#### DOI: 10.5846/stxb202011102906

邓悦,郑一琛,常剑波.利用 Ecopath 模型评价鲢鳙放养对千岛湖生态系统的影响.生态学报,2022,42(16):6853-6862. Deng Y, Zheng Y C, Chang J B.Evaluation of the effect of stocking silver carp and bighead carp on the ecosystem of Qiandao Lake using Ecopath model. Acta Ecologica Sinica,2022,42(16):6853-6862.

## 利用 Ecopath 模型评价鲢鳙放养对千岛湖生态系统的 影响

邓 悦<sup>1,2</sup>,郑一琛<sup>1,2</sup>,常剑波<sup>1,2,3,\*</sup>

1 武汉大学水利水电学院,武汉 430072
 2 武汉大学水生态研究所,武汉 430072
 3 武汉大学水资源与水电工程科学国家重点实验室,武汉 430072

摘要:"保水渔业"是中国控制"水华"暴发等生态灾变的措施之一,其结果存在较大的不确定性。在浙江省的新安江水库(千岛湖),"保水渔业"的实施带来了水质改善和渔业增产的双重效果。但在生态系统自组织层面,这种人工干预手段引起的生态系统结构化效应的研究,尚未真正展开。基于 2008—2010 年千岛湖的生态和渔业资源调查数据,应用 EwE(V6.6)构建了 2010 年 千岛湖生态系统的 Ecopath 模型,并将其与 2004 和 2016 年的模型进行对照,分析了千岛湖生态系统在鲢、鳙鱼放养下的变化。 千岛湖生态系统在 3 个年份均为 4 个整合营养级,营养能流分布成典型的金字塔型,且营养流总量中流向碎屑的占比很大,营 养级 I、II 的能量被利用得不够充分;除鲢、鳙鱼外大部分鱼类的生物量逐渐下降,浮游植物和碎屑的生物量增多;系统的初级 生产力和规模得到了一定提升,但总体的能量转换效率有所降低。在一些和系统成熟度、复原力和稳定性密切相关的参数方 面,总初级生产量/总呼吸量增加,Finn 氏循环指数和 Finn 氏平均路径长度逐渐降低,3 个年份的连接指数(CI)分别为 0.223、 0.219、0.263,系统杂食指数(SOI)分别为 0.087、0.102 和 0.131。研究分析表明,长期的鲢、鳙鱼放养使千岛湖的食物网结构发生 了较大的变动,生态系统的营养交互关系不够复杂,成熟度和稳定性有所下降。千岛湖作为一个由水库发展而来的淡水水体, 食物网关系本身就较为简单。因此,未来需要避免过多的人为干扰,并基于生态学原理更系统地进行修复工作。 关键词:Ecopath 模型;生态修复;千岛湖生态系统;营养级;能流特征

# Evaluation of the effect of stocking silver carp and bighead carp on the ecosystem of Qiandao Lake using Ecopath model

DENG Yue<sup>1,2</sup>, ZHENG Yichen<sup>1,2</sup>, CHANG Jianbo<sup>1,2,3,\*</sup>

1 School of Water Resources and Hydropower Engineering, Wuhan University, Wuhan 430072, China

2 Institute of HydroEcology, Wuhan University, Wuhan 430072, China

3 State Key Laboratory of Water Resources and Hydropower Engineering Science, Wuhan University, Wuhan 430072, China

**Abstract**: Water quality oriented fishery is one of the measures to control ecological disasters such as water bloom outbreak in China, but the subsequent results are quite uncertain. In Xin'anjiang Reservoir (Qiandao Lake) of Zhejiang Province, the implementation of water quality oriented fishery has brought certain positive effects on the water quality improvement and fishery production. However, the structural effects of such anthropogenic interventions on ecosystem self-organization has remained a significant challenge. In this study, we collected the ecological and fishery resources data of Qiandao Lake from 2008 to 2010 to construct the Ecopath model, dividing the ecosystem of 2010 into 17 functional groups. The ecosystem structure and functional status of Qiandao Lake in 2010 was compared with those in 2004 and 2016 based on our analysis of

