

溪流生态系统生态学研究*

于 丹

(武汉大学环境科学系, 430072)

提 要

本文根据6年定位研究的结果,讨论了有关东北山溪生态系统生态学方面的问题,诸如溪流生态系统的组成、结构、能量流动、物质循环、食物网结构与营养能级等。调查了组成生物并对其做了定量分析;描述了能量的消耗途径并绘制了生态系统的能流框图;按营养关系划分了食物链和食物网结构,并根据各类群的生物量计算了不同营养能级的转换效率;按照水体中溶氧变化和水分循环规律建立了相应的动态模型。最后,对经典的将生态系统中生物类群划分为生产者、消费者和分解者三大集团进行了讨论,鉴于事实上每一生物类群分别具有生产、消费和分解等三重作用,因此,建议用生产过程、消费过程和分解过程来表述生物类群在生态系统中的功能作用。

关键词 生态系统生态学, 能量, 生产过程, 消费过程, 分解过程

自从坦斯利提出生态系统概念以来,对生态系统生态学的研究不断深化和发展。在生态系统研究中,以有关热带雨林,高寒草甸生态系统,湖泊生态系统为主。Qdum的 System Ecology 是有关系统生态学的论著之一^[1]。在生态系统的营养结构和物质循环方面的研究颇多^[2-5]。

对河流生态系统的研究主要为对河流环境与人类关系和河流植物以及对流动水体的初级生产和银泉的营养结构等^[6]。对林区河流尤其是对北温带山溪生态系统的研究尚未见报道。本文是在6年定位研究的基础上,对东北地区山溪生态系统生态学方面的研究的总结,也是水毛茛生态学的系统研究内容之一。

1 材料与方法

1.1 地点 本项研究样地设在黑龙江省尚志县帽儿山(E127°30'—127°34', N45°20'—45°25'),以跃进溪为研究对象(详见水毛茛的生理生态学研究)。

1.2 调查生态系统中生物种类组成和分析非生物因子。

* 本文是在业师周以良教授指导下完成的;野外定位观测中得到东北林业大学帽儿山生态站李俊涛、赵克尊、魏良升和佐弘君等同志的大力协助,陈宝联同志代为复墨,在此一并致谢。

1993年2月6日收到;1994年9月16日修回。

- 1.3 测定水体接受的辐射能,并计算能量的消耗。
- 1.4 根据食性关系建立生物的营养能级,并计算其转换效率。
- 1.5 根据系统界面与系统界内能流的变化,绘制出能流框图。
- 1.6 根据水循环和溶氧变化规律建立物质循环模型。

2 结果与分析

2.1 溪流生态系统的组成

溪流生态系统中的生物环境主要由水生植物、水生微生物和水生动物等组成,非生物环境包括水体的理化因子等。

2.1.1 藻类植物 藻类的优势种多为硅藻门(Bacillariophyta)的种类,如近缘桥穹藻(*Cymbella affinis* Kutz.),纤细桥穹藻(*C. gracilis* Rabenh. CL),弧形蛾眉藻(*Ceratoneis arcus* Kutz.),雪生舟形藻(*Navicula nivalis* Ehr.),放射舟形藻(*N. radiosa* Kutz.),偏凸针杆藻(*Synedra vancheriae* Kutz.),环状扇形藻(*Meridion circulare* (Grev.) Ag.),线形曲壳藻(*Achnanthes linearis* W. Smith),冬季等片藻(*Diatoma hiemale* (Lyngby.) Heib.),北方羽纹藻(*Pinnularia borealis* Ehr.)。此外,还有绿藻门(Chlorophyta)中的异形水绵(*Spirogyra varians* (Hass.) Kutz.)。

2.1.2 水生高等植物 水生高等植物有水毛茛(*Ranunculus bungei* Steud.),水马齿(*Callitriche stagnalis* Scop.),伏水碎米荠(*Cardamine prorepens* Fisch. et Dc.),水甜茅(*Glyceria debilior* (Schm.) Kudo),密序黑三棱(*Sparganium glomeratum* Least.),泽泻(*Alisma orientale* L.),水灰藓(*Hygrohypnum eugyrium* (B. S. G.) Broth.)等。

