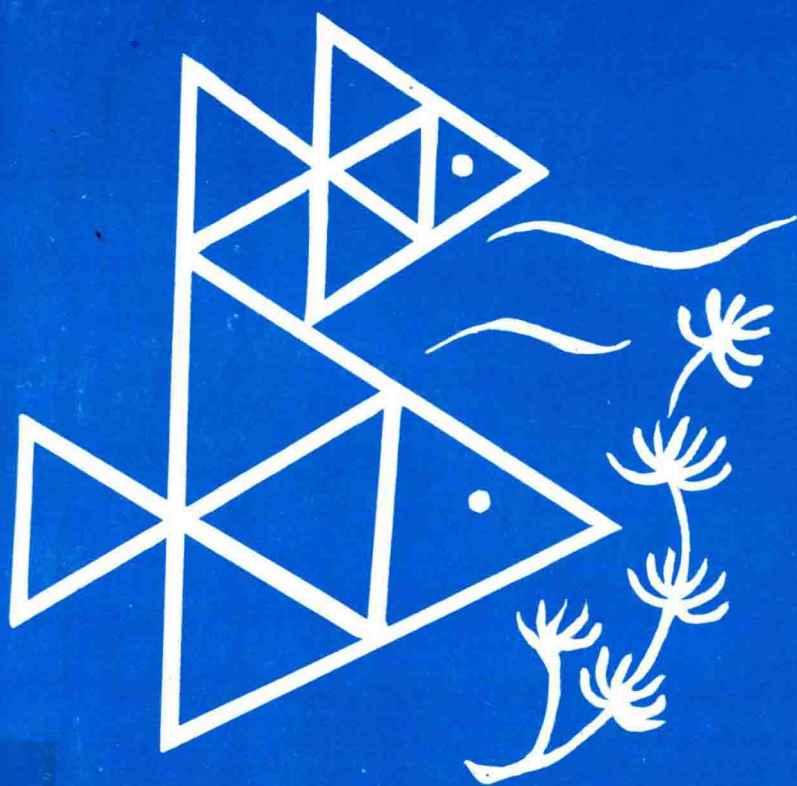


张显理 黄全福 编

鱼类生态学原理



宁夏人民教育出版社

鱼类生态学原理

张显理 黄全福 编

题：上海水产大学

黄全福

2005年10月

宁夏人民教育出版社

内 容 提 要

本书共九章，分别叙述了水环境中的非生物因子，鱼类与生物环境的一般关系，鱼类的营养与摄食、年龄与生长、生殖和发育及洄游，鱼类种群的结构、数量动态及调节，种群间相互关系，鱼类的行为，着重介绍水环境中的生态因子及鱼类个体、种群水平上的生态学基本原理和方法。本书可供水产院校（系）渔业类专业大学生作教材，也可供生物学、生态学、环境保护等专业师生与研究工作者以及广大水产工作者参考。

鱼类生态学原理

张显理 黄全福 编

宁夏人民教育出版社出版发行

（银川市解放西街105号）

新华书店经销 宁夏永宁印刷厂印刷

开本 787×1092 1/16 印张 9.75 字数 227 千字

1995年7月第1版 1995年8月第1次印刷

印数：1—1600 册

ISBN7-80596-197-2/G·188

定 价：12.50 元

序

《鱼类生态学原理》一书作为我国学者自己编写的一本系统的生态学教材正式出版是值得庆贺的。出版一本比较全面地介绍鱼类生态学各个方面的内容的教材，对发展我国鱼类学、培养专业人才是很有必要的。

编者根据多年的教学经验、科研和参加生产实践的体会，参阅了国内各水产院校编写的教材和有关专著，经多次修改，增补了一些必要的数学模型、学科新进展和生产中的可靠资料写成此书。书中附有各种图表，内容较为丰富，是一本适合水产院校师生学习的好教材，对提高水产专业的教学质量将起推动作用，对综合大学和师范院校生物专业的师生也是一本很有参考价值的书籍。

我抱以和国内所有同行同样的心情，欣贺此书的出版，并期待着得到更多的支持和指正。

李仲辉

1994年7月

前 言

鱼类生态学在我国起步较晚，长期以来在水产院校(系)大都是作为鱼类学课程的一部分，讲授有关内容。近些年来，随着生态学各个领域的迅猛发展，我国的鱼类生态学有了长足的进步，这门课程也日益受到重视，许多水产院校(系)都把它作为一门独立的重要专业基础课。但是，目前教材建设还没有得到相应的发展，大都是自编讲义或翻印兄弟院校讲义，至今尚无一本系统的生态学教材正式出版。编者根据多年在动物生态学和鱼类生态学教学以及鱼类研究和生产实践中的体会，编写《鱼类生态学原理》讲义，供教学需要。后在有关方面的支持和鼓励下，经进一步加工整理，权作引玉之砖而付诸出版。

鉴于水生生物学(或淡水生物学、海洋生物学)教材中有相当篇幅的生态学内容，介绍了包括鱼类在内的水生生物群落及水生生态系统方面的基本原理，本书一般不再涉及这两个层次。在内容上，除介绍鱼类与非生物环境及生物环境的相互关系，也包括了鱼类的摄食、年龄和生长、生殖与发育、洄游及社群行为等。关于种群层次，注重介绍数量动态、种间关系及种群调节方面的现代生态学理论和数学模型。此外，在介绍鱼类生态学基本原理的同时，也适当介绍一些鱼类生态学的研究方法。

