

水域生态系的结构和功能*

Jürgen Overbeck

(Max-Planck-Institut für Limnologie, Plön/Holstein, West Germany)

根据 Odum^[1,2] 的著名定义,生态学研究生态系的结构和功能,即研究陆地、海洋和淡水的生物群的生物学及其功能。在 Webster 的“未删节的字典”中,对生态学的定义作了解释,称生态学为“生物及其环境间的模型或关系的总和”。本文将以水域生态系——分层的富营养湖的生态系为例说明,在生态学研究分析这种复杂的系统时有那些方法和可能性,还有那些主要的困难。这些问题尤其可以借生态系的异养部分来说明,所以要特别谈到水生微生物的生态学,这是作者的研究领域。

(一) 历史和定义

生态系的概念要追溯到 Tansley^[3] 的论述。湖沼学是内陆水域的生态系研究,不仅包括湖沼,也包括所有淡水,静止的和流动的水域。生态系是生态学中基本的功能单位,因为它包括了生物和环境两个方面。活的生物体及其无生命的环境不可分割地结合着并且互相影响着。

兹将生态系的主要组分概括如下^[1,2,6]:

1. 无生命组分

① 无机物 (N、P、Fe、S 等),它们在生态系内物质循环中运转。

② 有机化合物(例如蛋白、碳水化合物、腐黑质、类脂、色素、维生素),它们是在生态系中由代谢过程形成的;在通过自溶或排泄释放出来之后,呈溶解的胞外物质,可以发生重要的作用。

③ 气候因子(温度、光、气流、雨雪等)。

2. 生物量

④ 生产者——自养生物,主要是大型植物和浮游植物中的藻类。它们在自由开放的水中(远洋的,参阅 Hutchinson 的术语^[1,6])能够从简单的无机物形成有机化合物。

⑤ 大型消耗者或吞噬者——异养生物,主要是动物。它们同化其它生物或颗粒状的有机物。

⑥ 微型消耗者,主要是异养细菌。它们分解复杂的有机化合物,从而重新形成在食物链中起着重要作用的生物量。

因此,生态系也可以分成通常按时、空划分的两个组分:自养的和异养的组分。我们在下面要特别讨论异养的组分。

这些组分(溶解的物质、物理因子、生物量)都可以根据生态学的定义,按照结构和功能加以区分。例如,

一方面是磷酸盐、氧、铵等在湖中的垂直分层,另一方面是一定的浮游植物对磷酸盐同化的研究、水域不同深度氧交换的研究、铵对硝化作用的影响的研究等。另一个例子是测定湖沼不同深度的温度以了解温度的纵向分布(结构)并计算温度梯度引起的交换过程(功能)。

自养群体或生物量在生态系中的分布(结构)可以用分类的方法、显微镜测定法或消光测定法、叶绿素测定法或蛋白测定法进行调查。该群体的光合作用速度(功能)可以用 $^{14}\text{CO}_2$ 进行测定。

我们首先了解一个典型分层的湖泊的划分,然后用无生命的和有生命的组分研究这个水域生态系的结构。我们选择前面提到的顺序 1—6,但根本不讨论大型动物消耗者。此外,当然不可能只引用文献,而是多次详细阐述一些普遍的规律,尤其要指出我们知识的不足并提出今后研究的重点。

(二) 水域生态系的结构

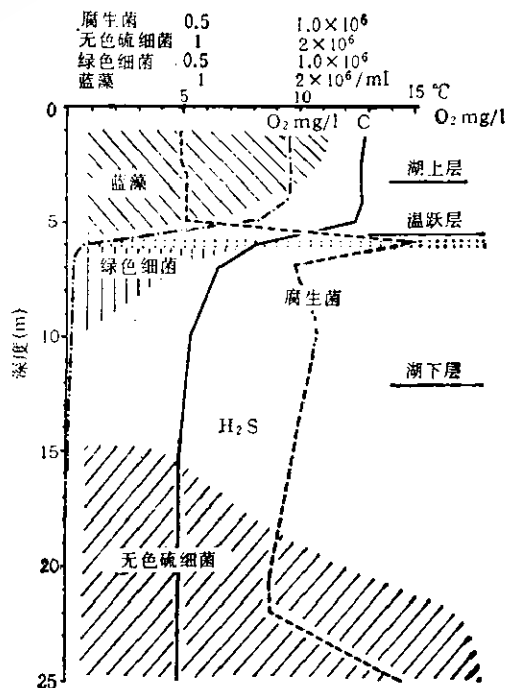


图1 Plüss 湖(东 Holstein)的分层

* 本文为德文,由王修垣同志翻译。

本文着重介绍一个小的东霍耳斯廷 (Holstein) 湖-普鲁斯 (Pluss) 湖。该湖多年来是我们研究的中心,周围为森林防护,直径 400 米,最大深度 29.5 米,呈锥形。

图 1 是比较平缓的、由冰川形成的德国北部“波罗的海”的特征性分层。

该湖的表层水在春季变暖,形成了两层水体,它们在物理和化学上差别很大,并将该湖分成两个完全不同的水层。较暖的、通气的并透光的表层水(湖上层)为浮游植物(还有伴生的异养细菌)定居区。温度曲线强烈的变化(温跃层)标志着向湖下层过渡。在湖上层与湖下层交界区,下沉的浮游植物多少强烈地被分解,这往往表现为异养细菌在温跃层内局部的繁殖。

湖下层是很均一的。尤其是在水体分层后不含氧,并充满了从沉积中产生的硫化氢。通常没有温度梯度。湖下层的上部还有微量的光,上覆的湖上层起着滤光片的作用。细菌叶绿素的主吸收最高峰位于 650 和 1100 nm 之间,以此与浮游绿藻的叶绿素比较,它们偏向长波部分。因此,被绿叶或浮游植物过滤的光对于有色的细菌还可以发生光化学作用。此外,所有细菌叶绿素也在短波光中吸收。

因此,在湖下层上部偶而会出现罕见的、范围鲜明的有色细菌的大量发育。在 Pluss 湖,首先是与绿色细菌:臂状绿区 (*Ancalochloris*) 和梭状绿硫细菌 (*Clothrochloris*)^{22,117} 有关。在此区域已知的还有在深部成层的板硫菌 (*Thiopedia*)¹⁶³ 等。

无光的湖下层充满硫化氢的地方出现了硫化物^[21],它与硫酸盐还原菌[脱硫弧菌 (*Desulfotribrio*)]和硫细菌之间有密切关系。Van Gernerden^[21] 研究过 Pluss 湖的这些情况。往往在湖下层发现许多几乎不为人知的细菌,例如暗线菌科 (Pelonematales) 中的暗线菌 (*Pelonema*)、暗辨菌 (*Peloploca*) 和无色线菌 (*Achroonema*) 等属^[45,317]。普遍认为,不同地区湖下层的种群可能很一致。不管怎样,瑞典的和 Holstein 湖沼中的细菌是一致的。

同时应该指出,湖沼是良好隔离的生活区,在群落生境和定居者之间发生着强烈的相互作用。此外,都知道水的物理特性抑止温度的波动。因而在湖沼生态系统中,温度并不随着所有过程的后果而很快发生变化。

若要分析像生态系统这样很复杂的结构,水域生态系统可能是特别合适的。

1. 无机物: 溶解无机物的分布通常与水域生态系统的结构一样,主要是由湖沼分成湖上层和湖下层决定的。兹举例说明如下。

① 磷酸盐: 在夏季分层时,湖上层的磷酸盐完全被浮游植物利用。从磷酸盐丰富的湖下层补充进来主要是由起着屏障作用的温跃层连接起来的。随着冬季全环流的进行,湖上层又重新补充了磷酸盐(图 2)。

