

扁担塘底栖动物群落的能量流动

闫云君^{1,2}, 梁彦龄²

(1. 华中科技大学生命科学与技术学院, 武汉 430074; 2 中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072)

摘要:1996 年 4 月至 1997 年 3 月对典型草型湖泊——扁担塘大型底栖动物群落的能量流动及特性进行了研究。结果表明,扁担塘大型底栖动物群落的总摄食能为 $2119.5 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$, 代谢能为 $389.7 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$, 排粪能为 $1642.1 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$, 排泄能为 $34.6 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$, 生长能(生产量)为 $53.1 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$; 群落的平均同化效率为 22.5%, 表明 77.5% 的摄食能被排泄掉; 净生长效率为 11.8%, 说明在中营养水平的水环境中该群落对食物的利用效率极低。

关键词:大型底栖动物群落; 能量流动; 扁担塘

Energy flow of macrozoobenthic community in a macrophytic lake, Biandantang Lake

YAN Yun-Jun^{1,2}, LIANG Yan-Ling (1. School of Life Science and Technology, Huazhong University of Science and Technology, Wuhan 430074, China; 2. Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Science, Wuhan 430072, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(3): 527~538.

Abstract: Energy flow of the macrozoobenthic community mainly composed of chironomids, gastropods and oligochaetes in a macrophytic lake, Biandantang Lake (Hubei, China) was investigated by a combination of field and laboratory data from April, 1996 to March, 1997. The estimated consumption of the community was $2119.5 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$; defecation was $1642.1 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$; respiration $389.7 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$; excretion $34.6 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ and production $53.1 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$. The assimilation efficiency of the community was 22.5%, and 77.5% of its ingestion was defecated. The computed net growth efficiency was 12.0%, much lower than most reported values, which meant that the macrozoobenthic community in Biandantang Lake utilized food less effectively while under a mesotrophic water environment.

Key words: macrozoobenthic community; energy flow; Biandantang Lake

文章编号: 1000-0933(2003)03-0527-12 中图分类号: 966.28 文献标识码: A

底栖动物群落是湖泊生态系统的重要生态类群, 主要由寡毛类、软体动物和昆虫及其幼虫等组成, 在湖泊生态系统中起着多种作用, 如加速碎屑的分解, 调节泥水界面物质交换, 促进水体自净等^[1,2]。同时, 底栖动物还是湖泊生态系统食物链的重要环节, 是鱼类等水生动物的天然优质饵料, 不少经济水产动物如青鱼和鲤鱼等以底栖动物为主要食物; 一些底栖动物(中华绒螯蟹)本身就具有很高的经济价值。目前湖泊渔业由于其越来越重要的经济意义受到普遍重视, 而湖泊富营养化又日趋严重。因此, 加深对湖泊生态系统

基金项目:国家自然科学基金资助项目(39430102, 3960019); 湖北省自然科学基金资助项目(2000J109)

收稿日期:2002-05-19; **修订日期:**2002-11-23

作者简介:闫云君(1969~), 男, 湖北省罗田县人, 博士, 教授, 主要从事生态学和生物技术研究。

Foundation item: The project supported by NSFC (No. 39430101, 3960019), by the foundations of the government of Hubei Province (No. 2000J109)

Received date: 2002-05-19; **Accepted date:** 2002-11-23

Biography: YAN Yun-Jun, Ph. D. professor, main interests in ecology and biotechnology.

功能的认识,特别是对湖泊群落及各主要生物类群的生态功能如生产力、能量收支及其相关关系的了解已迫在眉睫。1996 年至 1997 年对我国典型的草型湖泊和藻型湖泊中底栖动物的生产力和能量流动进行了研究,以下报道典型草型湖泊——扁担塘底栖动物能量流动的研究结果。

1 材料和方法

1.1 采集点和采样时间

扁担塘的湖沼学特征及理化特性见官子和^[3]、张水元等^[4]。全湖共设 8 个采样点,其中 S₁、S₆ 点设在莲区,S₂、S₃、S₄ 及 S₅ 点位于湖心断面上的聚草区,S₇、S₈ 点为无草区(图 1)。采样时间一般在每月 20 日左右,为期一年,即 1996 年 4 月至 1997 年 3 月。

1.2 采样方法

定量采集使用 1/16 m² 改进 Petersen 采泥器,每月每点一次,个别样点两次,泥样经 60 目(167μm)的铜筛或纱网筛洗后,置于解剖盘中分检,标本用 10% 的福尔马林液固定。还在湖边采集了大量底栖动物标本,用于定性鉴定。为了鉴定摇蚊种类,收集了数百只摇蚊成虫标本。标本用 10% 的福尔马林液固定保存。

由于铜锈环棱螺、长角涵螺、纹沼螺、短沟蜷、苏氏尾鳃蚓、羽摇蚊、大红德永摇蚊等 7 种优势种生物量占这个群落生物量的 95% 以上,生产量占 90% 以上,因此在此对其它物种不予以处理。

1.3 优势种的代谢率

1.3.1 饥饿代谢 (1) 温度与饥饿代谢率关系的测定

实验前,动物在待测温度下饥饿 2 d 左右,以达到空腹并适应实验条件。用 Winkler 法测定溶氧。在实验中设 6 个温度梯度,即 5℃、10℃、15℃、20℃、25℃、30℃^[5,6]。在每一温度下,铜锈环棱螺测定 21 个不同大小个体,其它动物则测定 15 个体重龄期不同的个体,设 3 个空白对照。每次测定均保证溶氧始终不低于饱和值的 50%。

(2) 体重与饥饿代谢率关系的测定 每种动物选 5 个不同体重的个体,测算其在 5℃、10℃、15℃、20℃、25℃、30℃ 下饥饿代谢率,以得到饥饿代谢率与温度的关系。

(3) 扁担塘、底栖动物优势种周年饥饿代谢量的计算 (a) 某种动物某月的饥饿代谢量采用下面公式计算:

$$R_s = \sum R_i,$$

其中, R_s 为某种动物的月饥饿代谢量; R_i 为该种动物第 i 个个体在某月的饥饿代谢量。

某一个体每天的饥饿代谢量由上述代谢率与体重、温度的关系求得。如与上述实测温度不同的,则采用 Q₁₀ 的方法计算,少数物种低温和高温采用了外推法。每月月均水温以月均气温校以实测水温与各采样日日均气温差值之均数估计。

(b) 周年饥饿代谢量(R_a)为其一年(12 个月)饥饿代谢量的总和,即 $R_a = \sum R_{si} (i = 1 \sim 12)$ 。

1.3.2 特殊动力作用(SDA)的测定 仅在 10、15、20、25℃ 条件下对铜锈环棱螺进行了测定,测定前将实验螺在相应的温度下暂养 24~48h。实验用 1 升棕色瓶 2 只(A、B),用虹吸灌满经预处理(过滤,曝 O₂ 等)湖水并各放入 10~25 mm 经 2~3d 饥饿的铜锈环棱螺 5 只,实验设置对照及两组重复。实验时在 A 瓶投入足够的螺旋藻,并设空白对照以矫正藻对水溶 O₂ 的影响。塞紧瓶盖(防止气泡存在),经 3h(预备实验显示 10~25℃ 时,螺类饱食需要 2~3h)。用 Winkler 法测定各瓶溶氧量,可得螺类饱食(A 瓶)和饥饿(B 瓶)的代谢率。然后除去 A 瓶藻类,按上述方法给 A、B 瓶灌满预处理湖水,并每隔 2 或 3 h(低温 3 h,高温 2 h)测定一次代谢率,直到 A、B 两瓶铜锈环棱螺的代谢率几乎相等(<5%)终止。

