

底栖动物次级生产力研究的理论与方法

龚志军¹ 谢平^{1*} 阎云君²

(1:中国科学院水生生物研究所,中国生态系统研究网络东湖湖泊生态系统试验站,

淡水生态与生物技术国家重点实验室,武汉 430072;

2:华中理工大学生命科学与技术学院,武汉 430074)

提 要 底栖动物是淡水生态系统的—个主要组成部分,在渔业和环境科学上均有重要的理论意义和广泛的应用前景,本文综述了国外在底栖动物次级生产力研究中的理论和—方法,重点阐述了底栖动物次级生产力的计算方法、P/B系数、生产量以及影响次级生产力的因素,并总结了目前该领域的一些新进展,以期为国内相关研究提供参考和借鉴。

关键词 底栖动物,次级生产力,P/B系数,体长频率法

分类号 Q958.8

底栖动物(Zoobenthos)是指生活史的全部或大部分时间生活于水体底部的水生动物类群,是水生态系统的—个重要组成部分.在通常的研究中,—般将不能通过0.5mm孔径筛网的个体称为大型底栖动物(Macrozoobenthos),主要由水栖寡毛类、软体动物和水生昆虫及其幼虫等大型无脊椎动物组成.底栖动物生态学研究对象以大型底栖动物为主.底栖动物在水生态系统中起着多种作用,除加速水底碎屑的分解、调节泥水界面的物质交换及促进水体的自净等作用外,还是水生态系统食物链的重要环节.底栖动物取食浮游生物、底栖藻类和有机碎屑等,本身又被经济水产动物(如鱼类)所食,其生产量被认为与渔业的产量紧密相关.在湖泊富营养治理方面,许多科学家把摇蚊等底栖动物视为过多营养物质(特别是磷)的有效去除者,因为在水体中的摇蚊幼虫具有密度大、能摄食消化的沉积碎屑量大、成虫羽化后绝大多数留在陆地上的特点^[1].因此,研究底栖动物的生产力,不仅可为了解水生态系统中的物质和能量动态提供帮助,还可为解决水体富营养化及渔业持续发展提供理论基础.目前国外许多学者在河流和湖泊广泛开展了底栖动物次级生产力的研究,但国内在这方面的研究尚属起步阶段,仅有零星的研究报告^[2-6].本文介绍了底栖动物次级生产力概念、研究方法P/B系数、生产量以及进展,旨在为国内的研究同行提供参考.

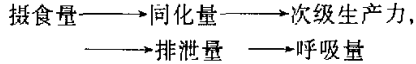
1 次级生产力的概念

生物生产力已经被定义了多次,但其基本含义还是一致的,即“单位时间、单位面积或体积生物有机体有机物质(或能量)的增加量”^[7],—般分为初级生产力和次级生产力.次级生产力指的是动物和异养微生物通过生长和繁殖而增加的生物量或储存的能量.从能量学的角度来看,次级生产力与摄食量、同化量、排泄量以及呼吸量存在着以下密切关系:

• 国家重点基础发展规划项目(G 200046802)及中国科学院知识创新项目(KZCX2-403)联合资助.

收稿日期:2000-08-15;收到修改稿日期:2000-09-22.龚志军,男,1974年生,博士研究生.

•• 通讯作者



次级生产力可以用湿重、干重、无灰分干重、碳含量、氮含量或能量含量等来表示。从理论上来说,按能量测定是最真实、最合理的,最具有可比性,特别是在进行生态系统的能流分析时更应如此。但在实际的研究中受条件限制,大多数底栖动物的次级生产力常用干重或无灰分干重表示。有时因研究需要,以下的一些转换比例常被利用:1g干物质 = 6g湿重 = 0.9g无灰分干重 = 0.5g碳 = 20.9kJ能量^[8]。当然这些比例因季节、年龄和性别等而变化,因此在换算时应注意这些变化,否则结果的可靠性将难以保证。

2 次级生产力计算方法

计算底栖动物次级生产力的方法可追溯到1919年,Boysen-Jensen^[8]在研究海洋无脊椎动物生产力时运用了一种在现在被称为减员累计的方法(Removal-summation method)。另一种现在被称为瞬时增长法(Instantaneous growth method)的基本原理为Clarke等^[9]、Ricker^[10]和Allen^[11]所建立;随后Allen^[12]扩展瞬时增长法的思想,发展了Allen曲线法(Allen curve method)。

