DOI: 10.3724/SP.J.1118.2012.00471

基于 Ecopath 模型的五里湖生态系统营养结构和能量流动研究

黄孝锋¹, 邴旭文^{2,3}, 陈家长^{2,4}

1. 南京农业大学 无锡渔业学院, 江苏 无锡 214081;

2. 中国水产科学研究院 淡水渔业研究中心, 江苏 无锡 214081;

3. 农业部淡水渔业和种质资源利用重点实验室, 江苏 无锡 214081;

4. 内陆渔业生态环境和资源重点开放实验室, 江苏 无锡 214081

摘要: 根据 2006 年和 2009 年对五里湖渔业资源和生态环境调查数据,利用 Ecopath with Ecosim 软件,构建这两 个时期五里湖生态系统能量通道模型,比较分析了实施净水渔业前后生态系统的结构和能量流动特征。模型包括 大型鲌、其他食鱼性鱼类、湖鲚、鲤、鲫、野杂鱼、鲢、草食性鱼类、大型虾蟹类、软体动物、其他底栖动物、 浮游动物、沉水植物、其他维管植物、浮游植物、碎屑等 17 个功能组,基本覆盖了能量流动的途径。营养网络分 析表明,增殖放养滤食性鱼类和贝类,扩大了五里湖生态系统的规模,增加了生态系统的发育程度和生态系统营 养级 – 的能量转换效率,滤食性生物与生态系统其他功能组生态位的重叠程度也有所增加。该系统各功能组间 的联系加强且系统趋向稳定,但生态系统的物质流转速度和物质再循环的比例有所降低。

关键词: 五里湖; 生态通道模型; 生态系统结构; 能量流动 中图分类号: X171 文献标志码: A 文章编号: 1005-8737-(2012)03-0471-11

湖泊生态系统是一个复杂、多层次的系统, 其功能包括防洪、灌溉、航运、旅游、景观、给 水和水产品生产等。在湖泊中放养鱼类会对生态 系统产生各种营养级联或下行效应影响。作为新 一代水生态系统分析管理工具,生态模型在评价 渔业对湖泊生态系统的影响及如何提高对湖泊的 管理水平方面发挥重要作用。主要用于生态系统 健康评价和营养结构分析^[1-3]。基于生态系统能量 流动和食物网结构的生态通道模型,整合了当今 生态学的基础理论^[4],经过约 30 年的发展而逐渐 趋于完善,现已经逐步成为水域生态系统有效的 管理工具,在国内外得到广泛应用^[3,5]。在中国湖泊 ^[6,7]、河口海岸^[8]、人工围隔生态系统^[9]、海洋^[10]、 养殖水域^[11]等不同水域生态系统的能量流动和营 养结构研究中,均有该模型的应用。但该模型在

国内的应用还处于起步阶段,还有很大的发展空间,在探讨生态学问题和管理生态系统上具有广 阔的应用前景。

五里湖又名蠡湖,地处太湖北部,是太湖深 入无锡境内的一个浅水湖湾。20世纪50-60年代, 五里湖水草繁茂^[12-13]。自20世纪70年代末以来, 由于无锡市经济的迅速发展和人口的不断增长, 大量污水未经处理直接排入五里湖,导致五里湖 水质逐年下降,富营养化日趋严重,2001年该湖 的水质监测结果为劣 类^[14]。五里湖生态重建被 列入太湖水污染防治工作重点之一。2002-2005 年无锡市政府对五里湖环境进行了综合整治,实 施的项目包括退渔还湖、清淤、外源性综合整治 和水生态重建^[15]。在此基础上,为控制蓝藻水华, 根据非经典的生物操纵理论,在湖泊修复过程中

收稿日期:2011-07-11;修订日期:2011-10-15.

基金项目:农业部渔业种质资源保护项目(6115048);无锡市发改委项目(2115019).

作者简介:黄孝锋(1980-),男,硕士研究生,从事内陆渔业资源与信息管理的研究.E-mail: xfhuang2020@163.com 通信作者: 邴旭文,研究员,从事水产健康养殖技术与特种水产品繁育技术研究.E-mail: bingxw@ffrc.cn

实施"净水渔业"项目,在五里湖中增殖放养滤食 性的鲢、鳙、贝类、螺类等^[16]。目前,对五里湖 的研究主要是如何通过水生态重建改善水环境^[17] 和生物种群^[18],但对实施净水渔业前后生态系统 的能量转换效率、各功能组生物之间的物质交换 和能量流动关系、增殖放养滤食性生物的生态效 应还缺乏深入研究。因此,有必要进一步研究该 水域生态系统营养结构和能量流动状况,及评价 当前五里湖生态系统发育状况。

1 材料与方法

1.1 数据来源

本研究的数据来源于 2006 年和 2009 年"净 水渔业"项目对五里湖渔业资源和生态环境的调 查数据,调查的 15 个站位如图 1 所示。分别在 2006 年 9-12 月进行了 4 次调查和 2009 年 3-12 月 10 次调查,对渔获物进行生物学测定和胃含物 分析。在数据处理和分析中,进行了渔业资源生 物量、食物组成矩阵、生产量/生物量 (P/B)、消 耗量/生物量(Q/B)等主要参数的估算,并参考了 渔业数据库网站(www.fishbase.org)等文献资料, 具体文献见表 1 和表 2,基本满足生态能量通道 模型的数据需求。

