

DOI: 10.12264/JFSC2021-0489

梅梁湾鲢鳙生态增殖区内外食物网结构差异

赵冬福^{1,2}, 任泷², 任可成^{1,2}, 崔伟^{1,3}, 徐东坡^{1,2}

1. 上海海洋大学水产科学国家级实验教学示范中心, 上海 201306;
2. 中国水产科学研究院淡水渔业研究中心, 农业农村部淡水渔业和种质资源利用实验室, 江苏 无锡 214081;
3. 中国农业科学院研究生院, 北京 100081

摘要: 为探究鲢(*Hypophthalmichthys molitrix*)、鳙(*Hypophthalmichthys nobilis*)的生态增殖对食物网结构的影响, 运用稳定同位素技术分析梅梁湾生态增殖网围区内及自然湖区(网围外)食物网结构的差异。结果显示, 网围内外部分底层鱼类及底栖动物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值差异显著($P < 0.05$), 且均表现为网围内高于网围外; 营养级分析结果显示网围内食物链长度(4.45)和平均营养级(3.59)均高于自然湖区(4.10 和 3.38), 网围内几种肉食性鱼类[黏皮鲮虾虎鱼(*Mugilogobius myxodermus*)、红鳍原鲃(*Cultrichthys erythropterus*)、大银鱼(*Protosalanx hyalocranius*)和刀鲚(*Coilia nasus*)]的营养级明显高于网围外; 网围内各类营养生态位指标均低于网围外; 环形统计方法的矢量图结果显示, 网围内食物网的 $\delta^{13}\text{C}$ 值整体较网围外更低。结果表明, 从群落食物来源角度来看, 群落整体的 $\delta^{13}\text{C}$ 值偏低可能意味着对 $\delta^{13}\text{C}$ 值偏低的浮游生物食物源的利用增加。根据稳定同位素结果推测网围区的沉积物组成发生了明显变化, 这种变化会随食物网传递到群落其他组分。生态增殖网围内的平均营养级、食物链长度和营养冗余程度均高于网围外开阔水域, 说明网围内群落可能较网围外有更高的稳定性。

关键词: 鲢鳙; 增殖放流; 营养级; 食物网结构; 梅梁湾; 稳定同位素技术

中图分类号: S931

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2022)11-1601-11

梅梁湾(31°31'~31°325' N, 120°09'~120°340' E)位于太湖北部, 平均水深 2.1 m, 湖区面积约 120 km²^[1], 由于湖区环境容量有限, 水体交换能力差且易受东南风力影响, 加之早些年沿湖周边城市化发展快, 人口密度大, 导致近 40 年来梅梁湾入湖污染负荷居高不下, 成为太湖藻华暴发的高发区^[2-3]。藻华不仅会造成水质恶化, 蓝藻产生的各种次生代谢物还会由于生物富集作用, 威胁其他水生生物的生存^[4]。刘建康等^[5]学者认为, 非经典生物操纵技术是一种抑制藻华暴发的有效途径, 其原理为在富营养水体中增殖鲢(*Hypophthalmichthys molitrix*)、鳙(*Hypophthalmichthys nobilis*)等滤食性生物牧食大型蓝藻, 然后通过合理捕捞移除水体中冗余营养盐, 从而有效降低水体营养

水平^[6-7]。此外, 鲢、鳙作为常见的净水生物, 具有有效调控渔业群落结构^[8]、维护水生生态系统健康稳定、高效提升湖泊渔业产量等生态功能。然而, 在实际操控中, 湖泊渔业管理者往往着眼于鲢鳙嵌入对群落单一食物环节的生态效应, 而在湖泊食物网水平上认知不足, 导致实际应用效果往往不佳^[9]。

湖泊食物网作为支撑生态系统物质循环和能量流动的网络架构, 其结构的稳定性与群落物种多样性和生态系统功能息息相关^[10]。Shapiro 等^[11]提出, 在湖泊、水库水体中通过鱼类的添加或移除以建立完备的食物网可以达到优化水生生态结构的目的。滤食性鱼类同蓝藻等水生生物作为湖泊食物网中的重要组成, 其营养关系错综复杂^[12]。

收稿日期: 2021-10-19; 修订日期: 2022-04-01.

基金项目: 国家重点研发计划项目(2020YFD0900500); 中国水产科学研究院基本科研业务费项目(2020XT13, 2020TD61).

作者简介: 赵冬福(1998-), 男, 硕士研究生, 研究方向为渔业发展. E-mail: z738687029@163.com

通信作者: 徐东坡, 研究员, 研究方向为渔业资源、大水面生态渔业. E-mail: xudp@ffrc.cn

有研究认为鲢、鳙的滤食可能造成藻类小型化,藻类的小型化更利于底栖双壳类对藻类的滤食,从而促使次级生产力的提高^[13]。

为厘清鲢鳙增殖对梅梁湾食物网结构的调控模式,本研究基于原位围隔实验,利用稳定同位素技术,研究鲢鳙增殖区(网围内)和开阔水域非增殖区(网围外)的食物网结构差异性,重点分析了网围内外主要食物源以及消费者同位素特征与营养级差异,探讨了这些差异产生的生态机制,揭示了梅梁湾自然食物网结构对鲢鳙增殖的生态效应,以期为天然大型湖泊富营养化治理以及生态修复提供帮助。

1 材料与方 法

1.1 研究区域概况

本实验中鲢鳙生态增殖网围位于梅梁湾东部的三国城水域,占地约 4480 亩。原先为太湖“抑藻放流”(2013—2016)网围实验区。据统计,直至 2019 年本研究开展之前,网围内仍有约 50 t 的鲢和鳙。2019 年更换部分新网,随后在年初和年末进行了重新投放,全年共计投放约 3.36×10^4 kg 鲢鳙。实验期间网围内鲢鳙密度应在 27.99 t/km² 以上。

1.2 样品采集与预处理

为使网围内鲢鳙能够反映新环境的同位素特征,放养后经过 3 个月的周转时间,从 2020 年 4 月开始采样。2020 年 4 月至 2021 年 1 月(4 月,7 月,10 月,1 月)进行了 4 次采样,利用定制多目刺网(具 7 种网目 1.2 cm、2.0 cm、4.0 cm、6.0 cm、8.0 cm、10.0 cm、14.0 cm,网长 125.0 m,网高 1.5 m)和定置串联笼壶(长 10.0 m,网宽和网高为 0.4 m,网目 1.6 cm)开展季度采样。选择无雨天气进行样品采集,前一天 18 时下网,次日清晨 6 时收网,放网时长 12 h。采样点位如图 1 所示,每个点位放置 3 条刺网和 3 条笼壶。对所有渔获物依照《太湖鱼类志》^[14]鉴定至种,并进行生物学测定,记录体重(精确至 0.1 g)、全长和体长(精确至 0.01 mm)等数据。采集不同种鱼类背部白肌用作同位素分析,软体动物取腹足肌肉或闭壳肌(同位素周转慢的组织如肌肉可以很好地指示生物中长期的营养生态位^[15])。剪取肌肉过程中注意使用去离子水清

洗用具及样品以避免污染,样品取下后-20 ℃冷冻保存。随后肌肉样品及早进行冷冻干燥处理,粉碎磨粉后保存于干燥器待测。

另外在每个采样点采集浮游动物、浮游植物、悬浮颗粒有机物 POM (particulate organic matter)、底栖动物和水生植物样品(由于梅梁湾为藻型湖区,水生植物样品稀少,因此纳入后续分析的数量较少)。浮游动植物分别由 13#和 25#拖网采得,吸除杂质后过滤到 450 ℃预烧 4 h 的 Whatman GF/F 玻璃纤维滤膜上,随后冷冻干燥处理。底栖动物经过一天暂养排空肠道后,纯水清洗后冻干磨粉^[16](所有样品冻干在-60 ℃处理 48 h)。