收稿日期:2020-11-10; 网络出版日期:2022-01-21

<sup>\*</sup> 通讯作者 Corresponding author.E-mail: changjb@ whu.edu.cn

the Ecopath model, in order to explore the effects of stocking silver and bighead carp. The results showed that the ecosystem of Qiandao Lake in three typical years all mainly consisted of four integrated trophic levels with a typical pyramidal-shape energy flow, and the flow to detritus accounts for a large proportion in the total nutrient flow, thus it can be seen that the energy of trophic levels I and II was not fully utilized. Except for silver carp and bighead carp, the overall fish stock decreased gradually, while the biomass of phytoplankton and detritus increased simultaneously. The primary production and scale of the system improved to some extent, but the total energy transfer efficiency of the system was not high compared to other reservoirs. In terms of some parameters closely related to system maturity, resilience and stability, the total primary production/total respiration (TPP/TR) increased, and Finn's cycling index and Finn's mean path length decreased gradually, accompanied with relatively low connectance index and system omnivory index in all three typical years (CI = 0.223, 0.219, 0.263, respectively; SOI = 0.087, 0.102, 0.131, respectively). The results indicated that long term stocking of silver carp and bighead carp had resulted in a significant change in the food web of Qiandao Lake, and the overall decline of fish resources might lead to over nutrition in the lake. The ecosystem trophic interactions were not complex enough, and the maturity and stability were reduced. As a fresh water body developed from the reservoir, the relationship between food webs in Qiandao Lake is relatively simple. Therefore, it is necessary to carry out restoration work to avoid too much human interference, and a more systematic restoration measure based on ecological principles is needed in the future.

Key Words: Ecopath model; ecological restoration; Qiandao Lake ecosystem; trophic level; energy flow characteristics

千岛湖是钱塘江的重要水源,对保障钱塘江中下游的水环境质量以及周边上千万人口的饮用水安全起着 非常重要的作用。然而随着地区经济的加速发展,千岛湖的污染负荷迅速增长,于 1998 年和 1999 年爆发了 两次大面积的水华。自此后千岛湖实施了以鲢、鳙放养和凶猛鱼类控制为主要措施的"保水渔业",目的是为 通过下行效应遏制水华现象。但近年来千岛湖局部水域仍不时爆发蓝藻水华,可见生态系统在人工干预下的 结构化进程尚未被真正了解。

Ecopath 模型最早由 Polovina 在 1984 年提出<sup>[1]</sup>,随后结合 Ulanowicz 的能量分析生态学理论,发展成为一种生态系统能量流动的定量分析方法<sup>[2]</sup>。它基于物质平衡原理,可以对生态系统的食物网结构、能量流动过程和流动特征等进行量化综合分析<sup>[3-4]</sup>,目前已经成为水域生态系统研究的重要工具,广泛应用于生态系统的食物网结构及能流特征研究<sup>[3,5-7]</sup>,生态修复和渔业的影响评价<sup>[8-13]</sup>以及区域生态系统对比分析中<sup>[14-19]</sup>。本研究依据 2008—2010 年间在千岛湖进行的生态和渔业资源调查数据,构建了千岛湖生态系统 2010 年的 Ecopath 模型。通过分析 2004—2016 年间生态系统的基本结构和总体特征变化趋势,总结在"保水渔业"的人工干预下的生态系统结构化过程,评价长期投放鲢、鳙鱼对生态系统造成的影响。本研究工作从生态学原理上分析修复措施给淡水水体带来的影响,是一次有益的探索和尝试,可为后期类似水体生态修复评价提供数据支撑。

## 1 材料和方法

1.1 研究区域概况

千岛湖位于浙江西部与安徽南部交界的淳安县境内,地处 29°11′—30°02′N,118°34′—119°15′E,是 20 世 纪 50 年代为修建新安江水电站筑坝拦蓄新安江上游而形成的淡水湖泊。千岛湖水域面积约为 570 km<sup>2</sup>,东西 长约 60 km,南北宽约 50 km,正常库容量为 178.4×10<sup>8</sup> m<sup>3</sup>,最深处达 97 m,平均水深 34 m,多年平均水温 15.8℃。千岛湖是饮用水重要水源地,其渔业也十分发达,是淳安县的支柱产业。

- 1.2 Ecopath 模型
- 1.2.1 划分功能组

功能组是指具有共同栖息地、相似食性、相似尺寸、相似生活史特征的物种集合。为使模型更具可比性,

在本研究中,除依据各生物种类的食性、个体尺寸及栖息地特点等特性外,还参考了 2004 年的划分标准,将千岛湖生态系统划分为 17 个功能组。由于千岛湖生态系统种群结构的变动,2004 年、2016 年和 2010 年的功能 组组成有所不同(表1)<sup>[12,20]</sup>。