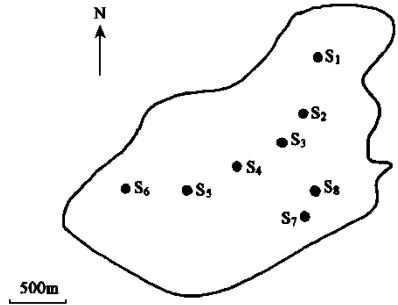


图 1 扁担塘及采样点的分布图

Fig. 1 Lake Biandantang and distribution of sampling sites

1.4 排粪能、排泄能

1.4.1 排粪率 仅测定了铜锈环棱螺的排粪率,其它底栖动物借用文献资料。

(a)将刚采集到的铜锈环棱螺洗净,从小到大分为 6~8 组,每组 1~8 个。置于大培养皿中,有粪便排出开始计时,一般 4~5h 终止实验^[6]。每 5min 收集一次粪便,同时记录室温。

(b)把收集到的粪便置于 105℃ 的烤箱中烤至恒重。然后在电子天平上称量。

(c)测定粪便的能量密度计算排粪能,或采用同化率推算排粪能。

(d)其它底栖动物的排粪能则采用同化率推算。

1.4.2 排泄能 多数文献记载^[7~12]无脊椎动物的排泄能大约为摄食能的 5%~10%或代谢能的 10%左右。本研究取排泄能为同化能(饥饿代谢与生产量之和)的 10%。

1.5 扁担塘大型底栖动物生产量的测算

(1)寡毛类,各体长组的平均体重由体长-体重方程计算得到,生产量采用体长频率法^[13~15]测算。

(2)软体动物,采用体长频率法、瞬时增长率法、减员累加法以及 Allen 曲线法^[13~15]等测算生产量。

(3)摇蚊,摇蚊各龄期的平均体重(湿重)依据其大小选择 20~200 个体称量得到。生产量采用体长频率法^[13~15]测算。

2 结果

2.1 优势种的排粪能

底栖动物排粪率的测定多采用直接收集法。但由于排粪率极小,测定困难,而且粪便中的物质易流失造成误差,因此仅测定了铜锈环棱螺的排粪率,其它底栖动物优势种排粪能则根据文献中提供的资料估算^[6~12]。

2.1.1 铜锈环棱螺的排粪率 测定了 18℃、21℃、31℃ 时铜锈环棱螺的排粪率(F : $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \text{dry wt shell-free} \cdot \text{h}^{-1}$)与体重(去壳干重, W_d : mg)的关系,见图 2。

根据以上实验结果,铜锈环棱螺在 18~30℃ 下的平均排粪率为 $9.62 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1} \text{dry wt shell-free} \cdot \text{h}^{-1}$ (铜锈环棱螺的平均个体大小为 21mm),假设铜锈环棱螺的周年平均排粪率为 18~30℃ 下的平均排粪率的一半^[6],因此,扁担塘铜锈环棱螺的周年排粪量为: $4.81 \times 1.42 \times 24 \times 365 = 59832.6 \text{ mg faece} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$,其中,1.42 为扁担塘铜锈环棱螺的周年平均现存量($\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$,去壳干重),而扁担塘铜锈环棱螺的粪便的能量密度为 $4.5909 \text{ kJ} \cdot \text{g dry wt}$,因此其周年排泄能为 $275.2 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 。

2.1.2 其它动物的排粪率 根据文献资料估算出苏氏尾鳃蚓、霍甫水丝蚓、纹沼螺、长角涵螺及各种摇蚊幼虫的排粪率如下:①颤蚓类,对颤蚓类排粪率的研究较多^[16,17]。但由于上述作者没有测定粪便的能量密度,无法计算排粪能。因此这里依据颤蚓同化率推算排粪能。Auston^[18]测定了正颤蚓和霍甫水丝蚓的同化率为 4.2%。曹勇^[19]测定了霍甫水丝蚓、苏氏尾鳃蚓对湖泥的同化率分别为 5.8%、7.8%。Jenderedjian^[20]在估算 Sevan 湖寡毛类的能量收支时,假设其同化率为 60%。在估算扁担塘寡毛类的排粪能时,采用曹勇测定的同化率。

(2)螺类,包括铜锈环棱螺在内,螺类的排粪率以同化率来推算。Odum 和 Smalley^[21]报道 *Littorina irrorata* 的同化率为 45%。Calow^[22,23]测定了 *Ancylus fluviatilis* 和 *Planorbis contortus* 的同化率为 35%~45%。Paine^[6,7]报道一种尾翼螺的同化率为 62%。铜锈环棱螺对螺旋藻(*Spirulina maxima* 和少量 *S. platensis*)的同化率为 38.8%(在测定铜锈环棱螺特殊动力作用的预备实验中,收集其摄食螺旋藻后排出的粪便,测定粪便的能量密度为 $12.6654 \text{ kJ} \cdot \text{g}^{-1} \text{dry-wt}$,而螺旋藻的能量密度为 $15.4075 \text{ kJ} \cdot \text{g}^{-1} \text{dry-wt}$,假设同化的物质为蛋白质,因此铜锈环棱螺的同化率约为 38.8%)。长角涵螺、纹沼螺等的排粪率以螺类同化率的平均值 40%估算。

(3)摇蚊类,摇蚊的排粪率亦采用同化率推算。Hargrave^[24]、Zimmerman & Wissing^[25]认为食草者和食碎屑者的同化率通常低于 15%。Johannsson^[26]测定羽摇蚊(*Chironomus plumosus f. semireductus*)不同季节的同化率,从 5 月的 14.2%到 9 月的 0%,其平均同化率为 5.03%。Rasmussen^[27]测定了另外两种摇蚊(*Chironomus riparius*, *Glyptotendipes paripes*)的同化率,分别为 5.9%和 11.9%。在此,摇蚊的同化率取平

均值 6.0%。

由于以上述及的同化能一般为生产量与饥饿代谢能之和,因此在估算扁担塘大型底栖动物优势种的排粪能时,亦采用同化能为生产量与饥饿代谢能之和。根据上述资料估算出扁担塘大型底栖动物的排粪能如表 1。

表 1 扁担塘大型底栖动物周年排粪能
Table 1 Annual egestion of macrozoobenthos in Lake Biangdantang

物种 Species	生产量 Production (kJ · m ⁻² · a ⁻¹) *	饥饿代谢能 Starvation metabolism (kJ · m ⁻² · a ⁻¹)	排粪能 Egestion (kJ · m ⁻² · a ⁻¹)
苏氏尾鳃蚓 ^①	12.5241	31.2752	517.7302
铜锈环棱螺 ^②	14.6329	156.9293	270.6084
纹沼螺 ^③	3.1793	24.4735	41.4792
长角涵螺 ^④	1.9625	16.4705	27.6495
短沟蜷 ^⑤	7.4019	30.6160	57.0269
羽摇蚊 ^⑥	8.7667	24.2791	517.7175
大红德永摇蚊 ^⑦	4.6093	8.7864	209.8660

① *B. sowerbyi*, ② *B. aeruginosa*, ③ *P. striatulus*, ④ *A. longicornis*, ⑤ *Semisulcospira* sp., ⑥ *C. plumosus*, ⑦ *T. akamusi*, * 见 2.4“扁担塘大型底栖动物的生产力”,下同
See 2.4, the same below

从表 1 可知,扁担塘大型底栖动物优势种的周年排粪能为 1642.0777kJ · m⁻² · a⁻²,值得指出的是:表 1 中铜锈环棱螺的周年排粪能是根据其同化率测算出来的,与直接测定排粪率计算出的周年排粪能较接近。