1.3 稳定同位素特征分析

同位素样品的测定在国家海洋局第三海洋研究所进行,分析仪器使用同位素比率质谱仪(Delta V advantage)与元素分析仪(Flash EA 1112 HT)。碳稳定同位素测定的参照物质是美洲拟箭石 VPDB (Vienna Pee Dee Belemnite),氮稳定同位素分析的参照物质是纯化大气中的氮气。分析结果表示为:

$$\delta X(\%) = (R_{\text{样品}} - R_{\text{标准}}) / R_{\text{标准}} \times 1000$$

式中, X 表示待测样品的 ¹³C 或 ¹⁵N; R 为重、轻同位素的比值(¹³C/¹²C 或 ¹⁵N/¹⁴N)。碳氮标准物质分

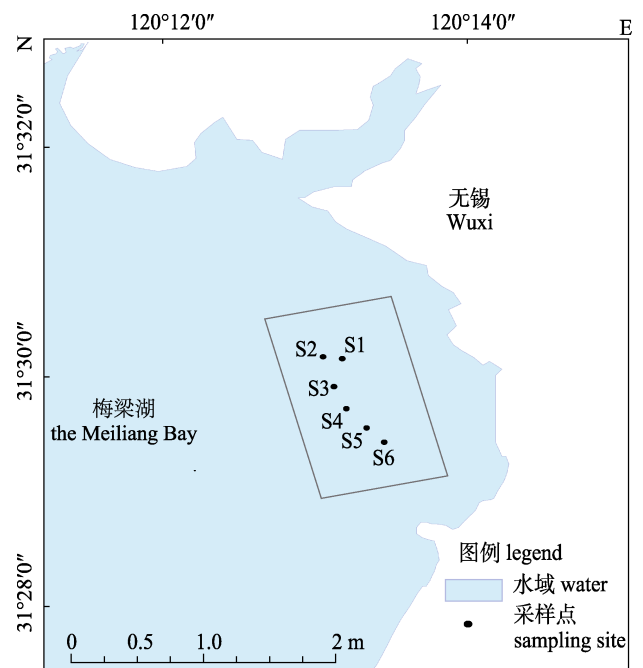


图 1 梅梁湾网围区示意图

Fig. 1 Sketch of enhancement region in the Meiliang Bay

别使用国际上通用的 IAEA—USGS24 和 IAEA—USGS25。

利用 $\delta^{15}\text{N}$ 值在食物链中的稳定富集作用, 可以依照基准生物氮稳定同位素的相对值计算消费者的营养级(trophic level, TL)。一般采用食性较为稳定, 同位素周转率较慢^[17]的软体动物来作为基准物。本研究选取梅梁湾最重要食物源水体悬浮颗粒物作为基准物, 消费者营养级的计算公式如下:

$$TL = (\delta^{15}\text{N}_{\text{consumer}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{baseline}}) / \lambda + 1$$

式中, $\delta^{15}\text{N}_{\text{consumer}}$ 为消费者氮稳定同位素值; $\delta^{15}\text{N}_{\text{baseline}}$ 取值各点位测得悬浮颗粒物 $\delta^{15}\text{N}$ 的平均值; λ 为相邻营养级之间的富集因子, 通常取值为 3.4‰ ^[18,19]。

食物链长度(food-chain length, FCL)取决于最高营养级消费者的 $\delta^{15}\text{N}$, 计算公式:

$$FCL = (\text{最高营养级的 } \delta^{15}\text{N} - \text{基准生物的 } \delta^{15}\text{N}) /$$

$3.4\text{‰} + a$ 。

式中, a 表示基准生物的营养级^[20]。

1.4 数据处理

全年 4 个季度的数据全部参与分析, 每组数据首先使用中心距离算法(MAD)^[21]去除离群值, 随后对数据分组进行差异性分析。统计分析使用 SPSS 25.0 软件完成, 应用 Origin 2021 和 Oriana 完成绘图。

2 结果与分析

2.1 食物网组分的同位素特征

几种与鲢鳙有直接或间接营养关系的初级次级食物源浮游植物、浮游动物、底栖动物以及悬浮颗粒物(POM)的两种稳定同位素值见图 2。差异性比较显示在网围内外只有底栖生物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值展示出了显著差异($P < 0.05$)。浮游动物、浮游植物和 POM 的 $\delta^{15}\text{N}$ 值均表现为网围外略高于网围内。

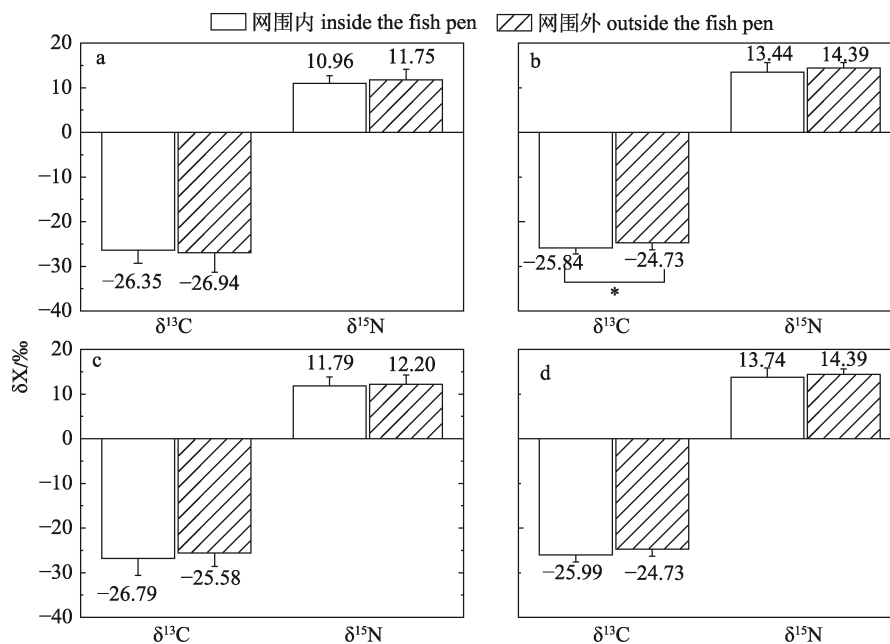


图 2 梅梁湾网围内外几种食物源的 $\delta^{13}\text{C}$ 值和 $\delta^{15}\text{N}$ 值

a, b, c, d 分别展示了网围内外浮游动物、底栖生物、浮游植物和 POM 的同位素特征差异。

*表示差异具有显著性($P < 0.05$)。

Fig. 2 The signatures of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of a few food sources inside and outside the fish pen of the Meiliang Bay of the Taihu Lake. a, b, c and d indicate differences in isotopic properties of zooplankton, benthos, phytoplankton and POM inside and outside the fish pen, respectively. * indicates significant difference ($P < 0.05$).