2004 年		2010 年		2016 年		
编号	功能组名称	编号	功能组名称	编号	功能组名称	
Number	Group name	Number	Group name	Number	Group name	
1	鳡 Elopichthys bambusa	1	蒙古鲌 Culter mongolicus	1	鱖 Siniperca chuatsi	
2	鲌 Culter	2	翘嘴鲌 Culter alburnus	2	太阳鱼 Lepomis gibbosus	
3	鳙 Aristichthys nobilis	3	鳙 Aristichthys nobilis	3	鲌 Culter	
4	鲢 Hypophthalmichthys molitrix	4	鲢 Hypophthalmichthys molitrix	4	黄颡鱼 Pelteobagrus fulvidraco	
5	大眼华鳊 Sinibrama macrops	5	大眼华鳊 Sinibrama macrops	5	飘鱼 Pseudolaubuca sinensis	
6	鲤 Cyprinus carpio	6	鲤 Cyprinus carpio	6	鳊 Parabramis pekinensis	
7	飘鱼 Pseudolaubuca sinensis	7	飘鱼 Pseudolaubuca sinensis	7	参条 Hemiculter leucisculus	
8	鲴 Xenocyprina	8	参条 Hemiculter leucisculus	8	鲴 Xenocyprina	
9	其它鱼类 Other fish	9	鲴 Xenocyprina	9	鲤 Cyprinus carpio	
10	虾 Shrimp	10	其它鱼类 Other fish	10	鲫 Carassius auratus	
11	软体动物 Molluscs	11	虾蟹类 Shrimp and crab	11	鏞 Aristichthys nobilis	
12	小型底栖动物 Meiobenthos	12	软体动物 Molluscs	12	虾 Shrimp	
13	浮游动物 Zooplankton	13	其它底栖动物 Meiobenthos	13	鲢 Hypophthalmichthys molitrix	
14	浮游植物 Phytoplankton	14	浮游动物 Zooplankton	14	草鱼 Ctenopharyngodon idellus	
15	水生植物 Benthic producer	15	浮游植物 Phytoplankton	15	底栖动物 Macrobenthos	
16	有机碎屑 Detritus	16	水生植物 Hydrophyte	16	浮游动物 Zooplankton	
		17	有机碎屑 Detritus	17	浮游植物 Phytoplankton	
				18	有机碎屑 Detritus	

表	1 千岛》	朝生态系	统3个年份	的功肯	も组
Table 1	Function	Groups	of Qiandao	Lake	Ecosystem

1.2.2 生态学参数

各功能组的各类生态学参数的估计如下:

(1) 生物量(B)

生物量在 Ecopath 模型中选用生物湿重(t/km<sup>2</sup>)的能量形式来表示。部分鱼类的生物量数据由捕捞量数据计算而出,具体的计算方法为:

$$B = Y/F = Y/(Z - M) \tag{1}$$

式中,*Y* 表示渔获量,*F* 为捕食死亡率,*Z* 为总死亡系数,*Z*=*P*/*B*,*M* 为自然死亡系数,*M* 的数值由 Pauly. D 在 1980 年提出的经验公式估算出<sup>[21]</sup>:

 $\log M = -0.2107 - 0.0824 \log W_{\infty} + 0.6757 \log K + 0.4627 \log T$ (2)

 $\log M = -0.0066 - 0.279 \log L_{\infty} + 0.6543 \log K + 0.4634 \log T$ (3)

式中, $L_x$ 为渐进体长(cm), $W_x$ 为渐进体重(g),K为生长系数,T为该水域年平均水温( $\mathcal{C}$ ),取15.8 $\mathcal{C}$ ;

研究中其它底栖生物、浮游动物、浮游植物的生物量参考在 2008—2010 年的实测数据<sup>[22-24]</sup>。部分功能 组的生物量因为无已知的生态调查数据,故采用预设的生态营养转换效率 *EE* 算出。参照其它许多生态系统 模型通行的方法<sup>[25]</sup>,将虾蟹类、软体动物、底栖藻类的 *EE* 值分别假定为 0.95、0.95 和 0.5。碎屑的生物量计 算采用与初级生产碳相关的相关经验公式<sup>[26]</sup>。

(2)生产量/生物量(P/B)