2.1.3 水中微生物 溪流微生物由真菌和细菌两大类群所组成。真菌中主要为鞭毛菌亚门(Mastigomycotina)的种类,如寄生水霉(*Saprolegnia parasitica* Coker)和水绵链壶菌(*Lagenidium rabenhorstii* Zopf.)。细菌中主要为弧菌属(*Vibrio*),红螺菌属(*Rhodospirillum*)和紫色硫菌属(*Thiospirillum*)等的种类。

2.1.4 浮游动物 浮游动物中包括原生动物、轮虫和甲壳动物。原生动物主要有尖顶砂壳虫(*Diffugia acuminata* Ehrenberg),急游虫(*Strombidium viride* Stein)和大弹跳虫(*Halteria grandinella*)。轮虫动物主要有卵形鞍甲轮虫(*Lepadalla ovalis*)和暗小异尾轮虫(*Trichocerca pasilla*)。甲壳动物中无甲目(Anostraca)有中华蚤虫(*Apus sinensis*);枝角目有长刺蚤(*Daphnia longispina*)和短尾裸腹蚤(*Moina brachiata*);桡足类(Copepoda)主要有新月北镖水蚤(*Arctodiaptomus stewartianus*),近邻剑水蚤(*Cyclops vicinus*)和英勇剑水蚤(*C. strenuus*)。

2.1.5 自游动物 自游动物包括甲壳动物、软体动物、鱼类和两栖类等动物类群。甲壳动物有东北螯蛄(*Cambaroides dauricus*)。软体动物有黑龙江短沟蜷(*Semisulcospira amurensis*)。鱼类有细鳞鱼(*Brachymystax lenok* Povlas)。两栖类(Amphibia)主要有中国林蛙(*Rana cheniensis*),黑龙江林蛙(*R. amurensis* Boulenger),无斑雨蛙(*Hyla arborea*),东方铃蟾(*Bombina orientalis* Boulenger)和极北小鲵(*Hynobius keyserlingii*)。

2.1.6 水生昆虫 水生昆虫包括蜉蝣目(Ephemeroptera)、襁翅目(Plecoptera)、半翅目(Hemiptera)、毛翅目(Trichoptera)和双翅目(Diptera)的种类。蜉蝣目有灯蛾蜉

(*Oligoneuriella rhenana*)和纹蜉蟚(*Ephemera lineata*)。襁翅目有双纹绿石蝇(*Allopera bimaculata*);半翅目有划蝽(*Sigra dislanti*);双翅目主要为摇蚊科(*Tendipedidae*)种类的幼虫,如小突摇蚊(*Microtendipes larvicornis*)、溪流摇蚊(*Tendipes riparius*)和媒介似摇蚊(*Paratendipes intermetius*)。

溪流的非生物环境主要由水体理化因子及光、空气等所组成。跃进溪水源为泉水、基底多为砾石,河床比降大,河湾多。根据每年 8 月中旬测得的平均值为:水深 112cm, pH5.7, 水温 13.9℃, 流速 0.7m/s, 总碱度 $5.8 \times 10^{-4} \text{mol/dm}^3$, 总硬度 $5.5 \times 10^{-4} \text{mol/dm}^3$, 硝酸态氮 0.0175ppm, 亚硝酸态氮 0.0142ppm, 氨氮 0.1386ppm, 氯离子 5.235ppm。光和空气等将在有关能量流动和物质循环中予以讨论。

溪流生态系统因与相邻的森林生态系统的接触界面较大,故在两个系统之间形成生境交错区(Ecotone),并由此进行着两个系统间物质的交换和能量的传递,形成一个紧密联系的复合生态系统。

2.2 溪流生态系统的结构

溪流生态系统的结构可分为形态结构与功能结构两部分。形态结构包括界上子系统,界面子系统和界下子系统;而功能结构则包括各生物类群所参与的生产、消费和分解三个过程。溪流生态系统的形态结构中的界上子系统主要由阳光、大气、土壤及周邻的林缘带等所组成;界上子系统是溪流生态系统能量和物质的主要供给处,许多藻类孢子和植物花粉也漂浮在本子系统中。界面子系统是水中生物的栖居处,也是溪流生态系统物质与能量交换最活跃的場所;作为水生生物的主要活动区,本子系统包括有全部水体空间。界下子系统是物质的贮存库,许多生物生长需要的营养物质由此释放进入水体循环库中;同时,一些生物的繁殖体(种子、休眠芽、根状茎和卵)均保存此界面中,中国林蛙冬季还钻到软泥中藏匿或在砾石下越冬。除此之外,本子系统还是溪流与地下水之间下渗与上升补给的主要通路。

