

淡水生态学

[英] 布赖恩·莫斯 著

[朱薰] 王在华 译

3.1

中国地质大学出版社

内 容 简 介

Brian Moss 著的《Ecology of Fresh Waters》一书, 1980年由 Blackwell 科学出版社出版。本书除论述各类淡水水体的基本特征外, 着重从能量流动、营养物质和生产力角度探讨各类淡水生物群落的结构和功能, 并阐明了物质循环和能量流动、以及生物演替和能量平衡的规律。本书对保护淡水生态系统、保护人民健康等方面也作了透澈的阐述。

本书内容丰富, 叙述深入浅出, 是淡水生态学领域的一本重要专著。本书适合于水生生物学工作者、水产工作者和环境科学工作者使用, 也可作为大专院校的教学参考书。

ECOLOGY OF FRESH WATERS

BY

Brian Moss

Black Scientific Publications 1980

淡水生态学

(英) 布赖恩·莫斯 著

朱 蕙 王在华 译

林浩然 审校

责任编辑 周碧芬 周修高

*

中国地质大学出版社出版

*

武汉市复印中心轻印刷

湖北省新华书店经销

*

开本 787×1092 1/16 印张 13.875 字数 330 千字

1988年6月第1版 1988年6月第1次印刷

印数 1—500 册

ISBN 7-5625-0163-7/Q·3

定价: 7.15 元

译者序

Brian Moss 著的 *Ecology of Fresh Waters* 共分十二章。该书全面地系统地介绍了淡水生态学的基本概念、原理和研究方法，对淡水生物的组成特征、生物对环境的依存关系作了详细论述；并且通过对淡水生态系统的结构与功能的研究，阐明了物质循环和能量流动、以及生物演替和能量平衡的规律。对保护淡水生态系统、防治水体污染、防治疾病、保护水产资源、保护人类健康也作了透澈的阐述。

本书内容新颖、丰富，是淡水生态学领域的一本重要专著，是水生生物学、水产学和环境卫生学领域中很有价值的参考书。经中国科学院学部委员、中国科学院水生生物研究所所长刘建康教授的推荐，我们将此书译出，承蒙中山大学生物系主任林浩然教授审校，中国地质大学出版社李继英同志对该书也作了审校工作，使此书能早日与读者见面，在此一并表示感谢。

译者

一九八六年十二月

前 言

Brian Moss 著《淡水生态学》一书，1980年由 Blackwell 科学出版社出版。本书主要是为大学本科生用的，也适用于从事这一专业的研究生。全书共分十二章，除论述各类淡水水体的基本特征外，着重从能量流动、营养物质和生产力角度探讨各类淡水生物群落的结构和功能，也论述了有机碎屑、沉积物和古湖沼学方面的问题。在应用方面，分别有专章讨论了与渔业、污染和卫生防疫有关的淡水生态学问题，最后以“淡水生态系统的保护”一章结束。本书内容新颖，叙述深入浅出。这样系统而又简炼地刻划当代淡水生态学基本知识的教科书，过去还没有见到过。本书适合于水生生物学工作者、水产工作者和环境科学工作者使用，也可作为大专院校教学的参考，特为推荐。

刘建康

1986.1.8

目 录

第一章 湖泊、河流和汇水流域.....	(1)
1.1 引言.....	(1)
1.2 一些基本术语和概念.....	(1)
1.3 淡水水体的生产量.....	(4)
1.4 光照.....	(5)
1.5 汇水流域和水化学.....	(7)
1.6 主要的营养物质.....	(8)
1.7 如何确定水体中磷的总含量	(10)
1.8 L 的作用	(12)
1.9 σ 和 ρ 的作用	(13)
第二章 深度的作用	(15)
2.1 引言——水体深度的形成	(15)
2.2 垂直分层现象和水团结构	(15)
2.3 热分层对水化学的影响	(21)
2.4 湖泊肥力和湖下层氧气的消耗	(21)
2.5 分层现象对生物分布的影响	(22)
2.6 深的和浅的湖泊以及沉积物的作用	(23)
2.7 湖泊或河流的深度及群落分布	(25)
2.8 第一章和第二章的总结——水体的营养分类	(26)
第三章 浮游生物	(28)
3.1 浮游生物群落的结构	(28)
3.1.1 浮游细菌和病毒.....	(29)
3.1.2 浮游植物.....	(29)
3.1.3 浮游动物.....	(33)
3.1.4 碎屑.....	(35)
3.1.5 鱼类.....	(35)
3.2 浮游生物群落的功能	(35)
3.2.1 浮游植物的光合作用产物.....	(36)
氧气法.....	(36)
^{14}C 吸收方法.....	(37)
3.2.2 影响浮游植物光合作用的因素.....	(38)
3.2.3 浮游植物中的异养生物.....	(40)
3.2.4 浮游植物分室的转移——分泌和生理性死亡.....	(40)