1.2 研究方法

1.2.1 模型构建的基本原理 Ecopath 建立的是一 个静态模型,即假设建模对象的生态系统中全部 生物功能组是稳定的,这表示生态系统的总输入 与总输出始终相等,那么就可以用公式表示为: *Q=P+R+U*,这里*Q*是消耗量,*P*是生产量,*R*是呼 吸量,*U*为未消化的食物量。Ecopath 模型定义生 态系统是由一系列生态关联的功能组(box 或 group)组成,所有功能组必须覆盖生态系统能量 流动全过程,这些功能组的相互联系充分体现了 整个系统的能量流动和物质循环过程。系统中功 能组可以包括有机碎屑,浮游生物,一组鱼类, 规格、年龄或生态特性相同的鱼种。文献[1,3]对 Ecopath 模型的基本原理进行了介绍。根据热力学 原理, Ecopath 模型定义系统中每一个功能组(*i*)的



图 1 本研究的采样点分布

1(E:120°14′25.5″, N:31°31′09.6″); 2 (E: 120°14′09.7″, N:31°31′28.2″); 3 (E:120°13′48.1″, N:31°31′54.4″); 4 (E:120°14′09.2″, N:31°31′10.0″); 5(E: 120°13′46.5″, N:31°31′38.1″); 6(E:120°13′38.7″, N:31°31′52.7″); 7 (E:120°14′38.4″, N:31°30′50.1″); 8(E: 120°14′43.3″, N: 31°30′55.3″); 9(E: 120°14′49.9″, N:31°31′02.4″);10 (E:120°14′54.3″, N:31°30′39.6″); 11(E:120°15′01.0″, N:31°30′44.5″); 12(E:120°15′07.3″, N:31°30′57.6″); 13 (E:120°15′13.8″, N:31°30′20.8″); 14(E: 120°15′37.3″, N: 31°30′43.7″); 15 (E:120°16′13.6″, N:31°31′04.9″).

Fig. 1 Location of sampling stations in this study

能量输出和输入保持平衡: 生产量-捕食死亡-其 他自然死亡-产出量=0。模型用一组联立线性方程 定义一个生态系统, 其中每一个线性方程代表系 统中的一个功能组。该模式可以用以下两个基本 方程表示:

 $P_{i}=Y_{i}+B_{i}+B_{i}\times M_{2i}+E_{i}+\mathrm{BA}_{i}+M_{0i}\times B_{i},$ $Q_{i}=P_{i}+R_{i}+U_{i}$ $\downarrow \mathbf{\Phi}: \quad M_{0i}=\frac{P_{i}\left(1-\mathrm{EE}_{i}\right)}{B_{i}}; \quad M_{2i}=\sum_{i=1}^{n}\frac{Q_{j}\times \mathrm{DC}_{ji}}{B_{i}}$

上述方程中, P_i 是功能组 *i* 的总生产量, Y_i 是 总捕捞量, Bi 是生物量, Ei 是净迁移, BAi 是生物量 积累, R_i 是呼吸量, U_i 是未消化的食物量, Q_i 是消 耗量, M_{0i} 是其他死亡率, M_{2i} 是捕食死亡率, EE_i 是 功能组 i 的生态营养效率, 指生产量在系统中利 用的比例; DC_{ii} 是被捕食者占捕食者 i 的食物组成 的比例, 五里湖生态系统模型的食物组成见表 1 1.2.2 功能组的划分及食物组成 Ecopath 模型可 以定义 12~50 个功能组。在定义功能组的数量时, 需要掌握生态学和生物学资料的范围和深度以及 研究目的、考虑生态系统中能量从有机物经过初 级生产、次级生产到顶级捕食者流动的每一个通 道的分支。五里湖生态系统的营养通道模型由 17 个功能组构成(表 1)。根据调查数据的实际情况并 为了更好地在模型中应用, 功能组的定义与分类 学略有不同、但基本覆盖了五里湖生态系统能量 流动过程。其中将增殖放养的鲢、鳙、贝类划分 为单独的功能组; 栽种的植物根据鱼类捕食范围, 分别划分为两个功能组即沉水植物和其他维管植 物;按照模型平衡的要求,将碎屑作为单独的功 能组,其余的功能组成分如下:野杂鱼包括似 稣(Toxabramis swinhonis)、鰔(Hemirhamphus kurumeus)、 圆吻鲴(Distoechodon tumirustrisn peters)、 虾虎鱼(Ctenogobius giurinus)、青鳉(Oryzias latipes sinensis)、 刺鳅 (Mastacembelidae aculeatus)、棒花鱼(Abbottina rivularis); 草食性鱼类包 括草鱼(Ctenopharyngodon idella)、团头鲂 (Megalobrama amblycephala); 大型虾蟹类包括青 虾(Macrobrachium nipponensis)、秀丽白虾(Palaemon modestus)、中华绒螯蟹(Eriocheir sinensis);