尽管有不少研究次级生产力的方法被发展起来,但直到最近几十年,底栖动物次级生产力的研究工作才被较多重视起来。20世纪70年代早期乃至后来生产力研究工作的蓬勃兴起很大程度上应归功于国际生物学计划(IBP)的实施,而一种更为简洁的测算初级生产力的方法——体长频率法(Size-frequency method)的出现也大大促进了该领域的发展。据Benke^[13]的统计,至90年代初期,仅河流底栖动物次级生产力的估算材料已超过2000份,并且其研究工作向着深层次方向发展。

2.1 常用的一些计算方法

底栖动物次级生产力常用的计算方法可分成两种类型:同生群法,包括减员累计法、增长累计法、瞬时增长法和Allen曲线法四种,以及非同生群法,主要包括体长频率法。其中瞬时增长法也可用于非同生群法。当对某一种群使用一些方法(如作体长频率分布图)能被区分出在一定的时间跨度内具有明确的同生群分布,可选用同生群法计算其次级生产力,如不能区分,则应选用非同生群法。

2.1.1 同生群法 四种同生群法密切相关,可按照实际情况选择使用。使用时都需要对所研究种群的整个生活史时间范围内作定时定量的采样工作,采样频率因生活史的长短而异。一种典型的情况是对于一年一代的底栖动物,则至少需要每月定期采样;对于其他一年多代或多年一代的类群,采样频率则相应地增加或减小。四种方法可通过图形方式加以比较说明。

图1表示假定的一种水生昆虫个体生长和存活曲线,其同生群生长发育具同时性。在某一段时间 Δt 内,连续的数据点理论上应表示为由于死亡率导致的密度减少和由于生长导致的平均个体生物量增加。在任一采样日的生物量等于 $N_t \times W_t$ (N 为密度, W 为个体平均体重,以下同),整个同生群的生产力则等于曲线下的面积,如果没有死亡,生产力则为 $N_0 \times W_f$ 。四种同生群法的不同之处表现为计算曲线下面积的方法上,理论上结果应很接近。

最简单的计算方法是Allen曲线法,当利用同生群数据拟合出如图1的曲线后,曲线下的面积可用求积器或方格纸直接量出,也可拟合出指数方程,再求面积。

在某一采样期间 Δt 内的次级生产力等于由幸存到 $t + \Delta t$ 时的个体的生物量(在图 1 中的面积 Z), 加上 Δt 期间死亡个体的生物量(面积 Y), 面积 $Z + Y$ 就可以表示为 $\bar{N} \times \Delta W$, 整个同生群的生产力即为若干个时间间隔 Δt 内的生产力之和, 在数值上约等于曲线下的面积, 这个方法被称为增长累计法, 公式表示为 $P = \sum \bar{N} \times \Delta W$.

减员累计法与增长累计法非常相似, 其计算的值为在某一样本间隔 Δt 内损失的生产力(例如由于捕食作用导致的死亡), 在图 1 上表现为 $X + Y$ 的面积, 可表示为 $\bar{W} \times \Delta N$, 整个同生群的生产力即为所有时间间隔 Δt 内的生产力之和, 公式为 $P = \sum \bar{W} \times \Delta N$. 从图中可明显看出, 减员累计法与增长累计法所得的最后结果应完全相同, 只不过计算的角度不同.

瞬时增长法假设了种群个体生物量以指数式增长, 在 Δt 时间间隔内, 其瞬时增长率 $g = \ln(W_{t+\Delta t}/W_t)$, 因此在这一时期的生产力为 $g \times \bar{B}$ (\bar{B} 为 Δt 时间间隔内平均生物量), 其同生群的生产力 $P = g_1 \bar{B}_1 + g_2 \bar{B}_2 + \dots + g_f \bar{B}_f$.

2.1.2 非同生群法 然而, 更多的底栖动物种类其生长发育没有表现出明显的同时性, 同生群方法在这种情况下就很难被应用, 体长频率法的提出弥补了这个空缺, 其最初的设计思想是用来估算一群体长和生长发育时间均不同的水生昆虫生产力^[14]. 然而这个方法经 Hamilton^[15] 和 Benke^[16] 的一些修正, 可用于单个种群或具有相似体长和生长发育时间的几个共存种群的生产力计算. 目前体长频率法是使用最广泛的一种方法, 据 Benke^[13] 对 159 份河流大型无脊椎动物生产力研究工作的统计, 67.4% 的工作采用了这个方法.

