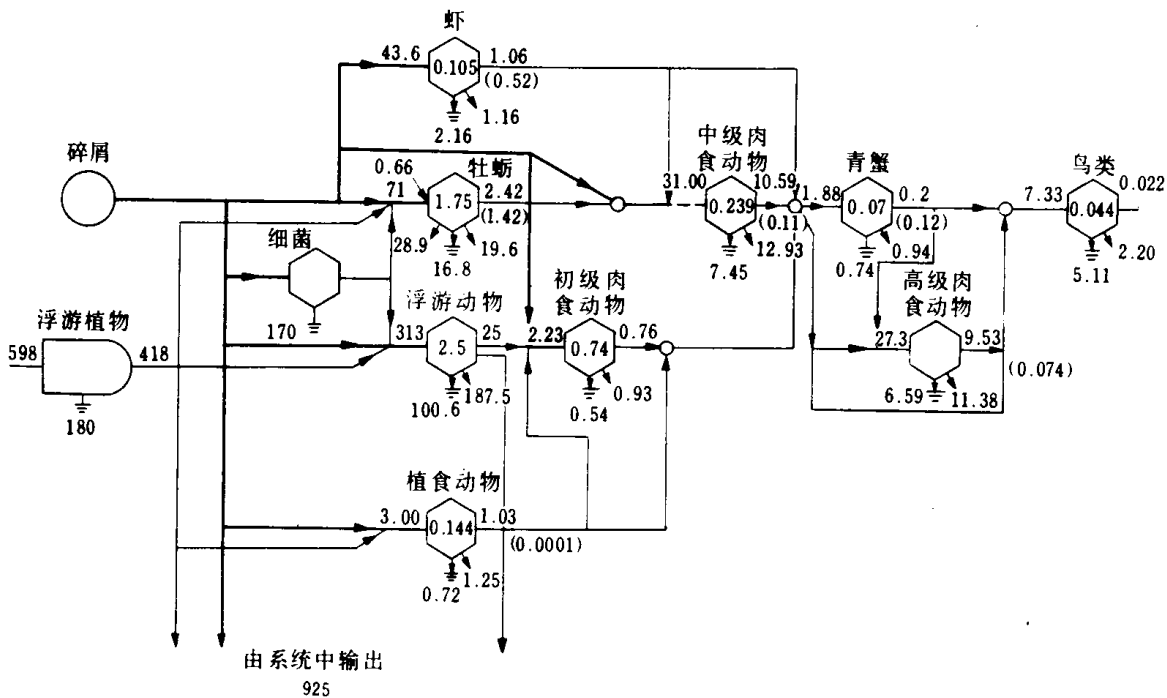


图 1.6 图 1.4 所示路易斯安那州盐沼邻近水中年均通量 (克有机物质 / 米² · 年) (Day 等人, 1973)

从理论上来看,要制作一个生态系中氮的通量的模型应该是可能的。但实际证明这是非常困难的。能量/碳收支平衡的主要特点是可由测定植物对 ^{14}C 的摄取量,加上测定消费者的呼吸和生长而加以确定的。正如我们已经看到的,氮和碳之通量的耦合很松散,而且往往是非同相的,因而氮的摄取、积累和损失应分开测定。由于缺少氮的放射性同位素,使得这种测定方法要难得多,另一个原因是控制氮在排泄中的损失速率的一些规律比控制碳在呼吸中的损失速率的那些规律要复杂得多,Gerking (1978)结合着鱼类讨论了这些问题。

三、过程模型

方框流程图没有指明方框之间传输的机制。没有它们就无法预测系统受干扰时的行为,因此,我们就去研究通量和影响通量的那些变量之间的关系。当然,这样的研究工作并非生态系研究所特有的,我们可以从生理学文献中挑选出许多有用的过程模型。然而,用于阐明生理机制的实验室研究未必一定能给出可以外推到野外情况的数据。例如,现在有很多关于已知种藻类的光合作用的文献,但对海洋生态系最有用的模型却是由那些用自然的多种浮游植物的集合进行研究而得到的(Plott和Jassby, 1976)。同样,碳或能量流动的速率(呼吸作用)也已在不同温度、活性和摄食速率等条件下测定过无数次。但在实际工作中摄食速率受到食物可获性的影响,也受到动物在觅食时活动的影响。因此,存在着许多因素之间的复杂的相互作用,使得所消耗的能量能获得最大量的食物。Mann (1978)就解决如何预测自然界中鱼类的摄食速率问题进行过讨论。