2.2 优势种的排泄能

在大多数关于无脊椎动物能量收支或能量动态的研究中,排泄能通常被忽略。因此,有关无脊椎动物排泄率的研究报道较少。通常认为无脊椎动物的排泄能约为摄食能的 5%~10%或 10%的同化能(生产量与饥饿代谢之和)^[6,7,24,28,29,30]。在此,以 10%的同化能(生产量与饥饿代谢之和)估算扁担塘大型底栖动物的排泄能如表 2。

从表 2 知,扁担塘底栖动物优势种的周年排泄能为 34.5953 kJ · m⁻² · a⁻¹。

2.3 大型底栖动物优势种代谢能

2.3.1 饥饿代谢与体重的关系 铜锈环棱螺、长角涵螺、纹沼螺、短沟蜷、苏氏尾鳃蚓、羽摇蚊、大红德永摇蚊等的饥饿代谢与体重的关系见表 3。

2.3.2 饥饿代谢与温度的关系 从上述结果可以进一步得出各底栖动物在不同温度条件下饥饿代谢的情况,这里用 $R=a+bT+cT^2$ 方程拟合^[31]得到各底栖动物的饥饿代谢与温度关系的回归方程(见图 3a~图 3g):铜锈环棱, $R=-0.05+0.09T+$

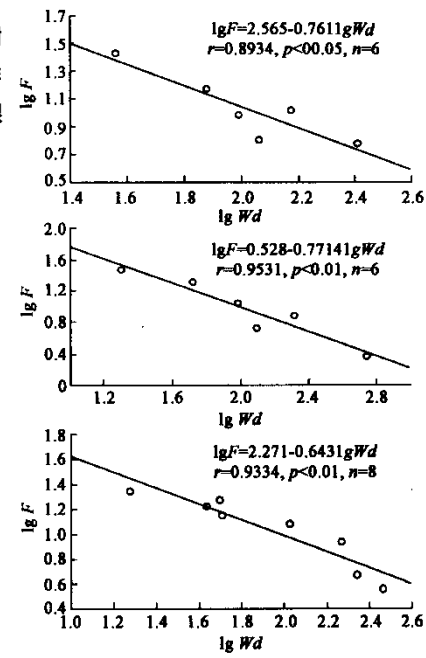


图 2 铜锈环棱螺 18℃、21℃、31℃ 下排粪率(F)与体重(去壳干重,Wd)的关系

Fig. 2 Relationship between egestion rate (F ; mg · g⁻¹dry wt shell-free · h⁻¹) and body-weight (Wd ; mg dry wt shell-free) of *B. aeruginosa* at 18℃, 21℃, 31℃

表 2 扁担塘大型底栖动物周年排泄能
Table 2 Annual excretion of macrozoobenthos in Lake Biangdantang

物种 Species	生产量 Production (kJ · m ⁻² · a ⁻¹)	饥饿代谢能 Starvation metabolism (kJ · m ⁻² · a ⁻¹)	排泄能 Excretion (kJ · m ⁻² · a ⁻¹)
苏氏尾鳃蚓 ^①	12.5241	31.2752	4.3798
铜锈环棱螺 ^②	14.6329	156.9293	17.1564
纹沼螺 ^③	3.1793	24.4735	2.7655
长角涵螺 ^④	1.9625	16.4705	1.8476
短沟蜷 ^⑤	7.4019	30.6160	3.8017
羽摇蚊 ^⑥	8.7667	24.2791	3.3047
大红德永摇蚊 ^⑦	4.6093	8.7864	1.3397

① *B. sowerbyi*, ② *B. aeruginosa*, ③ *P. striatulus*, ④ *A. longicornis*, ⑤ *Semisulcospira* sp., ⑥ *C. plumosus*, ⑦ *T. akamusi*

$0.0009T^2$ ($n=30, r=0.6994, P<0.0001$); **纹沼螺**, $R=-0.11+0.016T-0.00004T^2$ ($n=20, r=0.6606, P<0.0076$); **长角涵螺**, $R=-0.09+0.02T-0.00007T^2$ ($n=20, r=0.6800, p<0.00511$); **短沟蜷**, $R=-1.20+0.18T-0.004T^2$ ($n=25, r=0.7968, p<0.00002$); **苏氏尾鳃蚓**, $R=-0.039+0.024T-0.00008T^2$ ($n=30, r=0.7927, p<0.0000$); **羽摇蚊**, $R=-0.051+0.021T-0.0006T^2$ ($n=25, r=0.5832, p<0.01$); **大红德永摇蚊**, $R=-0.051+0.021T-0.0006T^2$ ($n=25, r=0.6951, p<0.0007$)。

表 3 铜锈环棱螺、长角涵螺、纹沼螺、短沟蜷、苏氏尾鳃蚓、羽摇蚊、大红德永摇蚊等的饥饿代谢与体重的关系
Table 3 Relationship between starvation metabolism (R , $\text{mgO}_2 \cdot \text{ind}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$) and dry weight (shell-free, Wd , mg) or wet weight (with shell, Ww , mg) of *B. aeruginosa*, *A. longicornis*, *P. striatulus*, *Semisulcospira* sp., *B. sowerbyi*, *C. plumosus*, *T. akamusi* at 5 C, 10 C, 15 C, 20 C, 25 C, 30 C