体长频率法的基本思路是把一批从野外获取的样本数据组织成一系列平均体长频率分布图, 并把它视为是一个假定同生群生长发育的结果, 然后用类似减员累计的方法进行生产力估算, 操作过程用具体的例子可以非常清楚说明. 表 1 的数据来自 Waters 和 Crawford^[7] 对 *Ephemera subvaria* 这一水生蜉蝣目昆虫为期一年的采样, 根据情况人为地分为十个体长组, 计算时的基本过程与减员累计法相似, 相邻体长组之间生物量损失值表示为 $\bar{W} \times \Delta N$. 在把所有体长组的生物量损失值相加之间, 每个值必须乘上体长组数 10, 因为体长频率法假定了一年的生长发育期间存在着与体长组数相同的同生群. 理论上相邻体长组之间的生物量损失值都应大于 0, 但由于采样误差, 计算过程中生物量损失值有可能小于 0, 负值不应包含在计算之内.

如果底栖动物的同生群生长发育时间不是一年, 所有体长组的生物量损失值之和只能被称为未被校准的生产力, 要获取最终结果须乘上一个校准因子 $365/\text{CPI}$. CPI (Cohort Production Interval, 同生群生产时限) 指的是一个同生群完成生长发育所需的时间, 获取它的途径

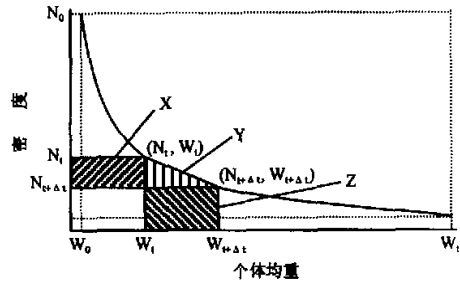


图 1 一种水生昆虫的假定个体生长和存活曲线(仿 Benke^[11])

Fig. 1 Growth and survivorship curve for a hypothetical aquatic insect (cited from Benke^[11])

主要有两条:从野外采样数据推测出或从实验室生长培养实验中估计.上例中 *E. subvaria* 的生产力即为各项体长组的生物量损失值之和(未被校准的生产力)与校准因子 1.2 的乘积.

表 1 体长频率法测算 *Ephemerella subvaria* 的周年生产力*

Tab. 1 Calculation of annual production of *Ephemerella subvaria* using size-frequency method

体长组 (mm)	密 度 (ind./m ²)	体均重 (mg)	生物量 (g/m ²)	减员数 (ind./m ²)	减员个体均重 (mg)	生物量损失值 (g/m ²)	生产量 (g/m ²)
0-1	217	0.06	0.01	-324	0.15	-0.05	-0.5
1-2	541	0.24	0.13	-147	0.62	-0.09	-0.9
2-3	688	1.0	0.69	216	1.95	0.42	4.2
3-4	472	2.9	1.37	286	4.25	1.22	12.2
4-5	186	5.6	1.04	108	7.35	0.79	7.9
5-6	78	9.1	0.71	61	11.10	0.68	6.8
6-7	17	13.1	0.22	-1	15.35	-0.02	-0.2
7-8	18	17.6	0.32	14	20.05	0.28	2.8
8-9	4	22.5	0.09	3	25.75	0.08	0.8
9-10	1	29.0	0.03	1	29.0	0.03	0.3

* 平均生物量 4.61g/m²;未校准的年生产量 34.6g/m²;年 P/B 系数 9.0;校准后的年生产量 41.5g/m².

2.2 其他方法

除了以上一些常用的方法,几种简化的方法因能更便利地估算生产力,也常被推荐使用.主要有:(1)P/B 系数法.生产力可由年均生物量进行估计,即年均生产力=年均生物量×P/B 系数. Waters^[8]指出,既然同生群 P/B 系数是一个相对恒定的值(约为 5),对于一年一代的种类型年 P/B 系数可定为 5,其他世代类型种类的年 P/B 系数可用 CPI 校准因子进行调节.另外 P/B 系数也可从文献中获得.对于缺少种群数据而又需估算生产力来说,P/B 系数法不失为一种理想的替代手段,不过使用时须注意其局限性.虽然 P/B 系数具有相对稳定性,但一般只限于在相同或类似的生境下,在不同的生境中由于受到的各种理化因子(特别是温度)作用,P/B 系数可能表现出较大的变异性,因此在使用时应考虑到环境因子对它的影响,否则结果将出现较大的误差.(2)最大生物量法.一些法国研究人员研究发现无论是河流还是湖泊中的种类,其生产力与一年中观察到的最大生物量存在着比例关系,一般接近于 1.5^[8,17].这个方法的困难在于如何获得最大的生物量,而且方法本身还需要更多实验来验证.(3)T²/10 法,T 为湖底年均水温(°C). Johnson 和 Brinkhurst^[18]认为年 P/B 系数与水温之间存在函数关系,年 P/B 系数大致等于 T²/10.这个方法的确简化了生产力的计算,但明显过于粗糙.温度虽与生产力的关系非常密切,然而不是唯一的影响因素.(4)P/E 系数法(P 为生产力,E 为水生昆虫羽化量). Speir 和 Anderson^[19]的研究表明一些蚊的 P/E 系数表现较为稳定,多数在 4-5 之间变动,其他研究者^[20,21]也在这方面作了许多细致的工作.在一些底栖动物采样困难的水生生态系统中,采集水生昆虫羽化量来估计其生产力可能是唯一的替代方法.

