

DOI: 10.12264/JFSC2023-0063

中华绒螯蟹土池育苗过程中浮游生物群落演替过程及其影响因素

路浩浩^{1,2}, 韩琨^{1,2}, 解志龙¹, 吴旭干¹, 姜佳枚^{1,2}, 潘宏博^{1,2,3}

1. 上海海洋大学, 农业农村部鱼类营养与环境生态研究中心, 上海 201306;

2. 上海海洋大学环境 DNA 技术与水生态健康评估工程中心, 上海 201306;

3. 海洋动物系统分类与进化上海高校重点实验室, 上海 201306

摘要: 浮游生物在水体生态系统中具有重要功能, 其群落结构能影响养殖苗种的健康和产量。但当前尚不清楚它们在中华绒螯蟹(*Eriocheir sinensis*)育苗池的演替变化及其影响因素。本研究在原位条件下调查了中华绒螯蟹土池育苗过程中水质参数和浮游动植物群落的演替过程, 结果发现营养盐总体在养殖后期高于养殖前期。浮游植物检出 16 种, 其中硅藻门种类最多(9 种), 密度为 $8.27 \times 10^8 \sim 4.96 \times 10^9$ ind/L, 多样性指数总体随养殖过程呈下降趋势。浮游动物检出 11 种, 密度为 $2.65 \times 10^5 \sim 4.78 \times 10^7$ ind/L, 多样性指数整体养殖后期高于前期。浮游植物优势种为球等边金藻(*Isochrysis galbana*)、中肋骨条藻(*Skeletonema costatum*)、蛋白核小球藻(*Chlorella pyrenoidosa*)、海洋卡盾藻(*Chattonella marina*)、长菱形藻(*Nitzschia longissimi*)、海洋舟形藻(*Navicula marina*), 浮游动物优势种为矮小拟铃虫(*Tintinnopsis nana*)、急游虫(*Strombidium* sp.)、华哲水蚤幼体(*Sinocalanus* larva)、蚤状幼体(*Zoea*)、褶皱臂尾轮虫(*Brachionus plicatilis*)、卤虫(*Artemia nauplii*)。浮游植物和浮游动物群落和优势种均随养殖过程呈现明显演替变化。多元统计分析显示饵料、理化环境因子和生物因子的共同作用是育苗池浮游植物和浮游动物群落变化的主要驱动力, 饵料、溶解氧和 PO_4^{3-} 对其多样性的影响显著。本研究表明调节饵料可作为调控中华绒螯蟹育苗水体浮游生态系统的潜在手段。

关键词: 中华绒螯蟹; 育苗池; 浮游植物; 浮游动物; 群落组成

中图分类号: S966

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2023)06-0723-12

中华绒螯蟹(*Eriocheir sinensis*)是我国重要的经济蟹类, 具有高养殖价值和营养价值^[1], 当前土池生态育苗是其最主要的苗种来源^[2]。已有研究显示养殖环境的理化因子、所投饵料和浮游生物的群落组成是影响水产动物苗种质量和产量的重要因素^[3-4]。其中浮游生物是生态系统的初级生产者和初级消费者^[5], 对水环境有优良指示作用^[6]。它们在养殖系统中是水产动物的重要食物^[7]; 浮游植物还能通过吸收水体中对养殖动物有毒害作用的氨氮和亚硝氮而进行水质调控^[8], 因此浮游生物在水产养殖中备受关注。但对中华

绒螯蟹育苗池的研究多集中于养殖环境理化因子的变化以及幼体生长状况和成活率等方面^[9-10], 当前关于育苗池浮游生物群落的报道鲜见, 尚不清楚其群落演替过程和影响因素, 这不利于中华绒螯蟹育苗过程中的生态调控和育苗技术的提高。

池塘养殖生态系统作为一个人工水生态系统, 生物群落结构较简单, 食物链较短, 易受养殖过程或环境影响^[11]。中华绒螯蟹生态土池育苗以投喂活的轮虫和卤虫为主, 这些饵料不仅捕食浮游植物和微型浮游动物, 而且同其他浮游动物竞争,

收稿日期: 2023-04-11; 修订日期: 2023-05-22.

基金项目: 国家自然科学基金项目(32170533); 上海市教委水产动物良种创制与绿色养殖协同创新中心项目(2021 科技 02-12); 江苏省科技厅苏北科技专项(SZ-YC202116).

作者简介: 路浩浩(1998-), 男, 硕士研究生, 研究方向为甲壳动物养殖池塘生态学. E-mail: a1354107635@163.com

通信作者: 潘宏博, 副教授, 研究方向为原生动物学和养殖生态学. E-mail: hbpan@shou.edu.cn

故对浮游生物群落有直接影响。同时,这些饵料生物还可以通过自身的生命活动影响营养盐变化,从而间接影响浮游生物群落结构。因此推测,在中华绒螯蟹育苗池中饵料很可能是驱动浮游生物群落演替的主要因素。

本研究在原位条件下追踪了中华绒螯蟹幼体发育 6 个时期的浮游生物群落和水环境变化,尝试回答以下两个问题:(1)浮游生物由哪些种类组成,演替规律如何?(2)演替变化主要受哪些因素影响,饵料是否是主要的驱动因素?以期为摸清中华绒螯蟹育苗过程中的浮游生物变化规律和优化育苗管理技术提供基础资料。

1 材料与方法

1.1 实验地点和养殖概况

本研究调查的 3 个中华绒螯蟹育苗池位于江苏省南通市如东县上海海洋大学如东河蟹遗传育种中心。池塘大小相近(约 1666 m²),在育苗前用剂量为 12 kg/km²的漂白粉淋洒消毒,确认池塘中无氯残留后,再向其中注入小球藻浓度较高的海水,确保幼体有充足的开口饵料。池塘四周用塑料膜建立高度为 30~50 cm 的围网,防止河蟹幼体逃窜和外来生物进入池塘内;应用底部曝气以保持合适的溶解氧水平。亲蟹选择基本无残肢且活力良好的 2 龄长江水系河蟹,抱卵蟹胚胎发育至成熟,胚胎心跳至约 150 次/min 时,开始挂笼布苗,3 个池塘的抱卵蟹分别为 123、110 和 120 个。育苗自 2020 年 3 月 27 日开始直至 4 月 29 日幼苗经历蚤 I (Zoe I)、蚤 II (Zoe II)、蚤 III (Zoe III)、蚤 IV (Zoe IV)和蚤 V (Zoe V)发育为大眼幼体(Megalopa)。在幼体发育的蚤 I、蚤 II 期,投喂个体较小的轮虫(Rotifers)饵料,自蚤 III 起,同时投喂轮虫和卤虫,投喂量如表 1 所示。育苗前期和中期无注水、换水,仅在出现大眼幼体后向各池塘中加注消毒的新鲜海水,加注后池塘水位上升 5 cm。育苗期间天气较稳定,气温 15~22 ℃,仅在蚤 III 和蚤 IV 期分别出现了 2 次和 1 次小雨。本次育苗结果为每公顷产量 911.5~1036 kg,幼体成活率平均为 46.99%。

表 1 育苗期间轮虫和卤虫无节幼体投喂量
Tab. 1 The amount of Rotifers and *Artemia* nauplii used during nursery of *Eriocheir sinensis*

饵料 feed	池塘 pond						kg
		蚤 I Zoe I	蚤 II Zoe II	蚤 III Zoe III	蚤 IV Zoe IV	蚤 V Zoe V	
轮虫 rotifers	3#	17.5	51	134.5	480	780	
	4#	15.5	23	26.5	262.5	600	
	5#	20	60	119.5	445	530	
卤虫 <i>Artemia</i> nauplii	3#	0	2	27	42.5	125	
	4#	0	0	11	37.5	105	
	5#	0	2	27	42.5	110	