3.2.5	浮游动物的活动	(40)
	摄食作用	(41)
	排泄和呼吸	(42)
	生产量	(43)
3.2.6	碎屑和微生物	(45)
	颗粒碎屑的来源	(45)
	颗粒碎屑的动态特征	(45)
	可溶性碎屑的动态特征	(46)
3.2.7	可溶性物质分室	(47)
	磷在浮游生物中的循环	(48)
	氮在浮游生物中的循环	(50)
	可溶性有机氮化物	(51)
	碳在浮游生物中的循环	(52)
	无机碳化合物和浮游生物	(52)
3.2.8	浮游生物功能的概述	(53)
3.3	浮游生物的季节变化	(54)
3.3.1	浮游动物的季节变化	(59)
3.3.2	浮游动物的周期变态	(61)
3.3.3	浮游生物季节变化的概要	(61)
第四章	溪流及其它侵蚀性生境	(63)
4.1	引言	(63)
4.2	山区溪流提供的能量和其它水生生态系统提供的能量比较	(64)
4.3	溪流中有机物的分解过程	(65)
4.3.1	有机物的来源	(65)
4.3.2	溪流中有机物分解过程的机制	(66)
	微生物的作用	(66)
	嚼食动物	(68)
	滤食动物、刮食动物和肉食动物	(70)
4.4	溪流中无脊椎动物生产量	(71)
4.4.1	漂流物及其对流水的适应	(71)
4.4.2	测定溪流中无脊椎动物生产力的问题和方法	(73)
	采样	(73)
	摄食	(74)
	呼吸作用	(74)
	生产量	(75)
4.5	静水水体的石质堤岸	(77)
4.5.1	不列颠岛上扁虫的分布	(77)
4.6	沉积的堤岸和生境	(80)
第五章	沉积物和湖下静水层	(81)

5.1	引言	(81)
5.2	沉积物和沉积物上集群的细菌	(81)
5.3	营养关系和氧化微层	(82)
5.4	化能合成细菌和光合细菌	(85)
5.5	深底带底栖无脊椎动物群落	(85)
5.6	所选择的底栖无脊椎动物的生物学	(87)
5.6.1	摇蚊(<i>Chironomus anthracinus</i>)	(87)
5.6.2	泥蚓 <i>Ilyodrilus hammoniensis</i> 和豌豆蛭 <i>Pisidium casertanum</i>	(89)
5.6.3	伊斯诺姆湖的肉食性底栖动物—— 莹蚊 (<i>Chaoborus</i>) 和原枝摇蚊 (<i>Procladius</i>)	(90)
5.6.4	食沉积物的无脊椎动物实际上取食什么	(90)
5.7	金特湾底栖生物的能流	(91)
5.8	底栖生物生产量的一般模型	(93)
第六章	水生植物的生境	(97)
6.1	引言	(97)
6.2	水生植物的演化	(98)
6.3	水生植物面临的生理学问题	(99)
6.3.1	对低氧量的耐受性	(99)
6.3.2	无机碳的供应	(100)
6.3.3	光照	(100)
6.4	水生大型植物的营养物供应	(103)
6.5	草床和沼泽地内的环境	(103)
6.6	测定水生植物的生产力	(106)
6.7	水生植物群落的生产力	(107)
6.8	草床群落——附生藻类和细菌	(108)
6.9	草床和芦苇沼泽地的无脊椎动物群落	(111)
6.10	草床动物生物学	(113)
6.11	杂草群落中的食物网	(115)
6.12	沼泽地和芦苇床与湖泊或河流敞水体的关系	(115)
第七章	自游生物——鱼类和其它脊椎动物	(117)
7.1	引言	(117)
7.2	淡水鱼类生物学	(117)
7.2.1	卵和鱼苗	(118)
7.2.2	摄食	(121)
7.2.3	繁殖	(123)
7.3	鱼类的分布	(125)
7.3.1	英国鱼类区系	(125)
7.3.2	热带非洲鱼类的分布	(128)
	马拉维湖的鱼类	(130)

奇尔瓦湖的鱼类区系	(131)
泛滥平原鱼类群落	(132)
7.4 自游生物在淡水水体中所起的作用	(133)
7.4.1 鱼类的捕食作用	(133)
其它脊椎动物的捕食作用	(136)
7.4.2 营养物质的输入	(139)
7.4.3 人类	(140)
第八章 古湖泊学、湖泊生态系统的历史和发展	(141)
8.1 引言	(141)
8.2 一块沉积物岩芯的获得	(141)
8.3 测定沉积物年代	(142)
8.3.1 ^{14}C 技术	(143)
8.3.2 ^{210}Pb 方法	(143)
8.3.3 ^{137}Cs 测定年代法	(143)
8.3.4 非放射性方法	(144)
8.4 来自沉积物的资料	(145)
8.4.1 无机物质	(145)
8.4.2 有机物质	(146)
8.4.3 化石	(147)
硅藻残留物	(147)
花粉	(149)
动物残留物	(149)
8.5 由沉积物岩芯资料说明的一般问题	(149)
8.6 英国湖区的布勒冰斗湖	(151)
8.7 埃斯塞怀特湖	(153)
8.8 皮凯勒尔湖	(154)
8.9 拉哥蒂蒙特罗斯湖	(156)
8.10 浅湖泊的淤塞	(158)
8.11 马尔哈姆冰斗湖泥炭沼	(158)
8.12 结论	(160)
第九章 渔业和鱼类生产量	(162)
9.1 引言	(162)
9.2 生产量与生态系统总肥力的关系	(162)
9.2.1 鱼类生产量的测定	(164)
9.2.2 生长的测定	(166)
9.3 内陆渔业	(166)
9.3.1 原始渔业	(167)
9.3.2 商业性渔业	(168)
9.3.3 北布武曼岛的渔业	(169)