这个很概括的分布图只是相当复杂的过程的示意图。在湖上层,一次只有很少一部分磷酸盐是溶解的无机磷酸盐,例如 Pluss 湖于 1968 年 7 月 11 日在 1—5 米深处只有 PO_4-P $2\mu g/l$ (=溶解磷酸盐总量的 9%),

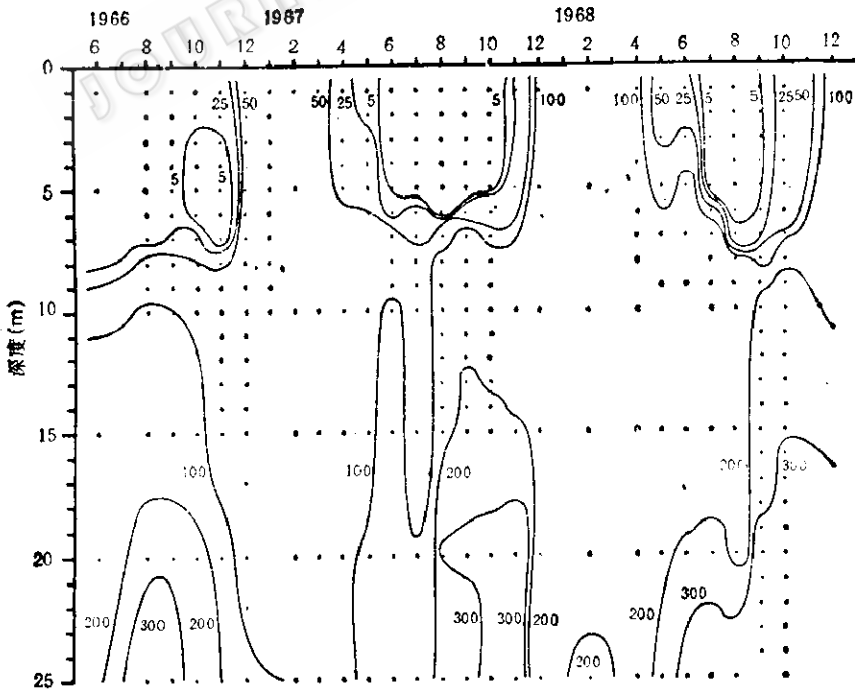


图 2 Pluss 湖 1966—1968 年溶解的无机磷酸盐

在湖下层含 $\text{PO}_4\text{-P}$ $206\mu\text{g/l}$ ($=45\%$)。较多的非无机的溶解磷酸盐是由极不同的低分子和高分子的有机含磷化合物以及溶解成胶态的或吸附在胶体上的结合态磷酸盐(例如腐黑质复合物)所组成^[29]。

无机磷酸盐在湖上层和湖下层之间含量不平衡的原因在于磷-和铁-收支的关联^[6,27]。在水域好气部分以胶态 $\text{Fe}(\text{OH})_3$ 存在的铁都以吸附的方式与溶解的无机磷结合并随着沉淀把磷带到深水中。在无氧的湖下层,当铁还原或者大量形成硫酸亚铁时这种结合物又溶解并释放出无机磷酸盐。从而提高了湖下层溶解磷酸盐总量中溶解无机磷酸盐的含量。

这种铁-磷关系还得到很大的实践意义。它是称为第三级纯化的基础,即在生物法纯化后加入铁盐可以把大约 90% 溶解的磷酸盐从污水中除去^[49]。因为磷酸盐通常起着限制生产的作用,即在浮游植物利用了磷酸盐之后生长停止,所以除去磷酸盐对于保持水域纯度起着重要的作用。

图 3 表示在一分层湖沼的湖上层中磷酸盐和浮游植物的典型状态。在春季,随着光照增加,浮游植物开始发育,溶解的营养物强烈消耗。Pluss 湖在 5 月后半,湖下层的磷酸盐已完全消失(图 2)。其结果是,浮游植物群体突然破坏,释放出大量溶解的有机物。在夏季一定的营养物更新后(对此特别重要的是湖下层和湖上层之间的交换过程),浮游植物的发育(通常是硅藻)在秋季重新发生。

但是,详细看来,这些过程比上述粗略的概括所能想像的要复杂得多。定居的过程年年波动很大,在个别湖沼中浮游植物反而长年不变,尤其是湖下层的区系。值得注意的是,邻近的湖沼中浮游植物区别很大,虽然气候相当,湖盆的形态、营养度和大型植物等也相

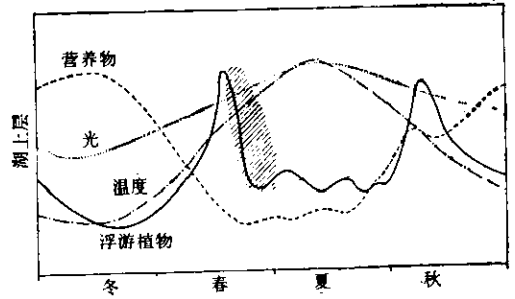


图 3 在一分层湖的湖上层中营养物含量、光、温度和浮游植物的发育

似。很特殊的是毫微浮游生物的演替发展很快,只有频繁的观察才能了解。各种浮游植物群体在不同水深的层次更为复杂。

磷酸盐含量在实质上控制着浮游植物的定居以及依此为转移的食物链的所有层次,如已指出,磷酸盐含量取决于它在 $\text{Fe}(\text{OH})_3$ 上吸附的程度,从而与湖内氧的含量有密切地联系。

② 氧: Pluss 湖氧的概况见图 4。立即可以看出,夏季的湖下层至 5 米深即无氧。在开始分层后即出现氧的强烈消耗,这多半是由甲烷氧化菌的活动造成的^[5]。相当多的氧储备在 5 月已被消耗了。

在不同年份,氧的起始饱和度可能差别很大。有防风林的湖水,在冬季半年的全环流时很少为氧所饱和,在八年调查期间(1964—1971),只在 1966/67 年冬季测得氧饱和值约 90%。1965/66 年冬季,氧饱和度达到 65% 左右。1967/68 年冬季,整个水体的氧饱和度只有 40%。在这一年冬季以及调查期间的其它冬季,50% 一等值线达到 10 米水深。在 10 米以下的湖