1.2 样品采集和处理

水质样品和浮游生物样品均为来自于每个池塘上水口和下水口的混合样,每个幼体发育阶段采集 1 次。环境因子水温(WT)、溶解氧(DO)和 pH 使用便携式水质分析仪(YSI Professional Plus)在水下 0.5 m 现场测定;叶绿素 a (Chla)、氨氮(NH₄⁺-N)、亚硝酸盐(NO₂⁻-N)、硝酸盐(NO₃⁻-N)、磷酸盐(PO₄³⁻-P)、硅酸盐(SiO₃²⁻-Si)、总磷(TP)、总氮(TN)等指标在水样低温运回实验室后测定,测定方法参照《海洋监测规范,第 4 部分海水分析》。

浮游植物和原生动物、轮虫定量样品为采集 1 L 的混合水样,现场用鲁哥氏碘液固定,样品在实验室沉降浓缩至 50 mL 后在 10×10⁻⁴⁰ 倍显微镜下计数;其他浮游动物样品为 20 L 混合水样经孔径为 112 μm 浮游生物网过滤浓缩,现场用 4%福尔马林溶液固定,带回实验室在 10×10 倍显微镜下全部镜检计数。种类鉴定参照《中国海洋生物图集(第一册)》^[12]、《中国海洋浮游生物图谱》^[13]和《中国海洋浮游桡足类图谱》^[14]。

1.3 数据分析

使用 Kruskal-Wallis 检验^[15]评估环境因子和多样性指数在不同育苗时期的差异。使用 past3 计算香农-威纳指数^[16](H', Shannon-Wiener index)、物种均匀度指数^[17](J, Pielou)、物种丰富度指数^[18](d, Margalef)和辛普森指数^[19](D, Simpson)来表征浮游生物群落的多样性。

使用浮游生物丰度数据 lg(x+1)转换后进行非度量多维尺度分析(NMDS)^[20],在 R 中利用 envfit 函数将跟浮游生物群落显著相关的影响因子与

NMDS 排序图进行拟合,同时采用置换多元方差分析(PERMANOVA)^[21]检验不同时期的浮游生物群落差异显著性,利用方差分解分析(VPA)解析饵料、非生物环境因子和生物因子对浮游生物群落差异的贡献。使用 RELATE 程序检验群落相似性矩阵与环境距离矩阵之间的相关显著性。优势种根据非度量性物种相似性贡献(SIMPER)分析确定,积累贡献率 $\geq 90\%$ 的为优势种。因去势对应分析(DCA)中 4 个轴的最大梯度均小于 3,故选取线性模型中的冗余分析(RDA)分析影响浮游生物优势种的环境因子^[22]。Kruskal-Wallis 检验在 SPSS 26.0 上进行;RELATE、SIMPER 分析和 PERMANOVA 分析利用 PRIMER 6.0 完成;Mantel 检验和网络分析分别使用 R 4.0.3 中的 ggcor 包、psych 包;NMDS、RDA、VPA 和 envfit 函数则使用 R 中的 vegan 包实现。

2 结果与分析

2.1 池塘水质理化指标

养殖过程各水质理化指标如表 2 所示。DO、TN、TP、 PO_4^{3-} 和 WT 在养殖不同阶段差异显著($P<0.05$),而其他环境因子在不同时期无显著差异($P>0.05$)。叶绿素 a 浓度随着养殖时间的增加不断增大,大部分水质参数后期均高于前期。 NO_2^-

浓度由蚤 I 和蚤 II 期低于检测限持续增加,到大眼时期达到最高值。总氮和总磷变化趋势相似,均为先增加后减少再增加;蚤 V 和大眼期高于蚤 III 期($P<0.05$),大眼期高于蚤 V 期($P<0.05$)。 PO_4^{3-} 浓度在蚤 V 和大眼期显著高于蚤 I、蚤 III 期($P<0.05$)。WT 在蚤 I 至蚤 V 期稳定在 16 ℃左右,在大眼期突然升高,显著高于除蚤 V 期外的其他时期($P<0.05$)。DO 在育苗期间先增加、减少再增加,在大眼期最高,在蚤 IV 期最低。

2.2 育苗池浮游生物组成和多样性指数

浮游植物共鉴定出 5 门 16 属 19 种,其中硅藻门种类最多,6 属 9 种;金藻门最少,仅 1 属 1 种。其余分别为甲藻门 4 属 4 种,蓝藻门 3 属 3 种和绿藻门 2 属 2 种。浮游植物种类数在养殖初期和末期较高,中间时期相差不大,少于初期和末期。前期硅藻和蓝藻种类较多,后期硅藻和甲藻种类较多(图 1a)。浮游动物共发现 11 种,其中桡足类 6 种,原生动物 3 种,轮虫和卤虫各 1 种(所投饵料)。浮游动物种类数量总体呈上升的趋势,养殖后期增加的主要是桡足类(图 1b)。

浮游植物密度为 $8.27\times 10^8\sim 4.96\times 10^9$ ind/L,呈现先减少后增加的趋势。育苗池各浮游植物分类群的密度表现出明显的演替,整体由初期的以金藻、硅藻为主转变为末期以金藻为主(图 2)。其中

表 2 中华绒螯蟹不同幼体期的养殖环境理化参数
Tab. 2 Physical and chemical parameters of the water environment in different *Eriocheir sinensis* larvea stages

环境因子 environmental factor	蚤 I Zoe I	蚤 II Zoe II	蚤 III Zoe III	蚤 IV Zoe IV	蚤 V Zoe V	大眼幼体 Metalopa
亚硝酸盐/(mg/L) NO_2^-	0	0.0005±0.0004	0.0014±0.0004	0.002±0.0008	0.0058±0.0057	0.0145±0.019
硅酸盐/(mg/L) SiO_3^{2-}	0.52±0.49	0.10±0.13	0.24±0.27	0.04±0.004	0.17±0.05	0.14±0.03
氨氮/(mg/L) NH_4^+	0.03±0.01	0.07±0.07	0.10±0.06	0.22±0.02	0.34±0.19	0.21±0.17
磷酸盐/(mg/L) PO_4^{3-}	0.03±0.0051 ^c	0.07±0.07 ^{bc}	0.10±0.06 ^c	0.22±0.02 ^{bc}	0.34±0.19 ^{ab}	0.21±0.17 ^a
硝酸盐/(mg/L) NO_3^-	0.14±0.01	0.15±0.01	0.13±0.03	0.14±0.01	0.21±0.05	0.21±0.02
总氮/(mg/L) TN	2.05±0.15 ^{abc}	2.30±0.21 ^{ab}	1.48±0.10 ^c	1.91±0.15 ^{bc}	2.58±0.40 ^{ab}	3.14±0.47 ^a
总磷/(mg/L) TP	0.30±0.03 ^{abc}	0.36±0.03 ^{ab}	0.20±0.04 ^c	0.28±0.01 ^{bc}	0.36±0.05 ^{ab}	0.38±0.03 ^a
叶绿素 a/(μg/L) Chl a	10.52±3.21	7.52±1.91	3.96±2.11	7.52±3.36	11.53±8.84	20.44±6.90
pH	8.47±0.09	8.50±0.08	8.47±0.21	8.30±0.14	8.40±0.28	8.57±0.17
溶解氧/(mg/L) DO	8.82±0.23 ^{bcd}	9.01±0.53 ^{bcd}	8.63±0.42 ^{cd}	8.17±0.15 ^{cd}	9.96±0.44 ^b	11.75±0.23 ^a
水温/℃ WT	16.30±0.16 ^b	16.20±0.33 ^b	16.37±0.29 ^b	16.17±0.21 ^b	16.80±0.08 ^{ab}	20.13±0.41 ^a

注: 同行数据肩标不同字母表示差异显著($P<0.05$).
Notes: Different letters in the same row indicate significant difference ($P<0.05$).