由布武曼岛的罗非鱼工厂对 t_b 、 F_b 和 M_b 的估算	(170)
9·3·4 娱乐渔业、孵化场和池塘养殖	(173)
第十章 水道利用、污染、废物处理和供水	(175)
10·1 引言	(175)
10·2 污染物	(175)
10·2·1 重金属污染	(176)
10·2·2 热污染	(177)
10·2·3 有机物污染	(178)
10·3 生活污水处理	(179)
10·4 饮水供应	(181)
10·4·1 除去磷酸盐	(181)
10·4·2 水库管理; 症状处理	(183)
10·4·3 蓝绿藻水华的形成	(183)
10·4·4 水库经营中的湍流混合	(184)
10·4·5 生活用水的处理	(184)
第十一章 热带水生生物学问题——人造湖泊和水体疾病	(186)
11·1 引言	(186)
11·2 人造湖泊——灌水的早期	(187)
11·3 新热带湖泊的渔业	(189)
11·4 新湖泊的稳定时期	(190)
11·5 新湖泊对下游的影响	(191)
11·6 新的热带湖泊和人口	(192)
11·7 吸虫病	(192)
11·8 丝虫病	(193)
11·9 原生动物和病毒性疾病	(195)
11·10 热带人造湖泊、利和弊的权衡	(195)
第十二章 淡水生态系统的保护	(197)
12·1 引言	(197)
12·2 北美大湖泊	(198)
12·3 佛罗里达南部大沼泽地	(201)
12·4 诺福克布罗德	(205)
12·5 结束语	(210)
参考文献	(211)

第一章 湖泊、河流和汇水流域

1.1 引言

Stephen Forbes 在他 1887 年的经典著作中^[140]，把湖泊作为微生态系统 (microcosms) 叙述过。他主张的物种和生态系统间相互制约的观点是当今生态学家们所熟悉的，他把湖泊作为有边界的生态系统论述过。然而，这已经不再是我们要保留的观点，因为，除非是对敞水体、沼泽地和最终干涸地区之间的转变做学究式的研究，否则，对一个湖泊不能孤立理解，而对湖泊与注入的河流就更不能孤立理解。研究的实际单位是汇水流域或流域盆地，湖泊通过流经它的河流支流得到水——水的化学组成主要取决于汇水流域的地质、地理条件和耕作发展的情况。甚至汇水流域单位亦没有固定的边界，对汇水流域来说，湖泊只作为一个污水坑，一个承受汇水流域冲刷废物的垃圾箱。大气也起着作用，流入湖泊的水成分可能因为从几十米外飘来的，或者由溶解在降落到汇水流域的雨水中的工业废气而发生变化。在鸟类迁移路线上的一些湖泊中，栖息的水禽的排泄物可能从流域盆地外的摄食区给湖泊带来新的盐类。

1.2 一些基本术语和概念

雨和任何形式的降水都是不纯净的。它含有大量溶解的气体 (O_2 、 N_2 、 CO_2)，阳离子 (如 H^+ 、 Na^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+})，阴离子 (如 SO_4^{2-} 、 Cl^- 、 NO_3^- 、 PO_4^{3-})，微量阳离

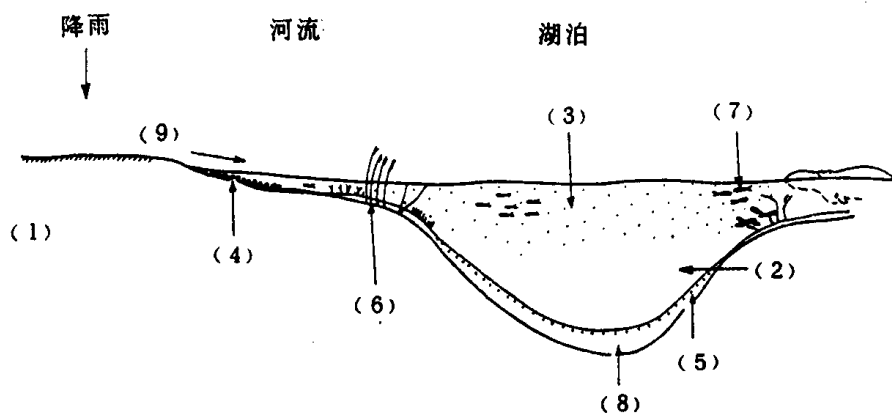


图 1-1

第一章提到的一些湖泊学术语。号码系指详细讨论这些题目的章数

(1) 汇水区域 (2) 深度作用 (3) 浮游生物 (4) 岩石、沙附生藻类底栖生物 (5) 食沉积物的底栖生物 (6) 沉水的和挺水的水生植物 (大型植物) (7) 鱼类、其它脊椎动物 (8) 湖泊古湖沼学的沉积历史 (9) 营养物质、其它物质

子 (如 Cu^{2+} 、 Mn^{3+} 、 Fe^{3+} 、 Fe^{2+})，有机化合物以及有机和无机的颗粒。其中有一些颗粒来自海浪的微小水滴，这些小水滴被风带入大气后参入雨水中，有一些来自陆地上吹来的灰尘，其余的则来自大气本身和因闪电而形成的大气产物。水几乎什么都溶解，而研究淡水的湖泊学家们，尽管拥有高超的技术，通常也只分析几十种物质。他们本可以在雨水和自然水体中再分析出多于几百种的物质，估计还有更多的物质存在，尤其是有机物。