软体动物包括河蚬(Corbicula fluminea)、中华圆田 螺(Cipangopaludina cahayensis)、铜锈环棱螺 (Ballamya purificata); 其他底栖动物包括粗腹摇 蚊(Pentaneura spp.) 幼虫、中华颤蚓 (Tubifex sinicus Chen)、苏式尾鳃蚓(Brachiura variegatum)、 羽摇蚊(Chironomus plumosus)幼虫; 其他维管束植 物包括茭草(Zizaniz latifolia)、芦苇(Phragmitis communis)、杏菜(Nymphoides peltata)、菱(Myriophy*llum spicatum*); 鲫类包括鲫(Carassius auratus)、 鰟 鮍(Rhodeus sinenise gunther)、高体鰟鮍(Rhodus ocellatus)、无须鮈(A.gracilis Nichols)、彩副鱊 (Paracheilognathus imberbis); 其他食鱼性鱼类包括 红鳍原鲌(Cultrichthys erythropterus)、黄颡鱼 (Pelteobagrus fulvidraco)、乌鳢(Channa argus)、鳜 (S.chuatsi/S.kneri)、花螖(Hemibarbus maculates)、 鱤(Elopichthys bambusa); 沉水植物包括微齿眼子 菜 (Potamogeton maackianus)、苦草 (Vallisneria spiralis)、马来眼子菜(Potamogeton malaianus)、 聚草(Myriophyllum spicatum)、轮叶黑藻(Hydrilla verticillata).

1.2.3 Ecopath 模型的调试 有了准确可靠的参数来源,为了达到生态系统的输入和输出保持平衡,需要对 Ecopath 模型进行调试。反复调整不平衡功能群的食物组成以及其他参数,模型平衡满足的基本条件: 0<EE 1及 P/Q<0.3。在数据提交和处理过程中,可以运用模型自带的 Ecowrite 模块记录数据的来源及引用情况,并用 Pedigree 模块来评价数据和模型的整体质量,本研究 2 个时期的模型置信区间为±20%。

2 结果与分析

2.1 模型运行结果

通过建立五里湖生态系统的 Ecopath 模型, 得到 2006 年和 2009 年 2 个时期的输入和输出结 果(表 2 和表 3)。

2.2 营养级间的能量转换效率

2006 年和 2009 年五里湖生态系统各营养级 间的能量转换效率如表 4 所示,在两个时期都有 2 条食物链,即牧食和碎屑食物链。营养级 – 的 能量转换效率 2009 年高于 2006 年,营养级 –

编号 code	缩写	功能群 functional group	捕食者/猎物 prey/predator												
	Abb.		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1	LarC	大型鲌 large culters	0.020	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2	OthP	其他食鱼性鱼类 other piscivores	0.008	0.021	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
3	TapA	湖鲚 tapertail anchovy	0.510	-	0.005	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
4	ComC	鲤 common carp	0.001	0.018	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
5	CruC	鲫 crucian carp	0.001	0.059	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
6	BigC	鳙 bighead carp	0.013	-	-	0.030	-	-	-	-	-	-	-	-	-
7	OthF	野杂鱼 other wild miscellaneousfishes	0.306	0.281	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
8	SilC	鲢 silver carp	0.005	-	-	-	-	-	0.01	-	-	-	-	-	-
9	HerF	草食性鱼类 herbivorous fishes	0.113	-	-	-	-	-	0.091	-	-	-	-	-	-
10	MacC	大型虾蟹类 macrocrustaceans	-	0.124	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
11	Moll	软体动物 molluscs	-	-	-	-	-	-	0.001	-	0.010	-	-	-	-
12	OthB	其他底栖动物 other benthos	-	0.492	0.300	0.151	-	-	0.218	-	0.080	-	-	-	-
13	Zoop	浮游动物 zooplanktons	-	-	0.315	0.325	0.758	0.400	0.482	0.090	-	0.900	0.200	0.100	-
14	SubM	沉水植物 submerged macrophytes	0.023	-	-	-	0.026	-	0.002	0.050	-	-	0.010	-	-
15	OthM	其他维管束植物 other macrophytes	-	-	0.100	0.142	-	0.100	-	0.250	0.723	-	-	-	-
16	Phyt	浮游植物 phytoplanktons	-	0.005	-	-	-	0.290	-	0.600	0.010	-	0.316	0.100	0.240
17	Detr	碎屑 detritus	-	-	0.280	0.352	0.216	0.210	0.196	0.010	0.177	0.100	0.474	0.800	0.760

表 1 2006 年五里湖生态系统模型食物组成 Tab.1 Diet composition of ecopath model of Wuli Lake ecosystem

注: 捕食者/猎物的编号与表中功能群的编号一致.

Note: the codes of prey/predator are consistent with those of functional groups.