本次实验在梅梁湾网围外采集到水生动物 36 种, 其中 32 种鱼类, 虾类 2 种, 软体动物 2 种; 网围内采集到 34 种水生动物, 鱼类 31 种, 虾类 1

种, 软体动物 1 种。有 28 种水生动物在网围内外均有发现。网围内外样品量最多的生物都为刀鲚(*Coilia nasus*), 对网围内外 22 种样本量大于 3 消

费者的两种稳定同位素特征值进行了差异性分析 ($P < 0.05$ 为差异显著), 结果见表 1。

网围内消费者 $\delta^{13}\text{C}$ 值范围为 $-25.53\text{‰} \sim -20.73\text{‰}$, 最低和最高的两种生物分别为红鳍原鲃 (*Cultrichthys erythropterus*) 和大鳞副泥鳅 (*Paramisgurnus dabryanus*), 网围外的 $\delta^{13}\text{C}$ 值范围为 $-26.63\text{‰} \sim -20.46\text{‰}$, 最低和最高的生物分别为鲢和大鳞副泥鳅。网围内外花鲢 (*Hemibarbus maculatus*)、鲫 (*Carassius auratus*)、鳙、纹缟虾虎鱼 (*Tridentiger trionocephalus*) 和子陵吻虾虎鱼 (*Rhinogobius*

giurinus) 的 $\delta^{13}\text{C}$ 值显示出显著差异 ($P < 0.05$)。

网围内消费者 $\delta^{15}\text{N}$ 范围 $5.00\text{‰} \sim 19.96\text{‰}$, 最低和最高的生物为大鳞副泥鳅和达氏鲃 (*Culter dabryi*), 网围外 $\delta^{15}\text{N}$ 范围 $9.82\text{‰} \sim 19.58\text{‰}$, 最低和最高的生物分别为大鳞副泥鳅和翘嘴鲃 (*Culter alburnus*)。网围内外杂食性鱼类贝氏鲃 (*Hemiculter bleekeri*), 黑鳍鳊 (*Sarcocheilichthys nigripinnis*), 麦穗鱼 (*Pseudorasbora parva*)、红鳍原鲃以及鲢和鳙的 $\delta^{15}\text{N}$ 值表现出了显著差异 ($P < 0.05$)。

生长过程中, 鱼类的食物组成发生的转变会

表 1 梅梁湾网围内外消费者的 $\delta^{13}\text{C}$ 值、 $\delta^{15}\text{N}$ 值

Tab. 1 The signatures of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of consumers in the food web inside and outside the fish pens of the Meiliang Bay

种类 species	$\delta^{13}\text{C}/\text{‰}$		$\delta^{15}\text{N}/\text{‰}$	
	网围内 inside the fish pen	网围外 outside the fish pen	网围内 inside the fish pen	网围外 outside the fish pen
棒花鱼 <i>Abbottina rivularis</i>	-23.36±0.44	-22.97±0.98	18.56±0.72	18.83±0.60
贝氏鲃 <i>Hemiculter bleekeri</i>	-23.35±0.24	-23.77±1.45	17.60±0.5*	15.90±1.41
大银鱼 <i>Protosalanx hyalocranium</i>	-21.39±0.30	-22.01±0.86	19.59±1.77	19.12±0.81
刀鲚 <i>Coilia nasus</i>	-21.59±0.73	-21.46±0.93	19.31±0.51	19.16±0.61
黑鳍鳊 <i>Sarcocheilichthys nigripinnis</i>	-22.26±0.94	-22.01±0.18	18.21±0.30*	19.22±0.42
红鳍原鲃 <i>Cultrichthys erythropterus</i>	-20.73±0.44	-20.81±0.15	19.90±0.72**	18.16±1.31
花鲢 <i>Hemibarbus maculatus</i>	-22.09±0.71**	-20.94±0.45	18.27±0.28	18.63±0.78
环棱螺属 <i>Bellamya</i> sp.	-22.04±0.36**	-21.15±1.05	15.78±0.49**	14.18±0.64
黄颡鱼 <i>Pelteobagrus fulvidraco</i>	-22.84±0.75	-23.47±0.59	19.16±0.95	18.60±0.20
鲫 <i>Carassius auratus</i>	-22.56±0.64**	-21.51±0.76	17.82±0.63	17.70±0.73
鲤 <i>Cyprinus carpio</i>	-21.63±0.49	-21.02±0.84	17.48±0.18	17.73±0.25
鲢 <i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	-23.50±0.56*	-26.63±1.62	16.15±1.30*	13.82±2.51
麦穗鱼 <i>Pseudorasbora parva</i>	-22.05±0.78	-21.93±1.56	17.99±0.58*	18.47±1.89
黏皮鳊 <i>Mugilogobius myxodermus</i>	-23.25±0.97	-22.28±0.59	19.92±0.82	19.39±0.64
日本沼虾 <i>Macrobrachium nipponense</i>	-21.08±0.48	-20.96±1.03	18.51±0.63**	18.07±0.40
似鳊 <i>Toxabramis swinhonis</i>	-23.05±1.42	-23.28±0.98	16.84±1.07	17.46±0.50
团头鲂 <i>Megalobrama amblycephala</i>	-21.83±0.53	-22.89±0.91	17.79±3.20	10.72±0.62
纹缟虾虎鱼 <i>Tridentiger trionocephalus</i>	-22.89±0.52**	-21.47±0.42	18.10±0.78	18.39±0.42
兴凯鲮 <i>Acheilognathus chankaensis</i>	-22.43±0.29	-22.41±0.13	17.09±0.24*	16.62±0.35
秀丽白虾 <i>Exopalaemon modestus</i>	-21.65±0.54**	-20.89±0.91	18.32±0.74	18.10±0.84
鳙 <i>Aristichthys nobilis</i>	-22.54±0.63**	-24.21±1.04	16.37±1.71**	18.07±0.80
子陵吻虾虎鱼 <i>Rhinogobius giurinus</i>	-24.52±0.47**	-23.01±0.94	18.40±0.46	18.09±0.27
鲃 <i>Hemiculter leucisculus</i>	-23.25	-21.53±0.47	17.70	15.07±0.33
达氏鲃 <i>Culter dabryi</i>	-20.61±0.21	-23.83	19.96±0.37	14.65
大鳞副泥鳅 <i>Paramisgurnus dabryanus</i>	-25.53	-20.46	5.00	9.82
大鳍鲮 <i>Acheilognathus macropterus</i>	-21.93±0.33	-24.62	17.93±0.46	19.45
泥鳅 <i>Misgurnus anguillicaudatus</i>	-23.20±1.05	-22.92±1.52	6.80±0.80	13.66
似刺鳊 <i>Paracanthobrama guichenoti</i>	-22.51	-23.89	18.58	17.29

注: *表示网围内同位素值与网围外差异显著 ($P < 0.05$), **表示差异极显著 ($P < 0.01$)。

Note: * and ** mean significant ($P < 0.05$) and extremely significant ($P < 0.01$) difference between fish inside the fish pen and outside the fish pen, respectively.