物种 Species	温度 Temperature(C)	饥饿代谢与体重关系回归方程
		The equations between starvation metabolism and dry weight
铜锈环棱螺 <i>B. aeruginosa</i>	5	$\lg R = -2.043 + 0.683 \lg Wd$ ($r=0.7691, p<0.001, n=21$)
	10	$\lg R = -1.222 + 0.614 \lg Wd$ ($r=0.9047, p<0.001, n=21$)
	15	$\lg R = -1.052 + 0.635 \lg Wd$ ($r=0.9885, p<0.001, n=21$)
	20	$\lg R = -1.014 + 0.617 \lg Wd$ ($r=0.9685, p<0.001, n=21$)
	25	$\lg R = -0.677 + 0.521 \lg Wd$ ($r=0.9477, p<0.001, n=21$)
	30	$\lg R = -0.827 + 0.672 \lg Wd$ ($r=0.9597, p<0.001, n=21$)
长角涵螺 <i>A. longicornis</i>	5	冬眠
	10	$\lg R = -3.485 + 1.046 \lg Ww$ ($r=0.6588, p<0.01, n=15$)
	15	$\lg R = -7.818 + 3.088 \lg Ww$ ($r=0.8481, p<0.001, n=15$)
	20	$\lg R = -2.608 + 0.885 \lg Ww$ ($r=0.7434, p<0.002, n=15$)
	25	$\lg R = -2.533 + 0.890 \lg Ww$ ($r=0.9283, p<0.001, n=15$)
	30	温度过高,待测个体死亡
纹沼螺 <i>P. striatulus</i>	5	冬眠
	10	$\lg R = -2.621 + 1.450 \lg Wd$ ($r=0.8962, p<0.001, n=15$)
	15	$\lg R = -2.247 + 1.678 \lg Wd$ ($r=0.6761, p<0.01, n=15$)
	20	$\lg R = -1.639 + 1.109 \lg Wd$ ($r=0.6546, p<0.01, n=15$)
	25	$\lg R = -1.317 + 0.633 \lg Wd$ ($r=0.8869, p<0.001, n=15$)
	30	温度过高,待测个体死亡
短沟蜷 <i>Semisulcospira</i> sp	5	冬眠
	10	$\lg R = -2.069 + 0.971 \lg Wd$ ($r=0.8492, p<0.01, n=15$)
	15	$\lg R = -1.216 + 0.687 \lg Wd$ ($r=0.6931, p<0.01, n=15$)
	20	$\lg R = -1.273 + 0.833 \lg Wd$ ($r=0.8988, p<0.001, n=15$)
	25	$\lg R = -0.851 + 0.599 \lg Wd$ ($r=0.8587, p<0.001, n=15$)
	30	$\lg R = -1.058 + 0.685 \lg Wd$ ($r=0.8044, p<0.01, n=15$)
苏氏尾鳃蚓 <i>B. sowerbyi</i>	5	$\lg R = 1.469 - 0.737 \lg Ww$ ($r=0.8154, p<0.01, n=15$)
	10	$\lg R = -2.068 + 0.785 \lg Ww$ ($r=0.6167, p<0.02, n=15$)
	15	$\lg R = -1.759 + 0.748 \lg Ww$ ($r=0.9788, p<0.001, n=14$)
	20	$\lg R = -2.021 + 0.895 \lg Ww$ ($r=0.9255, p<0.001, n=15$)
	25	$\lg R = -0.716 + 0.386 \lg Ww$ ($r=0.9355, p<0.001, n=15$)
	30	$\lg R = -1.317 + 0.633 \lg Ww$ ($r=0.8869, p<0.001, n=15$)
羽摇蚊 <i>C. plumosus</i>	5	$\lg R = -2.573 + 1.021 \lg Ww$ ($r=0.8937, p<0.001, n=15$)
	10	$\lg R = -2.710 + 1.354 \lg Ww$ ($r=0.8511, p<0.001, n=15$)
	15	$\lg R = -1.824 + 0.823 \lg Ww$ ($r=0.8015, p<0.01, n=15$)
	20	$\lg R = -1.346 + 0.442 \lg Ww$ ($r=0.6999, p<0.01, n=13$)
	25	$\lg R = -2.763 + 1.517 \lg Ww$ ($r=0.8205, p<0.001, n=15$)
	30	部分待测个体死亡
大红德永摇蚊 <i>T. akamusi</i>	5	$\lg R = -2.390 + 0.752 \lg Ww$ ($r=0.6487, p<0.01, n=13$)
	10	$\lg R = -1.978 + 0.710 \lg Ww$ ($r=0.7782, p<0.001, n=15$)
	15	$\lg R = -1.676 + 0.648 \lg Ww$ ($r=0.8419, p<0.001, n=15$)
	20	$\lg R = -1.517 + 0.650 \lg Ww$ ($r=0.6494, p<0.01, n=15$)
	25	$\lg R = -2.434 + 1.290 \lg Ww$ ($r=0.7566, p<0.01, n=15$)
	30	部分待测个体死亡

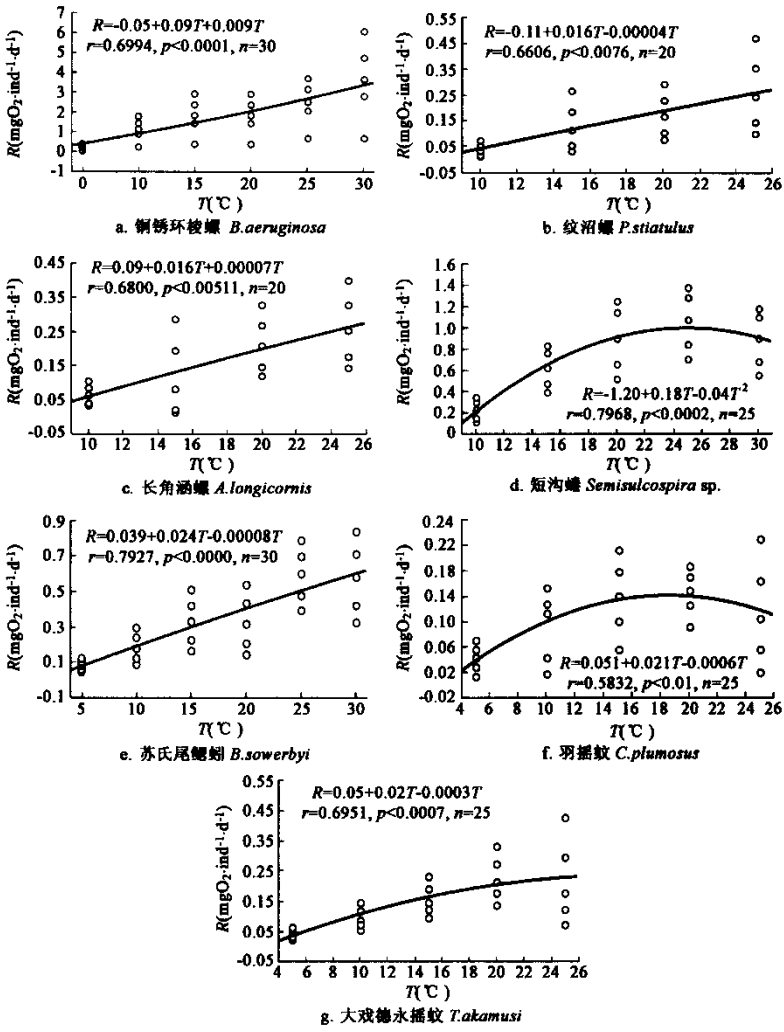


图 3 各底栖动物的饥饿代谢 ($R, \text{mgO}_2 \cdot \text{ind}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$) 与温度 ($T, ^\circ\text{C}$) 的关系

Fig. 3 Relationship between starvation metabolism (R) and temperature (T) of 7 macrozoobenthos

2. 3. 3 饥饿代谢与体重、温度的复合关系 各底栖动物的饥饿代谢与体重、温度的复合关系见图 4。

2. 3. 4 周年饥饿代谢能 估算了扁担塘铜锈环棱螺、长角涵螺、纹沼螺、短沟蜷、苏氏尾鳃蚓、羽摇蚊、大红德永摇蚊等的周年饥饿代谢能。

(1)扁担塘平均水温的估算 由于扁担塘与后湖相距较近,可假定两者月均水温差别不大,故仅估算后湖月均水温,以此推测扁担塘月均水温。后湖每次采样实测水温、日均气温和月均气温如图 5。根据刘建康^[32]报道 1962 至 1985 年,东湖水温与气温的变化趋势十分一致,水温较气温略高。因此,每月月均水温以月均气温校以实测水温与采样日日均气温差值之均数,即以月均气温与该均数之和来估计。而实测水温与各采样日日均气温差值之均数为 0.5°C ,由此估算后湖的月均水温见表 4。