P/B 系数指年生产量和年平均生物量的比值。鱼类和虾蟹类的 P/B 系数参考千岛湖和竺山湖的相关文

献<sup>[12,27]</sup>;软体动物和其它底栖生物的 P/B 系数参考太湖的相关研究<sup>[28]</sup>;浮游动植物以及底栖藻类的 P/B 系数引自千岛湖相关文献<sup>[12]</sup>。

(3)消耗量/生物量(Q/B)

*Q*/*B* 系数为单位时间某种生物的消耗量与生物量的比值。研究中鱼类的 *Q*/*B* 由 Pauly 的经验公式 计算<sup>[21]</sup>:

$$\log(Q/B) = 7.964 - 0.204 \log W_{\infty} - 1.965T' + 0.083A + 0.532h + 0.398d$$
(4)  

$$T' = 1000/(T + 273.15)$$
(5)

$$A = H^2/a \tag{6}$$

式中, $W_{*}$ 是渐进体重(g),T为该水域的表层水温(℃),A为尾鳍形状参数(一般鱼类取 1.32),h为布尔型变量(草食鱼类取 1,其它类取 0),d为布尔型变量(碎屑食性的鱼类取 1,其它类取为 0),H为鱼类的尾鳍高度(cm),a则为尾鳍面积(cm<sup>2</sup>)。所需要的参数数据通过查询渔业数据库网站(http://www.fishbase.org),并参考相关的文献<sup>[12,28-29]</sup>。

虾类、软体动物、其它底栖动物和浮游动物的 Q/B 由 Q/B=(P/B) /(P/Q) 间接计算而来, 它们的 P/Q 的取值参照一些公认的资料<sup>[30]</sup>,分别为 0.075、0.125、0.02 和 0.05。

(4) 捕捞量和迁移量产出(EX)

参考千岛湖鱼类资源数据中做的渔业捕捞系统调查得到,统计中额外考虑鲢、鳙鱼每年的投放量,作迁入 量计。

(5) 生态营养效率(EE)

虾、软体动物、底栖藻类的 EE 值分别假定为 0.95、0.95 和 0.5<sup>[25]</sup>,部分鱼类功能组参考相关文献来 取值<sup>[12,31]</sup>。

(6) 食物矩阵(DC)

鱼类的食性组成参考千岛湖和太湖的相关文献<sup>[27,31]</sup>;对包含几种动物的功能组,食物组成则根据权重算出。浮游动物、软体动物、水蚯蚓和虾蟹类的食性参照目前的食性研究结果<sup>[26,32]</sup>。

1.2.3 模型调试

基本参数输入模型后,需要保证各功能组的生态营养转换效率 EE 值都要调整到在 0 和 1 之间。因为超过 1 的 EE 值是不正常的,任一个物种被捕食和被捕捞的量不可能大于其自身的能量产出<sup>[33-34]</sup>。这时需要通过调节部分参数,使模型中各个功能组的输入和输出达到平衡。模型在首次运行时出现有的功能组的 EE 值大于 1,通过调整 P/B 或者 DC 等来使 0<EE<sub>i</sub><1。

## 2 结果与分析

2.1 生物量和营养级结构

参数输入模型后,进行模型的平衡与计算,输出千岛湖生态系统 Ecopath 模型的运行结果如表 2 所示。

将其中一些重要的参数与刘其根<sup>[12]</sup>构建的 2004 年模型结果以及于佳等<sup>[20]</sup>的 2016 年模型结果进行比较。生物量列表如下表 3,由于千岛湖生态系统种群结构的变动以及划分功能组的不同,此处选取一些具有 代表性的功能组作对比。

各功能组生物量变化可以经由表 3 看出。鲢、鳙属于人工放养鱼类,其生物量大小主要取决于放养和捕捞情况。其它鱼类里,鳡鱼的生物量经由 1999 和 2000 年的除鳡行动在 2004 年已经大幅减少,到 2010 年几乎完全消失。鲌鱼、飘鱼、参条和鲴鱼等鱼在 2004 年的生物量相较于保水渔业实施前有短期的提升<sup>[12]</sup>。但经过六年后却都大幅度减少,到 2016 年仍呈现继续减少的趋势。除此之外,底栖动物的生物量也大幅减少,浮游植物和有机碎屑的生物量却成倍增长。