表 2 梅梁湾网围内外采集消费者的生物学数据

Tab. 2 The biological data of consumers in the food web inside and outside the fish pens of the Meiliang Bay

种类 species	网围内 inside the fish pen			网围外 outside the fish pen		
	样品数 number of samples	体长范围/mm body length range	体重范围/g weight range	样品数 number of samples	体长范围/mm body length range	体重范围/g weight range
棒花鱼 <i>Abbottina rivularis</i>	11	50.59–110.71	1.3–25.1	2	80.83–97.00	9.9–16.7
贝氏鲶 <i>Hemiculter bleekeri</i>	6	108.41–156.13*	21.0–53.8	27	83.71–127.39	7.6–27.3
大银鱼 <i>Protosalanx hyalocranium</i>	8	75.72–181.35	2.2–37.9	11	80.35–177.24	2.9–25.2
刀鲚 <i>Coilia nasus</i>	117	83.62–274.94	1.9–92.6	81	74.73–244.86	1.1–66.5
黑鳍鳊 <i>Sarcocheilichthys nigripinnis</i>	5	69.89–72.93**	6.4–7.3	4	77.59–85.80	9.3–11.1
红鳍原鲌 <i>Cultrichthys erythropterus</i>	24	143.84–328.07*	36.8–620.1	10	108.21–230.97	15.5–187.5
花鲢 <i>Hemibarbus maculatus</i>	11	162.52–257.77	73.1–310.3	13	168.84–264.17	95–290.8
环棱螺属 <i>Bellamya</i> sp.	31	–	1.5–5.3	15	–	2.3–4.0
黄颡鱼 <i>Pelteobagrus fulvidraco</i>	11	124.71–214.08	28.0–154.4	1	187.07	115.1
鲫 <i>Carassius auratus</i>	32	82.94–264.83	20.0–666.35	26	107.40–240.66	48.5–465.7
鲤 <i>Cyprinus carpio</i>	13	245.35–438.35	374.2–2327.1	6	318.98–472.39	1363.8–3469.5
鲢 <i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	17	160.71–241.99	69.1–269.7	9	129.78–260.70	39.3–407.2
麦穗鱼 <i>Pseudorasbora parva</i>	78	49.76–104.05	1.8–22.5	13	59.72–104.87	4.2–18.6
黏皮鲮虾虎鱼 <i>Mugilogobius myxodermus</i>	2	66.68–72.76	4.7–6.3	3	51.33–72.09	3.4–8.8
日本沼虾 <i>Macrobrachium nipponense</i>	92	21.08–67.17	0.31–10.04	25	33.88–58.32	0.8–9.3
似鲮 <i>Toxabramis swinhonis</i>	15	86.26–133.09	4.7–21.61	2	109.45–132.88	11.9–21.5
团头鲂 <i>Megalobrama amblycephala</i>	8	152.54–264.56	94.51–428.2	2	148.22–206.81	66.7–218.7
纹缟虾虎鱼 <i>Tridentiger trignocephalus</i>	8	43.85–61.29	2.0–4.7	10	37.15–67.71	0.9–7.5
兴凯鲮 <i>Acheilognathus chankaensis</i>	21	37.57–76.11*	1.2–9.6	3	62.33–69.01	5.3–6.4
秀丽白虾 <i>Exopalaemon modestus</i>	72	27.6–60.07	0.37–4.9	84	23.09–59.29	0.2–3.4
鳙 <i>Aristichthys nobilis</i>	25	67.59–269.91**	5.4–469.8	14	94.64–325.41	18.0–457.0
子陵吻虾虎鱼 <i>Rhinogobius giurinus</i>	11	40.83–56.2	1.2–3.91	7	37.50–71.81	0.6–6.8
鲶 <i>Hemiculter leucisculus</i>	2	118.41	14.8	3	–	–
达氏鲌 <i>Culter dabryi</i>	13	125.63–317.07	24.0–509.7	1	211.67	154
大鳞副泥鳅 <i>Paramisgurnus dabryanus</i>	1	145.02	32.54	1	–	–
大鳍鲮 <i>Acheilognathus macropterus</i>	32	50.5–102.85	2.6–27.0	1	110.07	33.6
泥鳅 <i>Misgurnus anguillicaudatus</i>	9	93.29–163.33	8.59–53.1	2	131.69–143.47	23.2–24.2
似刺鳊鲌 <i>Paracanthobrama guichenoti</i>	1	175.41	84.5	1	184.13	103.7

注: *表示网围内鱼体长与网围外差异显著($P<0.05$), **表示差异极显著($P<0.01$).

Note: * and ** mean significant ($P<0.05$) and extremely significant difference ($P<0.01$) between fish body length inside the fish pen and outside the fish pen, respectively.

造成同位素性质的差异, 因此比较了网围内外各鱼类的体长差异。结果发现。贝氏鲶、红鳍原鲌和兴凯鲮(*Acheilognathus chankaensis*)显示显著差异($P<0.05$), 黑鳍鳊和鳙显示极显著差异($P<0.01$)。

2.2 消费者相对营养位置

在网围内外均获取到的鱼类有 25 种, 占网围外捕获鱼类的 78.13%, 占网围内捕获鱼类的 83.33%, 网围内外物种类型差异不大(图 3)。除两

种营养级较低的泥鳅外, 草食性鱼类团头鲂(*Megalobrama amblycephala*)在网围内外的营养级均最低, 分别为 1.72 和 1.56。几种肉食性鱼类的营养级最高, 网围内为达氏鲌(4.45), 网围外为黏皮鲮虾虎(*Mugilogobius myxodermus*)(4.10)。计算得出, 网围内平均营养级 3.59, 食物链长度为 4.45; 网围外平均营养级 3.38, 食物链长度为 4.10。除黑鳍鳊(*Sarcocheilichthys nigripinnis*)、鳙、

大鳍鱮(*Acheilognathus macropterus*)和两种泥鳅之外,各消费者营养级均表现为网围内高于网围外,但总体上网围内外消费者营养级之间不具有显著性差异($P>0.05$)。

2.3 网围内外食物网结构

同位素数据得到的梅梁湾网围内外食物网结构如图 4 所示。网围内外各食物源间的相对位置差异不大。而其他鱼类消费者在食物网的分布较为聚集,各杂食性鱼类食物网位置相似,肉食性鱼类的位置略高于杂食性鱼类。草食性鱼类团头鲂和底层鱼类泥鳅占据最低的食物网位置。整体上看,网围内消费者食物网结构与网围外相比较紧密,在网围外一些杂食性鱼类占据了较低的营养生态位,网围内大部分鱼类的分布较为聚集。

基于鱼类群落的碳氮稳定同位素分布图,计算出稳定同位素营养生态位指标值如表 3 所示。结果显示,梅梁湾网围外鱼类群落的基础食物来源(CR)、营养长度(NR)、群落生态位总区间(TA)、营养多样性(CD)、群落的整体密度(MNND)和营养生态位分布均匀度(SDNND)均高于网围内。

相较于图 4 的 $\delta^{13}\text{C}-\delta^{15}\text{N}$ 图,矢量图可以更加直观地评价群落角度和幅度的变化。如图 5 所示,相较于网围外,网围内鱼类群落的变化方向多样复杂,但整体表现为更低的营养生态位和 $\delta^{13}\text{C}$ 的方向。随后去除了群落中占比较少的种类(样品数量少于 10 的种类)后,网围内群落低 $\delta^{13}\text{C}$ 值的特征变得更加明显。

3 讨论

3.1 网围内外食物网的 $\delta^{13}\text{C}$ 值差异

$\delta^{13}\text{C}$ 值范围反映了食物来源的多样性^[22]。与大多数藻型湖泊^[23]类似,梅梁湾的初级生产主要依靠藻类完成,大多数消费者的碳源直接或间接地来自于藻类。研究发现不同藻类对碳氮稳定同位素的富集程度不一致^[24],冯超群等^[25]在三国城水域的围栏实验结果显示,鲢鳙的放养不会显著改变水体浮游植物的种类组成,所以藻类组成变化的不明显可能使得网围内外浮游植物同位素特征没有出现显著差异。不同于牧食食物链,底栖动物的食物来源主要是湖底有机物。本实验中网