Lusiz Dusie input and estimated parameters for than Dake cosystem induct in 2000											
编号	功能组 functional group	营养级 TL	生物量 biomass	生产量/生物量 P/B	消耗量/ 生物量 Q/B	营养传 输效率 EE	生产量/ 消耗量 P/Q				
1	大型鲌 large culters	3.628	0.481	0.873 ^[19]	3.200 ^[19]	0.073	0.273				
2	其他食鱼性鱼类 other piscivores	3.475	0.822	1.665 ^[19]	6.100 ^[19]	0.086	0.273				
3	湖鲚 tapertail anchovy	2.653	0.728	1.283 ^[19]	11.350 ^[19]	0.884	0.113				
4	鲤 common carp	2.533	0.473	0.960 ^[19]	10.693 ^[19]	0.202	0.090				
5	鲫 crucian carp	2.758	0.557	1.130 ^[19]	12.300 ^[19]	0.472	0.092				
6	鳙 bighead carp	2.400	0.498	0.990 ^[19]	6.900 ^[19]	0.349	0.143				
7	野杂鱼 other wild miscellaneous fishes	2.834	1.063	2.155 ^[19]	11.000 ^[19]	0.820	0.196				
8	鲢 silver carp	2.090	0.477	$1.100^{[19]}$	8.000 ^[19]	0.238	0.138				
9	草食性鱼类 herbivorous fishes	2.100	1.441	$0.987^{[19]}$	7.100 ^[19]	0.870	0.139				
10	大型虾蟹类 macrocrustaceans	2.900	0.261	3.092 ^[20-21]	41.223 ^[20-21]	0.770	0.075				
11	软体动物 molluscs	2.200	0.193	1.326 ^[22-24]	10.600 ^[20-21]	0.446	0.125				
12	其他底栖动物 other benthos	2.100	3.942	5.130 ^[22-24]	101.000 ^[20-21]	0.449	0.051				
13	浮游动物 zooplanktons	2.000	10.498	37.201 ^[25]	120.934 ^[20-21]	0.108	0.296				
14	沉水植物 submerged macrophytes	1.000	11.320	2.253 ^[25]	-	0.018	-				
15	其他维管束植物 other macrophytes	1.000	113.476	1.000	-	0.083	-				
16	浮游植物 phytoplanktons	1.000	5.564	261.700 ^[25]	-	0.373	-				
17	碎屑 detritus	1.000	6.800		-		-				

表 2 2006 年五里湖生态系统模型基本输入和参数表 Tab.2 Basic input and estimated parameters for Wuli Lake cosystem model in 2006

注: 黑体数据由模型估计得出.

Note: Bold data are estimated by model.

表 3 2009 年五里湖生态系统模型基本输入和参数表 Tab.3 Basic input and estimated parameters for Wuli Lake ecosystem model in 2009

编号 code	功能组 functional group	营养级 TL	生物量 biomass	生产量/生物量 production/ biomass	消耗量/ 生物量 _{Q/B}	营养传输效率 EE	生产/消耗量 P/Q
1	大型鲌 large culters	3.944	0.504	0.873 ^[19]	3.200 ^[19]	0.095	0.211
2	其他食鱼性鱼类 other piscivores	3.556	0.861	1.665 ^[19]	6.100 ^[19]	0.086	0.273
3	湖鲚 tapertail anchovy	3.088	0.763	1.283 ^[19]	11.350 ^[19]	0.884	0.113
4	鲤 common carp	2.841	0.496	0.960 ^[19]	10.693 ^[19]	0.202	0.090
5	鲫 crucian carp	2.892	0.584	1.130 ^[19]	12.300 ^[19]	0.472	0.092
6	鳙 bighead carp	2.613	16.875	0.990 ^[19]	6.900 ^[19]	0.115	0.143
7	野杂鱼 other wild miscellaneous fishes	3.067	1.114	2.155 ^[19]	11.000 ^[19]	0.602	0.196
8	鲢 silver carp	2.090	39.350	1.100 ^[19]	8.000 ^[19]	0.461	0.138
9	草食性鱼类 herbivorous fishes	2.219	1.510	0.987 ^[19]	7.100 ^[19]	0.862	0.139
10	大型虾蟹类 macrocrustaceans	2.800	0.273	3.092 ^[20-21]	41.223 ^[20-21]	0.920	0.075
11	软体动物 molluses	2.200	51.907	1.326 ^[22-24]	10.600 ^[20-21]	0.148	0.125
12	其他底栖动物 other benthos	2.100	4.130	5.130 ^[22-24]	101.000 ^[20-21]	0.323	0.051
13	浮游动物 zooplanktons	2.000	8.524	37.201 ^[25]	120.934 ^[20-21]	0.425	0.299
14	沉水植物 submerged macrophytes	1.000	11.320	2.253 ^[25]	-	0.837	-
15	其他维管束植物 other macrophytes	1.000	101.992	1.000	-	0.968	-
16	浮游植物 phytoplanktons	1.000	9.796	261.700 ^[25]	-	0.289	-
17	碎屑 detritus	1.000	11.600		-	0.772	-

注: 黑体数据由模型估计得出.

Note: Bold data are estimated by model.

项目 item	2006					2009				
营养级 trophic level	II	III	IV	V	VI	II	III	IV	V	VI
生产者 producer	3.3	5.3	4.1	3.2	2.2	6.7	3.2	4.1	2.8	2.2
碎屑 detritus	3.1	5.1	4.3	3.1	2.2	10.0	3.1	4.3	3.1	2.2
总能流 all flows	3.1	5.1	4.3	3.1	2.2	9.1	3.1	4.3	3.1	2.2
碎屑所占的能流比 proportion of total flow originating from detritus 转换效率/%(从 II- VI 营养级的平均值)			0.65					0.60		
transfer efficiencies (calculated as geometric mean for TL II-VI)										
来自初级生产者 from primary producers			4.10					4.40		
来自碎屑 from detritus			4.10					5.10		
总效率 total			4.10					4.90		

表 4 2006 年和 2009 年五里湖生态系统各营养级间的能量转换效率 Tab.4 Energy transfer efficiency of discrete trophic levels in the Wuli Lake ecosystem between 2006 and 2009