溪流生态系统的功能结构包括生物类群所参加的生产、消费和分解三个过程,过去习惯上将功能结构分为生产、消费和分解三大集团,但因功能作用是个过程,将各生物类群人为归入特定集团不尽合理,因此建议用过程来表示生态系统的功能结构。

溪流生态系统的功能结构中的生产过程包括初级生产与次级生产两部分;初级生产以藻类和水生高等植物为主^[7],次级生产则以水生动物为主。消费过程包括对无机物的消费和对有机物消费,前者以植物为主,后者则以动物为主,同时一些鞭毛藻类可选用部分有机物,少量的动物可直接利用无机物。分解过程包括水中微生物对腐屑的分解及原生动物等对有机碎屑的分解但以前者为主。

2.3 溪流生态系统的能量流动

溪流生态系统的能源主要来自阳光。在太阳辐射中仅直接辐射和散射辐射可到达水体,部分阳光在空气中被反射掉,此外,到达水面的少部分阳光因水气界面的波动而被反射掉。进入水体中的辐射能用于水面蒸发、水体增温、基底吸热和植物生长发育等。

溪流生态系统的总辐射能为 440.03kJ/cm^2 , 其中水面反射的能量为 45.98kJ/cm^2 , 占总辐射能的 10.45%;植物所固定的能量为 28.55kJ/cm^2 , 占总辐射能的 6.49%。

用于水体增温的耗热量计算公式为:

$$Q_h = (t_2 - t_1) CM$$

式中: t_2 : 为增温时水温最大值

t_1 : 为增温时水温最小值

C : 为水的比热 ($= 4186.8 \text{ kJ} / \text{kg}$)

M : 为每 m^3 水柱质量 ($= 1000 \text{ kg}$)

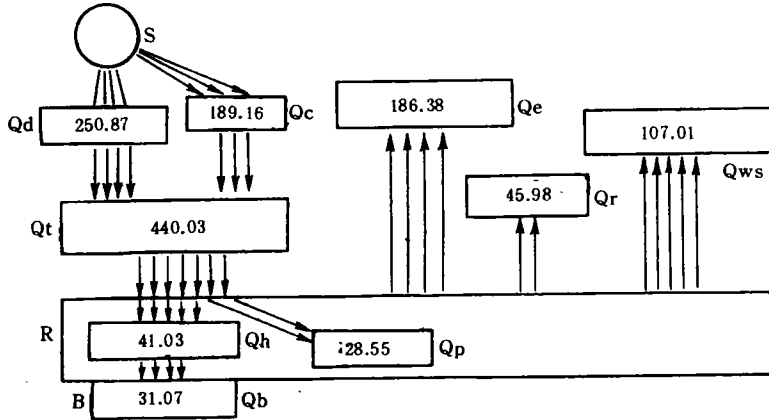


图 1 溪流生态系统的能流模型 (kJ / cm^2)

Fig.1 The energy flow model of the stream ecosystem

S: 太阳 Sun; R: 溪流 Rivulet; B: 基底 Bottom; Qd: 直接辐射 Direct radiation; Qc: 散射辐射 Scattered radiation; Qt: 总辐射 Total radiation; Qh: 增温耗热 Heat Consumption for the temperate increased; Qb: 基底耗热 Heat consumed by the bottom; Qp: 生物耗热 Heat consumed by ilving organisms; Qe: 蒸发耗热 Heat consumption for evaporation; Qr: 反射辐射 Reflect radiation; Qws: 水体热散 Heat lost from water bodies

结果算得水体增温的耗热量为 $41.03 \text{ kJ} / \text{cm}^2$, 占总辐射能的 9.32%。

用于水体蒸发耗热量的计算公式为:

$$Q_e = M_q \cdot L_q = M_q \cdot (597 - 0.5t)$$

式中: M_q : 为每 m^3 水面蒸发热量

L_q : 为蒸发潜热 ($= 597 - 0.5t$)