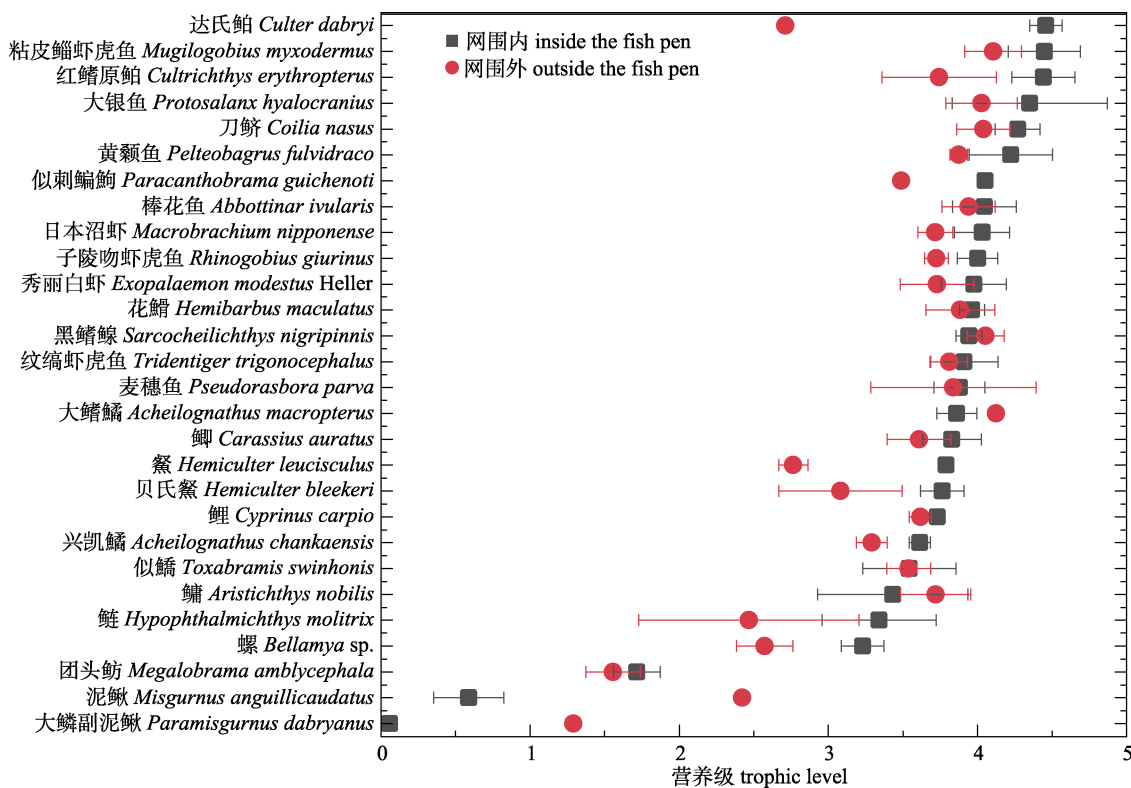


图 3 梅梁湾网围内外消费者营养级

Fig. 3 Trophic level of consumers inside and outside the fish pens in the Meiliang Bay

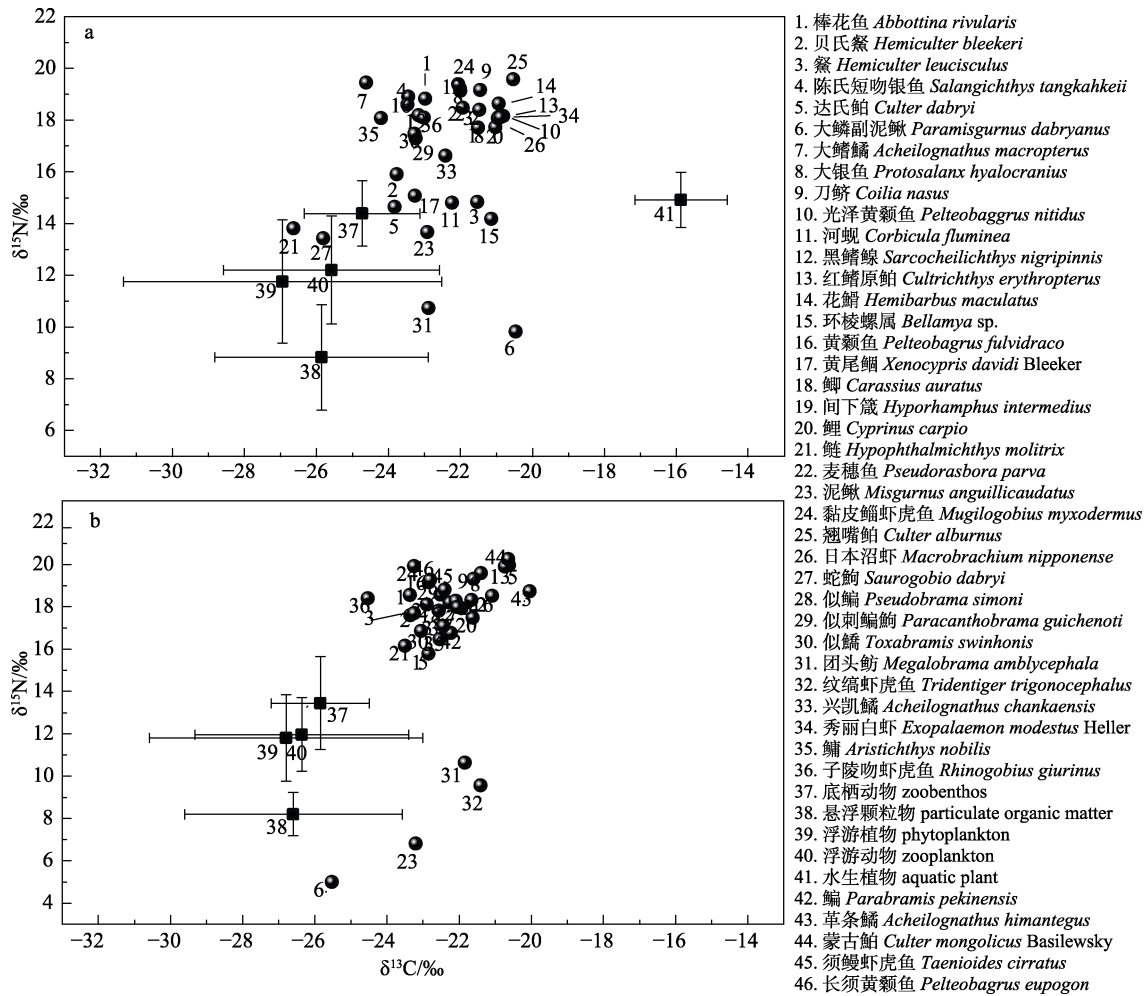


图 4 基于稳定同位素技术的梅梁湾网围内外食物网结构

a. 网围外, b. 网围内. 便于直观, 消费者标准差未在图中标出.

Fig. 4 Structure of the food web in the Meiliang Bay based on stable isotope characteristics

a. The food web outside the fish pen; b. The food web inside the fish pen. The consumer standard deviation is not marked in the figure for visualization.

表 3 梅梁湾网围内外的鱼类群落的营养生态位变量

Tab. 3 Trophic niche variables of fish communities inside and outside the fish pens of the Meiliang Bay

参数 parameter	网围内 inside the fish pen	网围外 outside the fish pen
CR	3.93	8.84
NR	3.72	5.07
TA	8.47	22.25
CD	1.30	2.01
MNND	0.48	0.92
SDNND	0.37	0.84

注: CR- $\delta^{13}C$ 范围; NR- $\delta^{15}N$ 范围; TA-凸多边形总面积; CD-平均离心距离; MNND-平均最邻近距离; SDNND-最邻近距离标准差.