(2)扁担塘大型底栖动物优势种周年饥饿代谢能

以后湖各月水温参数为依据,算得扁担塘大型底栖动物优势种各月及周年以 O_2 表示的饥饿代谢量如表 5。

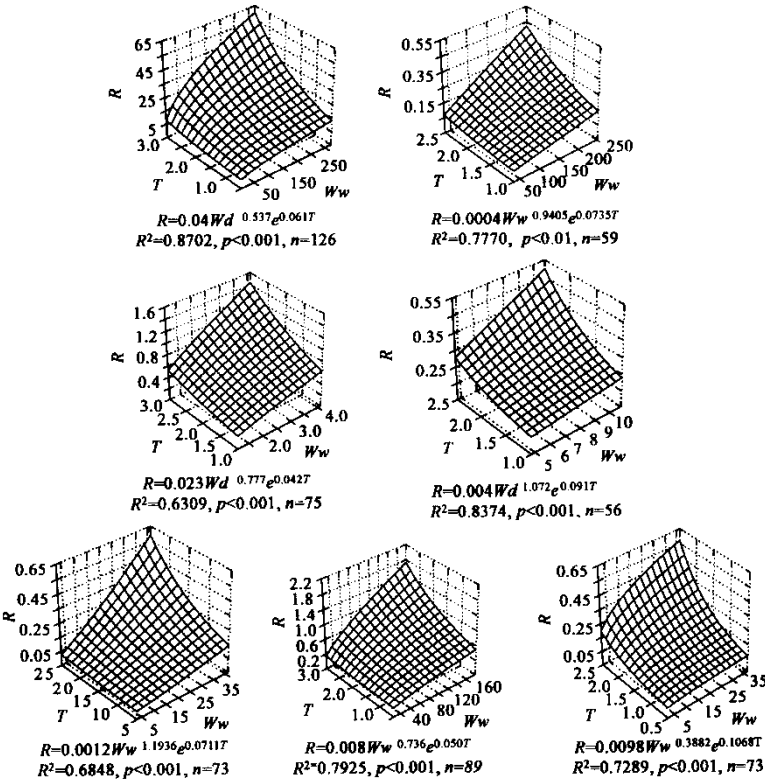


图 4 各底栖动物的饥饿代谢(R , $\text{mgO}_2 \cdot \text{ind}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$)与体重(湿重, Ww , mg)和温度(T , $^{\circ}\text{C}$)的关系

Fig. 4 Relationship between starvation metabolism (R), wet weight (Ww) and temperature (T) of 7 macrozoobenthos

按 O_2 的热当量为 $3.38\text{kcal} \cdot \text{g}^{-1}\text{O}_2$ (Winberg, 等 1934) 即 $14.13\text{kJ} \cdot \text{g}^{-1}\text{O}_2$ 。因此,扁担塘各优势种的周年饥饿代谢能为:铜锈环棱螺, $156.9293\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-2}$;长角涵螺, $16.4705\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$;纹沼螺, $24.4735\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$;短沟蜷, $30.6160\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$;苏氏尾鳃蚓, $31.2752\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$;羽摇蚊, $24.2791\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$;大红德永摇蚊, $8.7864\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 。扁担塘大型底栖动物优势种周年饥饿代谢能之和为 $292.8295\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 。

2.3.5 大型底栖动物优势种特殊动力作用(SDA)

一般文献中提供的底栖动物代谢为其饥饿代谢(标准代谢 R_s)和活动代谢(R_a)之和。关于大型底栖动物

SDA 的研究仅有 Heiman 和 Knight 对石蝇(*Acronuria californica*)幼虫的报道。总之资料极少。由于大型底栖动物 SDA 的测定比较困难,在此仅对铜锈环棱螺的 SDA 进行了测定,并用以估算螺类的特殊动力作用,至于摇蚊、寡毛类等底栖动物以其总代谢能的 18.4% 来估计^[31]。

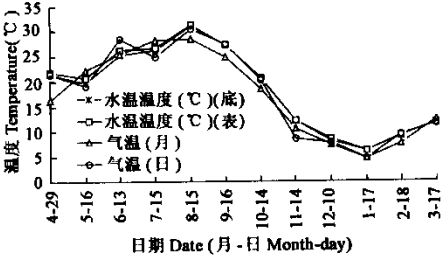


图 5 后湖气温、水温动态

Fig. 5 Dynamics of air and water temperature of Lake Houhu

表 4 1996 年 4 月至 1997 年 3 月后湖月均气温和水温													
Table 4 Monthly mean water temperature of Lake Houhu between April, 1996 to March, 1997													
月份 Month		1996-04	5	6	7	8	9	10	11	12	1997-01	2	3
月均气温 Ar temperature of month(℃)		16.4	22.2	25.5	28.2	28.4	24.8	18.5	10.5	7.4	4.6	7.5	12.4
月均水温 Watertemperature of moth(℃)		16.9	22.7	26.0	28.7	28.9	25.3	19.0	11.0	7.9	5.1	8.0	12.9

表 5 扁担塘大型底栖动物优势种各月及周年饥饿代谢量($\text{mgO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{month}^{-1}$, $\text{mgO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)

Table 5 Monthly and yearly starvation metabolism ($\text{mgO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{month}^{-1}$, $\text{mgO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$) of dominant species of macrozoobenthos in Lake Biandantang

时间 Time	铜锈环 棱螺 ^①	长角涵螺 ^②	纹沼螺 ^③	短沟蜷 ^④	苏氏尾 鳃蚓 ^⑤	羽摇蚊 ^⑥	大红德 永摇蚊 ^⑦	合计 ^⑧
1996-04	1509.66	173.44	208.36	122.96	216.32	12.56	15.88	2259.18
5	1177.56	56.72	508.92	171.80	129.08	91.12	22.24	2157.44
6	1306.66	219.14	212.72	243.58	147.42	0.20	7.22	2136.94
7	2487.74	181.42	202.82	122.25	16.28	0.02	0.03	3010.56
8	1368.32	67.86	104.36	335.64	23.18	0.01	0.10	1899.16
9	1067.92	177.72	158.90	556.96	201.94	1.40	5.69	2170.53
10	562.54	182.34	114.16	275.45	199.36	44.60	44.94	1423.39
11	140.08	32.34	86.64	15.80	89.76	10.64	23.18	398.44
12	513.84	38.64	36.08	106.38	181.94	381.46	20.24	1278.58
1997-01	12.40	8.72	5.52	53.19	598.72	109.44	47.48	935.47
2	310.08	13.22	50.74	54.32	204.40	653.28	259.10	1545.14
3	550.56	14.62	43.00	108.64	205.24	413.74	175.80	1511.60
合计	11107.36	1165.76	1732.2	2167.0	2213.64	1718.46	621.89	20726.30

① *B. aeruginosa*, ② *A. longicornis*, ③ *P. stiatulus*, ④ *Semisulcospira* sp., ⑤ *B. sowerbyi*, ⑥ *C. plumosus*, ⑦ *T. akamusi*, ⑧ Total

(1)铜锈环棱螺的特殊动力作用 测定了铜锈环棱螺在 10℃、15℃、20℃、25℃下的 SDA,见图 6。

从图 6 可知,10℃下铜锈环棱螺的特殊动力作用为 $3.7173\text{mgO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \text{dry-wt} \cdot (18\text{h})^{-1}$,即 $52.5196 \text{ J} \cdot \text{g}^{-1} \text{dry-wt} \cdot (18\text{h})^{-1}$;总代谢为 $13.8915\text{mgO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \text{dry-wt} \cdot (18\text{h})^{-1}$,即 $196.2648 \text{ J} \cdot \text{g}^{-1} \text{dry-wt} \cdot (18\text{h})^{-1}$ 。因此,10℃下铜锈环棱螺的特殊动力作用为总代谢的 26.76%。15℃下的特殊动力作用为 $7.8674\text{mgO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \text{dry-wt} \cdot (17\text{h})^{-1}$,即 $111.1537 \text{ J} \cdot \text{g}^{-1} \text{dry-wt} \cdot (17\text{h})^{-1}$;总代谢为 $34.3544\text{mgO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \text{dry-wt} \cdot (17\text{h})^{-1}$,即 $485.3728 \text{ J} \cdot \text{g}^{-1} \text{dry-wt} \cdot (17\text{h})^{-1}$ 。因此,15℃下铜锈环棱螺的特殊动力作用为总代谢的 22.90%。20℃下的特殊动力作用为 $5.6246\text{mgO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \text{dry-wt} \cdot (11\text{h})^{-1}$,即 $79.4664 \text{ J} \cdot \text{g}^{-1} \text{dry-wt} \cdot (11\text{h})^{-1}$;总代谢为 $19.8690\text{mgO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \text{dry-wt} \cdot (11\text{h})^{-1}$,即 $280.7171 \text{ J} \cdot \text{g}^{-1} \text{dry-wt} \cdot (11\text{h})^{-1}$ 。因此,20℃下铜锈环棱螺的特殊动力作用为总代谢的 28.31%。25℃下铜锈环棱螺的特殊动力作用为 $6.0765\text{mgO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \text{dry-wt} \cdot (9\text{h})^{-1}$,即 $85.8513 \text{ J} \cdot \text{g}^{-1} \text{dry-wt} \cdot (9\text{h})^{-1}$;总代谢为 $21.6418 \text{ mgO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \text{dry-wt} \cdot (9\text{h})^{-1}$,即 $305.7641 \text{ J} \cdot \text{g}^{-1} \text{dry-wt} \cdot (9\text{h})^{-1}$ 。因此,25℃下铜锈环棱螺的特殊动力作用为总代谢的 28.08%。