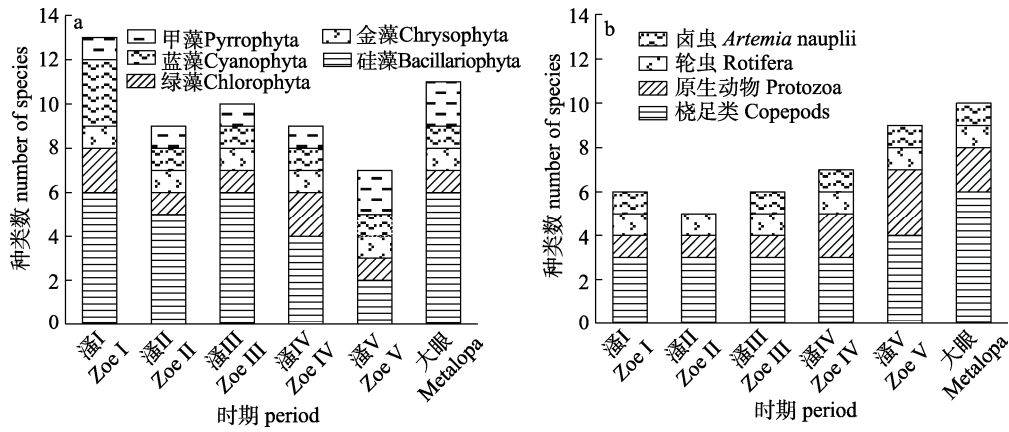


图 1 不同时期浮游植物(a)和浮游动物(b)种类组成

Fig. 1 Species composition of phytoplankton (a) and zooplankton (b) at different periods

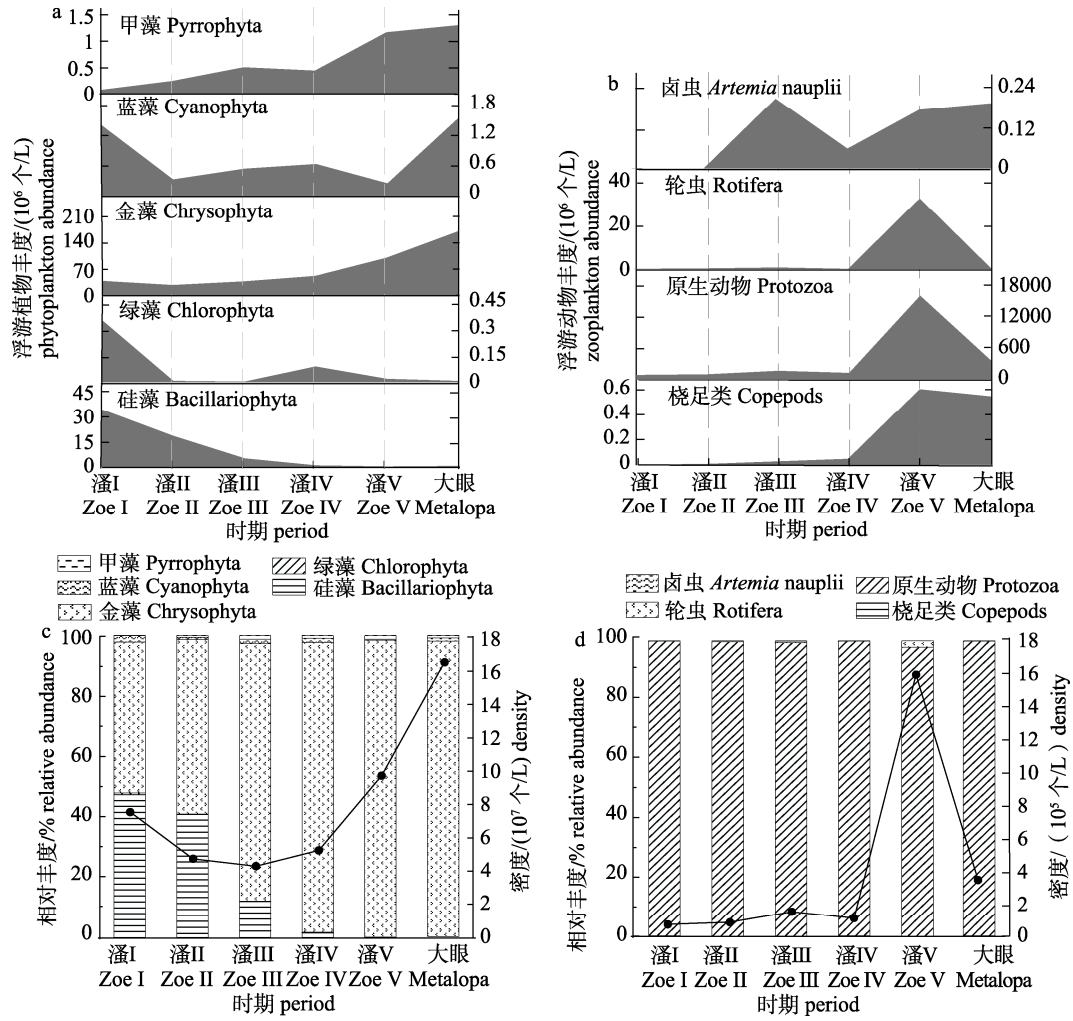


图 2 浮游植物和浮游动物在不同时期各分类群的丰度(a、b)和相对丰度、总密度(c、d)变化

Fig. 2 Succession of phytoplankton and zooplankton taxa (a, b), and their relative abundance and total density (c, d) in different periods

甲藻门和金藻门密度总体呈上升趋势; 蓝藻门在养殖初期和末期密度较高; 硅藻门和绿藻门密度呈下

降趋势。浮游动物密度为 $2.65 \times 10^5 \sim 4.78 \times 10^7$ ind/L, 在养殖周期内均以原生动物为主(占总丰度 98%),

原生动物、轮虫和桡足类丰度在前期比较平稳, 到蚤 V 期直线上升, 之后又迅速降低, 这也使浮游动物总密度也在蚤 V 期达到最高。卤虫密度在蚤 III 期之后维持在 $1.91 \times 10^2 \sim 6.34 \times 10^2$ ind/L。

育苗池浮游植物的香农-威纳指数(H')、丰富度指数(d)、均匀度指数(J)和辛普森指数(D)平均值分别为 0.46、0.35、0.16 和 0.25。各多样性指数均表现出从前期到后期逐渐降低的变化趋势(图 3a)。Kruskal-Wallis 检验发现浮游植物辛普森指数(D)在大眼期显著低于蚤 I 和蚤 II 期($P < 0.05$); 蚤 IV 和蚤 V 期显著低于蚤 II 期($P < 0.05$)。

育苗池浮游动物的香农-威纳指数(H')、丰富度指数(d)、均匀度指数(J)和辛普森指数(D)平均值分别为 0.15、0.39、0.06 和 0.07。 H' 、 D 和 J 均在蚤 IV 之前相对稳定, 蚤 V 突然增加达到最高(图 3b); 而 d 在整个育苗期间持续升高。Kruskal-Wallis 检验发现 H' 、 D 和 J 在蚤 I 显著低于蚤 V 和大眼期, 蚤 II 和蚤 IV 显著低于蚤 V ($P < 0.05$); d 在大眼期显著高于蚤 I、蚤 II 和蚤 III 期($P < 0.05$)。

2.3 浮游生物群落演替及其与环境因子及养殖过程的关系

非度量多维尺度分析(non-metric multidimensional scaling analysis, NMDS)显示浮游植物(PERMANOVA, $P=0.001$)和浮游动物(PERMANOVA, $P=0.006$)群落不同中华绒螯蟹幼体发育时期存在显著差异, 均表现出一定的演替规律。浮游植物的演替可分为 3 个阶段: 蚤 I 期与其他时期相对独立; 蚤 II、蚤 III、蚤 IV 时期表现出一定的相

似性; 蚤 V 和大眼期表现出较高相似性。环境因子拟合结果显示, 轮虫(饵料; $R^2=0.7345$, $P=0.001$)和 PO_4^{3-} ($R^2=0.6809$, $P=0.001$)是影响浮游植物群落物种组成的最关键因子, 同时 NH_4^+ 、DO、 NO_2^- 、Chl a、TP 和 WT 对浮游植物群落的影响虽显著但贡献较小($P < 0.05$)(图 4a)。浮游动物群落在不同时期均相对独立, 且处在同一时期不同池塘的浮游动物群落也表现出较好的相似性, 轮虫(饵料; $R^2=0.6259$, $P=0.001$)是影响浮游动物群落的最关键因子, WT、DO 和 PO_4^{3-} 对浮游动物群落也有显著影响($P < 0.05$)(图 4c)。