Note: CR- $\delta^{13}C$ range; NR- $\delta^{15}N$ range; TA-total area; CD-distance to centroid; MNND-nearest neighbor distance; SDNND-standard deviation of nearest neighbor distance.

围内外底栖生物 $\delta^{13}C$ 出现了显著性差异, 说明鲢鳙的放养会对沉积有机物的组成带来一定影响, 贾佩娇^[26]在溇湖的鲢鳙网围实验也发现网围内沉积物组成随时间变化复杂。这可能是由于鲢鳙产生的大量排泄物鱼粪转移到湖底, 改变了沉积物的有机组成, 再转而被底栖动物所利用^[12]。

消费者的 $\delta^{13}C$ 值特征主要由其食物组成所影响^[27]。鲫、花鲢、纹缟虾虎鱼、子陵吻虾虎鱼以及秀丽白虾的 $\delta^{13}C$ 值表现为网围内显著低于网围外 ($P < 0.05$), 表明在网围内外这些生物的食物组成具有一定的差异。其中, 鲫属于杂食性鱼类, 其食性随着体长的增加有较大的转变。体长 50 mm 以下的幼鲫以浮游动物和藻类为食; 生长至

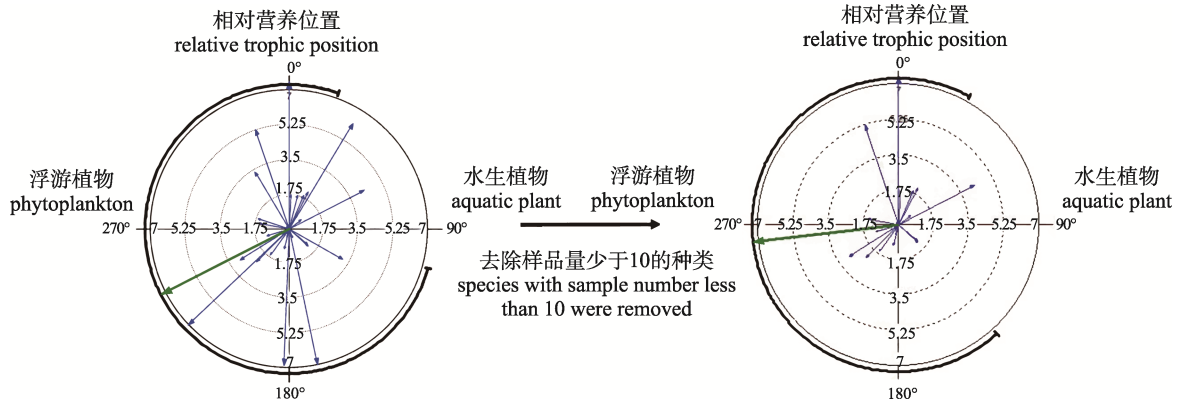


图 5 梅梁湾网围内群落相对网围外的食物网结构偏移

图中箭头方向代表角度的差异; 圆环表示变化的幅度大小; 方向向外表示总体变化方向, 外圈弧线表示其 95% 的置信区间。

Fig. 5 Food web structural excursions of communities within the Meiliang Bay fish pen relative to those outside the fish pen

The arrow direction in the figure represents the difference of angles; The circle indicates the magnitude of the change; Outward direction represents the overall direction of excursions, and the outer arcs indicate their 95% confidence intervals.

50~100 mm 摄食水生植物数量增多; 150 mm 以上则以底栖生物为主取食^[14]。本次调查中 2/3 以上的鲫鱼体长大于 150 mm, 以取食底栖动物为主, 因此造成鲫鱼 $\delta^{13}\text{C}$ 值降低的原因可能是由于网围内底栖动物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值显著低于网围外, 这一特征随食物链传递到了下一级消费者鲫鱼。底栖动物也是中下层鱼类花鲢和两种底层虾虎鱼的食物来源, 其较低的 $\delta^{13}\text{C}$ 值可能也来自于底栖动物。

3.2 网围内外消费者营养级的差异

要想得到准确的营养级, 基准物的选取至关重要, 要根据不同的食物网类型选取适当的基准物^[17]。消费者的营养级代表了生态系统的垂直多样性, 是食物网研究的重要部分^[10]。结果显示网围内多种肉食性鱼类[黏皮鲢虾虎鱼、红鳍原鲃、大银鱼(*Protosalanx hyalocranius*)和刀鲚等]的营养级明显高于网围外。伴随鱼类生长发育而来的食性转变会造成营养级的改变^[28], 体长的差异分析结果显示除红鳍原鲃外其他鱼类网围内外的体长均没有显著差异。摄食种类差异也会造成营养级的变化^[29], 更高的营养级意味着食物来源的平均营养级也应较高, 可能是由于网围内可利用饵料生物的丰富度较高, 传向高级捕食者后体现为其营养级的升高。太湖过去的过度捕捞导致高营养级体型较大鱼类减少, 刀鲚这类营养级较低的小型中上层鱼类成为绝对优势种^[30]。刀鲚作为优

势种其营养级的升高对维持群落稳定性可能也有一定帮助。

本研究发现网围内食物链长度 FCL 以及平均营养级要高于网围外。影响营养级大小与食物链长度的因素复杂, 生产力空间假说认为生产力空间与初级生产率共同决定了系统物种的多样性和群落的组成, 进而决定了 FCL 的大小^[31]。鲢鳙的加入可能通过提高了生态系统可利用资源(可被食用的藻类资源), 从而导致食物链长度及平均营养级的升高^[31]。另一方面, 网围内螺类和虾类等初级消费者具有较高的 $\delta^{15}\text{N}$ 值, 它们随食物链的传递可能也是造成捕食者营养级高于网围外的原因之一。食物链长度的变化决定着群落结构和生态系统的功能^[32-33], 有研究总结群落平均营养级的增加会改善群落的稳定性^[34]。

3.3 网围内外群落营养结构的差异

网围内鲢鳙增殖区的各项营养生态位变量均低于网围外。鱼类的食物源多样性水平与水域内饵料生物以及鱼类摄食生物的种类组成有关^[35]。网围外水域面积远大于网围内, 包含更丰富的生态类型, 所以具有更大的营养生态位空间。MNND 值和 SDNND 值较低意味着较高的营养冗余程度^[35], Iglesias 等^[36]通过比较温带和亚热带湖泊的最邻近距离(NND)来证明热带湖泊有更高的功能冗余, 意味着在亚热带湖泊更多物种占据了

相似的食物网位置^[36]。网围内比网围外营养冗余程度更高说明网围内同一营养级包含着更多的物种, 这使得食物网结构更加稳定。

网围内鲢鳙的增殖可能对鱼类群落整体的食物源组成产生了一定影响。环形统计矢量图可以反映每个物种在营养生态位空间上的差异变化^[37-38]。群落水平上, 网围内食物网向低 $\delta^{13}\text{C}$ 值的方向偏移, 整体上网围内群落物质能量来源偏向于 $\delta^{13}\text{C}$ 值较低的浮游植物。鲢鳙的放养可能使得更多的浮游植物作为食物源进入食物网中。赵旭昊等^[39]利用 Ecopath 模型对太湖鲢鳙的生态容量进行了评估, 结论显示太湖鲢鳙的生态容量为 51.6 t/km^2 (本研究网围区鲢鳙放养密度在 27.99 t/km^2 以上), 随着鲢鳙容量逐渐靠近生态容量, 鲢鳙与浮游植物的互作会随之变强。这一结论一定程度上佐证了以上结果。