本书的完成，得到宁夏农学院和宁夏回族自治区水产局的大力支持，也得到区内外同行专家的指导、帮助和同事的关心、鼓励。李仲辉教授审阅了全稿并作序。对以上单位和个人，在此一并致谢。

张大治同志参加了部分章节的编写工作，并承担了原稿抄写、两次绘图及多次校对等大量具体工作。

由于我们学识水平所限，错误与不妥之处在所难免，加之鱼类生态学在我国尚处于发展初期，有些研究领域尚未涉及，故在章节编排、内容繁简及材料取舍诸方面，还有不尽符合要求之处，诚恳希望专家和读者批评指正。

编 者

1994年10月于银川

目 录

绪 论	(1)
第一章 水环境中的非生物因子	(5)
第一节 温度及其生态作用	(5)
第二节 水中溶解物质及其生态作用	(12)
第三节 其它因子及其生态作用	(21)
第四节 水域污染对鱼类及渔业的影响	(26)
第二章 鱼类与生物环境关系概述	(29)
第一节 食物关系	(29)
第二节 鱼类与生物环境的其它关系	(32)
第三章 鱼类的营养与摄食	(37)
第一节 鱼类的营养类型	(37)
第二节 鱼类的食物组成	(40)
第三节 鱼类的摄食强度和摄食节律	(46)
第四节 消化程度、速度及饵料营养指标	(52)
第四章 鱼类的年龄和生长	(54)
第一节 利用年轮鉴定鱼类年龄	(54)
第二节 鱼类的生长	(63)
第五章 鱼类的繁殖和发育	(80)
第一节 生殖细胞发育和性腺发育	(80)
第二节 性成熟和性周期	(82)
第三节 鱼类的繁殖力	(85)
第四节 繁殖群体的性比和年龄组成	(88)
第五节 鱼类的繁殖习性	(90)
第六章 鱼类的洄游	(95)
第一节 洄游的类型和洄游鱼类的类型	(95)
第二节 鱼类生命周期中的三种洄游	(97)
第三节 几种经济鱼类的洄游	(100)
第四节 鱼类洄游的机制	(103)
第五节 研究鱼类洄游的方法	(105)
第七章 种群的结构、数量动态及调节	(107)
第一节 种群结构	(107)

第二节 种群数量动态	(109)
第三节 种群密度调节及生态对策	(118)
第八章 竞争和捕食	(127)
第一节 竞争	(127)
第二节 捕食和被捕食	(131)
第九章 鱼类的行为	(137)
第一节 鱼类的社会行为	(137)
第二节 鱼类的非社会行为	(144)
第三节 鱼类行为的改变	(148)

绪 论

生态学是生物科学的一个基础分支学科，它研究生物与其环境之间的相互关系。近年来，由于人类面临着环境、人口、资源等许多关系到人类本身存亡的重大问题，而这些问题解决又必须依赖生态学原理，从而使生态学一跃而成为被世人所瞩目的科学，生态学一词也几乎是家喻户晓了。

一、生态学的概念、研究对象及目的

(一) 生态学的概念

生态学(ecology)一词最早于1858年被索瑞(Henry Thoreau)在书信中使用，但并未对其下任何定义。1869年，赫克尔(Ernst Haeckel)首先作为科学名词给予定义：生态学是研究动物对有机和无机环境全部关系的科学。显然，赫克尔赋予生态学的定义是十分广泛的，引起了许多学者的争议，有的学者甚至认为，如果生态学的内容是如此广泛的话，不属于生态学的学问就不多了。后来，一些著名的生态学家曾先后给生态学下过各种定义，但都未得到公认。正如美国生态学家奥德姆(E. Odum, 1972)所言：“最好的定义可能是最简单和最不专业化的。”当前最能被人接受的定义基本上仍是赫克尔的定义。

生态学(ecology)一词来源于希腊文，由eco-(oikos)和logy(logys)两部分组成，后者为学问、论述之意，前者表示住所或栖息地。生态学是研究生物与其环境之间相互关系的科学。环境可分为非生物环境和生物环境，生物环境主要包括生物种内和种间的关系，故生态学研究的是生物与生物之间以及生物与非生物环境之间的相互关系。

(二) 生态学的研究对象

现代生物学既要向微观方向发展，从细胞分子水平探索生命的奥秘，同时又向宏观方向发展，要从有机体、种群、群落及生态系统水平上探索生命的奥秘。生态学就是以生物个体、种群、群落和生态系统为主要研究对象的宏观生物学。生态学根据研究对象的这种不同组织水平(层次)可分为个体生态学、种群生态学、群落生态学和生态系统生态学(或称生态系统学)。

个体生态学研究生物个体与环境之间的关系，是生态学研究的最小层次。由于生理学研究的最大层次也是生物个体，而个体生态学研究的内容也是生理学所研究的范畴，因而有人认为个体生态学属生理生态学范畴，或者说是生理学与生态学交界的边缘科学。但是，环境的一个重要方面是生物环境，特别是种间关系和种内关系，这决不是生理学的研究范畴。此外，生物(动物)的行为，在很多方面也是个体生态学的研究范畴。

一定空间中栖息的同种生物个体的自然组合称种群；一定空间中各种生物种群统称生物群落，它是各种生物相互松散结合的一种结构单位；生态系统则是生物群落与其环境之间由于不断进行物质循环和能量流动而形成的统一整体。以种群、群落、生态系统为研究对象的