RELATE 检验显示浮游植物群落($P=0.001$)和浮游动物群落($P=0.019$)均与环境因子显著相关, 同时浮游植物与浮游动物之间也有显著相关关系($P=0.001$)。将可能影响浮游生物群落的各因子分为饵料、理化因子和生物因子 3 组, 进行 VPA 分析, 结果发现对浮游植物群落的单独解释度中饵料(0.2653) > 理化因子(0.1913) > 生物因子(0.0749), 3 类因子共同作用对浮游植物群落差异的解释度最大(0.3595)(图 4b); 理化因子、饵料和生物因子单独作用对浮游动物群落差异的解释度差异小, 3 类因子共同的解释度最大(0.6120), 远高于各组因子的单独解释度(图 4d)。

2.4 浮游生物多样性的影响因素

曼特尔检验显示浮游植物多样性与轮虫($r=0.383$, $P < 0.01$)和卤虫($r=0.558$, $P < 0.01$)极显著相关, 与环境因子 PO_4^{3-} ($r=0.308$, $P < 0.01$)、DO ($r=0.263$, $P < 0.05$)、Chl a ($r=0.218$, $P < 0.05$)和 WT ($r=0.181$, $P < 0.05$)显著相关; 浮游动物多样性与

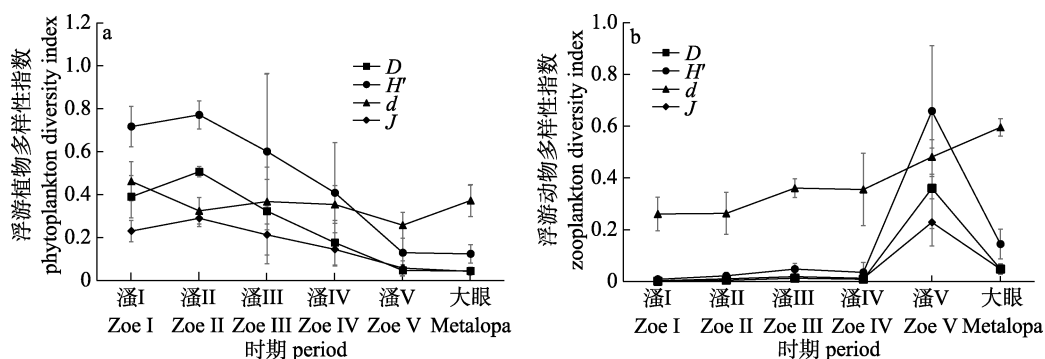


图 3 不同时期浮游植物(a)和浮游动物(b)多样性指数变化

Fig. 3 Diversity index of phytoplankton (a) and zooplankton (b) at different periods

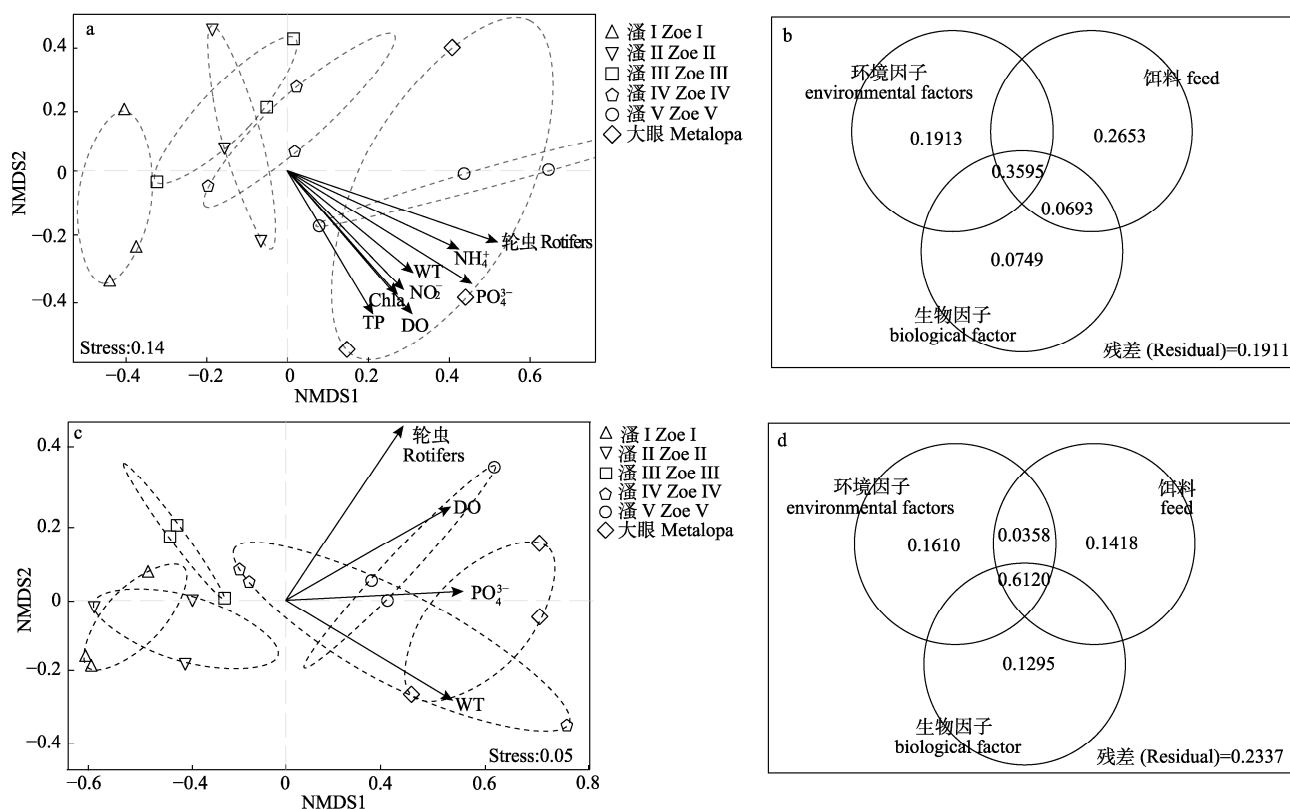


图 4 浮游植物(a、b)和浮游动物(c、d)的群落差异及影响因素

“stress”表示胁迫系数, stress<0.2 时结果可靠。

Fig. 4 Phytoplankton (a, b) and zooplankton (c, d) community differences and influencing factors
“stress” indicates the stress coefficient, and the result is reliable when stress<0.2.

投喂的轮虫($r=0.235$, $P<0.05$)和卤虫($r=0.388$, $P<0.01$)以及环境因子 PO_4^{3-} ($r=0.315$, $P<0.05$)、DO ($r=0.238$, $P<0.05$)显著相关(图 5)。

2.5 浮游生物优势种及影响因素

由非度量性物种相似性贡献(SIMPER)计算得到浮游生物中积累贡献率达到 90%的浮游植物和浮游动物优势种各 6 种, 分别为浮游植物球等边金藻(*Isochrysis galbana*)、中肋骨条藻(*Skeletonema costatum*)、蛋白核小球藻(*Chlorella pyrenoidosa*)、海洋卡盾藻(*Chattonella marina*)、长菱形藻(*Nitzschia longissimi*)、海洋舟形藻(*Navicula marina*)和浮游动物矮小拟铃虫(*Tintinnopsis nana*)、急游虫(*Strombidium* sp.)、华哲水蚤幼体(*Sinocalanus larva*)、溞状幼体(Zoea)、褶皱臂尾轮虫(*Brachionus plicatilis*)、卤虫(*Artemia nauplii*)。其丰度随着养殖过程具有明显的演替变化(图 6a)。浮游植物优势种的 RDA 结果显示, 第一、二排序轴的特征值为 0.093 和

0.00081, 两个轴累计解释变异为 67.74%, 显著影响浮游植物优势种密度的因子是轮虫和 SiO_3^{2-} (图 6b)。浮游动物优势种的 RDA 结果显示, 第一、二排序轴的特征值为 0.398 和 0.0017, 累计解释变异为 85.69%, 显著影响浮游动物优势种密度主要是环境理化因子, 依次为 NH_4^+ 、WT、pH 和 NO_3^- (图 6c)。