的转换效率 2006 年高于 2009 年。营养级 – 及 较高营养级的转换效率在 2 个时期相差不大。 2006 年五里湖生态系统的总转换效率为 4.1%, 系 统总能流有 65%通过碎屑链传递; 2009 年五里湖 生态系统的总转换效率为 4.9%, 碎屑链的重要性 略有降低, 系统总能流有 60%通过碎屑链传递。 生态系统流经碎屑的能量有所增加, 总流量也由 3.1%增至 10.0%。

2.3 生态位重叠分析

生态位是现代生态学中表述生物种间关系的 重要概念之一。Ecopath 模型采用 Pianka^[26]的方法, 进行捕食重叠(predator overlap)和猎物重叠(prey overlap)指数分析。Pianka 指数(Pianka index)是判 定两个功能组对同一被捕食者的生态位重叠程度 的指数:当数值为 0,表明两个功能组对同一捕 食对象没有竞争;当数值为 1 时,表明两个功能 组对同一捕食对象竞争激烈,即两个功能组的生 态位完全重叠。通过建立 Ecopath 模型,对五里湖 2006 年和 2009 年的营养生态位重叠进行了定量 分析,滤食性生物(鲢、鳙、软体动物)与生态系统 各功能组的猎物重叠指数见表 5。

由表 5 可见, 在 2006 年, 与鳙具有显著生态

表 5 2006 年和 2009 年滤食性生物与生态系统各功能组的猎物重叠指数

Tab.5	Niche prey overlap indexes of filtering feeding organisms about function groups in Wuli Lake between 2006 and 2009

· · _		滤良性生物 filtering feeding organism									
编号 code	切能组 -	鳙 bigh	ead carp	鲢 silv	ver carp	软体动物] molluscs				
code		2006年	2009年	2006年	2009 年	2006年	2009年				
1	大型鲌 large culters	0.0000	0.0021	0.0029	0.0029	0.0006	0.0006				
2	其他食鱼性鱼类 other piscivores	0.0045	0.0678	0.0078	0.0101	0.0045	0.0060				
3	湖鲚 tapertail anchovy	0.6766	0.7636	0.1580	0.1221	0.6095	0.3242				
4	鲤 common carp	0.7632	0.0659	0.1932	0.0833	0.7268	0.1772				
5	鲫 crucian carp	0.7577	0.4527	0.1359	0.0632	0.5154	0.4800				
6	鳙 bighead carp	1.0000	1.0000	0.6483	0.6363	0.8182	0.5456				
7	野杂鱼 other wild miscellaneous fishes	0.7489	0.6836	0.1196	0.1153	0.5477	0.2955				
8	鲢 silver carp	0.6483	0.6363	1.0000	1.0000	0.5335	0.5335				
9	草食性鱼类 herbivorous fishes	0.2617	0.1825	0.3794	0.3780	0.1882	0.0910				
10	大型虾蟹类 macrocrustaceans	0.6815	0.7283	0.1309	0.1330	0.3839	0.4878				
11	软体动物 molluses	0.8182	0.5456	0.5335	0.5335	1.0000	1.0000				
12	其他底栖动物 other benthos	0.4947	0.2563	0.1409	0.2795	0.8409	0.9175				
13	浮游动物 zooplanktons	0.4911	0.0848	0.2838	0.1437	0.8723	0.7966				

位重叠的有湖鲚、鲤、鲫、野杂鱼、鲢、大型虾 蟹类、软体动物等功能组;在 2009 年,与鳙生态 位重叠程度有所下降的有鲤、鲫、草食性鱼类、 软体动物、其他底栖动物、浮游动物等功能组。 从 2006 到 2009 年,与鲢生态位重叠指数降低的 功能组有湖鲚、鲤、鲫、软体动物;生态位重叠 指数上升的功能组是其他底栖动物。从 2006 年到 2009 年,与软体动物生态位重叠指数有所上升的 功能组为大型虾蟹类,生态位重叠指数下降的功 能组有湖鲚、鲤、鲫、鳙、野杂鱼、草食性鱼类。 从增殖放养的滤食性鱼类、贝类与生态系统中其 他功能组的生态位重叠指数变化程度可见,鲢和 软体动物对系统的影响程度较大,并且系统内多 数功能组的生态位重叠程度均有所降低;而鳙对 系统的影响程度低于鲢和软体动物。

2.4 滤食性生物与其他功能组间的营养相互关系

确定生态系统内部不同种群相互之间直接和 间接作用可以采用混合营养影响(Mixed Trophic Impacts, MTI)分析^[27]。利用 Ecopath with Ecosim 软件对五里湖 2006 年和 2009 年各功能组进行混 合营养影响分析,结果分别如图 2、图 3 所示。在 2 个时期的模型中可见,鲢、鳙及软体动物生物量 对其他功能组的影响较大,功能组的混合效应有 很大变化。增殖放养的鲢、鳙及软体动物在 2006 年对系统中的其他功能组影响较小,而在 2009 年,对系统内多数功能组的影响发生了变化。

在 2006 年, 鳙对生态系统功能组的影响较弱, 在 2009 年, 则对野杂鱼、沉水植物、其他维管束 植物、浮游植物和碎屑等功能组产生了正面影响; 对鲢这一功能组产生了明显的负面作用, 对其他 功能组也有微弱的影响。在 2006 年, 鲢对沉水植 物产生了明显的负面作用, 而对其他功能组影响 较小。而 2009 年, 鲢对鲢、沉水植物、其他维管 植物、浮游植物和鲤等功能组产生了负面影响, 而对鲫、湖鲚和底栖动物等功能组产生了页面影响, 而对鲫、湖鲚和底栖动物等功能组产生了页面影响, 有对鲫、湖鲚和底栖动物等功能组产生了面作 用。软体动物在 2006 年对生态系统的其他功能组 亦未体现很明显影响, 而在 2009 年对营养级较高 的功能组(其他食性鱼类、鲤、鲫)体现出正面作 用, 对营养级较低的功能组(大型虾蟹类、浮游动 物、沉水植物)体现负面影响。



图 2 2006 年五里湖生态系统各生物种群之间的混合营养影响

横线上方的方框表示促进作用,横线下方的方框表示抑制作用,且方框高度与影响程度呈正比.功能组缩写的解释见表 1.