生态学则分别称为种群生态学、群落生态学、生态系统生态学。当前,生态学的研究重点已从个体水平转移到种群和群落水平,进而发展到以生态系统的研究为中心。

(三) 学习生态学的目的

多少年来,人类只是掠夺性地向自然索取资源,包括野生生物,并认为这是理所当然的,以致于使我们目前面临人口、环境、资源等危及人类未来生存的严峻问题。学习生态学的目的就是要将生态学原理与各个实践领域结合起来,保护环境,维持生态平衡,保护并合理利用资源,要运用生态学原理去求得经济效益、环境效益和社会效益的统一。

宇宙是无限的,但地球是有限的,尤其是地球上适于人类和生物生存的空间和物质资源是有限的。人类虽然是地球生物圈的主人,能在一定程度上改变和控制自然,但是人类毕竟是生物圈这个地球上最大生态系统的一个组成成员。人类并不能凭自己的意志为所欲为,必须要服从生态学规律,更何况地球环境是十分脆弱的,经不起人类随意乱改滥用。当前,摆在我们面前的现实是,由于人类的盲目和无知,已使我们自己有限而脆弱的环境处于不断恶化的困境之中了,必须引起每一个人的重视。环境科学是综合性科学,而生态学则是其理论基础。联合国教科文组织曾提出,要把生态学知识普及到每一个人,作到家喻户晓。

二、生态学的分支学科

生态学是一个非常庞大的学科体系,除按不同的生物组织水平(或层次)划分为个体生态学、种群生态学、群落生态学和生态系统生态学外,还可以按不同的方式划分为许多分支学科。

按生物类群,可分为动物生态学、植物生态学、微生物生态学。动物生态学又可分为昆虫生态学、寄生虫生态学、鱼类生态学、鸟类生态学、哺乳动物生态学、人类生态学等。

按栖息地类别,可分为淡水生态学、海洋生态学、河口生态学、陆地生态学、太空生态学。陆地生态学又可分为森林生态学、草地生态学、荒漠生态学、城市生态学等。

由于生态学与其它学科的相互渗透,因而形成一系列边缘学科。如数学生态学(或称系统生态学)、地理生态学、化学生态学、进化生态学、生理生态学、行为生态学、经济生态学等。

生态学与生产实践联系,便产生了一系列应用生态学。如资源生态学、污染生态学、放射生态学、农业生态学、渔业生态学、野生动物生态学、太空旅游生态学等。虫害防治、流行病学、环境卫生学、生态工程等也属于应用生态学范畴。

此外,尚有正在发展的分支学科如差异生态学、时间生态学、人类居住地生态学、农林发展生态学、教育及文化生态学、灾害生态学等。

三、鱼类生态学及其研究内容

(一) 鱼类生态学的概念

鱼类生态学是研究鱼类与其环境之间相互关系的科学。鱼类生态学是以鱼类为研究对象的动物生态学的一个分支学科,它同时也是鱼类学的一个重要组成部分。随着生态学的发展以及人们对生态学的意义日趋重视,目前在一般水产院校(系)的有关专业中,鱼类生态学已作为一门独立的课程从鱼类学中分立出来了。鱼类生态学中的一些知识和原理对鱼类自然资源的繁殖保护与合理利用、鱼类增养殖及渔业科学管理都有重要的指导意义。

(二) 鱼类生态学的研究内容

从理论上讲, 鱼类生态学也应包括个体、种群、群落和生态系统四个研究层次, 但在群落和生态系统这两个层次上, 主要的研究内容属淡水生态学或海洋生态学的研究范畴。我们在此只讨论群落生态学和生态系统生态学一般概念、原理以及和鱼类个体、群体直接有关的部分。因而, 鱼类生态学这门课程的研究内容主要是个体生态学和种群生态学层次上的有关内容。

鱼类生态学不仅从理论上研究鱼类与非生物环境的相互关系以及鱼类与生物环境的相互关系, 也包括鱼类的摄食与营养、年龄和生长、繁殖和发育以及洄游等与渔业生产实践关系密切的生物学内容。在种群生态学层次上, 鱼类生态学主要研究鱼类的种群结构和数量动态, 也研究社群和行为的有关内容。

(三) 鱼类生态学与其它学科的关系

首先, 鱼类生态学是动物生态学或普通生态学的一个分支学科。在研究方法、层次、内容及基本概念和原理方面, 上述学科是鱼类生态学的基础, 同时鱼类形态学、鱼类分类学方面的知识也是学习鱼类生态学必不可少的前提。鱼类生理学与鱼类生态学更是相互渗透、相辅相成的, 生理生态学的问世更反映了两者不可分割的关系。

海洋学、湖沼学的研究对象是鱼类的栖息场所, 体现了鱼类与非生物环境的关系, 和鱼类生态学密切相关。而水生生物学(或淡水生物学、海洋生物学)、浮游生物学、水生动植物分类学、微生物学、动物地理学等学科, 涉及到鱼类与生物环境的联系, 对研究鱼类生态学有十分重要的作用。

数学、物理学、化学、生物物理、生物化学及电子学等学科的新理论、新方法和新技术, 已广泛地被用于包括鱼类生态学在内的生态学各个领域的研究, 甚至创造出新的理论体系或分支学科。

在生态学科学体系中, 与鱼类生态学内容相关的还有系统生态学、地理生态学、古生物学、进化生态学、遗传生态学、放射生态学、环境生态学、化学生态学等。鱼类生态学本身又可分为海洋鱼类生态学、深海鱼类生态学、淡水鱼类生态学、高山鱼类生态学、渔业经济生态学、水域管理生态学、鱼病生态学等若干学科。