3 讨论

3.1 中华绒螯蟹育苗过程中浮游植物群落演替的影响因素

中华绒螯蟹育苗池中浮游植物的 α -多样性和 β -多样性在不同育苗时期均存在差异(图 3 和图 4), 具有明显的演替过程。浮游植物群落随育苗过程由以硅藻和金藻为主转变为金藻等鞭毛藻类为主。水温、轮虫密度和氮(NO_2^- 、 NH_4^+ 、TN)、磷(PO_4^{3-})等营养盐是驱动群落演替的关键因子(图 4b)。其中氮磷等无机盐的浓度可以影响浮游植物光合作

用和生理状态, 水温对浮游植物繁殖影响较大。已有的大部分研究也均显示水温和营养盐是影响养殖水体浮游植物群落的主要因子^[23-24]。Yang 等^[25]发现在富营养程度较高的养殖池塘中, 因营养盐不存在限制效应, 水温较营养盐对浮游植物的影响更为关键。本次调查的育苗池同样处于富营养状态, 但由于水温和各营养盐(除硅酸盐外)均呈正相关关系(图 5), 营养盐对浮游植物也具有显著影响, 它们和水温协同影响浮游植物的演替。

轮虫和卤虫是中华绒螯蟹育苗过程的主要饵料, 这些饵料生物和其他浮游动物可以通过牧食作用影响浮游植物群落, 因此相较于理化因子, 饵料生物和浮游动物对浮游植物群落演替也应具有重要的贡献。最近的研究也显示生物间的相互作

用是影响浮游生物群落变化不可忽视的因素^[26], 然而大部分养殖环境研究常忽视了它们的作用。本研究显示饵料生物对中华绒螯蟹育苗水体浮游植物群落和多样性具有显著影响(图 4a 和图 5)。方差分解分析进一步表明, 饵料的单独解释度高达 0.2653, 其单独作用以及饵料和理化因子、生物因子的共同作用是驱动浮游植物群落演替最主要的两个因素; 考虑饵料和浮游动物(生物因子)的影响后, 浮游植物群落变化的未解释率仅为 0.1911。这主要因为在河蟹幼体不同阶段饵料的组成和投喂量差异大, 投喂量增大和饵料组成的变化均增强了下行效应对浮游植物群落的影响。生物因子(浮游动物)的单独作用对浮游植物群落变化的贡献也较高, 解释度达 0.1295, 这说明虽

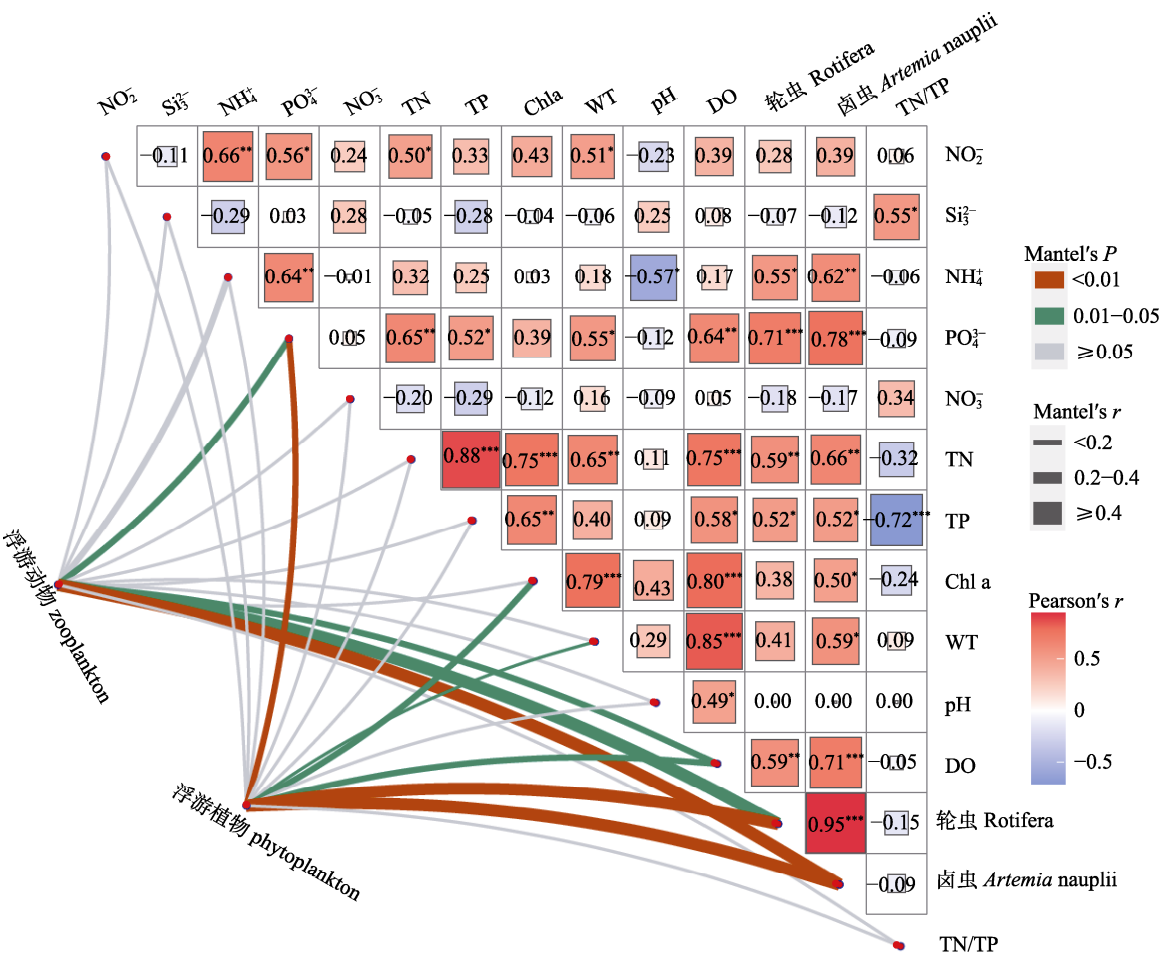


图 5 环境因子之间以及与浮游生物多样性的相关性

*, ** 和***分别表示在 0.05、0.01 和 0.001 水平上显著相关。

Fig. 5 Correlations between environmental factors and the correlations of environmental factors with plankton diversities

*, ** and *** indicates significant correlation at 0.05, 0.01 and 0.001 level, respectively.

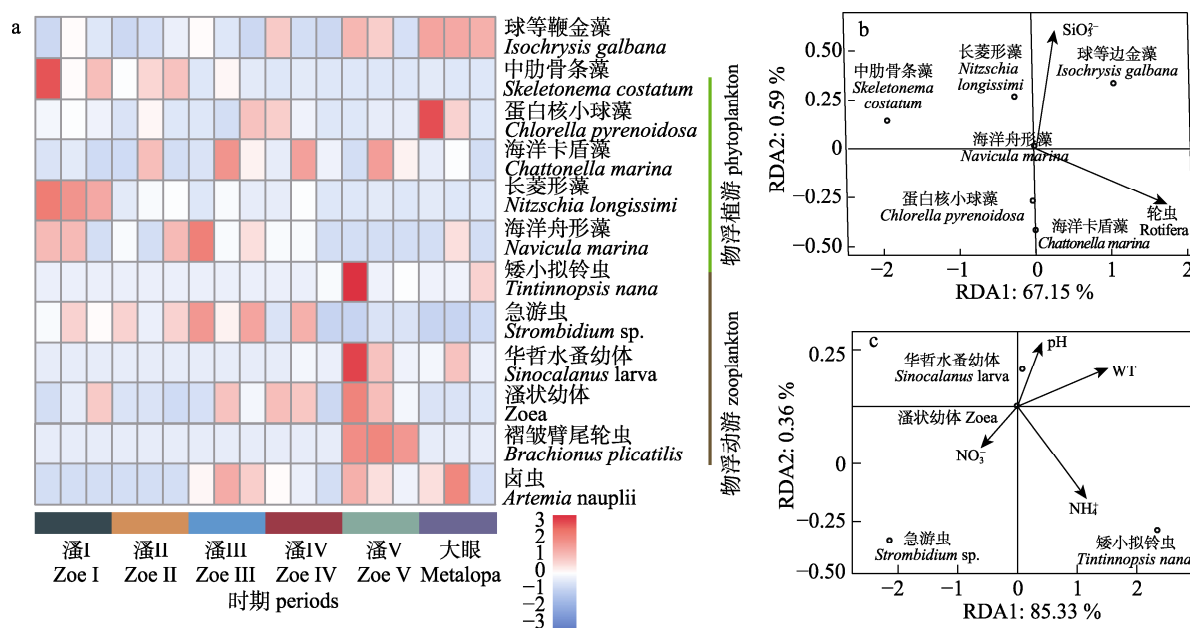


图 6 浮游生物优势种在不同时期的丰度变化(a)及其与环境因子的冗余分析(b, c)
各物种的丰度值做了对数转换。

Fig. 6 Abundance variations of dominant plankton species (a) at different periods and their redundancy analysis with environmental factors (b, c)

The abundance of each species was log transferred.