广泛应用于种群动力学的模型,有很多可以看作为过程模型,包括种群生长的逻辑斯谛模型(Verhulst, 1938),以及用于两种相互竞争的种群增长的Lotka-Volterra方程(Lotka, 1925; Volterra, 1926)。当然,这些模型可以分解成若干个相互作用的过程(如出生率和死亡率)。事实上,存在着一系列的过程模型,从最简单的单一过程模型,直到许多过程相互作用的复杂表达方式,后者是下节将要讨论的题目。

四、耦合过程模型:动力学模拟

研究过程模型得到的结果通常以回归方程表示,也可用直线或曲线图表示。当我们要研究许多过程的相互作用时,这些技术是不够的。如图1.4那样的方框图也许可用于概括所必须研究的一些过程。而生态学已从系统科学借用了众所公认的方法来模拟所有过程之间相互作用的时间过程。给方框中状态量(通常是生物量)以适当的初始值,并写出代表方框之间所有的转移方程。这全部构成了一个计算机模型,它可用于计算这些方框的输入和输出及随着时间的推移而产生影响。图1.7和表1.1(自Brylinsky, 1972)表示某些从英吉利海峡得到的相当陈旧的资料补充入一些能量(卡值)和代谢速率的文献值之后,是如何转变成方框图的。然后,列出每一方框中的摄食、呼吸和死亡率的转移系数,并假定能量从供体方框向受体方框转移是与供体方框中所含有的能量成正比的。于是就有可能得到每一状态变量的时间系列,并有可能探索该系统的每一部分的动力学对其他部分中的微小变化产生反应的方式。在这个模型中采用假设是真实情况的极大简化,但它至少能探索许多过程相互作用的影响。在第十章中我们将要讨论模型对了解生态系功能所起的作用。

表 1.1 Harvey 英吉利海峡的数据摘录

生物类群	蕴藏量 (克干有机物/米 ²)	每日产量 (克干有机物/米 ²)	每日呼吸量 (占蕴藏量的百分数)
浮游植物	4	0.4—0.5	—
浮游动物	1.5	0.15	4
水层鱼	1.8	0.0016	1.25
底栖鱼	1.00—1.25	0.001	1.25
底栖动物群	17	0.03	1.25—2.00
细菌	0.14	—	30

五、复合论方法的可能性

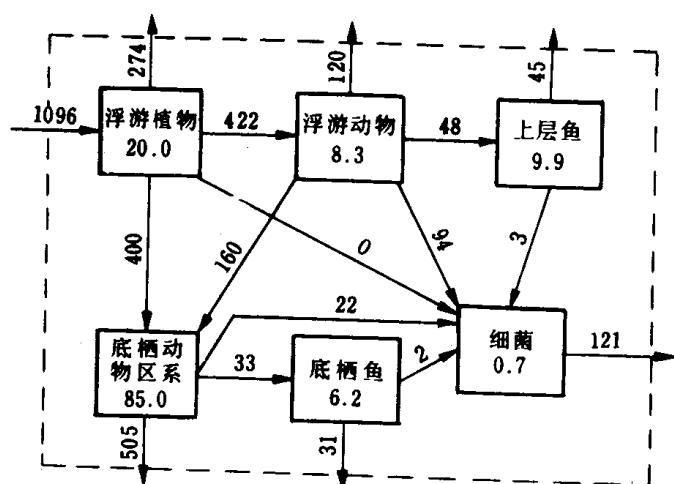


图 1.7 英吉利海峡的能量流动方框图
(Brylinsky, 1972)

蕴藏量单位为千卡/米²，能量通量单位为千
卡/米²·年

在本章的开头我们着重说明了对生态学中不同等级水平进行研究的必要性，包括生态系水平。如果没有高于生物体和种群等级水平的观察研究，我们将永远不能了解生态系的行为。迄今为止，动力学模型象往常一样，一直处于多种群的研究上，仍然缺乏对生态系特征的观察，这类研究工作正处于初期阶段。一个营养阶层的生产力可当作一个生态系的特性，而如果分类类群足够宽广的话，则一个群落的种类多样性也是生态系的一个特征。通常还有生态系的持久性和稳定性问题，虽然这些问题还需纳入能经受严格检验的假说，但