雨水中一般分析的物质浓度通常偏低，但是，当水通过或流出汇水流域被渗透时，由于淋滤土壤和岩石中的一些物质而使水的化学性质发生变化。通过越硬的岩石，水的化学性质变化越少；而通过有厚层土壤复盖，并经过耕种的越松软的岩石，水化学性质的变化就越大 (表 1-1)。

表 1-1 不同汇水流域排出的水所含的化学成分除 pH 外，各项数值单位都为 mg l^{-1}

	火成岩上有原始森林 (美国新汉普郡)		低白垩地、冰碛耕地 (英国诺福克)	
	雨水	河水	雨水	河水
Na^+	0.12	0.87	1.2	32.5
K^+	0.07	0.23	0.74	3.1
Mg^{2+}	0.04	0.38	0.21	6.9
Ca^{2+}	0.16	1.65	3.7	100.0
Cl^-	0.47	0.55	<1.0	47.0
HCO_3^-	0.006	0.92	0	288.0
pH	4.14	4.92	3.5	7.7

当水流经过汇水流域时，一些颗粒被带入水中。它们可能是无机物——粘土、淤泥、甚至沙粒——它们都可能被带走，这取决于水流的湍急程度，这些颗粒也可能是有机物。这些颗粒有细小的、甚至是胶质的、还有土壤中有有机物分解的残留物，这些残留物已不能再被土壤中微生物进一步降解。还有大小不一几乎没有被分解的植物枝叶的碎屑也被冲进河流中。秋天，森林复盖的汇水流域，常有折断的枝叶，而枝叶、衰老的花和花粉总是不断地落进溪流中。

河流本身的水质成分和所携带的颗粒也是有变化的。汇水流域高处的河流水流湍急，淤泥不能大量沉积，底栖无脊椎动物 (即生活于水底的生物)，包括石蝇 (毛翅目) 和黑蝇 (*Simnium* spp., 双翅目) 的幼虫滤去水中微小的有机物颗粒，而一些溶解物利于水生苔藓和欧尤芽草 (苔类) 的生长，或者利于附着岩石上的光合藻类层的生长。这些石面上的藻类又被其它底栖无脊椎动物，如蜉蝣 (蜉蝣目) 和石蝇、若虫 (襀翅目)、淡水螯和螺类 (软体动物) 所摄食。其它无脊椎动物，如钩虾 (*Gammarus* spp., 甲壳纲) 则以河床岩石缝中乱草上的微生物，尤其是菌类为食物。肉食性无脊椎动物，如水蛭 (环节动物门)、扁虫 (扁形动物门) 和某些昆虫的幼虫则以食草动物和食碎屑动物为食，鱼类则以它们能利用的任何无脊椎动物或植物性物质为食。

生物群落不仅从水中取得物质 (藻类利用无机物、菌类和有关细菌利用溶解的无机物和有机物)，而且也向水中排放可溶性排泄物、颗粒状粪便，摄食期间还排放大的有机物碎屑，与此同时在水中也增加了群落自身的成员。尽管数千种无脊椎动物能适应在水流中生活，但是，仍有许多无脊椎动物随水流随意移动而形成“漂流物”，在顺流洪水中挣扎的底栖动物就成为了鱼类的捕获物。

适应于在水中悬浮生活的生物（浮游生物），在快速流水中没有时间形成明显的种群，但是当水流达到较大的空间或水流量减少时，以及在流速降低的地区，就有时间建立有特色的浮游生物种群。浮游植物是微小的，要用显微镜才能看见，有时用肉眼也能看到，而进行光合作用的浮游生物，包括一系列藻类和光合作用细菌，它们的生理作用极不相同，分属于10多个门。浮游植物一般能适应长期悬浮，但确切的说，它们不属于漂流物。它们的比重可能比水大得多，但是，借助于水的对流或风引起的水流而保持悬浮。淡水中的浮游动物主要为小型甲壳类和轮虫类。通常都认为它们主要以浮游植物为食，或滤食个体较小者，或摄食和嚼食个体较大者，如果是肉食性的，则互为食物。不断从上游携带来的悬浮有机物碎屑也是浮游动物作为食物的成分之一。细菌和真菌直接依靠碎屑为生，或者摄取水中的可溶性有机物而自由生活。鱼类可能以浮游植物（尤其在热带）和浮游动物为食，进而，鱼类取食鱼类，而且爬行类、鸟类和哺乳类都可能参加到这个生态系统中来。

由于河流两边浅水地带随着水流发展而不断扩大，同时浮游生物也在发展，所以就有沉积物在河流底部沉积，这为较大的水生植物（大型植物）提供了生根的基地，同时也为在淤泥中生活的底栖无脊椎动物提供了栖息场所。这些动物穴居在营养丰富的沉积物中，摄取沉积物表面新提供的食物，包括寡毛类蠕虫（环节动物门）摇蚊幼虫（双翅目）和双壳类软体动物。挺水植物（长出水面）的芦苇基部和沉水的大型植物基部也为各种无脊椎动物和鱼类提供天然栖息地，并为附生性（附着于植物上）藻类和细菌提供食物来源。