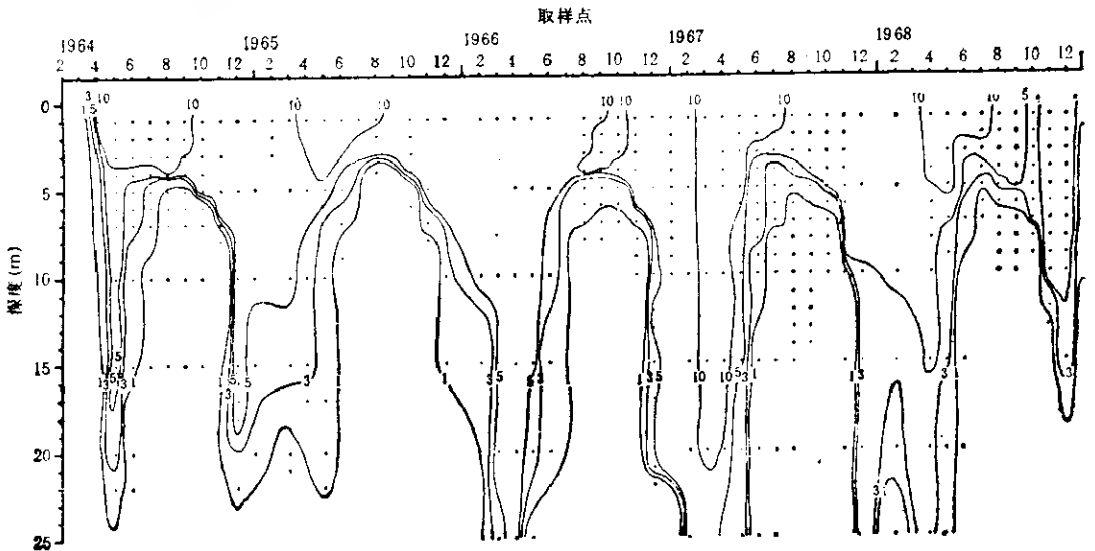


图 4 Pluss 湖 1964—1968 的氧含量

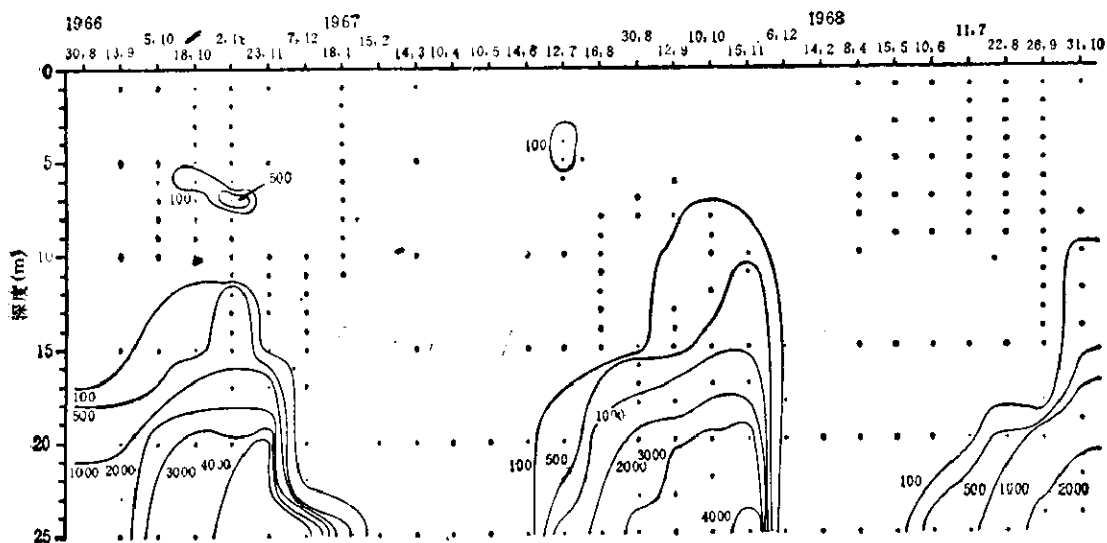


图5 1966—1968年 Pluss 湖内 H_2S 含量

下层(375996立方米=28%水体体积)一直是强烈地不饱和和状态或者无氧。

各年之间的差别实质上是由气候原因造成的。尤其是由于长期冰封造成没有风力混合时,湖内的氧储备不能补充。1968/69年冬季就是这种情况,从12月到4月湖被冰封,所以特别明显。

湖的通气度不同当然会对生态系中不同生物群落的形成和物质循环发生很大影响。例如,在形成硫化氢时,强烈的氧不饱和可能使硫化物迅速发展。湖下层缺乏通气对于营养物的更新有很大作用。

③ 硫化氢:在夏季水静止期,Pluss 湖深处硫化氢形成达4毫克/升。硫化氢的分布是生态系的结构与生物的、尤其是微生物的过程之间复杂依赖关系的典型例子(图5)。

在厌气的湖下层形成的大量 H_2S 是绝对厌气的脱硫细菌,尤其是脱硫脱硫弧菌 (*Desulfovibrio desulfuricans*) 硫酸盐呼吸的最终产物。 H_2S 被厌气的红硫菌 (*Thiorhodaceae*) 和绿杆菌 (*Chlorobacteriaceae*) 用于光还原。参加这一过程的另一群硫细菌是好气的,包括在硫杆菌属 (*Thiobacillus*) 中,它们是无机能营养型,靠氧化还原态硫化物得到能量。

Pluss 湖特别适于研究硫循环的微生物过程。它具有上宽、透光且含硫化物的湖下层,此层通常覆盖以无氧的水层。因此,所有的代谢类型在此湖内均有其单独的群落生境。当厌气的含硫化物区直接与好气区相遇时,即可在交界区发现硫酸盐“层”,例如,Ohle^[23]曾在大 Plön 湖予以证实。

Van Gernerden^[9] 在 Pluss 湖研究过这个问题。在水深15米处,硫酸盐还原菌量最高,同时叶绿素量也最高(772nm = 细菌叶绿素,665nm = 绿色细菌)。从图6可以看出着色细菌和硫酸盐还原菌同时存在。

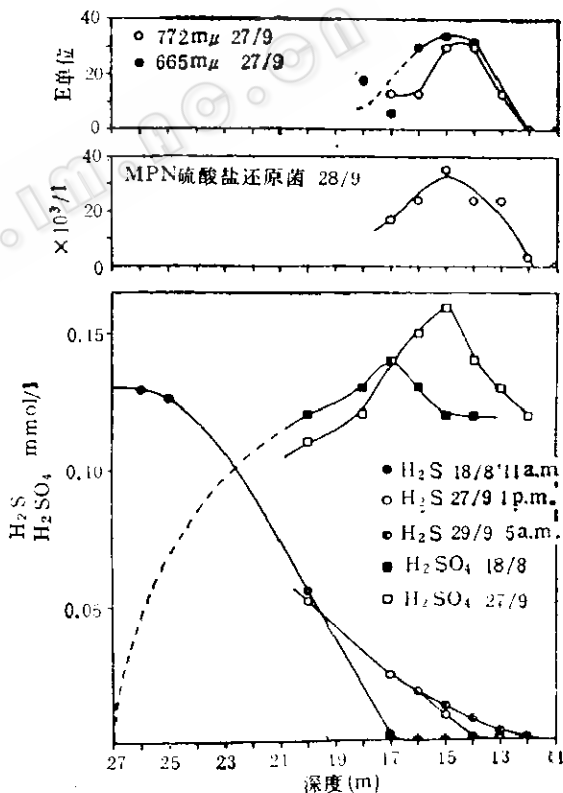


图6 硫化氢、硫酸盐、细菌色素和硫酸盐还原菌于1966年8—9月在 Pluss 湖中的垂直分布

还可看到硫化氢分布的日循环变化:在夜间, H_2S 增加;在白天, H_2S 被细菌光合作用所利用。显然是硫酸盐还原菌在湖的中上层为此过程提供了硫化氢。在厌气区以上, H_2S 被硫细菌氧化。硫化氢在温跃层(图6)出现可归因于在那里强烈进行着蛋白的分解。