四、我国鱼类生态学的发展与现状

我国是世界上最早开始淡水养鱼的国家, 捕渔业亦有悠久的历史, 在长期的生产实践中, 劳动人民逐渐积累了丰富的鱼类生态学方面的知识, 特别对淡水养殖和淡水捕捞的主要对象的生态习性非常熟悉。东汉许慎的《说文解字》和晋朝郭璞的《尔雅》所记载的鱼类胚胎发育不同阶段的命名与近代的划分相当接近。《说文解字》对鲿(刀鲚), 《尔雅》和《尔雅翼》对鱮(中华鲟)、鲟(白鲟)及《本草纲目》对鲢鱼的生殖洄游都有较详细的描述。四大家鱼及鲤、鲫、鲂、鳊、乌鳢、泥鳅、黄鳝、鳊、鳊条等淡水鱼类的生活习性在有关古籍文献中也都有正确的描述。明屠本峻在《闽中海错疏》中还记载了一些海洋鱼类的生活习性。唐末刘昫的《岭表异录》有用草鱼清除荒田水草而使之成为熟田的记载, 这可能是利用鱼类生态学知识直接为国计民生服务的最早记录。

我国近代鱼类学的系统研究开始于本世纪初, 作为鱼类学的一个组成部分, 近代鱼类生态学起步于三、四十年代。我国的鱼类学工作者在当时的条件下, 取得了一些有价值的研究

成果,为我国鱼类生态学的发展打下一定的基础。但新中国成立以前对鱼类生态的研究多限于对生殖、发生、发育、变态和仔鱼的研究,我国鱼类生态学的发展仅处于萌芽阶段。

新中国成立以后,鱼类生态学各个领域都有较大发展,首先是结合鱼类区系和资源调查进行的对鱼类栖息环境的生态条件调查。如对沿海各大渔场、主要河流、一些湖泊和水库都先后完成了综合性调查,其中包括污染、水利设施对鱼类资源、繁殖生态的影响,对青藏高原、云贵高原和新疆等边远地区的调查。经济鱼类的生物学研究在研究对象上不断扩大,并将研究成果应用于生产实践。如在国际上首创青、草、鲢、鳙等家鱼的人工繁殖,解决了这些鱼类在湖泊放流和池塘养殖对种苗的大量需求。对黄鱼、带鱼等主要海产鱼类的生物学研究为渔业生产和管理提供了科学依据。在种群生态方面,对大黄鱼、小黄鱼、带鱼、鲈鱼、蓝圆鲀、鲢鱼等主要经济鱼类进行了研究,研究内容包括种群年龄组成、生长特性、个体数量的时空分布及变化规律,影响资源量的自然和人为因素等各个方面。在淡水鱼类方面,对一些湖泊和水库鱼类数量变动以及凶猛鱼类演替规律和演替控制途径进行了研究。此外,鱼类实验生态学研究,以提高水体鱼产力为中心的湖泊生态系统综合研究等方面也取得了一些进展。

我国海域广阔,海岸线长达 18 000 千米,并有 5 000 多个大小不等的岛屿;内陆江河纵横,湖泊、水库、池塘星罗棋布,总水面在 3 亿亩左右,鱼类栖息地的生态环境复杂多样。鱼类种类丰富,估计有 2 500 种左右,其中淡水鱼类近 800 种,海、淡水经济鱼类 400 余种。因而,虽然我国建国以来尤其是近 10 年内在鱼类生态学方面取得了一些可喜的成绩,但无论在深度和广度上都显得非常不够,科学资料的积累和贮备甚为薄弱,有些工作还没有开展,这些现状远远不能满足我国渔业的发展和其它方面的需要。当前,我国鱼类生态学在研究层次上应继续开展经济鱼类个体生态学的研究,并逐步把重点过渡到种群、群落和生态系统的研究,特别是鱼类种群数量动态、群落结构、水域生态系统结构和功能方面的研究。在研究手段上,要努力吸收和发展国外鱼类生态学方面的新理论、新技术和新方法,使我国的研究工作赶上和超过世界发达国家的水平。在研究的对象和内容上,要结合我国渔业生产实际需要,为恢复我国近海和淡水捕捞资源,发展外海捕捞,寻找新渔场,发展海淡水增养殖,实现渔业生产农牧化和渔业科学管理等方面提供鱼类生态学方面的科学依据。此外,普及鱼类生态学知识,加强水产院校(系)鱼类生态学课程建设,培养鱼类生态学及水生生态学方面的专门人才,尤其是高级人才,也是当务之急。

第一章 水环境中的非生物因子

环境(environment)是指作用于生物的外界条件的总和,包括生物生存的空间及其中直接或间接影响生物生活和发展的各种因素。组成环境的因素称环境因子或生态因子,生态因子的总和就是生态环境(ecotope)。生物生长发育所必须的生态因子有时被称为生存条件。

生物与环境之间的关系是相互的、辩证的。环境(因子)对有机体有影响。这种影响一般称为作用(action),如水环境中的各种因子对鱼类的生长、发育、繁殖、运动及器官的形态等都有作用。有机体对环境也有影响,这种影响一般称为反作用(reaction),如鱼类的生活会影响水环境中各种气体成分的含量、水生生物的组成和数量,其新陈代谢也会影响到水环境中有机物和营养盐类的组成。生物与环境是统一的,这是自然界的普遍规律,但生物对环境的统一有一定的局限性,一种鱼类只能适应于一定环境条件,当水环境或其中某些因子对鱼类的作用超出一定的范围,鱼类将不能生存。我们在鱼类生态学中讨论鱼类和环境的关系,主要研究鱼类对环境的适应,即环境对鱼类作用的这个方面,从而进一步认识鱼类生活的一般规律,以便创造更适应鱼类生活的环境,为渔业生产服务。