结果算得水体蒸发耗热量为 $186.38 \text{ kJ} / \text{cm}^2$, 占总辐射能的 42.36%。

基底增温耗热量的计算公式为:

$$Q_b = C_s \cdot T$$

式中: C_s 为土壤热容量

T : 为 5cm 深处土壤温度的净增温量

结果算得基底增温为 $31.07 \text{ kJ} / \text{cm}^2$, 占总辐射能的 7.06%。

水体与大气的热交换量, 即水体以辐射、传导和对流的形式向大气中发散的热量为总辐射能与各项耗能量的差值, 为 $107.01 \text{ kJ} / \text{cm}^2$, 占总辐射能的 24.32%。

2.4 溪流生态系统的食物网与营养能级

在溪流生态系统中以营养关系将各生物类群结为一个密切相关的统一体, 先由捕食

与食饵生物组成食物链,再由各条食物链组成食物网。

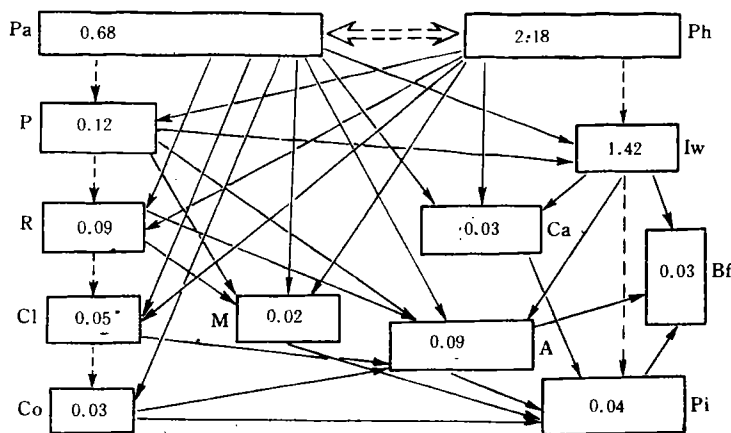


图2 溪流生态系统的食物网与营养能级(kJ/cm²)

Fig.2 Food webs and trophic levels of the stream ecosystem

Pa: 藻类 Algae; Ca: 虾类 Caridea; P: 原生动物 Protozoa; A: 两栖类 Amphibia; R: 轮虫 Rotifera; Pi: 鱼类 Pisces; Cl: 枝角类 Cladocera; Bf: 微生物 Bacteria-Fungi; Co: 桡足类 Copepoda; Iw: 水生昆虫 Aquatics insects; M: 软体动物 Mollusca; Ph: 水生高等植物 Aquatic plants

从图2可看出,由于受到食物资源限制,故捕食者中单一食性种类较少,因多种食物来源可弥补食物不足对生物生长与繁殖所带来的影响。同时,由于水生高等植物资源较多,故其为多数动物类群的食物基础^[8]。由于食物贫乏使溪流生态系统各生物类群间的食物关系趋于复杂化。藻类和水生高等植物作为食物基础位于第一营养能级,除鱼类外的其它水生动物位于第二营养能级,细鳞鱼、须鳅和部分肉食性水生动物位于第三营养能级。从食物链组成看,由藻类—原生动物—轮虫—枝角类—桡足类—幼蛙—细鳞鱼这条食物链最长,但由于各类群生长和繁殖上的不同步,食物链中间常出现断节,如轮虫春秋两季为繁殖高峰,夏季常以休眠卵形式渡夏;桡足类则常在夏冬两季形成繁殖高峰。由于各类群间产生时间序列上的生态分化,使这条最长的食物链多以断节形式存在;同时也使不同链节中的动物类群多以植物为主要食物,因为植物具有易得性和资源丰富的特点。另外,一些类群属半水生生物,如蛙类变态前和冬季蛰伏在水中,成蛙在陆上觅食和生长;水生昆虫幼虫在水中发育,羽化后的成虫在陆上生活,这是食物链断节的因素之一。