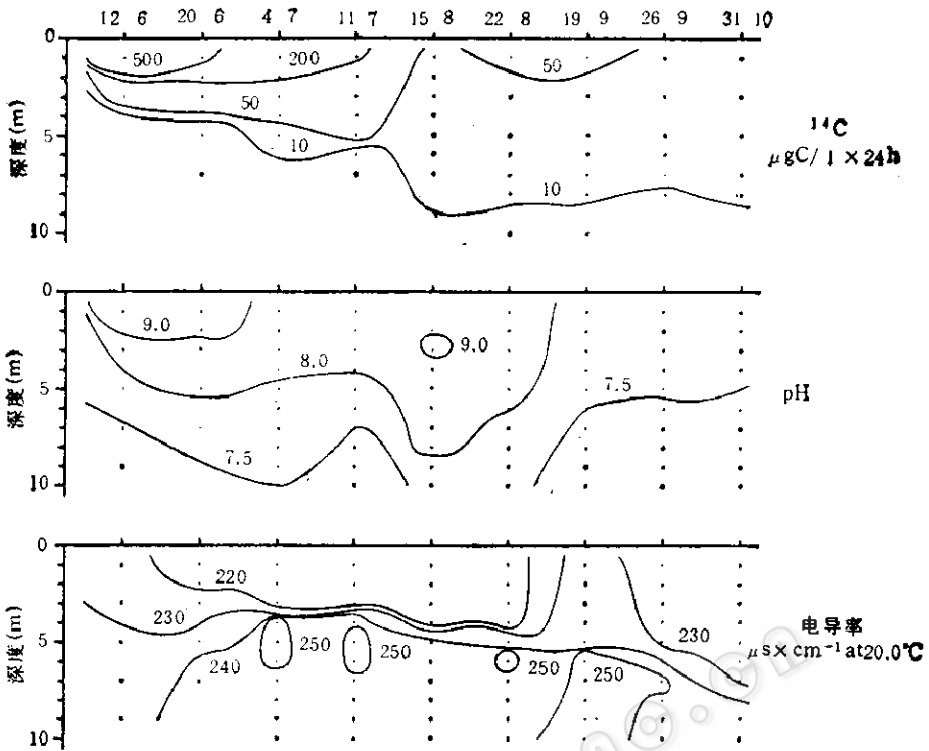


图7 Pluss 湖内光合作用速度、pH 和导电率(1968年)

作为本节的结束,兹以上述化学参数为例,对生态系统的结构概括说明如下。

① 生态系统有固定的结构,在水域,它取决于湖体的形态和水文状况等。

② 研究生态系统的结构,即取得和描述物理和化学参数,是了解生态系统中发生的过程的前提条件。

③ 微生物的作用是非常大的。不了解微生物的代谢过程就不可能认识生态系统的结构和功能。

④ 偶而有人把生态系统与生物体相比较。然而在生态系统中变量比生物多得多,各个结构和功能的相互关系更不明确。因此要防止草率地把生态系统标准化。重要的是研究生态系统的结构和功能。

2. 有机物: 有机化合物的分布也广泛地为代谢过程所控制。图3表示它们受到控制的情况。影线表示浮游植物群体破坏时溶解有机物的释放。例如, Pluss 湖在 1967 年这些过程发生的情况如下。

自 1966/67 年冬季以来,来得基颤藻 (*Oscillatoria redekei* van Goor) 和乌氏颤藻 (*O. utermochlii* J. de Toni) 的混合群体一直保持着。在春季 (5 月至 6 月中旬), 湖表又发育起稠密的柔细束丝藻 (*Aphanizomenon gracile* Lemm.)。

Aphanizomenon gracile 的水华在当地产生了溶解性有机物的富集。从光合作用的强度也可看出这种情况 (图 7)。光合作用同时伴随着 pH 升高(消耗了

HCO_3^-) 和导电率的下降(吸收电解质,消耗溶解的磷酸盐)。

5 月末至 6 月初,没有磷酸盐可供利用,浮游植物死亡,伴随以溶解有机物含量大幅度的提高(达 85 毫克/升)。由碳含量下降可以看出,立即发生了强烈的分解。分解实质上是由细菌造成的,这可以从关系表中看出: 1967 年 6 月, *Aphanizomenon gracile* 溶解的有机物和细菌(薄膜滤器计数)之间的可靠关系为概率 95%。同时,细菌区系中所谓“腐生菌”,即在浓缩的培养基上生长的细菌数量也提高。

为了正确的判断其比例,应把生态系统中本原产生的和从外面加进来的异源有机物区别开。异源的有机物可能是难分解的植物的残渣(落叶),苯环,腐黑质等。异源物质的数量可能大大超过本原物质的数量。湖水中通常只溶有极微量的单糖和双糖^[11]。例如, Pluss 湖中只有葡萄糖微克/升。虽然从该湖四周的森林加进了极多的有机物、低分子量的物质的浓度一直甚微,这肯定是微生物持续活动的标志。

3. 气候因子: 兹以光作为气候因子形成生态系统的例子。

Pluss 湖在 1968—1970 年的平均可见深度为 3.6 米。在夏季浮游植物群体破坏后可见深度有规律地增大(最大深度 7.1 米)。在浮游植物大量发育时小于 1 米。

因此,浮游植物的密度决定着湖内的光气候(图8)。如从图8看到,光强度在所有的光谱段均随深度迅速下降,在蓝光范围下降更厉害。在3米处,全光(Opalglas)、红光和绿光已经不到10%。蓝光部分几乎完全消失。射入中水层的只有照射到水表面的光强度的2%。

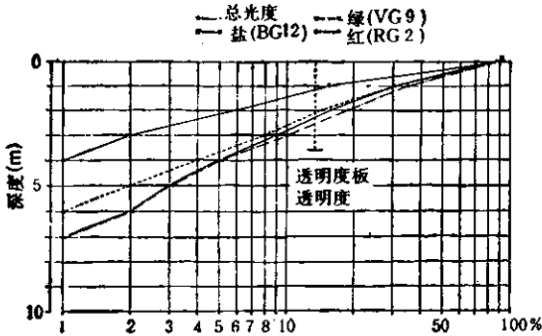


图8 Pluss 湖的光气候

在平均可见深度(3.6米),全光的照度值为5.2%。据 Hutchinson^[16] 的资料,在透明度板消失处(仍在可见深度范围内),光强度约为水表面光强度的5%。因此,在 Pluss 湖测得的可见深度和光强度之间的关系相当于平均值。

光的分布还把光能营养生物限制在湖上层或湖下层的上部,从而对生态系的划分起着决定性的作用。

4. 浮游植物: 如在讨论溶解性有机物时已指出,光能营养的浮游植物实际上也形成生态系的结构。这里只能从这种复合体中挑一些例子,说明浮游植物在生态系结构内的时、空层次。

常常可以确定,在实际上相同的地形、水文和化学

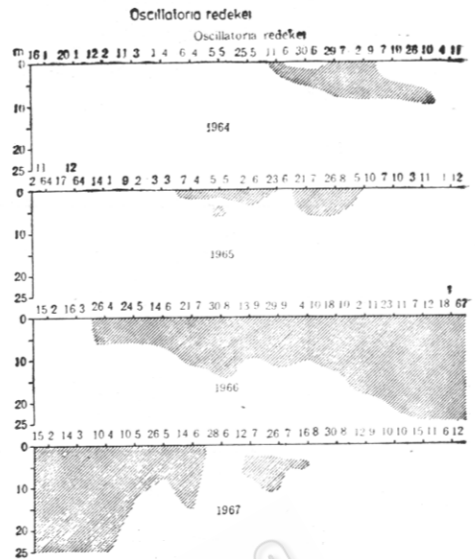


图9 来德基颤藻在 Pluss 湖中的存在 (1964—1967年,水深25m)

条件下,一个地区相邻的湖内可能有很不同的浮游植物群体。有训练的人可以从浮游植物的组成判断出取样的地方。例如,与世界上广泛分布的水华束丝藻(*A. flosaquae*)不同,*Aphanizomenon gracile* 只存在于北欧、中欧和东欧。在 Plön 的水域中,*A. gracile* 只是有规律地和数量较多地发现于 Pluss 湖。Utermöhl^[100] 早已指出了该藻的分布。