由此可见,铜锈环棱螺的特殊动力作用为其总代谢的 22.90%~28.31%,平均为 26.51%。

(2)扁担塘优势种的特殊动力作用 根据上面铜锈环棱螺的实测结果及有关假设估算出扁担塘大型底栖动物各优势种的特殊动力作用如表 6。

由表 6、可知,扁担塘大型底栖动物优势种的

表 6 扁担塘大型底栖动物的特殊动力作用		
Table 6 SDA of macrozoobenthos in Lake Biangdantang		
物种 Species	总代谢能 Gross metabolism ($\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)*	特殊动力作用 SDA ($\text{kJ} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{a}^{-2}$)
苏氏尾鳃蚓 ^①	38.3273	7.0521
铜锈环棱螺 ^②	213.5382	56.6089
纹沼螺 ^③	33.3016	8.8282
长角涵螺 ^④	22.4120	5.9415
短沟蜷 ^⑤	41.6600	11.0440
羽摇蚊 ^⑥	29.7537	5.4745
大红德永摇蚊 ^⑦	10.7677	1.9813

① *B. sowerbyi*, ② *B. aeruginosa*, ③ *P. striatulus*, ④ *A. longicornis*, ⑤ *Semisulcospira* sp., ⑥ *C. plumosus*, ⑦ *T. akamusi*. * 总代谢(gross metabolism) = 饥饿代谢(R) + 特殊动力作用(SDA)

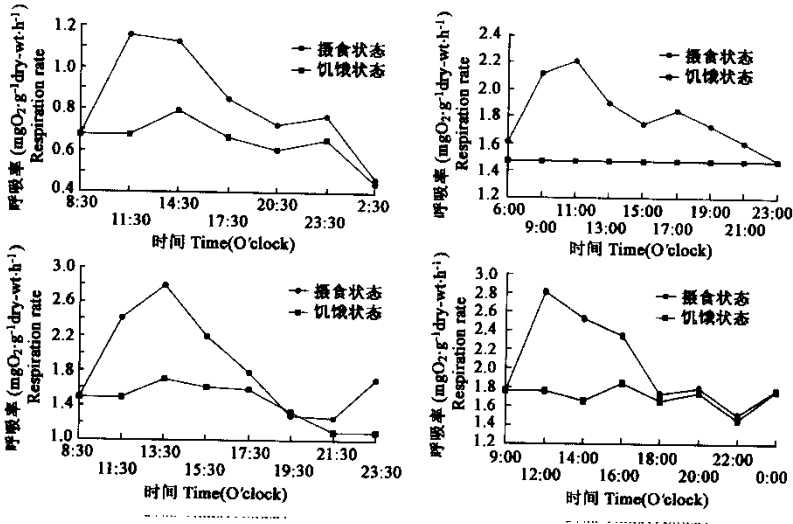


图 6 10℃、15℃、20℃、25℃下铜锈环棱螺在摄食和饥饿状态的平均呼吸率

Fig. 6 Mean O₂ consumption by *B. aeruginosa* using fed (◐) and starved (◑) animals at 10℃, 15℃, 20℃, 25℃ SDA 为 96.9246kJ · m⁻² · a⁻¹。

2.3.6 大型底栖动物优势种周年代谢能 根据以上计算,扁担塘大型底栖动物各优势种的周年代谢能(kJ · m⁻² · a⁻¹)为:铜锈环棱螺,213.5382;纹沼螺,33.3016;长角涵螺,22.4120;短沟蝇(sp.),41.6600;羽摇蚊,29.7537;大红德永摇蚊,10.7677;苏氏尾鳃蚓,38.3273。扁担塘大型底栖动物优势种的代谢能为 389.7603 kJ · m⁻² · a⁻¹。

2.4 生产量

扁担塘大型底栖动物的周年生产量按照上述测算方法获得如下结果,表 7 (详细计算过程见闫云君博士论文及相关学术论文^[33~41]。

2.5 扁担塘大型底栖动物群落的生态能量学特性

2.5.1 扁担塘底栖动物群落的生态能量学特性 底栖动物群落的生态能量学特性包括:①优势种的能量收支;②群落的能量流动。根据上述对扁担塘底栖动物代谢能、排泄能、排粪能的估算以及生产量参数,已可建立扁担塘各底栖动物能量收支模式。

(1)扁担塘大型底栖动物优势种的能量收支 扁担塘大型底栖动物优势种铜锈环棱螺、纹沼螺、长角涵螺、短沟蝇、羽摇蚊、大红德永摇蚊、苏氏尾鳃蚓等的能量收支如表 8。

由表 8 可以看出,在扁担塘大型底栖动物优势种中,铜锈环棱螺、苏氏尾鳃蚓、羽摇蚊三者摄食能最大,占整个大型底栖动物群落的 77%。同时,三者的排粪能、生长能也最大,分别为整个大型底栖动物群落的 78%和 60%以上。大红德永摇蚊、苏氏尾鳃蚓、羽摇蚊的净生长效率(生长能与同化能之比值)最大,超

表 7 扁担塘大型底栖动物的周年生产量

Table 7 Annual production of macrozooben-thos in Biandantang Lake

物种 Species		周年生产量 Annual production (g · m ⁻² a ⁻¹)	<i>P/B</i> 系数 Rat
软体动物类群 ^⑤	铜锈环棱螺	15.770(带壳湿重) ^① 0.862(去壳干重) ^②	0.5
	长角涵螺	2.100(带壳湿重) 0.103(去壳干重)	4.3;
	纹沼螺	4.998(带壳湿重) 0.178(去壳干重)	4.4
	短沟蜷(sp.)	6.182(带壳湿重) 0.375 g · m ⁻² a ⁻¹ (去壳干重)	1.4;
	苏氏尾鳃蚓	2.675 (湿重) ^③ 0.522(干重) ^④	5.0
摇蚊类群 ^⑦	羽摇蚊	2.663 (湿重) 0.431(干重)	3.2
	大红德永摇蚊	1.476 (湿重) 0.218(干重)	4.4;

① Wet wt. with shell;②Dry wt. shell free;③Wet wt. ;④ Dry wt. ;⑤Gastropods;⑥Oligochaetes;⑦Chironomids