从图2还可看出,各营养能级间的转换系数与能量转换的十分之一定律不尽相同,这是因为溪流为开放的生态系统,与之相接的森林与草甸枯落物随地表径流进入到溪流中^[9],成为溪流生态系统重要的外源性营养^[10]。同时,细鳞鱼等可食落到水面上的夜蛾科(Noctuidae)的种类,如长冬夜蛾(*Cucullia elongata* Butler),黄条冬夜蛾(*C. biornata* Fisher)和暗后夜蛾(*Trisuloides caliginea* Butler)。此外,秋季迁移经过溪流的小型啮齿动物也可作为细鳞鱼等所食。这样,便使得许多外源性食物和能量进入溪流生态系统中,故使营养能级间的生态效率增大,按植物—植食动物—肉食动物三个营养级计算能级间的

转换系数,其生态效率为 11.5%。

2.5 溪流生态系统的物质循环

因帽儿山位于湿润区,故溪流的本源为降水。本区包气带较薄,降水易使包气带含水量达到过饱和状态,受森林小气候影响,阴雨天较多,降雨先经树木截留等流域蓄渗过程^[11],然后便形成超蓄产流,先形成坡面漫流,再形成地表径流,壤中流和地下径流;地表径流和壤中流先后汇入溪流中,而地下径流的浅层部分汇入溪流,而其深层部分则进入地下水系。冬季降水以固态的冰雪形式存在,使溪流的地面径流补给中断,同时下渗作用的增强使溪流进入枯水期;到次春冰雪融化后补入溪流形成春汛,但相对夏汛而言则洪水量小,汛期长。这样便构成了溪流水分的年度循环(图 3)。

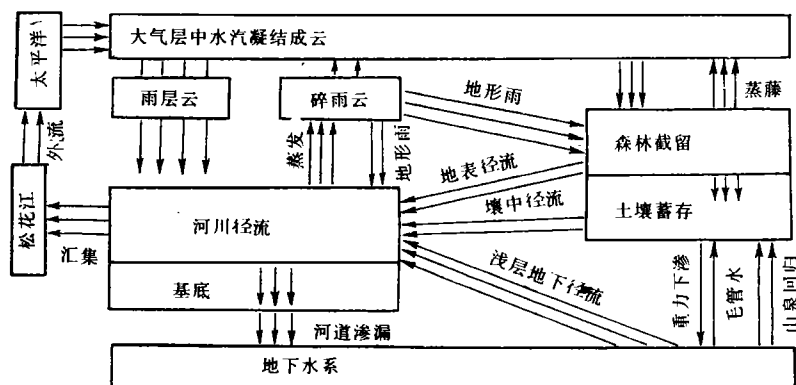


图 3 溪流生态系统的水循环

Fig.3 The hydrological cycle of the stream ecosystem

从图 3 可看出溪流中的水分循环包括两种循环途径,溪流经江河汇入海洋,洋面蒸发的水分以气旋雨或对流雨的形式回归溪流,这是水分的外循环过程。另外,溪流中的水分蒸发到空中,遇冷凝结成碎雨云并以地形雨形式落到溪流和森林中,落到森林中的水分除树木截留外部分形成地表径流汇入江河,部分下渗到地下水系中^[12],而地下水系又以山泉回归方式为溪流提供水源,以此完成溪流水分内循环过程。

2.6 氧循环

氧在溪流中以氧气单质存在,其含量受气温影响较大,正常状态多为近饱和。由于水毛茛等的光能合成作用,在白昼溪流中溶氧多为过饱和状态,夜间水生生物的呼吸耗氧使溶氧量下降;但由于大气氧气的补给,使溪流中溶氧量相对较高,溶氧动态与水气界面的交换量密切相关,大气中的氧气不仅与水中溶解氧存有动态平衡;且在大气组成中,氧气和二氧化碳也相互转化,而这种转化机制完全靠植物光合与呼吸来调控的(图 4)。

为了测定溪流群落中溶氧含量,在河道中央处水毛茛种群中每间隔 1m 取样测各月溶氧量(表 1)。从表 1 可看出,4 月因水毛茛刚越冬恢复生长,加之融雪水使水体混浊度增大,水体中接受的光照较少,溶氧主要靠大气补给;5—6 月水温渐升,水体透明度见底,植物光合作用增强,但由于植物的生物量较低,故光合产氧量在溶氧饱和度以下;7 月植物生长快,光合能力增强,溶氧达过饱和状态;8 月受洪水影响,生物量达最大但溶氧含量