A. gracile 也属于在 Pluss 湖浮游生物中有规律存在的藻类。属于这一类的还有早在春季就出现的合

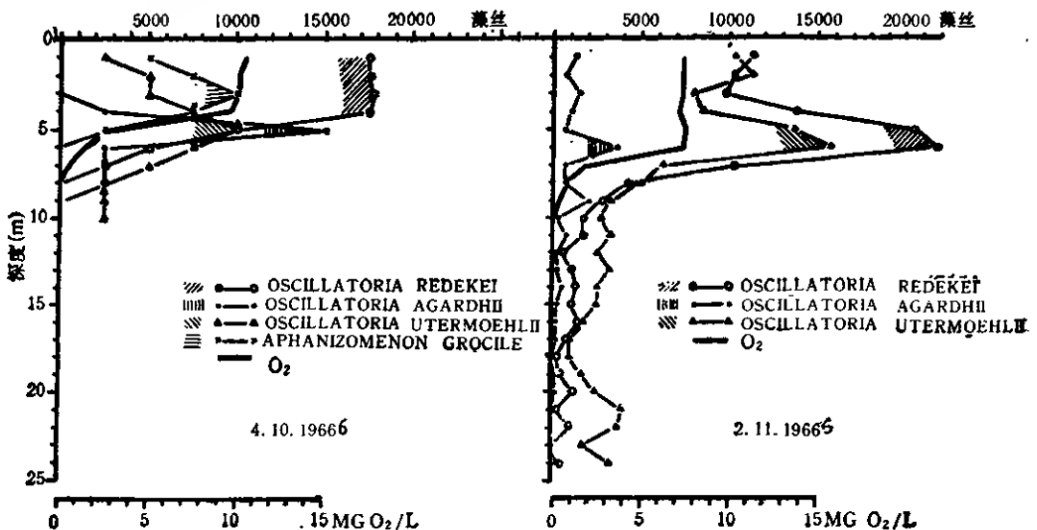


图10 蓝藻在 Pluss 湖中的分层

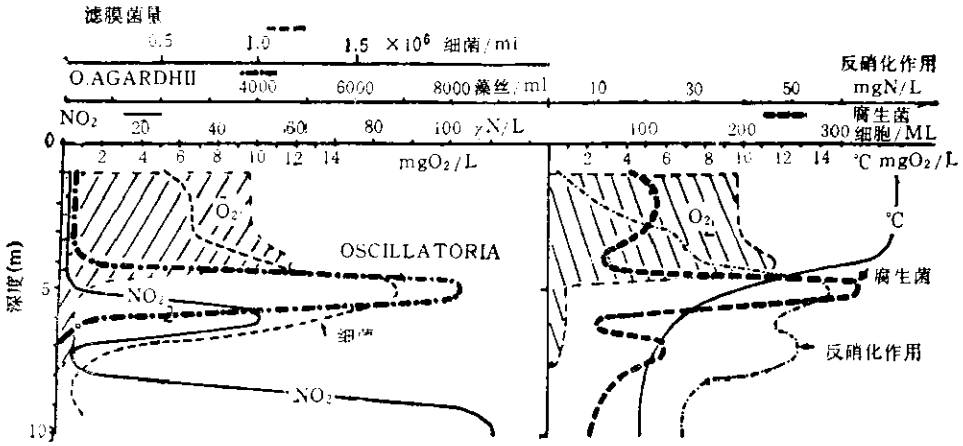


图 11 Pluss 湖的纵剖面

有丰富隐鞭藻 (*Cryptomonaden*) 的鞭毛藻群体。来德基颤藻可列入不规则出现的藻类 (图 9)。

来德基颤藻在 1964/65 年只是偶尔出现,但在 1966 年 4 月至 1967 年 6 月,除了乌氏颤藻之外,该藻反而占优势。1967 年 7 月,它在温跃层下形成弱的群体,然后从浮游植物中大量消失。只是偶尔还能发现个别的藻丝。在其它湖沼中,比例是另一种样子。例如在埃德贝格 (Edeberg) 湖,该藻的存在很有规律。在垂直分布中,来德基颤藻在湖上层形成最高峰往往是在 3—4 米深处,夹在 *Aphanizomenon gracile* Lemm. 之下和 *Oscillatoria agardhii*-浅红颤藻 (*O. rubescens*)-多产颤藻 (*O. prolifica*) 之上。在 1966/67 年冬季,这些藻类有时也形成一致的峰而无多层次的区分。图 10 表示它们分层的状况。

本文只能介绍一少部分关于藻类的时、空分布。关于蓝藻存在的生理原因我们几乎不了解并且只对几种藻进行过单一纯培养的详细研究。

5. 细菌:“细菌”是极其不同的分类群和代谢型的总概念。用选择培养基可以从所提供的各种材料中分离出一定的分类群,研究其存在和出现率并对分离物进行生理学研究。这里不能都予以讨论,它超过了本题的范围。但是应该指出对生态系中异养细菌的功能有意义的典型分布方式 (图 11)。

图中的“腐生菌”是在 Difco B1 培养基上生长的细菌,“细菌”是在薄膜过滤器上直按计数的细菌。图 11 表示 1966 年 8 月 30 日 Pluss 湖的纵剖面。看到的只是 25 米深的湖的上半部。立即可以看出,浮游植物和细菌的一致,因为细菌含量高的水深度也正是浮游植物含量高的地方,这是浮游植物和细菌同步规律的例证。

由明显的温度变化可以看出,温跃层位于 5 米深。在此水深,氧几乎完全被消耗了。尤其值得注意的是,在研究那一天,蓝藻下沉到温跃层下、湖内无氧

的厌气部分。伴随蓝藻的好气菌(异养细菌)通常要与蓝藻有一定的联系,它们在厌气部分需要利用结合态氧代替不再有供给的游离氧进行呼吸。它们利用硝酸盐 (NO_3^-) 中存在的氧。硝酸盐此时被转化成亚硝酸盐(反硝化作用)。与藻类和细菌同时存在的亚硝酸盐最高可以归因于这种反硝化作用。

反硝化作用活性的测定见图 11 右侧,它很清楚地表明了这一点。从图中可以看出,正好在 5—7 米范围内测知硝酸盐含量最高和蓝藻含量最高,也确定了反硝化作用的活性最高^[34]。

图 11 表明细菌在食物链中的重要作用。自养藻类和异养细菌的同时存在以及同化动态和代谢型层次等的研究可以作出结论,溶解的光合作用产物在其形成的地方直接被细菌转化成颗粒状物质加到食物链中,因为细菌可作为草食性浮游动物的饲料。如图 12 所示,现在可以直接讨论细菌的次级生产^[22,35,41]。

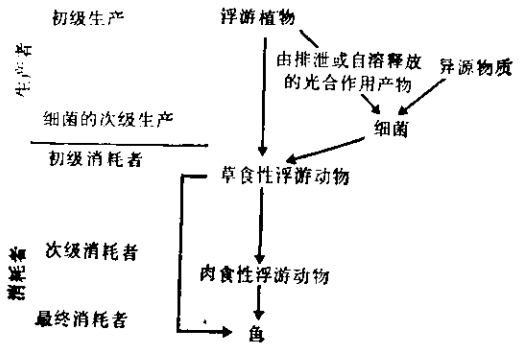


图 12 细菌在食物链中的地位

作为生理的前提条件要求细菌的同化机制很灵活地适应变化的、有一部分是浓度很低的溶解有机物。用酶测定法可以指出,在天然的、即未被污水污染的湖水中,葡萄糖的浓度在微克范围。因此可以期待,水生