3 P/B 系数与生产力

P/B 系数又称为周转率,是指在一定的时间内种群或群落的生产力与平均生物量的比值。研究底栖动物的生产力须区分同生群 P/B 系数和年 P/B 系数。同生群 P/B 系数是指一个同生群的生产力与其整个生长发育期间的平均生物量之比,不论生活周期的长短,其系数相对较为稳定(约为 5)。年 P/B 系数为年生产力与年均生物量的比值,它与个体发育速度直接相关,其值较同生群 P/B 系数不稳定。目前在已见到的报道中极端高的值为生活在美国 Satilla 河一些摇蚊的年 P/B 系数,许多种类超过 100^[22];而一些生活史较长的软件动物的年 P/B 系数仅为 0.1-0.2^[8,23]。底栖动物的年 P/B 系数虽然变化很大,但还是存在一定的规律性:一年一代的种类年 P/B 系数的峰值出现在 4-5 之间;一年两代,峰值出现在 5-6 之间;一年多代,年 P/B 系数分布较分散,但主要在 3-13 区间均匀分布;两年一代,峰值出现在 2-3 之间;多年一代的种类年 P/B 系数较小,峰值主要在 0-1 之间变动^[8]。年 P/B 系数与同生群的 P/B 系数关系密切,可用公式表示为:年 P/B 系数 = 同生群 P/B 系数 × 365/CPI, 365/CPI 也可用一年的世代数较为粗略地代替。

底栖动物的周年生产量无论是单一种群还是整个群落其变幅都较大。目前已报道的单一种群生产力最高的值为苏格兰 Loch 湖一种摇蚊幼虫 *Glyptotendipes barbipes* 的生产力,可达 162g/(m²·a)(干重)^[24],而最小值为英格兰泰晤士河一种软体动物 *Planorbis contortus* 的生产力,仅 0.017g/(m²·a)^[23]。估算整个底栖动物群落的年均生产力的工作远落后于测算单个种群生产力的工作,而且大多数研究工作集中于河流,其年生产力变幅约为 0.152-612g/(m²·a)。无论是河流还是湖泊中,底栖动物群落周年生产力在 50g/(m²·a)左右可以被认为是较高的估计。

4 影响次级生产力的主要因素

环境因子对底栖动物次级生产力的影响作用是一个十分复杂的论题,表现为不仅因子众多,而且各个因子对底栖动物中不同类群的作用是不一致的,加之在不同的底栖环境中因子有不同的影响作用,因此至今尚未有一个较全面的理解,一般文献中探讨的内容主要从以下几个方面来进行阐述。

4.1 温度

在食物和其他环境条件适宜的条件下,在一定的温度范围内(一般在 0-25℃),升高温度可加快底栖动物的生长发育速度,缩短周转率,进而提高生产力^[25]。Menzie^[26]在实验室不同温度下培养林间足摇蚊(*Cricotops sylvestris*)时发现该种在 15℃ 时完成幼虫发育需 28d,而在 22℃ 仅需 10d。其他的一些室内研究也有同样或相似的发现^[27-29]。在野外同样的情况也能被发现,如 Rosenberg 等^[30]在近北极的环境中发现一些摇蚊幼虫在夏季温暖的季节中生长非常迅速,有时可完成一代甚至更多,而到寒冷的月份完全停止生长。

4.2 溶氧

许多深水湖泊或其他遭受有机污染的水体中底质环境的溶氧常处于相对较低水平,这对于生活在这种环境中的底栖动物来说,溶氧明显地成为它们的限制因子。有关水体溶氧水平与底栖动物生产力关系的研究报道不多见,普遍的认识是溶氧对生产力有负的影响^[31-33]。