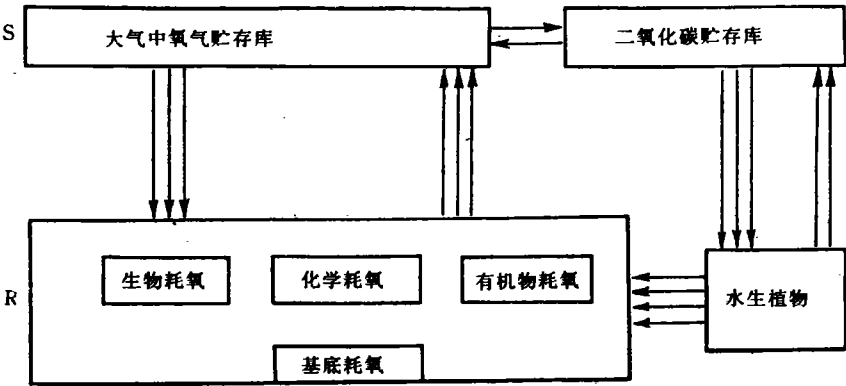


图 4 溪流生态系统的氧循环

Fig.4 The oxygen cycle of the stream ecosystem

S: 大气层, Atmosphere; Rst: 溪流, Rivulet

在饱和状态;9月洪水过后,植物进入第二个生长高峰^[13],溶氧又达过饱和状态,10—11月受降温影响,植物光合能力减弱,溶氧降到饱和值以下。12—3月受冰盖影响水中光照微弱,植物光合能力下降。此外受温度的影响溶氧的饱和值在各月中均不同,故出现7—8月溶氧含量的绝对值低于其它各月的现象。

表 1 各月中溶氧量的变化(1987年4月—11月)

Tab.1 Changes of dissolved oxygen in the stream

月 份 Month 数 值 Value								
	4 月 Apri.	5 月 May	6 月 June	7 月 July	8 月 Aug.	9 月 Sept.	10 月 Oct.	11 月 Nov.
距 离 Distance (m)								
1	12.8	11.9	11.3	10.4	10.1	10.8	11.5	12.1
2	12.8	12.0	11.4	10.6	10.1	11.0	11.6	12.1
3	12.8	12.0	11.4	10.7	10.2	11.1	11.6	12.1
4	12.8	12.0	11.5	10.7	10.2	11.2	11.6	12.2
5	12.8	12.1	11.5	10.8	10.3	11.2	11.7	12.2
6	12.8	12.1	11.5	10.8	10.4	11.2	11.7	12.2
7	12.8	12.1	11.6	10.9	10.6	11.4	11.8	12.3
8	12.9	12.2	11.7	11.0	10.8	11.5	11.9	12.3
9	12.9	12.3	11.7	11.1	10.8	11.6	12.0	12.4
10	12.9	12.3	11.8	11.1	10.8	11.7	12.0	12.4

溶氧还有明显的日变化,受水气界面氧气外溢和溶解平衡机制的影响,4—6月昼夜氧较差为0.3—0.5ppm,因此期温度低,溪流内各种耗氧过程进行缓慢;7—9月较差为0.7—2.4ppm,此期温度高,夜间生物耗氧量较大;10—11月日较差为0.4—0.7ppm,因此期

昼夜温差大, 夜间水体溶氧饱和度增大, 大气向水体溶入氧气, 使溶氧的日较差变小。

3 讨 论

自从 Thieneman 提出生产者 (Producer), 消费者 (Consumer) 及分解者 (Decomposer) 以来, 人们一直将此三者作为生态系统的三大功能集团, 并定义进行光合作用的绿色植物为生产者, 植食性动物为消费者, 利用有机碎屑的微生物为分解者, 后来将光合细菌也作为生产者。随着研究的深入, 逐渐发现一些与上述划分不相符合的现象, Johannes 注意到动物分解有机质比微生物更为重要, 并观察到动物死后其营养物质有 25—75% 自溶溢出。Harris 和 Rigler 发现水生动物向水体中外渗的物质质量远大于其死后经微生物分解而产生的量。Duvignaud 建议将消费者分为狭义的 (鲜物质消费者) 和广义的 (鲜活物与死物消费者) 二类。