一条越来越大的河流和一个浅的湖泊在浮游生物、沉水草本植物和沉淀的沉积物方面的差异已越来越小。只有天然的或人工造成的较深的湖泊，河流—湖泊连续统一体的阶段才能被划分出来。这样的湖泊实际上是流速很低的河流（有时长时间流速为零），以致这种水体形成一种自然结构，它在水平方向上有不同来源的水注入，在垂直方向上更常常具有复杂的分层，这种垂直分层现象的产生是由于水迅速地吸收光和辐射热而导致的光照分层，水温较高，密度较小的水在上层，而光照较少、温度较低的水在较深层。这样，接着又为不同的化学过程和生物的生存创造了一系列不同的条件，由于这些，并因为在水体中有一部分水停留的时间较长，因此，化学变化对湖泊水体的影响就要比对河流水体的影响大得多。

当然，这种一般化的结构序列不一定在每一个河流与湖泊系统中看到。岩石山区的汇水流域，急流的河川可以直接注入从前冰川活动切割成的岩石湖盆。由于小的高地排水只能聚集到很少的淤泥，所以这种湖泊里水生高等植物几乎不能生根。不过，哪里还能形成一种有特色的浮游生物群落。另一种特殊情况是在干旱地区，那里有些湖泊的失水不是由于溢流而是由于蒸发作用，因为这种湖泊较浅，而风又很容易扰乱暂时建立的任何分层，所以，它们可能没有垂直分层现象；这种内陆流域（endorheic）的湖泊通常很咸，所以，湖内可能没有高等植物。

东非的坦噶尼喀湖（最大深度为1470m）和马拉维湖（最大深度为706m）都是很深的，它们由地壳板块分离而形成，由于它们如此之深，以致于在几千万年以前就形成垂直分层现象，目前，这种湖泊只有表层受到干扰，即约在100m以下是恒定的。由于全世界的河流都注入到海洋，故海洋本身可以看作是一个非常大的内陆湖泊。湖泊和海洋的关系是如此的密切，而海洋的化学组成在如此大的容积里是非常恒定的，但通常却误认为湖泊的化学变化比河流大。

所有这些例子都强调：要了解一个淡水生态系统，最好是全面掌握组成连续统一体的所

有各个方面所进行的物理化学和生物过程的总格局。划分为溪流、河流和湖泊的传统分类，以及根据某些特征组合而划分的不同湖泊类型已经不再合用了。我不能确定湖泊学的研究目标是什么；但我总认为：它应该由对这方面感兴趣的湖泊学家来确定，不过，我们当中许多人对控制淡水中的有机产物方面感兴趣，这是一个有利的开端。

1.3 淡水水体的生产量

20 世纪 60 年代，在国际生物学计划的赞助下，进行国际合作，广泛收集了各种湖泊生产力的资料，尽管各方所用的方法不同，但 Brylisky 和 Mann⁽⁵²⁾ 对研究结果所做的综合似乎能够概括整个内容，并为大多数湖泊学家所接受。他们的大部分资料是关于天然湖泊、水库和流速缓慢的河流中浮游植物的生产量，Brylisky 和 Mann 测量了与汇水流域的特征、水化学和地理位置有密切关系的表层水中光合作用速率，以此估算了生产力变动范围。他们曾在北美、欧洲、非洲和亚洲的一些地方进行过研究、热带地区的生产力变动范围相对要比温带地区小。这充分反映湖泊学实验室的分布。

分析的结果表明：一个特定的湖泊中，浮游植物光合作用的总强度（没有校正呼吸作用所消耗的量）能够用一定因素的资料来进行预测，例如纬度或溶于水中的物质总量。光合作用的强度可以用每个单独的环境因素或综合的环境因素所引起差异的百分比来表示。百分比较大说明浮游植物的光合作用和那个因素关系较密切，也就有可能存在着密切的因果关系。

表 1-2 全球性的与温带 (N39°—N55°)
湖泊的主要变量的多重回归分析结果比较

(引自 Brylisky 和 Mann⁽⁵²⁾)

变量	以每个变量来解释差异 (%)	
	所有湖泊	温带湖泊
1 纬度 (°)	56	2
海拔高度	1	10
传导性	8	25
2 纬度 (°)	56	2
海拔高度	2	13
总磷量	7	17
3 纬度 (°)	32	6
海拔高度	1	4
叶绿素 _a	47	27

表 1-2 所列出的是所有研究过的水体（超过 54 个）和北温带 (N39°—N55°) 一些湖泊的数据。传导性是测定溶于水中的电解质总量，磷是藻类生长的必需元素，但也是最缺乏的一种元素。叶绿素的含量以浮游植物现存生物量测得的。

总的说来，纬度对于决定浮游植物的光合作用是很重要的（一般来说是指营养水平较高的生产力）。纬度是几种和能量有关变量的总量度，它是测定当太阳在赤道上空时太阳对地球表面某一点垂直的角度。较低的纬度（赤道等于

0°）比较高的纬度有较大的太阳辐射和较高的温度。这样就能利用光照能量来进行光合作用，也许在和纬度关系密切的较高水温中，较贫乏的营养物质能以较快的速率进行再循环。很明显，浮游植物现存生物量的总量也有助于确定光合作用速率，这种资料有点费解的是生物量通常和化学因素（如传导性和可利用的磷）有密切关系，可这些因素对于预测普遍的光合作用似乎没有多大用处。