生态因子通常分为两大类,即生物因子和非生物因子。非生物因子包括很多,在鱼类生活的水环境中,重要的非生物因子主要有温度、水中溶解的气体与盐类,以及酸碱度和光、声、电等。本章主要讨论非生物因子对鱼类生命活动的影响。此外,生态因子对生物的作用可以是直接的,也可以是间接地通过其它因子,我们只简单介绍一些主要非生物因子对鱼类生命活动的直接作用以及鱼类对各种主要生态因子的适应,必要时涉及一些生态因子的间接作用或相互间的综合作用。

第一节 温度及其生态作用

温度是表示物体冷热程度的物理量,它指热能的强度。严格地说,温度和热能是有区别的,如前者的单位是“度”,后者的单位是卡(Calorie)或焦耳(1焦耳=0.24卡,1卡指把1克15℃的水升高1℃所需热能的量),冰块融化消耗热能,或者说吸收了热能,但温度并未变化。温度与热量共同影响有机体,一般来说,温度越高,热量越大,故在生态学或生物学中,把温度视为热能的同义词。

一、水环境温度变化的特点和一般规律

(一) 水环境温度变化的特点

由于水的热容量很大,加上结冰后的隔离作用,水温的变化幅度小,最低不会低于冰点以下,淡水一般为0℃,海水也不会低于-2.5℃;最高温度除温泉等特殊水体外,一般不会太高,海洋最高温度记录是36℃,潮间带或小型淡水湖泊的水温最高可达40~45℃,所

以,水环境温度的变化一般只有 $40\sim 50^{\circ}\text{C}$ 。在海洋等大的水体,年温差、昼夜温差都比较小,这一特点是与大陆气温相比较的。大陆最低气温记录是 -90°C (南极大陆),沙漠中夏季中午气温可高达 60°C (沙漠土壤温度可达 80°C),可见大陆上的温度变化幅度很大。在纬度相同的大陆上,温度夏季比海洋高,冬季则相反。水热容量大的特点还使得水陆分布也影响到整个地球上的气候,一般说来,海洋性气候比大陆气候温和,在大陆性气候中,缺水的荒漠、半荒漠地区气候更为极端。其次,水热容量大的特点使水温在很大程度上受水体大小的影响很大,水体越大,越深,水温变化幅度越小。

水的另一特点是在 4°C 时比重最大,这就使水体中温度的垂直变化又不同于气温。

(二) 水温随时间的变化

地球上的热能来自太阳,由于同一水域在不同时间接受太阳辐射热能不同,水温也是随时间变化而变化的,只不过是变化幅度小于陆地。

1. 昼夜变化

水体的昼夜温差是有变化的,这自然与太阳的出没有关。一般说来,在同一地区的大水体水温昼夜变化小,小水体的昼夜温差较大。海洋水温的昼夜变化不超过 4°C ,随着深度增加变化幅度减小,在15米以下深度,海洋温度已无昼夜变化。而大陆上气温的昼夜变化一般在 17°C 左右,沙漠地带昼夜温差有时可达 40°C 。此外,同一纬度日温差在高海拔地区则更大。

2. 季节变化

大陆气温的季节变化是尽人皆知的,其规律是纬度及海拔越高年温差越大。在热带,气温年变化甚至不超过昼夜变化,温带、寒带则非常剧烈,我国西藏的冬夏温差可达 77°C ($-37^{\circ}\text{C}\sim 40^{\circ}\text{C}$)。水体温度季节变化的幅度远远小于陆地。以海洋为例,水温年较差在赤道和两极不超过 5°C ,温带为 $10\sim 15^{\circ}\text{C}$,最高 23°C ,随着深度增加,水温年较差减小,最高、最低水温出现的时间也往后延滞,通常在140米深度以下,水温已无季节性变化。

(三) 水温的空间变化

1. 水平变化

地球上不同地区的温度,主要取决于接受太阳辐射热能的多少(当然还与地球表面水陆分布有关)。在高纬度及两极,太阳入射呈一定倾斜角,不仅单位面积获得的辐射能少,而且太阳辐射要穿过较厚的大气层,这样,虽然高纬度地区的昼长变化略有补偿,但全年辐射总量只有赤道地区的40%。因而,在北半球纬度北移一度,年平均温度大约降低 0.5°C 。

水体的温度自然也受到太阳辐射角度影响从而具有水平变化,但由于水热容量大等特点,加上水的流动性,在大的水体,水温水平变化幅度不大,而且在不同的深度变化也不一样。海洋仅上层水温明显地随纬度而改变,赤道两侧的热带水域,上层水温不低于 $15\sim 17^{\circ}\text{C}$,大多为 $20\sim 25^{\circ}\text{C}$,温度年较差也不超过 2°C 。极地水域温度低,通常在 $4\sim 5^{\circ}\text{C}$ 以下,年较差也只有 $2\sim 3^{\circ}\text{C}$ 。温带水域按年平均水温来讲,介于热带和极地之间,占过渡地位,但年变化幅度大,有时可达 $10\sim 15^{\circ}\text{C}$ 。不过,海洋水温受暖流和寒流的明显影响,暖流经过的海区水温升高,寒流经过的海区水温降低。墨西哥暖流是世界上最著明的第一大暖流,也叫湾流,水温可达 $23\sim 28^{\circ}\text{C}$,冬季可比临近海面高出 10°C 。