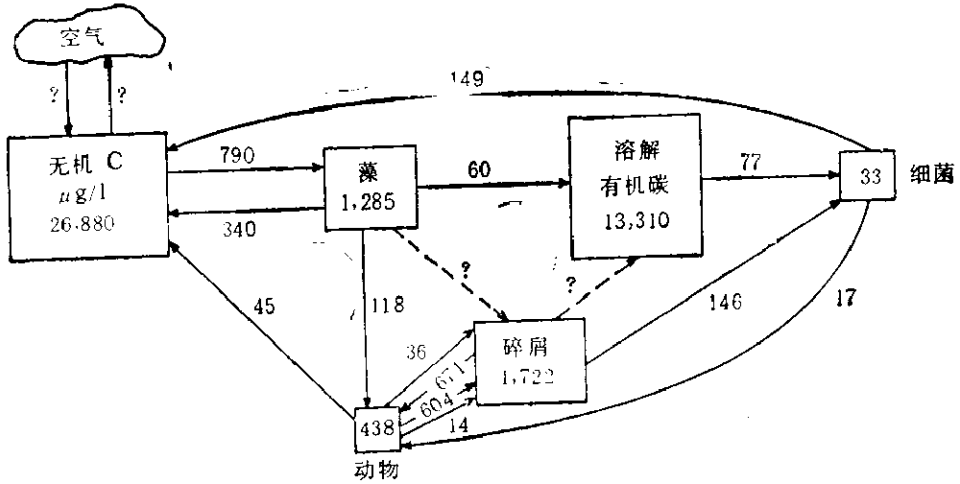


图 13 密执安州 Frains 湖 1 米深处碳的流程
方块中的数字:日出时 C 的浓度,箭头上的数字: 24 小时的交换速度 ($\mu\text{g/l}$)

细菌的底物亲和力相当高。我们研究的结果表明,实际上就是如此。

水生细菌显然是一群特性化的细菌,具有高的底物亲和力,能把大量溶解的有机物快速的变成食物链中可用的物质。这可以从细菌的次级生产水平相当高中看到^[16]。

这些例子表明,生态系统结构的研究是了解复杂功能所必需的前提条件。此外也可以看到,结构往往可以为试验研究提供功能关系的重要指示,从而也为试验的安排提供重要的指示。

(三) 水域生态系统的功能

根据 Odum 的意见^[26],从功能的观点出发,最好对生态系作下列分析:

1. 营养物质循环 (最重要的营养物质的生物地球化学循环)。
2. 食物链(最重要的营养物质的路径,从初级生产者到最终消耗者)。
3. 生物的时空分布和生产。
4. 能量循环。
5. 调节机制(控制论)和数学模型。

图 13 是碳的流程。这是在弗兰斯 (Frains) 湖受光区个别深度用放射性碳测定 24 小时内各种碳化合物的交换。在试验期间交换速度呈“恒态”。值得注意的是,藻类和无机碳之间的交换速度超过所有其它含碳化合物的交换。应该提到 Odum^[27] 为这些流程使用的符号。添上热值即可得到能量循环^[27]。

可以富有成效地并有指导意义地利用整个生态系或其一部分的物质-或能量循环了解生态系的功能。另一种方法是,不把工作的重点放在循环上,而是试图通过试验了解物质循环的基础——生理机制。我们称这个研究方向为生物化学生态学。其出发点是,研究

水生细菌和浮游藻类的代谢和酶体系对于最终得到代谢和环境相互关系的总概念具有重要的意义。Alexander^[11]的综述:“土壤微生物的生物化学生态学”使我们进一步确定了这个研究方向。文中关于这个研究领域的导言几乎均可作为我们研究方向的释义:

“对生物化学生态学有兴趣的微生物学家研究天然生境中微生物与其环境的生物化学关系以及微生物群体内的生物化学关系。以前对生物化学生态学注意不够,虽然试验室内微生物生物化学和描述生态学等许多方面的科学文献大大增加。然而,随着对土壤生态系统认识的深入发展,随着关于底土微生物区系的特性和行为的浩瀚信息的存在,对微生物和环境间的相互作用的兴趣已急剧增加”。

“陆地环境微生物的描述研究仍然具有重要的意义;虽然关于土壤生境中藻类、原生动物或高等细菌和放线菌的存在、特点和丰度的信息太少,但是现在已经掌握了为创造和描述对微生物生态学适用的生物化学参数所需的技术,或者可以从已有的方法中发展”。

在试验方案中,我们不是描述或测定湖内总的物质循环,而是首先只从物质循环中抽出最小的可为试验了解的局部问题进行研究,然后考虑到整体对结果作出结论。

湖沼生态系的异养微生物的特殊性之一在于,微生物引起的代谢过程极为迅速,并且微生物会对环境参数的变化直接作出反应。因为在所有的试验装置中都会发生这类条件变化——仅仅从生态系中取样就是一种严重的干扰——微生物事实上根本不是生态学的研究对象。Odum^[26]在他的“生态学基础”中也指出了这一点。在这些情况下,我们不能连接成有规律的时空过程,而只是描述观察的情况。这决不意味着,这类观察不是所有进一步研究的前提条件,而是意味着,

在进行正确的阐述之前，常常必需对这些条件作批判地分析。

这些困难当然不仅是细菌生物群落会碰到，而是普遍存在的，例如，许多受到批评的瓶装试验，在瓶内演示湖内发生的一定的物质变化过程。但是，在细菌水平上，这些困难极大。取样几乎不会使浮游植物样品发生改变，并且从样品中可以分离和培养出一一定的浮游植物，对于细菌样品则是不可能的。由于生态系中细菌功能的研究特别困难，就提高了生态系结构，即细菌分布模型(总数和各种代谢型)研究的意义。因此，经常受到诋毁和强烈怀疑其价值的细菌计数得到了新的意义。把细菌的分布模型与相应的环境参数模型(非生物的和生物的)偶联起来可以指出生态系中细菌的功能，这些可以成为试验研究的出发点。

兹以磷酸盐代谢的生态学作为功能研究的例子予以阐述。

溶解的总磷酸盐的转化，即吸收和放出的过程可以分钟计^[11]，尤其是在只有微量磷酸盐的时候。例如，在 Einsele^[12]，Elster^[13] 和 Grim^[12] 以前研究 Boden 湖时与现在的情况不同，在各个季节和地点于湖上层均测不到溶解的磷酸盐。计算水深 1 米以上形成的浮游植物量及其磷酸盐消耗量共需转化 P 200—300mg。这些磷酸盐在连续的循环中往往呈结合态，所以不易测出。根据 Elster 和 Einsele^[13] 的意见称之为生物群落间的循环。

图 14 表示这些复杂过程的概况。显然，磷酸盐的释放只有一部分是由细菌的水解和细胞的自溶产生的，而更多的是通过浮游动物或植物，尤其是浮游植物排出的。这样释放出来的磷酸盐量可能是很可观^[11]。