Fig.2 Mixed trophic impacts in Lake Wuli in 2006

Bars above the base line represent a positive impact whereas bars below he base line indicate a negative impact. The height of the bars is proportion to the degree of impact. Abbreviation of functional group name are shown in table 1.



图 3 2009 年五里湖生态系统各生物种群之间的混合营养影响 横线上方的方框表示促进作用,横线下方的方框表示抑制作用,且方框高度与影响程度呈正比;功能组缩写的解释见表 1. Fig.3 Mixed trophic impacts in Lake Wuli in 2009

Bars above the base line represent a positive impact whereas bars below he base line indicate a negative impact. The height of the bars is proportion to the degree of impact. Abbreviation of functional group name are shown in table 1.

3 讨论

3.1 五里湖生态系统总体特征和系统规模变化

通过建立五里湖生态系统 2006、2009 年两个 时期的生态通道模型,得到系统的总体特征参数 (表 6)。系统的特征参数可以描述系统结构和功能 的变化趋势^[28],该系统的总消耗量、总输出量、 总呼吸量、流向碎屑的总量、系统总流量、总生 产量、总初级生产量均有升高,可见增殖放养滤 食性生物扩大了五里湖生态系统的规模,并且大 量增殖放养的鱼类及贝类在生长过程中,其捕食 力度特别是对浮游生物的捕食力度加强,增加了 系统的总生产量。

总初级生产量/总呼吸量(TPP/TR)是从生态 系统能量学角度来判定系统发育程度的重要指标, 五里湖生态系统的 TPP/TR 值由 1.154(2006 年)上 升至 1.339(2009 年),即表明系统的总初级生产量 逐渐接近总呼吸消耗量,从而表明五里湖生态系 统发育程度有所降低,放养滤食性生物消耗了系 统内生产者的生物量。五里湖实施综合整治过程 中,种植大量水生植物,使得生态系统的总初级 生产量得到提高,因此这两个时期的参数值均低 于海洋^[11]、养殖水域^[1]的生态系统。

代表生态系统有机物质流转速度的参数是 Finn's 循环指数(FCI),在生态通道模型中,成熟 系统的 FCI 值接近于 1。五里湖生态系统的 Finn's 循环指数(FCI)由 25.580% (2006 年)下降至 15.510% (2009 年),表明生态系统的物质流转速度有所降 低,可能是由于放养滤食性生物延长了捕食食物 链,系统的最高营养级由 3.628(2006 年)升高至 3.944(2009 年),从而降低了系统的物质循环速 度。Finn's 循环平均能流路径长度(FCL)是食物循 环流经食物链的平均长度,越是成熟的系统,其 物质再循环的比例越高,营养流所经过的食物链 也越长^[27]。系统的 Finn's 平均能流路径长度(FCL) 由 3.909(2006 年)下降至 3.393(2009 年),可见五里 湖生态系统的营养流经食物链的长度缩短了,物质 再循环的比例下降。

连接指数(CI)和系统杂食指数(SOI)是生态系统发育程度的信息学特征指标。成熟稳定的系统,

其特征之一是其各功能组间有较强联系,即连接 指数和系统杂食指数的值较大。由表 6 可知,五 里湖生态系统连接系数由 0.243(2006 年)升至 0.277(2009 年),系统杂食度(SOI)由 0.106(2006 年) 提高至 0.119(2009 年),增长幅度较小,说明生态 系统在研究期间的发育不明显。

3.2 增殖放养滤食性生物对生态系统的影响

通过放养鲢、鳙、软体动物可将部分浮游植物和浮游动物转变成鱼蛋白输出水体,截止2008年,五里湖的 TN 和 TP 负荷比2003年分别下降47.25%和10.06%^[14]。利用鲢、鳙调控生态系统的非经典生物操纵理论在国内外有广泛的研究^[30-31]。本研究中,鲢、软体动物对水生植物表现为负面作用;鳙对水生植物的影响表现为正面作用。滤食性生物的下行效应间接反应在藻类和水生植物的竞争,即栽种沉水植物的成活率低^[32]。与浙江省千岛湖生态系统增殖放养鲢、鳙^[33]不同,五里湖种植了大量水生植物,并且单位面积内,滤食性生物的生物量超过千岛湖生态系统。增殖放养滤食性生物扩大了生态系统的规模,提升了处于食物链顶端生物的营养级(表 2,表 3)。增殖放养

滤食性生物增加了生态系统营养级 [-II的能量 转换效率,但也降低了 II-III营养级的能量转换 效率,呈现下行效应和上行效应,这与海洋生态系 统中处于中等营养级生物大规模生长结构相似^[5]。 但整个生态系统的物质再循环比例降低,其原因 可能是由于大量放养滤食性生物捕食大量浮游生 物,从而使得与滤食性生物处于同一营养级的其 他功能组生物受到竞争性抑制。