理论生态学家已经开始专心于研究生态系的热力学和控制论（如Vlonowicz, 1972; Mulholland和Sims, 1976），以及分析食物网结构的新方式（如Sheldon等人1973; Kerr, 1974; Platt和Denman, 1977; Lange和Hurlcy, 1975）。所有这些都是试图在生态学的最高等级水平上提出一些概念，除非我们学会观察、研究生态系，提出有关这些生态系的一些可以检验的假说，否则我们将永远不能对生态系作出良好的预测。

第二章 海草、沼泽草与红树林系统

第一节 盐 沼

盐沼潮间带的生物群落发生在有淤泥和泥沙累积的有掩护的水域。盐沼的最常见的两处位置是河口和沙质或砾石沙嘴的受掩护的一侧。前者有河泥沉积；后者则由沿岸流把较粗的物质沉积在海滩上，而将较细的悬浮物质带过沙埂，在平静水域沉积下来。在稍有掩护的地方，少量植物的定植就会使潮流进一步减缓下来，加速淤泥的沉积过程。植物的生长往往可与沉积物高度的上升同步，所以时间一长，沉积物和植物残骸就会明显地累积起来，在海平面上升（相对于陆地）的地方，沉积物可累积几米（Redfield, 1972）。一个充分发育的盐沼的特征之一，是出现小溪和排水道。这些小溪和排水道在盐沼上形成网络，而且成了潮水进出盐沼的通道。由于潮高按太阳周而变化，因而有些潮汐淹没了整个盐沼，而有些潮汐则不通过小溪的堤岸。Chapman (1964) 对盐沼的构造有很好的叙述。

在世界各地盐沼定植的植物种类，随地区不同而有变化。在北美的大西洋沿岸，盐沼的面积超过60万公顷，互花米草 (*Spartina alterniflora*) 是平均海平面和平均高潮面之间的区域占优势的植物，在这一带之上紧接着可以看到一种或多种灯芯草 (*Juncus*)，还有盐草 (*Distichlis spicata*)、米草 (*Spartina patens*) 和各种盐角草 (*Salicornia*)。在北大西洋的欧洲一侧，植物区系更多样化，是不均匀盐沼。例如不列颠分别与北海、英吉利海峡和大西洋接壤处，其植物区系就有明显的差异。北海盐沼以海石竹 (*Armeria*)、补血草 (*Limonium*)、车前草 (*Plantago maritima*) 和海麦冬 (*Spergularia*) 以及 *Triglochin* 为主要植物种类；大西洋盐沼则常被用作牛羊牧场，其优势植物种类为碱茅 (*Puccinella*) 和红羊茅 (*Festuca*)；而在英格兰南部海岸，米草 (*Spartina townsendii*) 和大米草 (*S. anglica*) 大量扩张，并取代了过去的多样化植物区系。Teal 和 Kanwisher (1966) 指出，米草由于从其叶子到根的木梢有连续的空气间隙，因而适于生长在缺氧的淤泥中。Chapman (1977) 非常详细地报道了世界各地盐沼的植物。

一、初级生产

有关盐沼系统过程的研究工作，至少有90%是在北美洲进行的，因此本节将主要介绍以互花米草为优势种，向陆一方有米草 (*S. patens*) 和 *Distichlis spicata* 的盐沼。这些盐沼从圣劳伦斯海湾附近(北纬46°)一直延伸到得克萨斯州(北纬27°)，因此底部以上的净初级生产力在南方平均为1000克(干重)·米²·年(约含500克碳/米²·年)，北方则为南方生产力

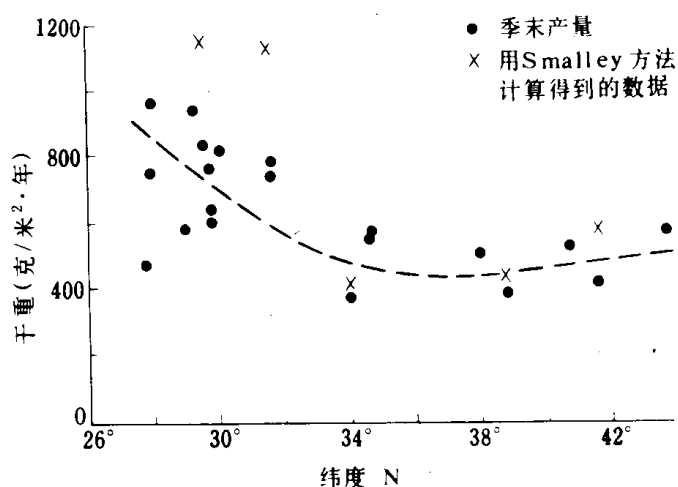


图2.1 盐沼初级生产力与纬度的关系