鲢鳙增殖放流活动每年都在各大湖泊进行, 食物网中其他组分会发生怎样的改变仍不得而知。本研究通过对大面积鲢鳙增殖网围区的研究发现, 从群落食物来源的角度来看, 群落整体的 $\delta^{13}\text{C}$ 值偏低可能意味着对 $\delta^{13}\text{C}$ 值偏低的浮游生物食物源的利用增加。根据稳定同位素结果可以推测网围区的沉积物组成发生了明显变化, 这种变化会随食物网传递到群落其他组分。生态增殖网围内的平均营养级、食物链长度和营养冗余程度均高于开阔水域, 说明网围内群落可能较网围外有更高的稳定性。虽然网围内外生态系统本身存在一定的差异, 但鲢和鳙的放养是造成网围内外食物网变化主要的因素。因此后续需要更深入的研究。

参考文献:

- [1] Wang S M, Dou H S, et al. Chinese Lake Catalogue[M]. Beijing: Science Press, 1998: 261-268. [王苏民, 窦鸿身. 中国湖泊志[M]. 北京: 科学出版社, 1998: 261-268.]
- [2] Ke Z X, Xie P, Guo L G, et al. *In situ* study on the control of toxic Microcystis blooms using phytoplanktivorous fish in the subtropical Lake Taihu of China: A large fish pen experiment[J]. Aquaculture, 2007, 265(1-4): 127-138.
- [3] Xie P. Historical development of cyanobacteria with bloom disaster in Lake Taihu[M]. Beijing: Science Press, 2008. [谢平. 太湖蓝藻的历史发展与水华灾害为何 2007 年在贡湖
- [4] Xie L Q, Xie P, Guo L G, et al. Organ distribution and bioaccumulation of microcystins in freshwater fish at different trophic levels from the eutrophic Lake Chaohu, China[J]. Environmental Toxicology, 2005, 20(3): 293-300.
- [5] Liu J K, Xie P. Direct control of microcystis bloom through the use of planktivorous carp-closure experiments and lake fishery practice[J]. Ecologic Science, 2003, 22(3): 193-198. [刘建康, 谢平. 用鲢鳙直接控制微囊藻水华的围隔试验和湖泊实践[J]. 生态科学, 2003, 22(3): 193-198.]
- [6] Ping X. Experimental studies on the role of planktivorous fishes in the elimination of microcystis bloom from Donghu Lake using enclosure method[J]. Chinese Journal of Oceanology and Limnology, 1996, 14(3): 193-204.
- [7] Hu Z J, Zhang Q W, Zhang Z, et al. Effects of different densities of silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*) on community structures of phytoplankton in ponds near the Qiandaohu Lake[J]. Journal of Hydroecology, 2021, 42(6): 57-63. [胡忠军, 张婧雯, 张真, 等. 不同鲢密度对千岛湖沿岸池塘浮游植物群落结构的影响[J]. 水生态学杂志, 2021, 42(6): 57-63.]
- [8] Lu W M, Tong H Y. Effect of artificial stocking of silver carp and bighead in Lake Taihu[J]. Journal of Shanghai Fisheries University, 1994, 3(3): 112-120. [陆伟民, 童合一. 太湖人工放流鲢、鳙效果的研究[J]. 上海水产大学学报, 1994, 3(3): 112-120.]
- [9] Liu J, Qin Y J, Qiu Y L, et al. Advances on biomanipulation in control of eutrophic lakes[J]. Ecologic Science, 2005, 24(2): 188-192. [刘晶, 秦玉洁, 丘焱伦, 等. 生物操纵理论与技术在富营养化湖泊治理中的应用[J]. 生态科学, 2005, 24(2): 188-192.]
- [10] Wang S P. Food web structure and functioning: Theoretical advances and outlook[J]. Biodiversity Science, 2020, 28(11): 1391-1404. [王少鹏. 食物网结构与功能: 理论进展与展望[J]. 生物多样性, 2020, 28(11): 1391-1404.]
- [11] Shapiro J, Lamarra V, Lynch M. Biomanipulation: An ecosystem approach to lake restoration[M]//Proceedings of a Symposium on Water Quality and Management through Biological Control. Gainesville, 1975: 85-86.
- [12] Gu X H, Li H M, Mao Z G, et al. Ecological interaction between cyanobacterial blooms and freshwater fish[J]. Chinese Science Bulletin, 2021, 66(21): 2649-2662. [谷孝鸿, 李红敏, 毛志刚, 等. 蓝藻水华与淡水鱼类的生态相互作用研究进展[J]. 科学通报, 2021, 66(21): 2649-2662.]
- [13] Yan L L, Zhang G F, Liu Q G, et al. Optimization of culturing the freshwater pearl mussels, *Hyriopsis cumingii* with filter feeding Chinese carps (bighead carp and silver carp) by orthogonal array design[J]. Aquaculture, 2009, 292(1-2): 60-66.
- [14] Ni Y, Zhu C D. Fishes of the Taihu Lake[M]. Shanghai: Shanghai Scientific & Technical Publishers, 2005. [倪勇, 朱