2. 垂直变化

气温的垂直变化非常明显，原因是海拔越高，空气越稀薄，贮热减少，一般说来，海拔每增加 100 米，温度降低 $0.5\sim 1^{\circ}\text{C}$ 。水温也随着深度有不同的变化，但由于水在热容量、比重等方面的特点，变化幅度与规律和气温明显不同。在温带，冬季与夏季的垂直分布也不一样。此外，由于水体大小不同，也影响水温的垂直分布，现以温带淡水深湖泊水温的垂直分布为例，说明其变化情况(图 1-1)。

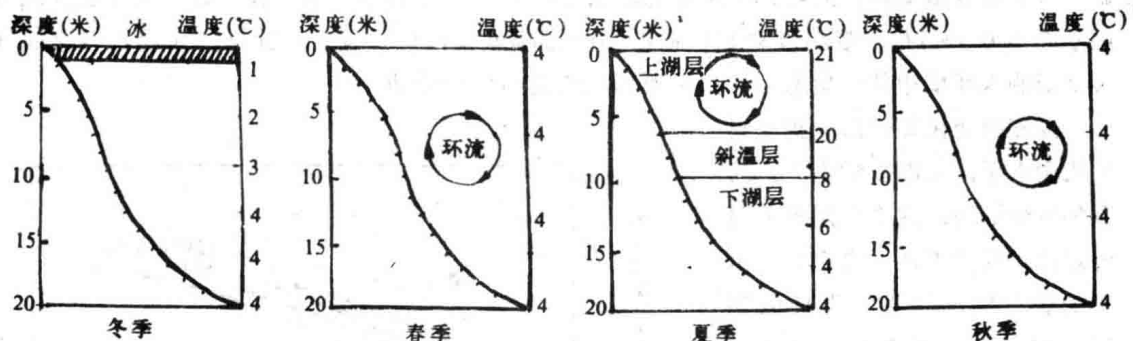


图 1-1 典型温带深湖水温垂直分布的季节变化

夏季水温有明显的分层现象，这是由于水的比重与温度的关系决定的。上层水由于受风的搅动，水温比较一致，称上湖层。中层的水是温度垂直变化最剧烈的一层，65%的降温在此层内，每加深 1 米，水温至少降低 1°C ，故此层水被称为斜温层或温梯层。斜温层以下，被称为下湖层，水温随深度变化缓慢，其底部水温接近于 4°C 。由于夏季分层现象，上湖层因为光合作用及风的搅动，溶氧量高，但下湖层比较静止，营养物质难以上升；下湖层虽有营养但缺乏光线，故使整个湖泊生物生产力较低。

秋季来临，气温下降，表面水层开始变冷，密度增加而下沉，逐步取代下层温度较高的水。温水上升到表面后，又遇冷下沉，直到最后，上层水温达到最低。风的作用也使水的对流混合加剧，直到整个湖水都是 4°C 的状态进入冬季，这种现象叫秋季环流。秋季环流打破了温度和营养物质的分层现象，使溶氧、磷等营养物质及酸碱度分布均匀，这都有利于光合作用。但是由于秋季温度降低，光合作用强度比春季环流时低得多。

入冬以后，水温继续下降，直到表面结成冰。由于冰的隔热作用，水温逐渐上升到 4°C ，这种 4°C 的水一直下沉到底层，建立了冬季的分层现象。冬季湖水是按温度和密度分层的。与夏季分层不同的是，较冷的水位于较暖的水层之上，所以池塘养鱼越冬时应有一定深度。冬季的湖水几乎是静止的，上层冰雪覆盖阻止了大气中氧向水中扩散，也阻碍了阳光透入，降低光合作用(低温状况下光合作用本来就弱)，这就大大减少了水中氧的来源，但是，动植物呼吸和细菌对有机物的分解作用仍在进行，继续消耗氧气，释放二氧化碳，因此，在富有有机物质而又被冰雪覆盖的湖泊里，冬季常常会出现缺氧，而且二氧化碳含量也较高。此外，二氧化碳与水作用使 pH 值变小。所以，冬季长期的湖水静止(尤其是较浅的湖泊)常常会使鱼类由于缺氧和二氧化碳污染而死亡。

冬去春来，气温回升，冰雪吸热融化，水温也逐渐上升。水温上升到 4°C 时，开始下降，代替下层较轻的水，加上早春风一般较大，湖水上下翻动较为明显，称之为春季环流。环流使上、下层水相互交流混合，湖底的营养物质被带到上层，加上合适的温度和光照条

件，是春季湖泊生物生产力提高的重要原因。

从这个例子我们不仅了解到水温垂直变化的特点和规律，而且了解到水温变化与其它非生物因子，如溶氧量、酸碱度、营养物质含量等，以及生物因子的关系，具体说明了温度不仅是直接地，而且间接地通过多种生态因子作用于鱼类。

二、水温对鱼类生命活动的影响

鱼类是变温动物，热能代谢水平低，缺乏有效的体温调节机制，大多数鱼类体温仅比周围水温高 0.5~1℃，故温度对其生命活动的影响就显得极为重要。此外，水温也直接或间接地影响水环境中其它生态因子，从而影响鱼类的生命活动。

温度的变化直接影响到动物的代谢水平，从而影响到它们的各种生命活动，这是自然界普遍的规律，其原因在于决定代谢水平的各种酶的活性受温度的制约。在一定范围之内，温度增加，酶活性增加，代谢水平提高。温度对鱼类代谢水平的影响，可用基础代谢(耗氧量)与温度的关系来表示(图 1-2)。不同鱼类的基础代谢水平不同，但基础耗氧率却随温度增加而提高。