然而，在狭小的范围内，能够获得可供利用的光照能量的潜在光合作用则可能受到为随后生长所需要的营养物质来源的严格限制。在温带地区（见表 1-2），化学因素是非常重要的

的, 海拔高度也很重要, 这反映在高原湖泊平均水温的降低。

Brylisky 和 Mann 现有的资料是不完善的, 的确, 这些资料在质量方面可能差别很大, 但是这样的分析方法以前是从未尝试过的。随后, Schindler^[45] 利用 Brylisky 和 Mann 的部分原始资料和一些新资料进行分析, 他对所有这些资料的可靠性都曾经进行过查核。这种分析似乎可消除许多与早期分析不一致的方面, 并且强调营养物质尤其是磷的可利用性起非常大的作用, 同时还发现营养物质供应和纬度降低之间可能的联系, 纬度降低也许不仅与再循环的速度有关, 而且也 and 热带雨水中较高的磷化合物浓度有关。按照新的分析, 在限制淡水水体的生产量方面, 光照似乎比营养物质供应的作用小得多。然而, 光照在决定湖泊生产方面是很重要的, 它与营养物都必需做进一步研究。

1.4 光 照

大气层上部接受太阳的电磁辐射比水体表面接受的总量要大得多。一部分电磁辐射被反射和散射, 有些频率的辐射 (尤其是频率很高的紫外线和频率很低的红外线) 被大气层有选择的吸收, 剩余的被水本身迅速吸收, 除水表层几厘米外, 水下的光照地带大致限于光的可见频率 ($13350-28600\text{cm}^{-1}$), 用波长来表示就是 750nm 和 350nm 。

可见光被水本身以及水中的溶解物质和悬浮颗粒所吸收, 通常最长和最短波长的光 (红色光和蓝色光) 被溶解的有机物和颗粒以及水本身最迅速、最强烈地吸收, 中等波长的光 (黄色光和绿色光) 能穿透到深处才被吸收。由于从泥炭汇水流域排出的黄色和褐色有机物的污染, 在深水处红色、橙色和黄色波长的光可能穿透得比其它波长的光深得多。

现存水体中溶解和悬浮的物质总量能决定光可穿透的总深度。光在均匀的水柱中呈指数吸收, 这就是说, 随着水体深度相继均等的增加, 一定波长的光则按照每个增加量的固定比例减少。这样, 在考虑水面因反射而失去一定量的光之后, 在水深 1m 处, 光照强度以 10% 的比例减少, 余下占原有强度的 90% 未被吸收。在水深 2m 处, 再从这未被吸收的 90% 中减少 10% , 所以在水深 2m 处, 光照强度仅为表面的 81% 。水深 3m 处, 光照强度为 $81-8.1$ 或 76.9% ①, 以此类推。

如果以在各相继深度下光照强度与水表面光照强度的百分比对水深来作图表示 (图 1-2), 就可以得出一条指数或对数曲线, 用方程式来表示:

$$I = I_0 e^{-\epsilon z} \quad (\text{a})$$

I_0 表示在任何一个深度下光照强度, I 为 2m 深度下光照强度, e 是自然对数基数, ϵ 是指数系数, 或是每米吸收的分数 (百分比), 它在上例中为 0.1 。展开公式 (a) 即可容易地算出 ϵ 。公式 (a) 可以把数据绘成直线图来表示 (图 1-2)。

$$\epsilon = \frac{1}{z} 2.303 (\log_{10} I_0 - \log_{10} I) \quad (\text{b})$$

从理论上说, 光从来不会完全消失。实际上, 由于仪器的精密度有限, 所以光在达到其强度只有表层强度 1% 的水深处就不能测得。这种具有最大穿透力波长 1% 强度的水深