然浮游动物对浮游植物的影响不显著,但其摄食偏好性也一定程度影响了浮游植物群落。

浮游植物优势种演替明显。在养殖前期,浮游植物优势种主要为硅藻门的骨条藻、菱形藻和舟形藻,到养殖后期金藻和甲藻数量增多,以球等边金藻占绝对优势(图 6a)。这种演替趋势在青蟹的育苗池中也有发现^[27],但凡纳滨对虾养殖^[28]中硅藻门却是几乎一直保持优势。结合 RDA 分析的结果(图 6b),笔者猜测硅藻门优势种的衰退一方面因其是浮游动物和蟹类幼体的优良食物^[29],被所投喂的饵料(轮虫和卤虫)和蟹类幼体大量牧食,另一方面可溶性硅酸盐在蚤 II 期急剧减少限制了硅藻的生长繁殖。随着育苗过程,球等鞭金藻为代表的金藻门在后期成为绝对优势,这也同其营养方式以及池塘养殖环境密切相关。球等鞭金藻作为混合营养类群,不仅进行光合作用,还摄食环境中的有机碎屑和细菌。研究显示养殖后期水体的有机物和细菌会大量增多^[30],这为混合营养的浮游植物在养殖后期大量繁殖提供了充足食物,因此在硅酸盐处于低水平的情况下,混合营养的鞭毛藻类能够占据优势。

3.2 中华绒螯蟹育苗过程中浮游动物群落演替的影响因素

浮游动物群落也存在鲜明的演替过程,种类数、丰度、多样性随着育苗过程增加。方差分解分析表明理化因子单独作用及与饵料、生物因子的交互作用是中华绒螯蟹育苗水体中浮游动物群落变化的主要因素。其中水温对浮游动物群落演替和优势种变化均影响显著(图 4c、图 6c)。水温能影响浮游动物生长发育和繁殖^[31],本次育苗的水温在蚤 V 期之前维持在 16 °C 较低水平不利于浮游动物的生长,在蚤 V 和大眼期水温显著升高后,浮游动物繁殖能力增强,原生动物和桡足类密度大量增加并在蚤 V 期达到峰值,桡足类种类数也是随着水温的显著升高而增多。水体的富营养化和水温的升高导致中华绒螯蟹育苗池原生动物大量繁殖的现象在其他研究中也发现^[32]。郑斯迪等^[33]对稻鱼共生系统浮游动物研究中也发现浮游动物在低温下密度较低和种类较少;吴湘香等^[34]同样发现水温升高主导了长江浮游动物密度和种类数的增加。溶解氧是驱动浮游动物群落演替的另一关键环境因子,整个育苗过程中采用池

底曝气, 溶氧一直维持在较高水平, 对浮游动物生长不存在抑制; 后期溶氧的增加, 浮游动物密度、多样性和物种数也随之上升, 考虑到溶氧和叶绿素浓度极显著相关, 因此溶氧很可能是和浮游植物协同作用来影响浮游动物。戴丹超等^[35]对河蟹成蟹养殖池塘浮游动物的研究中同样发现溶解氧对浮游动物影响显著, 但因其研究水体溶氧处于较低水平, 部分养殖阶段浮游动物的生长受到了限制。本研究中营养盐对浮游动物也有较大贡献(图 4a、图 5), 它们很可能通过浮游植物来间接影响浮游动物。随着营养盐增加, 育苗池中鞭毛藻类增多并占优势, 由于具壳的拟铃虫对鞭毛藻类有较强摄食能力^[35], 拟铃虫也随之增多, 这印证了营养盐通过浮游植物间接对浮游动物产生影响的推测。

饵料的单独作用对浮游动物群落演替的贡献仅次于理化因子(图 4d), 其中轮虫投喂量是影响浮游动物群落的关键因子之一, 同时饵料投喂量和浮游动物多样性均显著或极显著相关(图 5)。主要因为轮虫和卤虫与浮游动物存在竞争和捕食关系。在整个采样周期中, 原生动物占绝对优势。随着饵料投入和桡足类的增多, 原生动物的被捕食压力增大, 密度在大眼时期急剧减少(图 2b)。原生动物拟铃虫因具壳体, 抗捕食能力较强^[36], 因此在下行效应增强下替代了前期的无壳急游虫成为优势种。在 Armengol 等^[37]的控制实验中同样发现桡足类能显著降低无壳急游虫的密度, 有壳纤毛虫随桡足类增加呈增长趋势。桡足类对轮虫也有捕食作用^[38], 随着轮虫投喂量增大, 桡足类的密度在育苗过程中持续增长并在蚤 V 期暴涨。

3.3 浮游生物群落演替对中华绒螯蟹育苗的潜在影响和对策

本次调查发现随着育苗中后期水体富营养化加剧, 甲藻和海洋卡盾藻等赤潮藻类不断增长, 它们能分泌赤潮毒素, 危害河蟹幼体的健康, 因此在育苗中后期需要进行藻类群落结构的调控。廖姿蓉等^[39]发现中肋骨条藻等硅藻能抑制海洋卡盾藻生长, 考虑到育苗过程中硅酸盐大量减少对硅藻的优势种产生了限制, 建议自蚤 II 起适量添加硅酸盐, 维持硅藻密度, 这将有利于抑制有害藻类生长并缓解水质恶化。

浮游动物中的桡足类会捕食中华绒螯蟹蚤 I、蚤 II 幼体, 对育苗有不利影响^[40]。在本次育苗前期, 桡足类密度控制较好, 始终维持在较低水平, 因此对蟹类幼体早期阶段的成活率影响不大。后期华哲水蚤大量出现, 其幼体成为优势, 虽然它的成体很难被蚤 V 幼体和大眼幼体捕食, 但幼体具有可食性, 因此危害较小。但笔者仍建议在育苗后期重点监测桡足类成体密度变化, 及时采取干预措施。

4 结论

本研究显示中华绒螯蟹土池生态育苗过程中浮游动物和浮游植物群落结构均随着养殖过程具有明显的演替变化, 浮游植物多样性指数总体呈下降趋势; 而浮游动物多样性呈上升趋势。饵料(轮虫、卤虫)是影响育苗池浮游生物群落演替的主要因素, 它可直接作用或与理化因子、生物因子交互作用对浮游动植物产生影响。但囿于样品量有限, 育苗池塘浮游生物变化规律仍需深入探究, 是否可以通过控制饵料来调控浮游生物群落进而维持中华绒螯蟹育苗水体浮游生态系统稳定性也需进一步通过控制实验来探索。

参考文献:

- [1] Wang W, Wang C H, Ma X Z. Ecological Culture of Mud Crab[M]. 2nd ed. Beijing: China Agriculture Press, 2014. [王武, 王成辉, 马旭洲. 河蟹生态养殖[M]. 2 版. 北京: 中国农业出版社, 2014.]
- [2] Gu X L, Qiao Z G. Progress of the crab seed cultivation in earthen pond in China[J]. Marine Fisheries, 2012, 34(1): 110-116. [顾孝连, 乔振国. 我国蟹类土池育苗技术研究进展[J]. 海洋渔业, 2012, 34(1): 110-116.]
- [3] Wang P, Ma X Z, Zhang W B, et al. Preliminary study on the variation characteristics of water quality factors of natural soil culture of *Eriocheir sinensis*[J]. Environmental Chemistry, 2020, 39(12): 3425-3435. [王璞, 马旭洲, 张文博, 等. 中华绒螯蟹天然海水土池生态育苗水环境因子变化特征初步研究[J]. 环境化学, 2020, 39(12): 3425-3435.]
- [4] Geng Z, Feng G P, Zhao F, et al. Distribution of larval crabs (*Eriocheir sinensis*) and relationship with oceanographic features in the Yangtze Estuary[J]. Écoscience, 2018, 25(2): 125-134.
- [5] Liu J K. Advanced Aquatic Biology[M]. Beijing: Science Press, 1999. [刘建康. 高级水生生物学[M]. 北京: 科学出

- 版社, 1999.]
- [6] Huang Y Y. Pollution Ecology of Inland Waters[M]. Beijing: Science Press, 2001. [黄玉瑶. 内陆水域污染生态学: 原理与应用[M]. 北京: 科学出版社, 2001.]
- [7] He J, Chen C, Wang Y N, et al. Community structure and biodiversity of plankton in *Litopenaeus vannamei* culture pond[J]. Journal of Biology, 2015, 32(3): 58-62, 67. [何京, 陈晨, 王一农, 等. 凡纳滨对虾设施养殖池塘浮游生物群落结构及多样性研究[J]. 生物学杂志, 2015, 32(3): 58-62, 67.]
- [8] Tandeau de Marsac N, Houmard J. Adaptation of cyanobacteria to environmental stimuli: New steps towards molecular mechanisms[J]. FEMS Microbiology Letters, 1993, 104(1-2): 119-189.
- [9] Wu X G, Yu Z Y, Cheng Y X, et al. Effect of four groups of live feeds on larval development, growth (from Z4 to Megalopa) and fatty acid composition of *Eriocheir sinensis*[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2007, 14(6): 911-918. [吴旭干, 于智勇, 成永旭, 等. 4 组生物饵料对中华绒螯蟹 Z4 到大眼幼体生长发育和脂肪酸组成的影响[J]. 中国水产科学, 2007, 14(6): 911-918.]
- [10] Tang M J, Wu R F, Jiang X D, et al. Effects of four natural diets on the culture performance and biochemical composition of megalopa of *Eriocheir sinensis* during desalination period[J]. Aquaculture Research, 2020, 51(7): 2831-2841.
- [11] Wilbur H M. Experimental ecology of food webs: Complex systems in temporary ponds[J]. Ecology, 1997, 78(8): 2279-2302.
- [12] Huang Z G, Lin M. An Illustrated Guide to Species in China's Seas[M]. Beijing: Ocean Press, 2012. [黄宗国, 林茂. 中国海洋生物图集—第三册, 1—动物界[M]. 北京: 海洋出版社, 2012.]
- [13] Shu Y F, Han M S. Marine Plankton of China Illustrata[M]. Beijing: China Ocean Press, 1993. [束蕴芳, 韩茂森. 中国海洋浮游生物图谱[M]. 北京: 海洋出版社, 1993.]
- [14] Zhang W C, Zhao N, Tao Z C. An Illustrated Guide to Marine Planktonic Copepods in China Seas[M]. Beijing: Science Press, 2010. [张武昌, 赵楠, 陶振铎. 中国海浮游桡足类图谱[M]. 北京: 科学出版社, 2010.]
- [15] Breslow N. A generalized Kruskal-Wallis test for comparing K samples subject to unequal patterns of censorship[J]. Biometrika, 1970, 57(3): 579-594.
- [16] Shannon C E. A mathematical theory of communication[J]. The Bell System Technical Journal, 1948, 27(3): 379-423.
- [17] Pielou E C. An Introduction to Mathematical Ecology[M]. New York: Wiley-Interscience, 1969.
- [18] Margalef R. Information theory in ecology[J]. General Systems, 1957, 3: 36-71.
- [19] Simpson E H. Measurement of diversity[J]. Nature, 1949, 163(4148): 688.
- [20] Jobson J D. Applied Multivariate Data Analysis[M]. New York, NY: Springer New York, 1992.
- [21] Anderson M, Gorley R N, Clarke R K. Permanova+ for Primer: Guide to Software and Statistical Methods[M]. Plymouth: Plymouth Marine Laboratory, 2008.
- [22] Piirsoo K, Vilbaste S, Truu J, et al. Origin of phytoplankton and the environmental factors governing the structure of microalgal communities in lowland streams[J]. Aquatic Ecology, 2007, 41(2): 183-194.
- [23] Wang M, Zhang J Y, Chen Q W, et al. Variations in nitrogen and phosphorous concentrations and major phytoplankton species in the northwestern Lake Taihu between 2003-2012[J]. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(1): 164-172. [王敏, 张建云, 陈求稳, 等. 太湖西北湖区 2003—2012 年间氮磷浓度及浮游植物主要类群变化趋势分析[J]. 生态学报, 2019, 39(1): 164-172.]
- [24] Redfield A C. The biological control of chemical factors in the environment[J]. Science Progress, 1960, 11: 150-170.
- [25] Yang W, Zhu J Y, Zheng C, et al. Succession of phytoplankton community during intensive shrimp (*Litopenaeus vannamei*) cultivation and its effects on cultivation systems[J]. Aquaculture, 2020, 520: 734733.
- [26] Li G H, Wang Y P, Li H, et al. Quantifying relative contributions of biotic interactions to bacterial diversity and community assembly by using community characteristics of microbial eukaryotes[J]. Ecological Indicators, 2023, 146: 109841.
- [27] Wang Y C, Jin Z W, Wu Z N. Analysis of the correlation between plankton and zoea of *Scylla paramamosain*: An example of ecological breeding ponds of mud crab in Ningbo[J]. Journal of Ningbo University (Natural Science & Engineering Edition), 2019, 32(5): 1-6. [王扬才, 金中文, 吴仲宁. 浮游生物与拟穴青蟹蚤状幼体间关联分析——以宁波地区一生态育苗池为例[J]. 宁波大学学报(理工版), 2019, 32(5): 1-6.]
- [28] Qiao L, Chang Z Q, Li J, et al. Phytoplankton community succession in relation to water quality changes in the indoor industrial aquaculture system for *Litopenaeus vannamei*[J]. Aquaculture, 2020, 527: 735441.
- [29] Shen H D, Huang X X. Study on metamorphosis and survival rate of zoea I of *Eriocheir sinensis* fed on *Nannochloropsis oculata*, *Phaeodactylum tricornutum* and powder of *Spirulina platensis*[J]. Journal of Shanghai Fisheries University, 1999, 8(3): 202-209. [沈和定, 黄旭雄. 三种藻类对中华绒螯蟹 I 期蚤状幼体培育效果的比较[J]. 上海水产大学学报, 1999, 8(3): 202-209.]
- [30] Jackson C, Preston N, Thompson P J, et al. Nitrogen budget and effluent nitrogen components at an intensive shrimp