放养滤食性生物改变了系统中其他功能组的 生态位,但是猎物重叠指数呈下降趋势(表 5),即 生态系统功能组间的竞争强度有所降低,有利于 增加系统的稳定性。因此,要进一步构建稳定的 水域生态系统,除了对五里湖实施常规水质治理、 控制外源性污染、切断富营养的源头外^[15],还需要 调整生态系统中生物的群落结构,使之更加成熟 稳定。另一方面,需要定期捕捞滤食性生物,增加 系统的物质流通速率,降低 Finn's 循环指数。

本研究表明,建立科学的生态通道模型可以 合理评价渔业对水生生态系统的影响,以及研究 湖泊生态系统中鱼类的上行效应和下行效应。例 如,在富营养化的湖泊中放养滤食性生物不仅可

特征参数 attribute parameter 2009 2006 总消耗量/(t·km⁻²·a⁻¹) sum of all consumption(TQ) 2544.468 3459.152 总输出量/(t·km⁻²·a⁻¹) sum of all exports(TEX) 214.717 680.604 总呼吸量/(t·km⁻²·a⁻¹) sum of all respiratory flows(TR) 2010.505 1390.361 流向碎屑总量/(t·km⁻²·a⁻¹) sum of all flows into detritus(TDE) 2124.699 2981.992 系统总流量/(t·km⁻²·a⁻¹) total system throughput(T) 6274.245 9132.254 总生产量/(t·km⁻²·a⁻¹) sum of all production(TP) 2250.292 3447.926 总初级生产计算量/(t·km⁻²·a⁻¹) calculated total net primary production(TPP) 1605.079 2691.109 总初级生产量/总呼吸量 total primary production/total respiration(TPP/TR) 1.154 1.339 系统总产量/(t·km⁻²·a⁻¹) net system production 214.718 680.604 总初级生产量/总生物量 total primary production/total biomass(TPP/TB) 9.566 10.431 总生物量/总输入量 total biomass/total throughput(TB/TT) 0.027 0.028 总生物量(除去碎屑)/(t·km⁻²) total biomass (excluding detritus) 167.794 257.999 聚合度(A) ascendency 0.292 0.267 Finn's 循环指数/% finn's cycling index(FCI) 25.580 15.510 Finn's 平均能流路径长度 Finn's mean path length(FCL) 3.909 3.393 连接系数 connectance index(CI) 0.277 0.243 系统杂食度 system omnivory index(SOI) 0.106 0.119

表 6 2006 年和 2009 年五里湖生态系统的总体特征参数 Tab.6 Parameter indices of Wuli Lake ecosystem in 2006 and 2009

以净化水质,还可以辅助构建稳定成熟的生态系 统和取得良好的经济效益,即生态通道模型为湖 泊管理提供科学管理和决策依据,从而达到环境 和生态服务的协调和可持续发展。但是,如何利 用生态通道模型(EWE)软件中的其他两个板块 (Ecospace 和 Ecosim)^[6]对生物修复过程中的五里 湖生态系统进行继续模拟,从而确定湖泊生物修 复的生物种类,还需要进一步的探讨。

参考文献:

- [1] 林群, 金显仕, 郭学武, 等. 基于 Ecopath 模型的长江口及 毗邻水域生态系统结构和能量流动研究[J].水生态学杂志, 2009, 2(2): 28-36.
- [2] 江红,程和琴,徐海根,等.大型水母爆发对东海生态系统 中上层能量平衡的影响[J].海洋环境科学,2010(1):91-95.
- [3] 宋兵, 陈立侨. Ecopath with Ecosim 在水生生态系统研究 中的应用[J]. 海洋科学, 2007, 31(1): 83-86.
- [4] Christensen V, Carl W. Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations[J]. Ecol Model, 2004, 3(2–4): 109–139.
- [5] 李云凯, 宋兵, 陈勇, 等. 太湖生态系统发育的 Ecopath with Ecosim 动态模拟[J]. 中国水产科学, 2009, 16(2): 257-265.
- [6] Liu Q G, Chen Y. The food web structure and ecosystem properties of a filter-feeding carps dominated deep reservoir ecosystem[J]. Ecol Model, 2007, 5(3-4): 279–289.
- [7] 冯德祥,陈亮,李云凯,等.基于营养通道模型的淀山湖
 生态系统结构与能量流动特征[J].中国水产科学,2011, 18(4):867-876
- [8] Duan L, Li S, Liu Y, et al. Modeling changes in the coastal ecosystem of the Pearl River Estuary from 1981 to 1998[J].
 Ecol Model, 2009, 10(20): 2802–2818.
- [9] 徐姗楠,陈作志,何培民.杭州湾北岸大型围隔海域人工 生态系统的能量流动和网络分析[J]. 生态学报,2008, 28(5):2065-2072.
- [10] 全龄, Pauly D. 渤海生态通道模型初探[J].应用生态学报,
 2000, 11(3): 435-440.
- [11] 徐姗楠,陈作志,郑杏雯,等.红树林种植-养殖耦合系统 的养殖生态容量[J].中国水产科学,2010,17(3):393-403.
- [12] 伍献文. 五里湖 1951 年湖泊学调查[J]. 水生生物集刊, 1962, 1(2): 63-113.
- [13] 朱树屏,杨光圻.太湖北部湖水中几种理化性质的周年变 化[J].海洋与湖沼, 1959, 2(3): 146-162.