- 成德. 太湖鱼类志[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2005.]
- [15] Xu J, Wang Y Y, Wang K, et al. Protocols for sample collection, pretreatment and preservation of aquatic organisms in stable isotope ecology[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2020, 44(5): 989-997. [徐军, 王玉玉, 王康, 等. 水域生态学中生物稳定同位素样品采集、处理与保存[J]. *水生生物学报*, 2020, 44(5): 989-997.]
- [16] DeNiro M J, Epstein S. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals[J]. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 1978, 42(5): 495-506.
- [17] Xu J, Zhang M, Xie P. Variability of stable nitrogen isotopic baselines and its consequence for trophic modeling[J]. *Journal of Lake Sciences*, 2010, 22(1): 8-20. [徐军, 张敏, 谢平. 氮稳定同位素基准的可变性及对营养级评价的影响[J]. *湖泊科学*, 2010, 22(1): 8-20.]
- [18] Minagawa M, Wada E. Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: Further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age[J]. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 1984, 48(5): 1135-1140.
- [19] Post D M. Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, methods, and assumptions[J]. *Ecology*, 2002, 83(3): 703-718.
- [20] Jake Vander Zanden M, Fetzer W W. Global patterns of aquatic food chain length[J]. *Oikos*, 2007, 116(8): 1378-1388.
- [21] Leys C, Ley C, Klein O, et al. Detecting outliers: Do not use standard deviation around the Mean, use absolute deviation around the Median[J]. *Journal of Experimental Social Psychology*, 2013, 49(4): 764-766.
- [22] Guzzo M M, Haffner G D, Sorge S, et al. Spatial and temporal variabilities of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ within lower trophic levels of a large lake: Implications for estimating trophic relationships of consumers[J]. *Hydrobiologia*, 2011, 675(1): 41-53.
- [23] Nian Y G, Song Y W, Li Y J, et al. Regime shift theory and ecological restoration discussion in eutrophic shallow lakes[J]. *Research of Environmental Sciences*, 2006, 19(1): 67-70. [年跃刚, 宋英伟, 李英杰, 等. 富营养化浅水湖泊稳态转换理论与生态恢复探讨[J]. *环境科学研究*, 2006, 19(1): 67-70.]
- [24] Wang H X. Stable isotope compositions of the red tide/green tide prone area in China coastal sea[D]. Dalian: Dalian Maritime University, 2012. [王海霞. 中国近海赤潮/绿潮多发海域稳定同位素组成分析[D]. 大连: 大连海事大学, 2012.]
- [25] Feng C Q, Xu D P, Chen Y J, et al. Effects of silver carp and bighead carp on phytoplankton community in the waters of the Three Kingdoms City, Taihu Lake[J]. *Journal of Dalian Ocean University*, 2018, 33(5): 666-673. [冯超群, 徐东坡, 陈永进, 等. 鲢鳙放流对太湖三国城水域浮游植物的影响[J]. *大连海洋大学学报*, 2018, 33(5): 666-673.]
- [26] Jia P Q. Ecopath model construction and ecological effect of pen culture of silver carp and bighead carp in Gehu Lake[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2012. [贾佩娟. 太湖生态路径模型构建及围网放养鲢鳙的生态效应[D]. 上海: 上海海洋大学, 2012.]
- [27] Parnell A C, Inger R, Bearhop S, et al. Source partitioning using stable isotopes: Coping with too much variation[J]. *PLoS ONE*, 2010, 5(3): e9672.
- [28] Li L, Du R, Liu Q G, et al. The ontogenetic dietary shift of Japanese grenadier anchovy (*Coilia nasus*) in the Qingcaosha Reservoir near the Yangtze River Estuary[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2019, 26(4): 765-773. [李丽, 杜蓉, 刘其根, 等. 长江口青草沙水库刀鲚食性转变[J]. *中国水产科学*, 2019, 26(4): 765-773.]
- [29] Zhang B, Tang Q S. Study on trophic level of important resources species at high trophic levels in the Bohai Sea, Yellow Sea and East China Sea[J]. *Advances in Marine Science*, 2004, 22(4): 393-404. [张波, 唐启升. 渤、黄、东海高营养层次重要生物资源种类的营养级研究[J]. *海洋科学进展*, 2004, 22(4): 393-404.]
- [30] Mao Z G, Gu X H, Zeng Q F, et al. Status and changes of fishery resources (2009-2010) in Lake Taihu and their responses to water eutrophication[J]. *Journal of Lake Sciences*, 2011, 23(6): 967-973. [毛志刚, 谷孝鸿, 曾庆飞, 等. 太湖渔业资源现状(2009—2010 年)及与水体富营养化关系浅析[J]. *湖泊科学*, 2011, 23(6): 967-973.]
- [31] Zhang H, He L, Zhang P Y, et al. Food chain length theory: A review[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33(24): 7630-7643. [张欢, 何亮, 张培育, 等. 食物链长度理论研究进展[J]. *生态学报*, 2013, 33(24): 7630-7643.]
- [32] Wang Y Y, Xu J, Lei G C. Proximate and ultimate determinants of food chain length[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33(19): 5990-5996. [王玉玉, 徐军, 雷光春. 食物链长度远因与近因研究进展综述[J]. *生态学报*, 2013, 33(19): 5990-5996.]
- [33] Schmitz O J, Hambäck P A, Beckerman A P. Trophic cascades in terrestrial systems: A review of the effects of carnivore removals on plants[J]. *The American Naturalist*, 2000, 155(2): 141-153.
- [34] Danet A, Mouchet M, Bonnaffé W, et al. Species richness and food-web structure jointly drive community biomass and its temporal stability in fish communities[J]. *Ecology Letters*, 2021, 24(11): 2364-2377.
- [35] Layman C A, Arrington D A, Montaña C G, et al. Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure?[J]. *Ecology*, 2007, 88(1): 42-48.
- [36] Iglesias C, Meerhoff M, Johansson L S, et al. Stable isotope analysis confirms substantial differences between subtropical and temperate shallow lake food webs[J]. *Hydrobiologia*, 2017, 784(1): 111-123.
- [37] Schmidt S N, Olden J D, Solomon C T, et al. Quantitative approaches to the analysis of stable isotope food web data[J].

- Ecology, 2007, 88(11): 2793-2802.
- [38] Xu J, Zhou Q, Wen Z R, et al. Seasonal dynamics of food web energy pathways at the community-level[J]. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33(15): 4658-4664. [徐军, 周琼, 温周瑞, 等. 群落水平食物网能流季节演替特征[J]. 生态学报, 2013, 33(15): 4658-4664.]
- [39] Zhao X H, Xu D P, Ren L, et al. Assessment of the ecological carrying capacity of silver and bighead carp in the Taihu Lake based on Ecopath model[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2021, 28(6): 785-795. [赵旭昊, 徐东坡, 任泮, 等. 基于 Ecopath 模型的太湖鲢鳙生态容量评估[J]. 中国水产科学, 2021, 28(6): 785-795.]

Differences in the structure of food webs inside and outside the ecological stocking area of silver carp and bighead carp in the Meiliang Bay

ZHAO Dongfu^{1,2}, REN Long², REN Kecheng^{1,2}, CUI Wei^{1,3}, XU Dongpo^{1,2}

1. National Demonstration Center for Experimental Fisheries Science Education, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;
2. Key Laboratory of Freshwater Fisheries and Germplasm Resources Utilization, Ministry of Agriculture and Rural Affairs; Freshwater Fisheries Research Center, Chinese Academy of Fishery Sciences, Wuxi 214081, China;
3. Graduate School of Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China

Abstract: The Meiliang Bay of the Taihu Lake has been facing serious eutrophication problems caused by the development of agriculture and industry in the surrounding areas and the poor water exchange capacity of the lake bay. Enhancement of the plankton-feeding fish, silver carp and bighead carp, grazing on macrocyanobacteria, combined with proper catches to remove nitrogen and phosphorus from the water, thereby effectively reducing eutrophication in the water, was conducted. A large fish pen was constructed for an *in situ* seining experiment based on bighead carp and silver carp enhancement for managing dense cyanobacterial blooms. For silver carp and bighead carp in the fish pens to reflect the isotopic characteristics of the new environment, sampling began in April 2020 after a 3-month turnaround time. Four samplings were conducted from April 2020 to January 2021 (April, July, October, January). All sample collections were accomplished under fair weather, and the nets were cast for 12 h at 18.00 of the previous day and collected at 6:00 of the following morning. This paper reports the differences in stable carbon and nitrogen isotope ratios of seston, phytoplankton, zooplankton, and muscle tissue of consumers inside and outside of the fish pens in 2020. The results showed that the $\delta^{13}\text{C}$ values of *Carassius auratus* and *Hypophthalmichthys nobilis*, the demersal fish *Zilophthalmichthys nobilis*, and the benthic organisms were significantly different ($P < 0.05$) inside and outside the fish pen. Analysis of trophic levels showed that the food chain length (4.45) and the mean trophic level (3.59) were higher in the fish pen than in the natural lake area (4.10 and 3.38). The results of the arrow plots showed that the food source of the community inside the fish pen was more from phytoplankton (lower $\delta^{13}\text{C}$ values). The results suggest that from the perspective of community food sources, the lower $\delta^{13}\text{C}$ value of the community may mean an increased utilization of plankton food sources with lower $\delta^{13}\text{C}$ values. In addition, the sediment composition in the fence area changed significantly, and this change was transmitted to other components of the community along the food web. The average trophic level, food chain length, and nutrient redundancy within the ecological proliferation net were higher than those in the open water, indicating that the community within the fish pen may have higher stability than that outside the fish pen.

Key words: enhancement; *Hypophthalmichthys molitrix*; *Hypophthalmichthys nobilis*; trophic level; food web structure; Meiliang Bay; stable isotopes technology

Corresponding author: XU Dongpo. E-mail: xudp@ffrc.cn