过了 20%，铜锈环棱螺、纹沼螺、长角涵螺的净生长效率最小，不到 10%。

表 8 扁担塘大型底栖动物优势种的能量收支

Table 8 Energy budgets of dominant species of macrozoobenthos in Lake Biandantang						
物种 Species	摄食能 ^⑧ (kJ · m ⁻² · a ⁻¹)	生长能 ^⑨ (kJ · m ⁻¹ · a ⁻¹)	总代谢能 ^⑩ (kJ · m ⁻² · a ⁻¹)	排粪能 ^⑪ (kJ · m ⁻² · a ⁻¹)	排泄能 ^⑫ (kJ · m ⁻² · a ⁻¹)	净生长效率 ^⑬ (G×100/A)
铜锈环棱螺 ^①	515.9359	14.6329	213.5382	270.6084	17.1564	6.0
纹沼螺 ^②	80.7256	3.1793	33.3016	41.4792	2.7655	8.1
长角涵螺 ^③	53.8716	1.9625	22.4120	27.6495	1.8476	7.5
短沟蜷 ^④	109.8905	7.4019	41.6600	57.0269	3.8017	14.0
苏氏尾鳃蚓 ^⑤	572.9614	12.5241	38.3273	517.7302	4.3798	22.7
羽摇蚊 ^⑥	559.5426	8.7667	29.7537	517.7175	3.3047	21.0
大红德永摇蚊 ^⑦	226.5827	4.6093	10.7677	209.8660	1.3397	27.6

① *B. aeruginosa*, ② *A. longicornis*, ③ *P. striatulus*, ④ *Semisulcospira* sp., ⑤ *B. sowerbyi*, ⑥ *C. plumosus*, ⑦ *T. akamusi*, ⑧ Ingestion, ⑨ Production, ⑩ Gross metabolism, ⑪ Egestion, ⑫ Excretion, ⑬ Net growth efficiency

(2)扁担塘大型底栖动物群落的能量流动 由于铜锈环棱螺、长角涵螺、纹沼螺、短沟蜷、苏氏尾鳃蚓、羽摇蚊、大红德永摇蚊等 7 个优势种均为腐生种类,且生物量占这个群落生物量的 95% 以上,因此,它们的能量流动格局基本代表了扁担塘底栖动物群落的能量流动格局,如图 7。

3 讨论

尽管目前对单一种群的能量流动和能量学特性的研究报道较多^[42~44,31],但对群落能量流动的研究资料较为缺乏^[42,45~47],对水体底栖动物群落能流研究报道就更少^[46]。在野外采集的基础上,结合室内模拟野外的情况测量得到的实验数据,构建了典型草型湖泊——扁担塘的能流模式。一方面补充了这一研究领域的资料匮乏,另一方面为了解我国特有的长江中下游诸多草型湖泊结构和功能提供了一手资料和数据,为该类湖泊的可持续发展和利用奠定了理论基础。同时,考虑了特殊动力作用(SDA)这一常被忽略的参量,从本文的结果可以看出,铜锈环棱螺的特殊动力作用平均占其总代谢的 26.5%,是相当大的一部分。因此,在构建种群、群落能流模型时应考虑其中,这样结果才够精确。

同文献中已报道的各种水栖群落相比,扁担塘的研究结果比较适中(表 9),其同化能量较加拿大北极 Oligotrophic lake、美国 Texas Pond 为高,净生长率与瑞典 Oligotrophic lake 接近,但在所有水体中是最低的,这说明扁担塘中的底栖动物把大部分吸收的能量用于呼吸等代谢活动,这可能与生物量占优势的铜锈环棱螺等长生活史物种的代谢模式以及摇蚊、蚯蚓等物种由于从水中取氧而付出大运动量有关。

表 9 一些底栖动物群落能流的比较

Table 9 Comparison of determined annual energy flow in benthic communities				
群落 Community	同化率 A	生产量、生产/ 同化率 $P(P/A)$	呼吸率、呼吸率/ 同化率 $R(R/A)$	资料来源 Source
		(kJ · m ⁻² · a ⁻¹)		
Oligotrophic lake, Sweden	2223.8	418.0(0.19)	1805.8(0.81)	Jonasson, 1972
Sewage lagoon, USA	1826.7	1024.0(0.56)	802.7(0.44)	Kimberle et al. , 1971
Pond, Georgia, USA	1709.6	1362.7(0.80)	764.9(0.20)	Welch, 1976
Silver Spring, Florida, USA	2399.3	1028.3(0.43)	1371.0(0.57)	Odum, 1957
Oligotrophic lake, Canadian Arctic	37.6	12.5(0.33)	25.1(0.67)	Welch, 1976
Pond, Texas, USA	526.7	267.5(0.51)	259.2(0.49)	Benson, 1980
Lake Biandantang, Hubei, China	477.4	53.1 (0.12)	389.7 (0.78)	This study

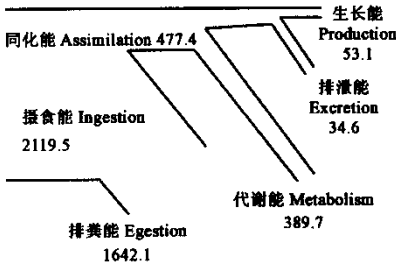


图 7 扁担塘大型底栖动物群落的能量流动(kJ · m⁻² · a⁻¹)

Fig. 7 Energy flow (kJ · m⁻² · a⁻¹) of benthic macroinvertebrate community in Lake Biandantang

References:

- [1] Odum H T. Trophic structure and productivity of Silver Springs, Florida. *Ecol. Monogr.*, 1957, **27**(1): 55~112.
- [2] Benson D J, Fitzpatrick L C. and Pearson W D. Production and energy flow in benthic community of a Texas pond. *Hydrobiologia*, 1980, **74**: 81~93.
- [3] Guan Z H. Morphological parameters and their limnological meaning of Lake Bao'an. Liang Yanling ed. *Resources, Environment and Fishery Mangement of Macrophytic Lakes*. (I), Science Press, Beijing, 1995. 3~15.
- [4] Zhang S Y, Liu R Q. Chemical characteristics and its dynamics of lake water in Lake Bao'an. In: Liang Yanling ed. *Resources, Environment and Fishery Mangement of Macrophytic Lakes*(I), Science Press, Beijing, 1995. 23~47.
- [5] Sameoto D D. Yearly respiration rate and estimated energy budget for *Sigitta elegans*. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 1972, **29**(7): 987~996.
- [6] Paine R T. Energy flow in a natural population of herbivorous gastropod *Tegula funebris*. *Limnol. Oceanogr.*, 1971, **16**(1): 86~98.
- [7] Paine R T. Natural history, limiting factors and energetics of the opisthobranch *Navanax inermis*. *Ecology*, 1965, **46**(5): 603~619.
- [8] Hargrave B T. The utilization of benthic microflora by *Hylella azteca* (Amphipoda). *J. Anim. Ecol.*, 1970, **39**: 427~437.
- [9] Calow P. The feeding strategies of two gastropods, *Ancylus fluviatilis* Mull. And *Planorbis contortus* Linn. In term of ingestion rates and absorption efficiency. *Oecologia*, 1975, **20**: 33~49.
- [10] Heiman D R and Knight A W. The influence of temperature on the bioenergetics of the carnivorous stonefly nymph, *Acroneturia californica* Banks (Plecoptera: Perlidae). *Ecology*, 1975, **56**: 105~116.
- [11] Hunter R D. Growth, fecundity and bioenergetics in three populations of *Lymnaea palustris* in upstate New York. *Ecology*, 1975, **56**: 56~63.
- [12] Marchant R. The energy balance of the Australian brine shimp, *Parartemia zietziana* (Crustacea: Anostraca). *Freshwat. Biol.*, 1978, **8**: 481~489.
- [13] Hynes H B N and Coleman M J. A simple method of assessing the annual production of stream benthos. *Limnol. . Oceanogr.*, 1968, **13**: 569~573.
- [14] Hamilton A L. On estimating annual production. *Limnol. Oceanogr.* 1969, **16**(1): 99~103.
- [15] Benke A C. A modification of the Hynes method for estimating secondary production with particular significance for multivoltine populations. *Limnol. Oceanogr.*, 1979, **24**: 168~174.
- [16] Brinkhurst R O & Jamieson B G M. *Aquatic Oligochaeta Of The World*. Oliver & Boyd, Edinburg, 1971. 860.
- [17] Fisher S G & Likens G E. Energy flow in Bear Brook, New Hampshire: an integrative approach to stream ecosystem metabolism. *Ecol. Monogr.*, 1973, **43**: 421~439.
- [18] Aston R J. The effect of temperature on the life cycle, growth and fecundity of *Branchiura sowerbyi* (Oligochaeta: Tubificidae). *J. Zool.*, 1968, **54**: 29~40.
- [19] Cao Y. Production and functioning in materials cycle of tubificids in Lake Dushuhu. Master's thesis, Institute of Geography, Academia Sinica, Nanjing, 1986.
- [20] Jenderedjian K. Energy budget of oligochaete and its relationship with the primary production of Lake Sevan, Armenia. *Hydrobiologia*, 1996, **334**: 133~140.
- [21] Odum E P & Smalley A E. Comparison of population energy flow of a herbivorous and a deposit-feeding invertebrates in a salt marsh ecosystem. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 1959, **45**(4): 617~622.
- [22] Calow P. The feeding strategies of two gastropods, *Ancylus fluviatilis* Mull. and *Planorbis contortus* Linn. in term of ingestion rates and absorption efficiency. *Oecologia*, 1975, **20**: 33~49.
- [23] Calow P. Ecology, evolution and energetics; a study in metabolic adaptation. *Adv. Ecol. Res.*, 1977, **10**: 1~62.
- [24] Hargrave B T. An energy budget for a deposit-feeding amphipod. *Limnol. Oceanogr.*, 1971, **16**(1): 99~103.
- [25] Zimmerman M C & Wissing T E. Effects of temperature on gut-loading and gut clearing times of the burrowing mayfly, *Hexagenia limbata* in a pond ecosystem. *Int. Ver. Theor. Angew. Limnol. Verh.*, 1978, **19**: 3039~3049.
- [26] Johammsson O E. Energy dynamics of the eutrophic chironomid *Chironomus plumosus* F. *Semireductus* from the Bay of Quite, Lake Ontario. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1980, **37**: 1254~1265.