- [14] 柏祥,陈开宁,黄蔚,等. 五里湖水质现状与变化趋势[J].水资源保护,2010,26(5):6-10.
- [15] 曹晓东, 沈勇平, 孟顺龙, 等. 蠡湖的水生态修复与现状[J]. 科学养鱼, 2008,10: 3-4.
- [16] 孟顺龙,陈家长,胡庚东,等. 滤食性动物放流对西五里 湖的生态修复作用初探[J]. 中国农学通报,2009,16: 225-230.
- [17] 俞海桥,方涛,夏世斌,等.不同生态修复措施下太湖西 五里湖沉积物氮磷形态的时空分布[J].湖泊科学,2007, 19(6):683-689.
- [18] 孟顺龙,陈家长,范立民,等. 2007 年太湖五里湖浮游植物生态学特征[J].湖泊科学,2009,21(6):845-854.
- [19] Palomares D, Pauly D. Predicting food consumption of fish populations as functions of mortality, food type, morphometrics, temperature and salinity[J]. Mar Fresh Res, 1998, 49(5): 447–453.
- [20] Yunkai L, Chen Y, Song B, et al. Ecosystem structure and functioning of Lake Taihu (China) and the impacts of fishing[J]. Fish Res, 2009, 95(2-3): 309–324.
- [21] Liu Q G, ChenY, Li J L, et al. The food web structure and ecosystem properties of a filter-feeding carps dominated deep reservoir ecosystem[J]. Ecol Model, 2007, 203: 279–289.
- [22] 龚志军,李艳玲,谢平.武汉东湖铜锈环棱螺的种群动态及次级生产力[J].湖泊科学,2009(3):401-407.
- [23] 闫云君,李晓宇.汉江流域黑竹冲河部分优势大型底栖动物的周年生产量[J].水生生物学报,2007,31(3):297-306.
- [24] 闫云君,梁彦龄.武汉后湖铜锈环棱螺的周年生产量[J]. 湖泊科学,2000,12(1):68-72.
- [25] 何志辉. 淡水生态学[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [26] Pianka E P. Niche overlap and diffuse competition[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 1974, 71(5): 2141–2145.
- [27] Hannon B. The structure of ecosystems[J]. J Theor Biol, 1973, 41(3): 535–546.
- [28] Odum E P. Fundamental ecology[M]. W B Saunders Co. Philadelphia,1971: 574–576.
- [29] Finn T. Measurements of ecosystem structure and function derived from analysis of flow[J]. Theor Biol, 1976, 56: 363–380.
- [30] 刘俊利,熊邦喜,王基松,等. 鲢、鳙对养殖水体的生态功 能评析[J]. 水利渔业,2008,28(4):8-10.
- [31] Starling F L R M. Control of eutrophication by silver carp in the tropoical Paranoa Reservoir(Brasilia, Brazil): a mesocosm experiment[J]. Hydrobiologia, 1993. 257: 143–152.
- [32] 刘敬群,陈家长.在太湖中栽种沉水植物能使水变清吗?

[J].生态学报, 2009, 29(5): 2764-2766.

[33] Liu Q G, Chen Y, Li J L, et al. The food web structure and

ecosystem properties of a filter-feeding carps dominated deep reservoir ecosystem[J]. Ecol Model, 2007, 5(10): 3–4.

Energy flow and trophic structure of the Wuli Lake ecosystem based on an ecopath model

HUANG Xiaofeng¹, BING Xuwen^{2,3}, CHEN Jiachang^{2,4}

1. College of Fisheries, Nanjing Agricultural University, Wuxi 214081, China;

2. Fresh Water Fisheries Research Center, Chinese Academy of Fishery Science, Wuxi 214081, China;

3. Key Laboratory of Freshwater Fisheries and Germplasm Resources Utilization, Ministry of Agriculture, Wuxi 214081, China:

4. Key Open Laboratory of Ecological Environment and Resources of Inland Fisheries, Wuxi 214081, China

Abstract: We constructed mass-balance models for the Wuli Lake ecosystem for 2006 and 2009 using Ecopath model. Using these models, we compared changes in ecosystem structure and energy flow before and after implement of the Aquatic Environment Improve Oriented (AEIO) fishery in Wuli Lake. The models included 17 functional groups covering the main trophic flow of the Wuli Lake ecosystem. These functional groups included large culters, other piscivores, Tapertail anchovy, common carp, Crucian carp, Bighead carp, other wild miscellaneous fishes, Silver carp, herbivorous fishes, macrocrustaceans, molluscs, other benthos, zooplanktons, submerged macrophytes, other macrophytes, phytoplanktons, and detritus. The scale of the Wuli Lake ecosystem expanded following enhancement of biological filter-feeding fish and shellfish. The development degree of the ecosystem was increased, as was the efficiency of energy transfer between trophic level and . There was an expansion in niche overlap between filter-feeding fish and shellfish and the other functional groups. The relationship among the function groups strengthened between 2006 and 2009, but the ecosystem was at a developmental stage. The rate of material flow and material recycling has decreased.

Key words: Wuli Lake; Ecopath model; ecosystem structure; energy flow **Corresponding author:** BING Xuwen. E-mail: bingxw@ffrc.cn