溶解的无机和有机磷酸盐的吸收和放出是该循环的重要机制。关于主动释放的生理过程几乎不了解。因此只简述一些吸收磷酸盐的生态问题。

看来，吸收磷酸盐基本上是个主动的过程^[17]。前面谈到，水域中很大一部分磷酸盐不是无机态而是有机态，所以要谈到利用它们的机制。细菌可能有三种可能：

1. 无机磷酸盐的主动运输；
2. 结合态磷酸盐在被表面磷酸酯酶分解后被吸收^[13]；
3. 结合态磷酸盐不事先分解被吸收^[14]。

因此，各种溶解的无机和有机磷酸盐可被细菌迅速地吸收。

藻类也能吸收多数有机磷酸盐化合物^[5, 18, 21]。根据 Kuenzler^[20] 的意见，可以按照吸收有机磷酸的情况将藻类分成三群：

1. 利用葡糖-6-磷酸像利用无机磷酸盐一样好。
2. 在供给葡糖-6-磷酸时推迟吸收磷酸盐。

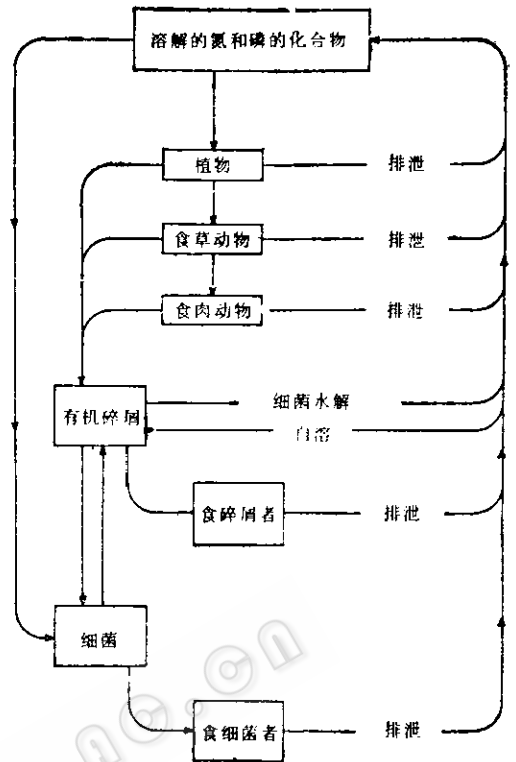


图 14 磷和氮在水域生态系内的交换和再生

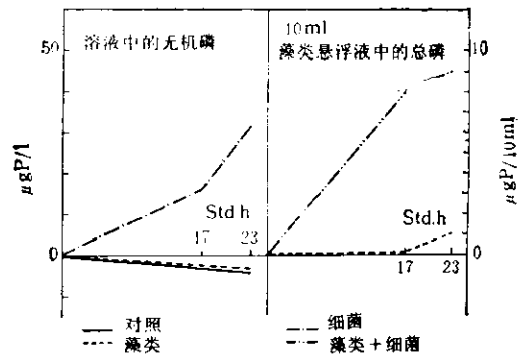


图 15 24 小时缺氧的四尾栅列藻 276-4-e 在加入或不加入大肠杆菌悬液的情况下对甘油磷酸钠的利用

3. 不能利用葡糖-6-磷酸作为磷源。

Kuenzler^[21] 后来指出，对溶解有机磷化合物的吸收与细胞表面的磷酸酯酶或释放出的磷酸酯酶的活性相当。

在吸收机制和分类属性之间显然没有关系。例如，根据 Gelloway 和 Krauss^[9] 的资料，有些小球藻 (*Chlorella*) 株可能吸收焦磷酸和葡糖-6-磷酸。在分离的细胞壁中可检测到高活性的磷酸单酯酶。对四尾栅列藻 (*Scenedesmus quadricauda* 276-4-c)，只有将细菌加入到单一纯培养物中以后才能吸收结合态的

有机磷(图 15)。藻类和细菌的这种结合可以在栖息地起作用,使各种磷化物成为可利用的。无须指出,磷酸盐的主动吸收当然是以很复杂的方式与代谢联系着。Simonis 等^[44]指出,随着磷酸盐浓度提高,明显促进了纤维藻 (*Ankistrodesmus*) 对磷酸盐的吸收。Kyllin^[23] 在栅列藻 (*Scenedesmus*) 主动吸收磷时观察到磷酸盐和硫酸盐离子的竞争运输链中同一富能的中间产物。此外应该指出,应用动力学参数描述磷酸盐吸收的特性很成问题,因为大多数磷酸化机制是平行进行^[44]。

再举一些值得注意的专门与磷酸盐吸收的生态学有关的结果。Rodhe^[41] 在关于浮游植物的生理-生态学的基础研究中确定,高浓度磷酸盐可抑制浮游植物生长。各个种之间区别很大。在用硝酸盐作氮源时, *Scenedesmus quadricauda* 在磷酸盐浓度为 500 微克 P/l 时能生长,在 1 毫克 P/l 时生长也未被抑制,而加入 5 微克 P/l 即强烈抑制金藻 (*Chrysophyceen*) 中的散枝轮囊藻 (*Dinobryon divergens*) 和美洲幅尾藻 (*Uroglena americans*)。此外,磷的利用在天然水和培养基之间也不同。在天然水中,美丽星杆藻 (*Asterionella formosa*) 的下限浓度和抑制浓度低得多(在湖水中浓度范围为 1—50 微克 P/l,在培养液中为 10—500 微克 P/l)。

Mühler^[42] 在限定磷酸盐的恒化器单一种纯培养物中查明,一种菱形藻 [*Nitzschia actinastroides* (Lemm.) van Goor] 的饱和常数(K_s)为 0.4 微克 P/l。而斜生栅列藻 (*Scenedesmus obliquus*) 的饱和常数高得多,为 1.5 毫克 P/l (据 Eichhorn), 引自 [24, 1c]。这些研究还指出,不同的浮游藻类对磷酸盐的需求水平也不同。

微生物细胞磷酸盐馏分的研究可以提供它们在栖息地磷酸盐代谢的其它情况。可以指出,在方法上也很有可能了解浮游植物的磷酸盐馏分^[32]。

Scenedesmus 细胞最重要的磷酸盐馏分无疑是酸不溶的“7 分钟磷酸盐”,即用冷的三氯醋酸不能从细胞中提取出来,但用热的 $n\text{HCl}$ 水解 7 分钟能释放出来的磷酸化合物。三氯醋酸不溶解的磷酸盐基本上是由多磷酸盐组成的。多磷酸盐的形成是早已知道并经常记载的浮游植物磷酸盐贮备的生理基础^[10]。只有考虑到细胞的磷酸盐库存才可能了解水中磷酸盐的浓度和产生的生物量(细胞数、轻重等)之间的关系。

在栖息地研究的结果表明,与在光照-黑暗交替的培养物中相同,在室外(部分)同步的群体中细胞本身酸不溶的“7 分钟磷酸盐”和稳定的磷酸盐也呈现着有规律的相对应的变化。此外,可看到 *Scenedesmus* 细胞定期的分泌磷酸盐^[30, 31],而 *Chlorella* 似乎没有这种现象^[46]。

Krause^[19] 拟定了一种测定浮游生物磷酸盐馏分

的方法,“单瓶法”,不需要更换玻璃瓶,也不需要过滤。用这种方法有可能对磷酸盐代谢的生态学有更深入的认识,大大超过至今的测定结果。

由于存在着游离的、溶解的磷酸酯酶^[33],它们在释放结合态磷酸盐中起着重要作用^[39],使湖内磷酸盐平衡更为复杂。曾发现,湖水中游离酶的浓度与浮游植物和细菌互相关联(图 16)。尤其是在浮游植物的主要分解区——中水层,磷酸单酯酶的活性突然出现是藻类细胞破坏时释放出该酶的标志,更详细的情况见 Reichardt^[39]。Berman^[43] 在研究金乃瑞特(Kinneret, 以色列)湖中浮离磷酸酯酶时发现,湖上层中磷的总量有 30—60% 是在 3—6 天内水解的。

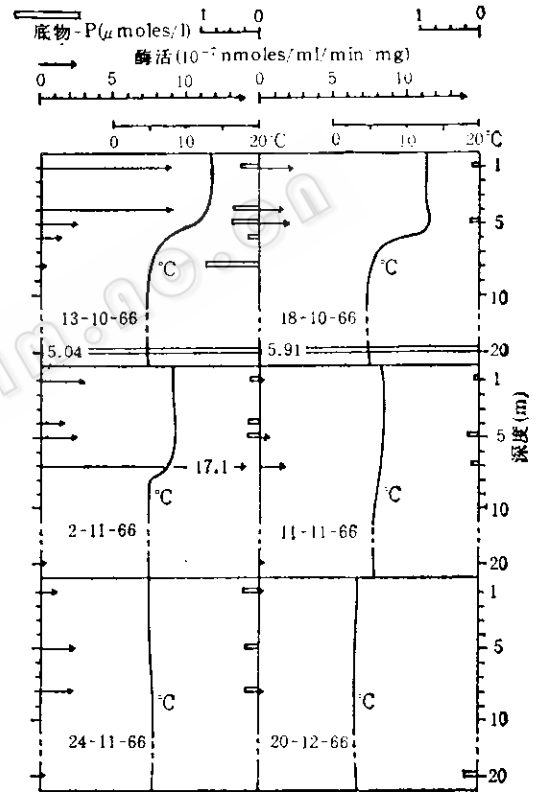


图 16 Pluss 湖中碱性 p -硝基苯磷酸盐-磷酸单酯酶的活性变化($10^{-7}\text{nmol/ml/min/mg}$ 蛋白)