4.3 底质

无论在湖泊还是河流,底质的特性与组成都是一个影响底栖生物的重要环境因子。例如, Resh^[34]发现溪流中毛翅目幼虫的生产力与底质的平均颗粒度呈正相关;而 Hamill^[35]在加拿大的 Ottawa 河中研究表明一种软体动物 *Posidium casertanum* 在中等颗粒度的底质中有最高的生产力。在湖泊中,底质有机质的含量较底质的颗粒组成对于底栖动物生产力有更大的影响,一般认为,有机质丰富、颗粒较小(如淤泥)的底质中底栖动物生产力较高,但有机质过于丰富反而导致底质环境缺氧,底栖动物生产力明显下降。

4.4 食物

食物的质或量对底栖动物的生长有着直接的影响,并最终影响到生产力的大小。Stout 等^[36]发现一种生活于 Michigan 河的一种摇蚊 *Brillia flavifrons* 取食新鲜植物叶子较取食衰败叶子具更高的生长速率。Storey^[37]在食物中增加富含氮的植物组织的比例也提高了摇蚊 *Eukiefferiella ilkeyensis* 的生长率。氮也不是唯一一种促进生长的食物成分, Ward 等^[38]在进行一个比较实验时发现即便食物中氮很高,如果 ATP 含量较低,摇蚊的生长表现得较为缓慢。在湖泊等静水生态系统中,底栖动物的次级生产力受到浮游植物的强烈影响^[39], Welch 等^[40]甚至认为可用浮游植物的生产力来预测底栖动物的次级生产力。在河流中类似的情况也同样发生,如 Tokeshi^[41]发现摇蚊的生产力动态明显地受到硅藻季节性的影响。

4.5 生物间的相互关系

生物间的相互作用对生产力的影响较为复杂,一般从竞争和捕食两方面分别进行讨论。竞争在种内或种间均可发生,其结果往往是造成低质量的摄食条件和生存空间、低下的生长发育速率,最终对生产力造成负面作用。在捕食对生产力的作用方面,许多的研究结果往往不一致。一些研究报告认为捕食作用减少底栖动物的生物量,对生产力有不同程度的限制作用;而另外一些实验结果显示,鱼类或其他无脊椎动物等捕食者对底栖动物的生物量或生产力影响非常小甚至没有什么影响。Kajak^[42]则认为捕食作用可能减小了初级消费者对食物和空间的竞争,由此可能促进底栖动物生长率的提高,进而刺激生产力增长,然而这种作用是很难从野外的研究中得到定量。捕食作用可能的确降低了底栖动物的现存量,但由此刺激底栖动物生长率的加快却可促使生产力的提高,两者此消彼长程度不同可造成不同的结果,这可能是不同研究实验得出不同结果的原因。

4.6 底栖动物的个体大小

以上所述的影响底栖动物生产力的因素都属于外部因子,目前已有少量的研究集中于一个内部因子——底栖动物个体大小对生产力的影响方面,具体的研究主要从底栖动物个体大小与世代数以及个体生长率的关系进行。已发表的关于摇蚊的研究结果表明小个体摇蚊(如 *Corynoneura*, *Thienemanniella*, *Eukiefferiella* 和 *Tanytarsus* 等属)一年往往具有多代,世代互相重叠,而一些大个体的摇蚊(如 *Chironomus* 和 *Tokunagayusurika*)一年只有一到两代或更少^[25]。当然这个趋势也并不是绝对的,如 Mclanchland 等^[43]在热带非洲一个临时性的水塘里就发现大个体的 *Chironomus imicola* 的世代时间(12d)比小个体的 *Polypedium vanderplankii* 的(35d)明显短。关于个体大小与生长率的关系,已有的研究则一致显示他们之间存在着明显的负相关。