- [27] Rasmussen J R. Comparison of gut contents and assimilation efficiency of fourth instar larvae of two coexisting chironomids, *Chironomus riparius* Meigen and *Glyptotendipes paripes* (Edwards). *Can. J. Zool.*, 1983, **62**: 1022~1026.
- [28] Marchant R. The energy balance of the Australian brine shrimp, *Parartemia zietziana* (Crustacea: Anostraca). *Freshwat. Biol.*, 1978, **8**: 481~489.
- [29] Bayne B L, Bayne C J, Carefoot T C, *et al.* The physiological ecology of *Mytilus californianus* Conrad. I. Metabolism and energy balance. *Oecologia*, 1976, **22**: 211~228.
- [30] Gardner W S, Nalepa T S & Slavens D R, *et al.* Patterns and rates of nitrogen release by benthic Chironomidae and Oligochaeta. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1983, **40**(3): 259~266.
- [31] Heiman D R & Knight A W. The influence of temperature on the bioenergetics of the carnivorous stonefly nymph, *Acronuria californica* Banks (Plecoptera: Perlidae). *Ecology*, 1975, **56**: 105~116.
- [32] Liu J K. *Ecological Study of Lake Donghu* (I), Science Press, Beijing, 1990.
- [33] Yan Y J. Studies on the Bioenergetics and Secondary Production of Macrozoobenthic Community in Shallow Freshwater Lakes in China. PhD. Dissertation. Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Science, 1998.
- [34] Yan Y J, Liang Y L & Wang H Z. Studies on secondary production of gastropods in Lake Bao'an. I. Annual production of *B. aeruginosa* in Lake Biandantang. *Hydrobiologica Sinica*, 1999, **24**(4): 346~351.
- [35] Yan Y J & Wang H Z. Abundance and production of *Branchiura sowerbyi* (Oligochaeta: tubificidae) in two typical shallow lakes (Hubi, China) *Chin. J. Oceanol. Limnol.*, 1999, **17**(1): 79~85.
- [36] Yan Y J, Liang Y L & Wang H Z. Annual production of five species of Chironomidae (Diptera) in Houhu Lake, a typical algal lake (Wuhan, China). *Chin. J. Oceanol. Limnol.*, 1999, **17**(2): 112~118.
- [37] Yan Y J. Life cycle and annual production of five species of Chironomidae (Diptera) in Biandantang, a typical macrophytic lake (Wuhan, China). *Chin. J. Oceanol. Limnol.*, 2000, **18**(3): 221~226.
- [38] Yan Y J, Liang Y L & Wang H Z. Studies on Production of *Bellamyia aeruginosa* in Houhu Lake. *J. Lake Sci.*, **12** (1): 68~72.
- [39] Yan Y J, Liang Y L & Wang H Z. Studies on production of gastropods in Biandantang. II. Annual production of *Parafossarulus striatulus*. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2001, **23**(4): 346~351.
- [40] Gong Z J, Xie P & Yan Y J. Theories and methods of studies on the secondary production of zoobenthos. *J. Lake Sci.*, 2001, **13**(1): 79~88.
- [41] Yan Y J & Liang Y L. Abundance and production of *Limnodrilus hoffmeisteri* (Oligochaeta: Tubificidae) in an algae-dominated lake, Lake Houhu (Wuhan, China). *Chin. J. Oceanol. Limnol.*, 2002, **20**(1): 81~85.
- [42] Joenasson P M. Ecology and production of the profundal benthos in relation to phytoplankton in Lake Esrom. *Oikos* (Suppl.), 1972, **14**: 1~148.
- [43] Sameoto D D. Yearly respiration rate and estimated energy budget for *Sigitta elegans*. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 1972, **29**(7): 987~996.
- [44] Johannsson O E. Energy dynamics of the eutrophic chironomid *Chironomus plumosus* F. *semireductus* from the Bay of Quinte, Lake Ontario. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1980, **37**: 1254~1265.
- [45] Welch H E. Ecology of *Chironomidae* (Diptera) in a polar lake. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **33**: 227~247.
- [47] Benson D J, Fitzpatrick L C & Pearson W D. Production and energy flow in the benthic community of a texas pond. *Hydrobiologia*, 1980, **74**: 81~93.

参考文献:

- [3] 官子和. 保安湖形态测量学参数及其在湖沼学上的意义. 梁彦龄, 等主编. 草型湖泊资源、环境与渔业生态学管理(一), 北京: 科学出版社, 1995. 3~15.
- [4] 张水元, 刘瑞秋. 保安湖水化学特性及其动态. 梁彦龄, 等主编. 草型湖泊资源、环境与渔业生态学管理(一), 北京: 科学出版社, 1995. 23~47.
- [32] 刘建康. 东湖生态学研究(一). 北京: 科学出版社, 1990.
- [33] 闫云君. 浅水湖泊大型底栖动物生态能量学及生产量的研究. 博士论文, 中国科学院水生生物研究所, 武汉, 1998.
- [34] 闫云君, 梁彦龄, 王洪涛. 保安湖扁担塘螺类生产力的研究. I. 铜锈环棱螺的周年生产量. 水生生物学报, 1999, **24** (4): 346~351.
- [38] 闫云君, 梁彦龄, 王洪涛. 后湖铜锈环棱螺生产力的研究. 湖泊科学, 2000, **12** (1): 68~72.
- [39] 闫云君, 梁彦龄, 王洪涛. 保安湖扁担塘螺类生产力的研究. II. 纹沼螺的周年生产量. 水生生物学报, 2001, **23**(4): 346~351.