① $81-8.1 = 72.9$ 。但英文原版为 76.9 ——译者注

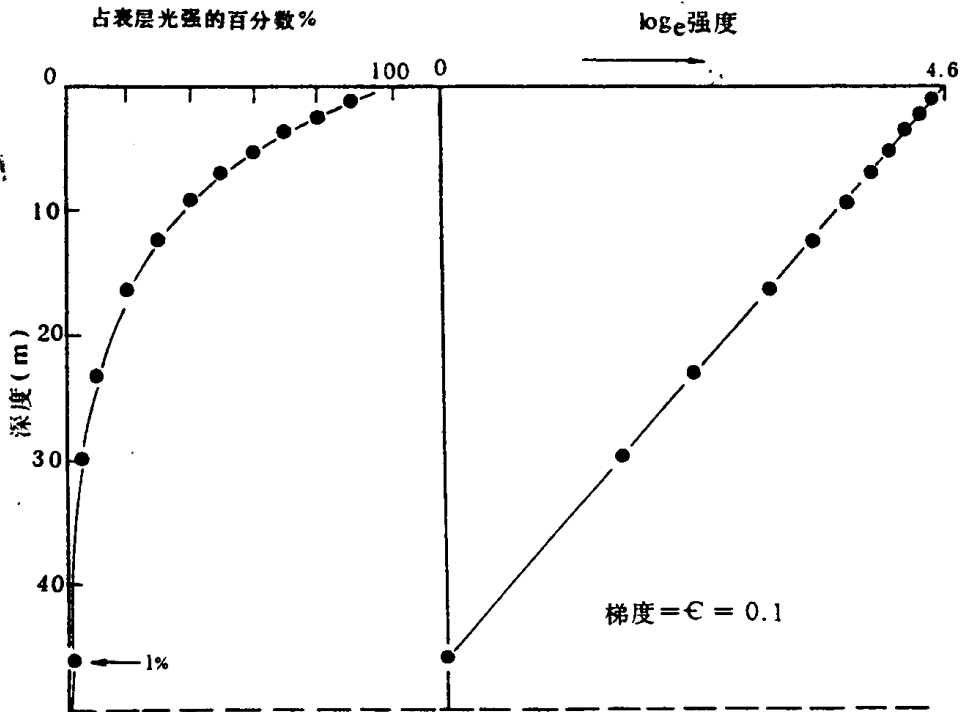


图 1-2

在均匀水柱中光的吸收。左图表示在水表层测定光照强度的百分率（经反射损失修正）。右图系用自然对数表示同样的光照强度的数据。线的梯度是消光系数

位置在湖泊学上有一个习惯的意义（这种波长或波段，在水下光照强度通常用光度计作常规测定，这种光度计配有多个滤光片，每个滤光片可以通过一定范围的波长）。大体上看，这个强度的水深位置是指藻类光合作用被降低到能量固定在与生物本身呼吸所需要的能量相吻合的那个点；亦就是称为补偿点。在这个点以下，藻类不能生长，而在这个点之上，即光亮带，藻类能进行净生长，当然还需要有可供利用的营养物质。光亮带的深度可由公式（b）算出，利用 $I_0 = 100$ 和 $I = 1$ 得出：

$$Z_{cu} = \frac{4.6}{\epsilon'} \quad (c)$$

ϵ' 是光的消光系数，可用无选择的滤光器检测，已建立的经验式⁽⁴⁸⁷⁾为：

$$Z_{cu} = \frac{3.7}{\epsilon''}$$

ϵ'' 是最大穿透波长或波段的消光系数。

如果没有光度计，用悬吊在水中的直径约 25cm 的加重白颜料盘也可以获得 Z_{cu} 的大致数值。Secchi 从一位意大利海军上将在地中海中悬吊一个餐盘而得到启发，发明了以他的名字命名的 Secchi 盘，把盘放入水中到刚消失为止，然后把它提上直到再现。这两个深度平均是 Z_{cu} 为 0.3—0.5m。这种盘子在同一个湖泊或河流中可供长时间的测量，或在不便于携带笨重仪器的调查地点用作测量。但是，在一定范围内用这种盘子测量的深度应是使用盘子的人、周围的光照强度以及测定时水表层的状态（平静或动荡）的函数。

在低地含有淤泥的河流中，或在生长着大量浮游植物种群的湖泊中， Z_{cu} 可能小于 1m，而在水很清静的高原湖泊中则超过 50m。纯水本身的吸收性能理论上最大深度约为

200m。图 1-3 表示 Z_{eu} 与 ϵ' 和标明的一些特定水体的相对位置的理想关系。世界上大多数水体中，光合作用被限制在不到一半的水体中进行，有些水体只有在很薄的表层有光合作用，而在它下面沉睡着一个巨大的黑暗世界。