最近,用超滤法(超滤设备按 Strohmaier, Sartorius, Göttingen) 富集湖水中游离的溶解酶取得成功。目前正在研究纤维素酶以描述分解过程的特点^[33]。

磷酸盐生态学的概论中指出,深入了解生态系统的功能只有对每个过程进行详尽的生理-生化研究才能得到。我们在这方面的研究还处在开始阶段。浮游植物对有机物的同化动力学范围很大,异养生产的问题、生态系统中无机化能营养代谢(只提出一些领域)等至今尚

未详细地研究,它们对于了解诸如能量流等问题具有重要的意义。

由此可见,生态系内结构和功能的研究为实验生物学的许多领域提供了许多值得注意的问题。

(四) 结语

水域生态学可以按结构和功能进行划分。物理、化学和生物学因子及其相互关系的研究表明,生态系是稳定的结构。生态系结构的研究是了解生态系内发生的过程的前提条件。生态系内微生物代谢过程的意义是很重要的。

从功能的观点出发,生态系可以按照营养循环、食物链、生物的分布模式和生产、能量循环和调节机制来划分。以磷酸盐为例说明了生态系中的代谢过程并指出,通过各个阶段的生理-生化研究有可能分析复杂的过程。

参 考 文 献

1. Alexander M: *Ann. Rev. Microbiol.*, **18**: 217—252, 1964.
2. Anagnostidis K et al.: *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, **79**: 163—174, 1966.
3. Baas-Becking L G M: *Ann. Bot.*, **39**: 613—650.
4. Berman T: *Limnology and Oceanography*, **15**: 673—674, 1970.
5. Chu S P: *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **26**: 285—295, 1946.
6. Einsele W: *Arch. Hydrobiol.*, **29**: 664—686, 1986.
7. Eister H J et al.: *Intern. Rev. Hydrobiol.*, **35**: 522—585, 1937.
8. Galloway R A et al.: In: *Microalgae and photosynthetic Bacteria (Spec. Issue of Plant and Cell Physiol.)*, 569—575, 1963.
9. Gemerden H van: *On the bacterial Sulfur Cycle on Inland Waters*, 110 S. Diss. Leiden, 1967.
10. Gessner F: In: *Handb. Pflanzenphysiol.*, ed. by W. Ruhland, Vol.4, Springer, Berlin, Göttingen, Heidelberg, 1958, pp. 179—232.
11. Gorlenko V M et al.: *Mikrobiologija*, **40**: 1035—1039, 1971.
12. Grim J: *Intern. Rev. Hydrobiol.*, **39**: 193—315, 1939.
13. Harold F M et al.: *J. Bact.*, **89**: 1262—1270, 1965.
14. Hayashi S. et al.: *J. biol. Chem.*, **239**: 3098—3105, 1964.
15. Hoskins I K: *J. Amer. Water Works Ass.*, **25**: 867—877, 1935.
16. Hutchinson G E: *A Treatise on Limnology. Vol. I. Geography, Physics, and Chemistry*, 1015 S., John Wiley and Sons, New York, 1957.
17. Jennings D H: *The Absorption of Solutes by Plant Cells*, 204 pp., Oliver and Boyd, Edinburgh and London, 1963.
18. Johannes R E: In: *Adv. microbiol. of the Sea*, 203—213, 1968.
19. Krause H R: *Arch. Hydrobiol./Suppl.*, **28**: 282—290, 1964.

20. Kuenzler E J: *J. Phycol.*, **4**: 156—164, 1965.
21. Kuenzler E J: *J. Phycol.*, **6**: 7—13, 1970.
22. Kusnetsov S J et al.: *Verh. intern. Ver. Limnol.*, **16**: 1493—1500, 1966.
23. Kylin A: *Z. Pflanzenphysiol.*, **56**: 70—80, 1967.
24. Müller H: *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, **83**: 537—544, 1970.
25. Odum H T et al.: In: *The Structure and Function of Fresh-Water Microbial Communities*, ed. by J. Cairns jr., Div. Monograph 3, Virginia Polytechnic Inst. and State Univ., 1970, pp. 1—29.
26. Odum E P: *Fundamentals of Ecology*, third ed., 574 pp. W. B. Saunders, Philadelphia, London, Toronto, 1971.
27. Ohle W: *Naturwissenschaften*, **25**: 471—474, 1937.
28. Ohle W: *Vom Wasser*, **21**: 13—32, 1954.
29. Olsen S: In: *Chemical environment in the aquatic habitat*. Proc. I. B. P. -Symp. Amsterdam, 10-16. 10. 1966, N. V. Noord-Hollaandsche Uitgevers Maatschappij-Amsterdam, 1967.
30. Overbeck J: *Arch. Hydrobiol.*, **58**: 162—209, 1962.
31. Overbeck J: *ibid.*, **41**: 11—26, 1962.
32. Overbeck J: *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, **76**: 276—286, 1963.
33. Overbeck J et al.: *Arch. Hydrobiol.*, **60**: 107—114, 1964.
34. Overbeck J: *Umschau, H.*, **19**: 587—592, 1968.
35. Overbeck J: Proc. UNESCO-IBP-Symp. on Productivity Problems of Freshwaters, 227—237, 1971.
36. Overbeck J: *Umschau, H.*, **11**: 358, 1972.
37. Pringsheim E G: *Farblose Algen. Ein Beitrag zur Evolutions-forschung*, 471 S., C. Fischer, Stuttgart, 1963.
38. Provasoli L: *Ann. Rev. Microbiol.*, **12**: 279—308, 1958.
39. Reichardt W et al.: *Nature*, **216**: 1345—1347, 1967.
40. Reichardt W et al.: *Hydrobiologia*, **38**: 377—394, 1971.
41. Rigler F H: *Limnol. Oceanogr.*, **9**: 511—518, 1964.
42. Rodhe W: *Symbol. Bot. Upsaliensis* 10, No.1, 149 pp., 1948.
43. Saunders G W: In: *The Structure and Function of Fresh Water Microbial Communities*, ed. by J. Cairns jr., Res. Div. Monograph 3, Virginia Polytechnic Inst. and State Univ., 1970, pp. 31—45.
44. Simonis W F et al.: *Vorr. Ges. Geb. Bot. N. F.*, **1**: 139—148, 1962.
45. Skuja H: *Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsal. Ser. IV*, **18(3)**: 465 S., 1965.
46. Soeder C J: *Arch. Hydrobiol./Suppl.*, **38**: 1—27, 1970.
47. Sorokin Ju I: *Mem. Ital. Idrobiol. Suppl.*, **13**: 187—205, 1965.
48. Tansley A G: *Ecology*, **16**: 284—307, 1935.
49. Thomas E A et al.: *Gas-Wasser-Abwasser*, **50**: 179—190, 1970.
50. Utermöhl H: *Arch. Hydrobiol., Suppl.*, **5**: 524 S., 1925.
51. Weinmann G: *Arch. Hydrobiol./Suppl.*, **37**: 164—242,

(下转第 332 页)

(上接第 361 页)

1970.

52. Winberg G G: Symbols, units and conversion factors in studies of fresh water productivity, Intern. Biol. Programme, Sect. PF(Productivity of Fresh-Waters), 23 pp.

IBP

53. Central Office, London, 1971.
54. Wunderlich M et al.: Enrichment of enzymes from lake water by ultrafiltration(im Druck).