组名 Group	营养级 Trophic level	生物量 B Biomass/ (t/km <sup>2</sup> )	生产量/生物量 P/B Production/ Biomass/a	消耗量/生物量 Q/B Consuption/ Biomass/a	生态营养 效率 <i>EE</i> Ecological efficiency	捕捞量和 迁移量产出 EX Catch and migration/ (t/km <sup>2</sup> )
蒙古鲌 Culter mongolicus	3.39	0.63	0.98	3.62	0.704	0.367
翘嘴鲌 Culter alburnus	3.48	0.32	1.05	3.83	0.831	0.206
鳙 Aristichthys nobilis	2.9	3.78	1.299	7.53	0.93	1.341
鲢 Hypophthalmichthys molitrix	2.1	2.91	1.503	10.19	0.95	1.006
大眼华鳊 Sinibrama macrops	2.39	0.21	1.75	14.7	0.89	0.151
鲤 Cyprinus carpio	3.02	0.05	1.035	3.55	0.79	0.052
飘鱼 Pseudolaubuca sinensis	3.06	0.42	1.17	3.97	0.73	0.047
参条 Hemiculter leucisculus	2.12	0.68	1.16	3.8	0.76	0.040
鲴 Xenocypcris	2.02	0.60	1.36	14.7	0.83	0.426
其它鱼类 Other fish	2.69	0.10	1.198	12	0.90	0.054
虾蟹类 Shrimp and crab	2.33	0.23	3.09	41.2	0.95	0.227
软体动物 Molluses	2	0.52	1.33	10.64	0.95	0.23
其它底栖动物 Meiobenthos	2.1	2.25	4.03	201.5	0.95	/
浮游动物 Zooplankton	2	16.40	15.81	316.2	0.294	/
浮游植物 Phytoplankton	1	35.01	200.75	/	0.53	/
水生植物 Hydrophyte	1	0.36	80.00	/	0.5	/
有机碎屑 Detritus	1	37.15	/	/	0.26	/

## 表 2 千岛湖 2010 年生态系统模型功能组参数和输出结果 Table 2 Basic parameters and output of Qiandao Lake ecosystem model in 2010

表 3 3 个年份的各功能组生物量对照

Table 3	Co	nparison of biomass of functional groups in three typical years	

2004 年		2010 年		2016年		
组名 Group	生物量B Biomass/ (t/km <sup>2</sup> )	组名 Group	生物量B Biomass/ (t/km <sup>2</sup> )	组名 Group	生物量 B Biomass/ (t/km <sup>2</sup> )	
鳡 Elopichthys bambusa	0.0385	蒙古鲌 Culter mongolicus	0.532	鲌 Culter	0.07	
鲌 Culter	1.958	翘嘴鲌 Culter alburnus	0.236	黄颡鱼 Pelteobagrus fulvidraco	0.07	
鳙 Aristichthys nobilis	4.82	鳙 Aristichthys nobilis	3.78	鳙 Aristichthys nobilis	11.11	
鲢 Hypophthalmichthys molitrix	1.52	鲢 Hypophthalmichthys molitrix	2.91	鲢 Hypophthalmichthys molitrix	8.18	
大眼华鳊 Sinibrama macrops	2.92	大眼华鳊 Sinibrama macrops	0.196	鳊 Parabramis pekinensis	0.13	
鲤 Cyprinus carpio	0.21	鲤 Cyprinus carpio	0.06	鲤 Cyprinus carpio	0.04	
飘鱼 Pseudolaubuca sinensis	0.47	飘鱼 Pseudolaubuca sinensis	0.47	飘鱼 Pseudolaubuca sinensis	0.06	
鲴 Xenocyprina	1.489	鲴 Xenocyprina	0.64	鲴 Xenocyprina	0.06	
其它鱼类 Other fish	0.35	参条 Hemiculter leucisculus	0.72	参条 Hemiculter leucisculus	0.03	
虾 Shrimp	0.87	虾蟹类 Shrimp and crab	0.21	虾 Shrimp	0.05	
软体动物 Molluses	0.65	软体动物 Molluscs	0.567	草鱼 Ctenopharyngodon idellus	0.02	
小型底栖动物 Meiobenthos	9.50	其它底栖动物 Meiobenthos	2.25	底栖动物 Macrobenthos	0.543	
浮游动物 Zooplankton	10.30	浮游动物 Zooplankton	16.40	浮游动物 Zooplankton	11.56	
浮游植物 Phytoplankton	20.44	浮游植物 Phytoplankton	35.01	浮游植物 Phytoplankton	45.62	
水生植物 Benthic producer	3.83	水生植物 Hydrophyte	0.36			
有机碎屑 Detritus	6.68	有机碎屑 Detritus	37.15	有机碎屑 Detritus	51.18	