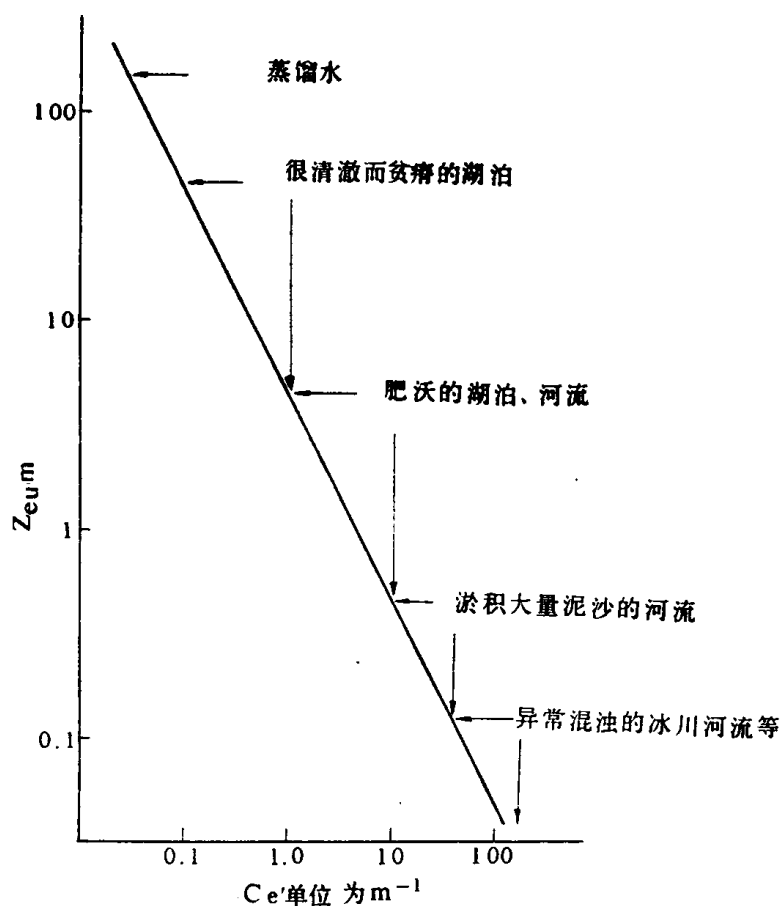


图 1-3

光亮带深度之间的相互关系。 Z_{eu} 为米数，取至光合作用有效辐射有 1% 未被吸收的水深位置；消光系数 ϵ' 用无选择性滤光器测定

纬度通过可供利用的光照来决定生产力的任何影响并不是直接的。除了云对截拦光照的影响和干扰由赤道到两极可利用的能量在理论上将平稳的减少之外，其他许多因素也都会影响藻类和植物对光吸收的竞争。这些因素大多数都和汇水流域的性质以及它对水化学的影响有关。在狭小的纬度，但可能是较宽阔的范围内，这些因素将必然取决于光能的供应所达到的潜在程度。下面要考虑汇水流域的作用。

1.5 汇水流域和水化学

表 1-1 列出雨水的某些成分，并将它们和经过山区原始森林渗透的溪流水以及来自低地的河水做比较。来自较干燥的低地尘埃能使该地区降落的雨水中所测到的所有离子含量比潮湿的高地雨水有所增加。但是，这两处雨水样品中离子总浓度都较低。排出的水之间的

离子浓度差别就很明显。通过花岗岩和硬的变质岩上的土壤渗透后，增加到水中的任何一种离子一般都少于 1mg l^{-1} 。因为这样的岩石风化慢，在低地大多数离子的浓度可达几十甚至几百毫克/升。雨水通过由冰川活动沉积的深土层和通过含有松软而易风化的土层如白垩质渗透，大气的二氧化碳溶于雨水中，容易溶解碳酸钙使它分解成可溶性碳酸氢根（原文为碳酸氢盐——译者注）和钙离子。雨又因失去 H^+ 离子和增加了 pH 值而形成化学系统的另一部分（见第三章）。

表 1-1 中列出的是一些离子的一部分，其中也包括 SO_4^{2-} ，即主要的离子，因为按比例这些离子大多数是淡水体中（或许不是全部）含量最为丰富的。分析这些离子很容易，在常规的湖泊学研究中经常测定它们。由于它们都是主要离子，所以，这些离子都具有明显的重要性，但在它们处于最低浓度时不能真正显示出来，而和现存有机体的需要量相比，它们通常都能大量供给，所以，这些离子对淡水湖泊的生产力和变化过程影响不大。然而，如果这些离子的浓度非常高，即达到使水有咸味时，其离子浓度已经为克/升，而不是毫克/升了，它们对于决定在水体中通过渗透调节而能生存下来的植物和动物种类起很重要的作用。在罕见的内陆湖泊中，其离子浓度可能高到使氯化物和碳酸盐类在湖边结晶成白色的复盖层，这时就只有少数动植物种类能够生存。主要离子的低含量也能影响动物区系的性质。曾发现钙浓度的变化与淡水软体动物的丰度有密切关系^[40]。螺类、蛾类和双壳类需要大量的钙以形成贝壳，这种关系是必然的，淡水体中主要离子的浓度和特殊生物及其变化之间的其它关系可能很容易发现。它们通常不是因果关系，而是一般关系的反映，即供应主要离子，还必需供给植物所需要的重要营养物质，如氮和磷的化合物（因为它们比较缺乏）。这些物质比主要离子对淡水中生产量的影响要重要得多。

1.6 主要的营养物质

从任何水体取一个水样，将它分装到干净的烧瓶中，按照简便的可重复实验设计，加入一系列单个或混合的浓度为几毫克/升的离子，将烧瓶置于良好的光照条件下 1—2 周，你将会发现在加入磷酸盐的烧瓶中绿藻和黄绿藻的生长要比没有磷酸盐的多得多。这种机率是很高的。有些水体可能需要增加磷酸盐和硝酸盐或铵离子；另一些水体，尤其是某些热带水体，只要加入氮化物可能就够了。

如果用整个湖泊来做试验，那就会使人更信服！在加拿大，一个形似小提琴的湖泊，中间有一个非常狭窄的腰部，用一种坚固的维尼龙幕布插入其腰部的淤泥中，并延伸到两岸，而将湖泊分成两部分^[449]。将磷酸盐、硝酸盐和蔗糖加入这一半的湖中，而另一半只加入硝酸盐和蔗糖（加入蔗糖的目的是试验碳可能在短期内供给藻类生长的设想）。结果只有在加了磷的这一边，浮游生物的生长显著增加。而在湖的另一半中和实验前相比没有变化。图 1-4 表示在某些年份用磷酸盐、硝酸盐和蔗糖施肥与只用硝酸盐和蔗糖施肥或没有施肥的同一个湖泊中类似试验的结果。显然，只有施加了磷酸盐的湖泊浮游植物（测定其叶绿素 *a* 含量）的丰度才增加。

平均来说，按藻类和较高等植物生长的绝对需要，磷在地壳中是最缺乏的元素。磷也是比较难溶解的元素，它容易作为铁、铝、钙及在岩石和土壤中含量较丰富的其它金属的络合物而沉积，在大气中并没有气态的磷化合物存在。表 1-3 中列出其它各种植物需要