5 底栖动物生产力生态学的新进展

底栖动物生产力生态学的研究从二十世纪一、二十年代开始,在六、七十年代曾有过一个蓬勃发展的时期,在其后的时期里这个领域的研究向着深层次方向发展,研究内容已单纯从估算 P/B 系数以及底栖动物种群或群落水平的次级生产力,转入到探寻一般性的规律上来。在已积累较多的种群次级生产力数据的基础上,一些研究者提出不少次级生产力与生物量、个体重量、水温以及其他一些因子的模型关系式。Plante 和 Downing^[44]综合 160 多份资料,提出以下模型表达式: $\log P = a + b \log B + cT + d \log W$ (P : 生产力; B : 平均生物量; T : 环境温度; W : 个体均重)。Benke^[13]利用这个公式对摇蚊、双翅目、蜉蝣目、蜻蜓目、软体动物、环节动物等类群的生产力进行回归分析,结果发现在 14 个模型中, R^2 值除了摇蚊等于 0.87,其余均大于 0.9,表明模型具有很高的预测能力。基于生产力与生物量的直线关系, Benke^[13]在上述公式基础上又提出关于 P/B 系数的模型公式: $\log P/B = a + cT + d \log W$,同时他对上述类群的 P/B 系数也进行了回归分析,虽然存在少数例外,多数昆虫纲类群的单个模型和综合模型都显示 P/B 系数与温度正相关,与个体均重负相关,然而多数模型的 R^2 小于 0.5。尽管利用生产力模型能大大地节省时间和减少财力,但不少研究者对此持审慎态度,理由之一是认为模型中的 R^2 相对较低,很大部分方差不能由温度和个体均重来解释,表明还有其他不少因子(如食物的质和量,环境压力等)对生产力有较大的影响作用;另一方面,作为建立模型的基础,许多用于分析和研究的生产力数据的可靠性也存在不小的问题。由此可见,关于底栖动物生产力的一般性规律仍需更深入的研究和探讨。

另一个有关底栖动物生产力新进展表现在以次级生产力为基础结合食性分析等方法来评估食物对生产力的贡献率以及构建食物网等方面^[45-47]。不少底栖动物学家们较早就开始评估底栖动物在水生态系统物质循环和能量流动中的作用,但对它们进行定量研究时却存在着很大的难题。自二十世纪八十年代以来,少部分研究者在准确测算底栖动物次级生产力的基础上,吸收并发展了脊椎动物(如鱼类)定量食性分析方法,同时结合生物能量转化资料,开始尝试构建底栖动物微型食物网。限于条件的限制,在食性分析中一般只有六种食物成分被考虑:植物碎屑、细小的无定型碎屑、真菌类、丝状藻、硅藻和无脊椎动物。在获取各类食物在底栖动物食物中的比例后,根据同化率和净生产率推算出各种食物对底栖动物生产力的贡献率,最后由底栖动物生产力以及各食物对生产力的贡献率就可以构建出底栖动物的定量微型食物网。通过这个微型食物网,各种底栖动物与上述六种食物以及相互之间的营养关系就能较明确地表现出来。利用生产力和食性分析等方法相结合的手段构建底栖动物微型食物网虽然存在不少缺憾,如食物的同化率和净生产率为推测所得,可靠性存在不少疑问,但它仍不失为一种分析底栖动物在水生态系统作用的很好尝试。遗憾的是,这项工作目前仅在河流中进行,而且研究对象多数限于毛翅目昆虫幼虫。在国内,计算次级生产力的工作尚处于起步阶段,无论是从深度还是广度,我国底栖动物生产力生态学研究与国外存在较大差距,只有增加投入,加大研究力度,才有可能赶上国际先进水平。

参 考 文 献

- 1 Tokeshi M. Production ecology. In: Armitage P, Cranston P S, Pinder L C V, eds. The Chironomidae: The biology and ecol-