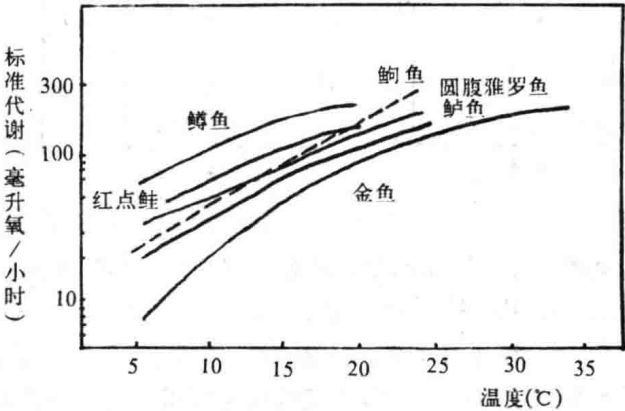


图 1-2 鱼类基础代谢与温度的关系

代谢强度增加，必然增加鱼类摄食活动能力，积累更多的能量和物质促进生长、发育和繁殖。反之，不适宜的温度，降低代谢水平致使代谢失调，抑制鱼类各种生命活动。在此，我们只讨论温度影响鱼类生活的一般规律。

(一) 水温与鱼类摄食和营养

各种鱼类在最适温度范围内，摄食强度与相应水温变化密切相关。特别是温带地区的鱼类，摄食强度存在着季节性变化，在春季摄食强烈，冬季摄食停止或降低摄食强度。相反，冷水性鱼类则在较高温度条件下摄食强度下降。如鳊鱼(*Elopichthys babmbusa*)在冬季月平均水温 4.7~9.1℃时，仅有 3.2~4.9%的个体在摄食；春末夏初水温上升到 22.7~30.6℃时，多数个体强烈摄食。鳗鲡(*Anguilla japonica*)在水温 10℃开始摄食，25~27℃时摄食量最大，28℃以上则减少。蓝鳃太阳鱼(*Lepomis macrochirus*)的周年摄食量变化曲线几乎是与温度周年变化曲线吻合的(图 1-3)。虹鳉是冷水性鱼类，在水温 3℃时就开始摄食，15~17℃时摄食量最大，20℃以上时，则摄食量减少。

摄食量的变化实际是鱼类消化、吸收、代谢速度快慢的反应。鲤(*Cyprinus carpio*)的摄食水温一般在 8℃以上，15~20℃时对食物的消化速度是 1~5℃时的 2 倍。斜齿鲃在 16℃时，干物质消化率为 73.9%，在 22℃时增至 81.8%。鲤在 13~15℃时，摄取的饵料有 13.4%用于生长，在 23℃时用于生长的饵料达 31.3%，但超过 29℃时，这一数值反而会下降。

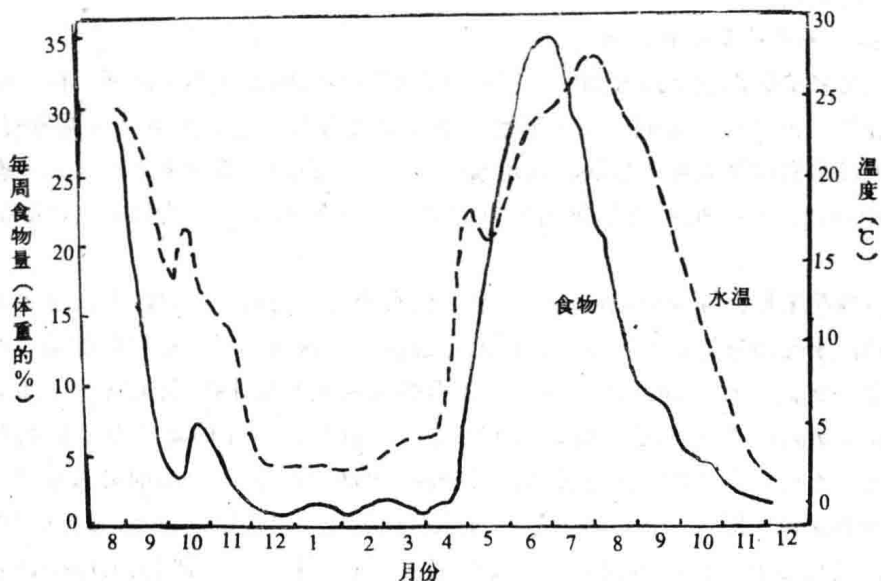


图 1-3 蓝鳃太阳鱼周年摄食情况的变化及其与水温的关系

(二) 水温与鱼类生长

鱼类生长快慢，各种鱼有其自身的特点，但每种鱼的生长都有一个最适宜的温度范围。在这个适宜范围内，水温越高，持续时间越长，生长得越好。水温过高或过低，特别是超出一定极限，都会抑制鱼类的生长，甚至引起鱼类死亡。如长江湖口地区和黑龙江流域年平均气温分别为 8℃ 左右和 2℃ 左右，二龄和三龄青鱼(*Mylopharyngodon piceus*)在前一地区平均体长为 331 毫米和 582 毫米，在后一个地区只分别为 110 毫米和 230 毫米。白鲢(*Hypophthalmichthys molitrix*)的生长也是这样，当长江地区二龄和三龄鱼个体分别长达 298 毫米和 482 毫米时，黑龙江流域的同龄个体分别只有 123 毫米和 266 毫米。其它许多鱼类都有类似的情况。