- farm[J]. Aquaculture, 2003, 218(1-4): 397-411.
- [31] Marques S C, Azeiteiro U M, Marques J C, et al. Zooplankton and ichthyoplankton communities in a temperate estuary: Spatial and temporal patterns[J]. Journal of Plankton Research, 2006, 28(3): 297-312.
- [32] Zhou Z C, Pang J H, Wang N B, et al. Discussion on artificial incubation technique of *Eriocheir sinensis*[J]. Fisheries Science, 2000, 19(5): 43-45. [周遵春, 庞军辉, 王年斌, 等. 中华绒螯蟹人工育苗中的几个技术问题探讨[J]. 水产科学, 2000, 19(5): 43-45.]
- [33] Zheng S D, Gao Q, Bu L F, et al. Study on community structure and seasonal dynamics of zooplanktons and macrobenthos in Rice-Fish Symbiotic System in Qingtian, Zhejiang Province[J]. Journal of Fisheries of China, 2023. DOI: 10.27314/d.cnki.gsscu.2022.000165. [郑斯迪, 高谦, 卜令飞, 等. 浙江青田稻鱼共生系统浮游动物和大型底栖动物的群落结构特征及动态分析[J]. 水产学报, 2023. DOI: 10.27314/d.cnki.gsscu.2022.000165.]
- [34] Wu X X, Wang Y P, Zhang Y, et al. Zooplankton community structure and spatio-temporal dynamics in the main stream of the Yangtze River[J]. Journal of Fisheries of China, 2023, 47(2): 183-192. [吴湘香, 王银平, 张燕, 等. 长江干流浮游动物群落结构及时空分布格局[J]. 水产学报, 2023, 47(2): 183-192.]
- [35] Dai D C, Ma X Z, Zhang W B, et al. Metazooplankton community structure and ecological evaluation of water quality of *Eriocheir sinensis* ecological culture ponds[J]. Journal of Ecology and Rural Environment, 2021, 37(2): 208-216. [戴丹超, 马旭洲, 张文博, 等. 河蟹生态养殖池塘后生浮游动物群落结构及水质生态学评价[J]. 生态与农村环境学报, 2021, 37(2): 208-216.]
- [36] Elliott D T. The biology and ecology of tintinnid ciliates: Models for marine plankton[J]. Estuaries and Coasts, 2014, 37(1): 240-241.
- [37] Armengol L, Franchy G, Ojeda A, et al. Effects of copepods on natural microplankton communities: Do they exert top-down control?[J]. Marine Biology, 2017, 164(6): 136.
- [38] Lapesa S, Snell T W, Fields D M, et al. Selective feeding of *Arctodiaptomus salinus* (Copepoda, Calanoida) on co-occurring sibling rotifer species[J]. Freshwater Biology, 2004, 49(8): 1053-1061.
- [39] Liao Z R, Wang Z H. Interspecies competition between *Chaetonnella marina* and three typical marine diatoms[J]. Marine Environmental Science, 2019, 38(3): 321-327. [廖姿蓉, 王朝晖. 海洋卡盾藻与三种典型海洋硅藻的种间竞争研究[J]. 海洋环境科学, 2019, 38(3): 321-327.]
- [40] Zhang Q J, Li X D, Zhu H, et al. Relationships between copepods and *Eriocheir sinensis* larvae in ecological breeding ponds[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2007, 18(1): 174-178. [张清靖, 李晓东, 朱华, 等. 生态育苗池中的桡足类与河蟹苗产量的关系[J]. 应用生态学报, 2007, 18(1): 174-178.]

Plankton community succession and its influencing factors on earthen pond cultivation of *Eriocheir sinensis* larvae

LU Haohao^{1,2}, HAN Kun^{1,2}, XIE Zhilong¹, WU Xugan¹, JIANG Jiamei^{1,2}, PAN Hongbo^{1,2,3}

1. Centre for Research on Environmental Ecology and Fish Nutrient (CREEFN) of the Ministry of Agriculture and Rural Affairs; Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;
2. Engineering Research Center of Environmental DNA and Ecological Water Health Assessment, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;
3. Shanghai Universities Key Laboratory of Marine Animal Taxonomy and Evolution, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China

Abstract: The Chinese mitten crab, *Eriocheir sinensis*, is one of the most important aquaculture species in China, with an annual aquaculture production of 808300 metric tons in 2021. The Chinese mitten crab exhibits six larval stages: Zoeae I-V and Megalopa. These larvae are primarily bred in outdoor earthen ponds; recent studies indicated that the water quality and species composition of the plankton community in these ponds can directly affect the production of breeding. However, little is known about the physical and chemical factors of the *E. sinensis* larvae-rearing process in breeding earthen ponds; additionally, the characteristics of plankton community

succession and its relationship to environmental factors remain unknown. It limits our ability to improve *E. sinensis* larvae-rearing technology via the control of water quality parameters and plankton communities. Therefore, it is necessary to investigate the water quality parameters and plankton community succession in *E. sinensis* breeding earthen ponds.

This investigation on the plankton community of *E. sinensis* breeding earthen ponds was conducted in April 2020. Samples were collected at each larval stage, and the corresponding water environmental factors were determined synchronously. The results showed that the difference in water temperature (WT) and pH at different larval stages was very small, whereas the concentrations of nutrients increased throughout the metamorphic process. Phosphate, total nitrogen, and total phosphorus were significantly different among all larval stages. Additionally, the concentration of nitrogen and phosphorus was significantly correlated with physical factors and the feed used. Overall, 16 phytoplankton species were detected, including 9 Bacillariophyta species, 4 Pyrrophyta species, 3 Cyanophyta species, 2 Chlorophyta species, and 1 Chrysophyta species; 11 zooplankton species were observed, including 6 Copepod species, 3 Protozoa species, 1 Rotifera species, and 1 *Artemia* species (feed). The phytoplankton richness was slightly higher in the Zoe I and megalopa stages than that in the other stages. For phytoplankton, the Margalef index range was 0.26–0.46, Shannon index range was 0.12–0.77, Pielou index range was 0.04–0.29, and the Simpson index range was 0.04–0.50. All diversity indices for the phytoplankton exhibited similar trends, decreasing from Zoeae I to megalopa, indicating that the phytoplankton community became less stable throughout the aquaculture process. The overall diversity index for zooplankton exhibited an opposite trend, with a higher diversity index at the megalopa stage than at the Zoe I stage. For zooplankton, the Margalef index range was 0.26–0.60, the Shannon index range was 0.01–0.66, the Pielou index range was 0.01–0.23, and the Simpson index range was 0.003–0.36. The Mantel test indicated that the diversity of phytoplankton and zooplankton were both significantly affected by the feed, DO, and PO_4^{3-} . The plankton community and dominant species exhibited a clear succession process. Non-metric multidimensional scaling analysis indicated that both phytoplankton and zooplankton communities were distributed along the NMDS1 axis. Plankton communities were significantly different between larval stages (PERMANOVA, $P < 0.05$). Multivariate analysis indicated that the difference in plankton community distribution was primarily affected by a combination of feed, abiotic factors, and biotic factors. The phytoplankton community was mainly affected by rotifers, PO_4^{3-} , NH_4^+ , DO, NO_2^- , TP, and WT; the zooplankton community was primarily affected by the feed, WT, DO, and PO_4^{3-} . The results of variance decomposition analysis demonstrated that the feed was the largest single explanation for the variation in phytoplankton community distribution. Alternatively, environmental factors were the largest single explanation for the variation in zooplankton communities, followed by feed. Biological factors, feed, and environmental factors jointly explained most of the variation in both phytoplankton and zooplankton communities. *Isochrysis galbana*, *Skeletonema costatum*, *Chlorella pyrenoidosa*, *Chattonella marina*, *Nitzschia longissimi*, and *Navicula marina* were the dominant species of phytoplankton; their abundances were affected by the feed and SiO_3^{2-} . *Tintinnopsis nana*, *Strombidium* sp., *Calanoida* larva, Zoaea, *Brachionus plicatilis*, and *Artemia* nauplii were the dominant species of zooplankton; their abundances were affected by environmental factors (NH_4^+ , WT, pH, and NO_3^-) and the diversity of phytoplankton.

In conclusion, as the first investigation on plankton community succession in a Chinese mitten crab nursery pond, we revealed that phytoplankton and zooplankton communities both have clear successional processes. During the aquaculture process, the diversity of phytoplankton decreased while that of zooplankton increased. PO_4^{3-} , feed (rotifers and *Artemia* nauplii), and DO are the primary factors that affect the plankton community. Our results provide essential data for maintaining the environmental health of *E. sinensis* larval-rearing ponds and the ecological control of plankton communities in aquaculture farms.

Key words: *Eriocheir sinensis*; larval-rearing ponds; phytoplankton; zooplankton; community composition

Corresponding author: PAN Hongbo. E-mail: hbpan@shou.edu.cn