- ogy of non-biting midges. London: Chapman & Hall, 1995. 269 - 296
- 2 Liang Y L. Annual prediction of *Branchiura sowerbyi* (Oligochaeta: Tubificidae) in the Donghu Lake, Wuhan, China. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 1984, 2:273 - 281
 - 3 陈其羽. 武汉东湖铜锈环棱螺种群变动和生产量的初步观察. *水生生物学报*, 1987, 11(2):117 - 130
 - 4 Yan Y, Wang H. Abundance and production of *Branchiura sowerbyi* (Oligochaeta: Tubificidae) in two typical shallow lakes (Hubei, China). *Chinese Journal Oceanology Limnology*, 1999, 17:79 - 85
 - 5 Yan Y, Liang Y, Wang H. Annual production of five species of Chironomidae (Diptera) in Houhu Lake, a typical algal lake (Wuhan, China). *Chinese Journal Oceanology Limnology*, 1999, 17:112 - 118
 - 6 闫云君, 梁彦龄, 王洪涛. 武汉后湖铜锈环棱螺的周年生产量. *湖泊科学*, 2000, 12(1):68 - 72
 - 7 Waters T F, Crawford G W. Annual production of a stream mayfly population: a comparison of methods. *Limnology and Oceanography*, 1973, 18:286 - 296
 - 8 Waters T F. Secondary production in inland waters. In: Macfadyen A, ed. *Advances in ecological research*. London: Academic Press, 1977, 91 - 164
 - 9 Clarke G L, Edmondson W T, Ricker W E. Mathematical formulation of biological productivity. *Ecological Monographs*, 1946, 16:336 - 337
 - 10 Richer W E. Production and utilization of fish populations. *Ecological Monographs*, 1946, 16:373 - 391
 - 11 Allen K R. Some aspects of the production and cropping of freshwaters. *Transaction of the Royal Society of New Zealand*, 1949, 77:222 - 228
 - 12 Allen K R. A study of a trout population. *New Zealand Marine Department Fisheries Bulletin*, 1951, 10:1 - 238
 - 13 Benke A C. Concepts and patterns of invertebrate production in running waters. *Verh Int Verein Limnol*, 1993, 25:15 - 38
 - 14 Hynes H B N, Coleman M J. A simple method of assessing the annual production of stream benthos. *Limnology and Oceanography*, 1968, 13:569 - 573
 - 15 Hamilton A L. On estimating annual production. *Limnology and Oceanography*, 1969, 14:771 - 782
 - 16 Benke A C. A modification of the Hynes methods for estimating secondary production with particular significance for multivoltine populations. *Limnology and Oceanography*, 1979, 24:168 - 171
 - 17 Potter D W B, Learner M A. A study of the benthic macro-invertebrates of a shallow eutrophic reservoir in South Wales with emphasis on the Chironomidae (Diptera); their life-history and production. *Archiv fur Hydrobiologie*, 1974, 74:186 - 226
 - 18 Johnson M G, Brinkhurst R O. Production of benthic macroinvertebrates of Bay of Quinte and Lake Ontario. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 1971, 28:1699 - 1714
 - 19 Speir J A, Anderson N H. Use of emergence data for estimating annual production of aquatic insects. *Limnology and Oceanography*, 1974, 19:154 - 156
 - 20 Catro L B. Ecology and production biology of *Agapetus fuscipes* Curt. At Brietenbach 1971 - 1972. *Archiv fur Hydrobiologie*, 1975, 45(suppl.):307 - 375
 - 21 Illies J. A new attempt to estimate production in running waters. *Verh Int Verein Limnol*, 1975, 19:1705 - 1711
 - 22 Benke A C, Arsdall T C V, Gillespie D M, et al. Invertebrate productivity in a subtropical blackwater river: the importance of habit and life history. *Ecological Monographs*, 54:25 - 63
 - 23 Mann K H. Use of the Allen curve method for calculating benthic production. In: Edmondson W T, Winberg G G, eds. *A manual on method for the assessment of secondary productivity in fresh waters* (IBP Handbook No. 17). Oxford and Edinburgh: Blackwell Scientific Publications, 1971. 160 - 165
 - 24 Kimerle R A, Anderson N H. Production and bioenergetic role of the midge *Glyptotendipes barbipes* (Staeger) in a waste stabilization lagoon. *Limnology and Oceanography*, 1971, 16:646 - 659
 - 25 Armitage P, Cranston P S, Pinder L C V. *The Chironomidae: The biology and ecology of non-biting midges*. London: Chapman & Hall, 1995. 225 - 268
 - 26 Menzie C A. Production ecology of *Cricotopus sylvestris* (Fabricius) (Diptera: Chironomidae) in a shallow estuarine cove. *Limnology and Oceanography*, 1981, 26:467 - 481