生长的基础是摄食，水温除了影响摄食强度外，也与饵料生物消长有直接关系。水温较低的地区，饵料生物大量出现的时期较晚，持续的时间短，因而鱼类肥育的季节短促。但是，温度对生长的影响不单是通过影响摄食这一条途径，温度还要通过其它方面如代谢活动的强弱来影响鱼类生长。生长是新陈代谢的最终表现，决定于能量吸收与消耗的差额，因而，摄食强度大，并不意味着生长速度快，换句话说，适于摄食的温度并非适于生长的温度。冷水性鱼虹鳟，适于生长的水温有两个范围，一是 7~9℃，一是 16~19℃。7℃ 以下，虽然维持身体活动所需食物量少，但摄食量也小，所以生长缓慢；当水温为 10~15℃ 时，鳟鱼十分活跃，维持身体活动所需食物量急剧增加，用于增长身体的食物则相应减少；19℃ 以上时，食欲减退，而身体活动对食物的要求不变，所以更不生长。只有在鳟鱼最活动的温度范围以外，即 7~9℃ 和 16~19℃ 时，既强烈摄食，又不十分活动，才是适于它生长的水温条件。

在养殖生产上总是抓住各种鱼类的适温季节，进行强化培育，以充分发挥鱼类的生长潜力。近年来，国内外都有利用工厂和电厂余热来提高水温，进行温流水养鱼，其依据就是水

温与鱼类生长的关系。

(三) 水温与鱼类的繁殖和发育

水温对鱼类繁殖的影响是多方面的。同种鱼在不同地区的性成熟年龄不一样，而性成熟所需总热量在不同地区大致相同，就说明性成熟与温度有关。这种关系可以视为间接关系，温度是通过生长来影响性成熟年龄的，这也反映了一种生态因子不仅可通过其它生态因子影响动物的生命活动，而且也可通过影响生命活动的一种形式来间接地影响生命活动的另一种形式。

鱼类繁殖的季节性，说明繁殖活动与温度变化有密切的关系。水温的变化决定鱼类产卵的开始和终结，水温回升提前或延后，产卵期也会相应提前或延后。每种鱼在某一地区开始产卵的温度是一定的，如我国的四大家鱼，在春季水温上升到 18°C 以上时才开始产卵。鲫鱼(*Carassius auratus*)的产卵水温一般要在 15°C 以上。此外，一定的水温对于鱼类产卵还是一种刺激信号，不过春季产卵的鱼类要求的是升温，而秋季产卵的鱼类则要求降温。

水温对鱼类发育的影响非常显著。鲫鱼苗的发育要求一定的温度范围，过高过低都会延续发育速度，或使发育停滞。不同鱼类，发育都有一个下限。如小体鲟(*Acipenser rethenus*)为 7.2°C ，大鳞大麻哈鱼(*Oncorhynchus tshawytscha*)为 5.6°C ，鳕鱼(*Gadus morhua*)为 3°C ，低于这个温度下限则不能发育。在适温范围内，水温升高，发育加快，反之则减慢。如鳙鱼(*Ochetobius elongatus*)的胚胎发育至孵出前期，在 $25.6\sim 29.1^{\circ}\text{C}$ 的水中，只需 12 小时 35 分钟；在 $18.7\sim 23.8^{\circ}\text{C}$ 的条件下约需加倍的孵化时间。草鱼(*Ctenopharyngodon idellus*)鱼苗在 $16.1\sim 23.0^{\circ}\text{C}$ 的条件下，十三天后体长只有 8.3 毫米，而在 $23.6\sim 26.0^{\circ}\text{C}$ 的水中，只需三天就可达到这一长度。

温度的波动对鱼类的发育也有很大的影响。在发育适宜温度范围内的水温上升，对不同鱼类的发育均有不同程度的促进作用，但较大的波动(即使在适温范围内)则可能对发育产生破坏作用，这是一般规律。鱼苗一般不能忍受 5°C 以上的温差突变，但不同鱼类对水温反应不同。如培养缸中饲养的健壮鳙鱼、鳊鱼鱼苗，在一次实验中水温由 20°C 猛升至 25.6°C 时，4~5 小时全部死亡，但在相同条件下的草、青、鲢鱼苗能够忍受，没有死亡。波动如超出适宜范围，对鱼类发育，特别是胚胎发育会产生更大的破坏作用。养鱼业在鱼苗转塘或运输换水时，要十分注意控制水温，使温度相差不致过大。

除以上三个方面的影响外，水温的变化往往还是鱼类生活周期各个环节发生转化的一个信号。如越冬洄游时，除了鱼体的肥满度和含脂量已达到越冬的需要外，还要水温的下降急剧才能作出洄游反应。鱼类生长在低温条件下趋于脊椎骨增多和身体加大，如黄颡鱼(*Pseudobagrus fulvidraco*)椎骨数目在黑龙江最多，华北则少 1~2 个，广东最少，这既是对生长发育的影响，也是对形态的影响。总之，温度对鱼类生命活动的影响是多方面的。

三、鱼类对水温变化的适应与极端温度的影响

(一) 鱼类对水温变化的适应

鱼类对水温的变化都有一定的适应能力，但不同的鱼类对水温适应的情况差别很大。根据鱼类对水温的要求及适应范围，把鱼类分为三类：(1)热带鱼类，对水温要求较高，能够生存的温度上限可达 40°C 以上，而适应温度的下限也很高。如尼罗罗非鱼，当水温在 45°C 时，尚能生存， 12°C 以下则不能存活。生活在广东广西的鲮(*Cirrhinus molitorella*)，水温低