在溪流生态系统中, 各生物类群均参与物质生产、消费与分解三个不同的过程中。如植物利用无机物制造有机物即为生产过程, 以其对营养物质吸收而进行着消费过程, 通过自溶将 C, P, N 等元素外渗到环境中即是分解过程。动物对有机物的取食即为消费过程, 动物体内有机物质积累为生产过程, 动物对食物消化即为分解过程。微生物将有机物分解为无机物为分解过程, 微生物的自身生长和物质积累则为生产过程, 微生物对营养物质的摄取为消费过程。

在溪流生态系统的生产过程中, 由植物完成初级 (第一性) 生产, 而动物完成次级 (第二性) 生产, 人类对次级产物的需求常更大些, 但初级产物在维持生态系统的稳定上意义较大。在消费过程中因对象不同可分为消费无机物和消费有机物两类。在分解过程中, 动物和植物进行粗糙分解, 而微生物进行细致分解。所以, 人为地把溪流生态系统各生物类群分为生产者, 消费者与分解者, 与这些生物类群在生态系统中的地位和作用不尽相符。因此建议用生产过程, 消费过程, 分解过程来表述这些生物类群在生态系统中的功能作用。

参 考 文 献

- [1] Odum H T. Systems ecology: An introduction. New York: John Wiley & Sons Inc. 1983: 644.
- [2] Cloud P, Gibor A. The oxygen cycle. *Sc. Am.* 1970, **223**(3): 110—123.
- [3] Curlin J W. Model of the hydrologic cycle. In: Reichle, Analysis of temperate forest *ecosystems*. 1970: 268—285.
- [4] Delwiche C C. The nitrogen cycle. *Sc. Am.* 1970, **223**(3): 110—123.
- [5] Penman H L. The water cycle. *Sc. Am.* 1970, **223**(3): 98—108.
- [6] Odum H T. Trohic structure and productivity of Silver spring, Florida. *Ecol. Monogr.* 1955, **27**: 55—112.
- [7] Ladle M, Casey I I. Growth and nutrient relationships of *Ranunculus penicillatus* var. *calcareus* in a small chalk stream. *Porc. Eur. Weed Res. Counc.* 3rd Int. Symp. Aquat. Weeds. 1971: 53—63.
- [8] Harrod J J. The distribution of inverbrates on submerged aquatic plants in a chalk stream. *J. Anim. Ecol.* 1964, **33**: 335—348.
- [9] Omernik J M. et al. Stream nutrient levels and proximity of agricultural and forest land to streams: some relationships. *J. Soil Water Conserv.* 1981, **36**: 227—231.
- [10] Dawson F H. The organic contribution of stream edge forest litter fall to the chalk stream ecosystem. *Oikos.* 1976, **27**: 13—18.

- [11] Rankin D. Trees and rivers. *J. Soil Conserv. Serv. New South Wales*. 1980, **36**: 129—133.
- [12] Petts G E. Long-term consequences of upstream impoundment. *Environmental Conserv.* 1980, **7**: 325—332.
- [13] Butcher R W. Studies on the ecology of rivers. I. on the distribution of macrophytic vegetation in the rivers of Britain, *J. Ecol.* 1933, **21**: 58—91.

THE ECOSYSTEM ECOLOGY OF RAPID-FLOWING STREAM IN NORTH TEMPERATE

Yu Dan

(Department of Environment Science, Wuhan University, 430072)

Abstract

The ecosystem ecology of the rapid-flowing stream in North Temperate was investigated over a period of six-years field studies. Some ecosystem level properties such as component parts, structure, energy flow, material cycling were determined and so were the biological environment and the pathway of energy transfer as well as the energy flow frame. The turnover rates of different trophic levels were calculated in biomass. Dynamic models of oxygen changes and of hydrological cycling were then established. The food chains and web were divided dependent upon the trophic relationships of the living organisms, which might be separated into three groups: producer, consumer and decomposer by the classical theory, but in fact each with function of production, consumption and decomposition. So this paper suggests that producer, consumer and decomposer should be replaced with productive processes, consumptive processes and decompositive processes respectively.

Key words Ecosystem ecology, Energy, Productive, processes, Consumptive processes, Decompositive processes