- 27 Graham A A, Burns C W. Production and ecology of benthic chironomid larvae (Diptera) in Lake Hayes, New Zealand, a warm-monomictic eutrophic lake. *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie*, 1983, **68**:351 - 377
- 28 Ladle M, Welton J S, Bass J A B. Larval growth and production of three species of Chironomidae from an experimental recirculating stream. *Archiv fur Hydrobiologie*, 1984, **102**:201 - 214
- 29 Hauer FR, Benke A C. Rapid growth of snag-dwelling chironomids in a blackwater river: the influence of temperature and discharge. *Journal of North American Benthological Society*, 1991, **10**:154 - 164
- 30 Rosenberg D M, Wiens A P, Saether O A. Life history of *Cricotopus bicinctus* and *c. mackenziensis* (Diptera: Chironomidae) in the For Simpson area, Northwest Territories. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 1977, **34**:247 - 253
- 31 Dermott R M, Kalf J, Leggett W C, *et al.* Production of Chironomus, Procladius, and Chaoborus at different levels of phytoplankton biomass in Lake Memphremagog, Quebec-Vermont. *Journal of Fisheries Research Board of Canada*, 1977, **34**:2001 - 2007
- 32 Jonasson P M. Zoobenthos of lakes. *Verh Int Verein Limnol*, 1978, **20**:13 - 37
- 33 Brylinsky M. Estimating the productivity of lakes and reservoirs. In: Lecren E D, Lowe-McConnell, eds. The functioning of Freshwater Ecosystems, IBP 22. Cambridge: Cambridge University Press. 1980.
- 34 Resh V H. Habit and substrate influences on population and production dynamics of a stream caddisfly, *Ceraclea ancylus* (Leptoceridae). *Freshwater Biology*, 1977, **7**:261 - 277
- 35 Hamill S E, Qadri S U, Mackie G L. Production and turnover ratio of *Pisidium casertanum* (Pelecypoda: Sphaeriidae) in the Ottawa River near Ottawa, Canada. *Hydrobiologia*, 1979, **62**:225 - 230
- 36 Stout R J, Taft W H. Growth patterns of a chironomid shredder on fresh and senescent tag alder leaves in two Michigan streams. *Journal of Freshwater Ecology*, 1985, **3**:147 - 153
- 37 Storey A W. Influence of temperature and food quality on the life history of an epiphytic chironomid. *Entomologica Scandinavica* (supplement), 1987, **29**:339 - 347
- 38 Ward G M, Cummins K M. Effects of food quality on growth of a stream detritivore, *Paratendipes albimanus* (Meigen) (Diptera: Chironomidae). *Ecology*, 1979, **60**:57 - 64
- 39 Tudorancea C. Studies on Unionid population from the Crapina-Iijila complex of pools (Nanube zone hable to mundating). *Hydrobiologia*, 1972, **39**:527 - 561
- 40 Welch H E, Jorgenson J K, Curtis M F. Emergence of Chironomidae (Diptera) in fertilized and natural lakes at Saqvaquac, N. W. T. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 1988, **45**:731 - 739
- 41 Tokeshi M. Resource utilization, overlap and temporal community dynamics: a null model analysis of an epiphytic chironomid community. *Journal of Animal Ecology*, 1986, **55**:491 - 506
- 42 Kajak Z. Role of invertebrate predator (mainly Procladius sp.) in benthos. In: Murray D A, eds. Chironomidae. Ecology, Systematic, Cytology and Physiology. (Oxford: Pergamon Press, 1980, 339 - 347
- 43 MacLachlan A J, Cantrell M A. Survival strategies in tropical rain pools. *Oecologia* (Berlin) 1980, **47**:344 - 351
- 44 Plante C, Downing J A. Production of freshwater invertebrate populations in lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 1989, **46**:1489 - 1498
- 45 Benke A C, Wallace J B. Trophic basis of production among net-spinning caddisflies in a southern Appalachian stream. *Ecology*, 1980, **61**:108 - 118
- 46 Wallace J B, Benke A C, Lingle A H, *et al.* Trophic pathways of macroinvertebrate primary consumers in subtropical black water streams. *Archiv fur Hydrobiologie*, 1987, **74**(suppl.):423 - 451
- 47 Benke A C, Wallace J B. Trophic basis of production among riverine caddisflies: implications for food web analysis. *Ecology*, 1997, **78**:1132 - 1145

Theories and Methods of Studies on the Secondary Production of Zoobenthos

GONG Zhijun¹ XIE Ping¹ YAN Yunjun²

(1: Donghu Experimental Station of Lake Ecosystems, State Key Laboratory for Freshwater Ecology
and Biotechnology, Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072, P. R. China;

2: School of Life Science and Technology, Huazhong University of Science and Technology, Wuhan 430074, P. R. China)

Abstract

Zoobenthos are one of the major ecological groups in fresh waters. They play an important role in nutrient cycling and energy flow in ecosystems, and are very useful food resources for fish. Zoobenthos are also used as biological monitors of the environmental health of lakes and rivers. Theories and methods of the secondary production of zoobenthos were reviewed with emphasis on the calculation of secondary production, P/B coefficient and factors to affect secondary production. In addition, this paper also presents new advances including modelling of the secondary production and construction of benthic food web.

Key Words Zoobenthos, Secondary production, P/B coefficient, size-frequency method