为了更直观的表示出食物网关系,将不同功能组的营养流合并为数个营养级,称为整合营养级<sup>[35]</sup>。2010 年的能量流动过程可以形象的用下图 1 的林氏锥分析法图来表示。在忽略了生物量和生产量等都非常低的 营养级之后,千岛湖生态系统 2004 年、2010 年和 2016 年的整合营养级为 4 个(表 4)。其中低营养级的能流 在整体系统中占比较大,越往顶级越小,成典型的金字塔型。2004 年营养级 I、II 的总流量分别为 4214 t km<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>和 2285 t km<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>,占全部营养级能流量的 64.5%和 35%;2010 年营养级 I、II 的总流量分别为 7057 t km<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>和 3737 t km<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>,占总能流量的 65.0%和 34.4%;2016 年营养级 I、II 的总流量分别为 9991 t km<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>和 3683 t km<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>,占总能流量的 72.8%和 26.9%。在流向碎屑的总量上,2004 年为 3483 t km<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>,2010 年为 5921 t km<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>,2016 年为 8826 t km<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>,分别占总能流的 53.3%、54.6%和 64.3%。



图 1 千岛湖 2010 年生态系统各营养级之间的能量流动/(t km<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>) Fig.1 Energy flows between trophic levels of Qiandao Lake ecosystem in 2010

	分布
--	----

Table 4 Energy flow by aggregated trophic levels of Qiandao Lake ecosystem in three typical years

<b>井 芳 /</b> //		整合营养级能	流分布 Energy flow by a	ggregated trophic lev	vels/(t km <sup>-2</sup> a <sup>-1</sup> )		
宫乔狄 Taunhia	2004 年		2010	2010 年		2016 年	
l ropnic -	流向碎屑量	总流量	流向碎屑量	总流量	流向碎屑量	总流量	
lever	Flow to detritus	Total flow	Flow to detritus	Total flow	Flow to detritus	Total flow	
IV	0.506	2.000	0.384	1.105	0.077	0.331	
Ш	9.42	29.46	37.60	53.70	16.24	42.21	
II	1544	2285	2565	3738	2502	3683	
Ι	1929	4214	3318	7059	6308	9991	
合计 Sum	3483	6531	5921	10851	8826	13716	

## 2.2 系统能量流动特征

从表 5 可见,2010 年的生态系统在生产力和营养物总流通量上较 2004 年有较大程度的增加,2016 年则 又在 2010 年的基础上提升明显。2004 年系统的总生产力为 4440.0 t km<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>,到 2010 年升高为 7341.1 t km<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>,增加了 65 %,2016 年则为 10244 t km<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>,为原先的 2.3 倍;总净初生产力为初级生产者产出的产量总 和,2010 年和 2016 年分别为 7059 t km<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>和 9991 t km<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>,增幅分别为 67%和 137%;在总消耗和总呼吸值 上,2004 年到 2010 年和 2016 年的数值逐渐变大;系统的总流通量通常可以表征生态系统的规模,2004 年的 值为 16041.0 t km<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>,2010 年和 2016 年则分别为 20112.6 t km<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>和 24698.2 t km<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>,呈现持续增大的 趋势。

Table 5         The total system parameters of Qiandao Lake ecosystem in three typical years						
参数 Parameter	2004 年	2010年	2016 年			
总消耗量 Sum of all consumption/(t km <sup>-2</sup> a <sup>-1</sup> )	5336.244	5733.298	5047.776			
总输出量 Sum of all exports/(t km <sup>-2</sup> a <sup>-1</sup> )	3087.157	5425.390	8453.850			
总呼吸量 Sum of all respiratory flows/(t km <sup>-2</sup> a <sup>-1</sup> )	1130.893	1623.460	1536.946			
流入碎屑的总流量 Sum of all flows into detritus/(t km <sup>-2</sup> a <sup>-1</sup> )	6487.187	7330.43	9659.694			
系统总流通量 Total system throughput/(t km <sup>-2</sup> a <sup>-1</sup> )	16041.00	20112.58	24698.27			
总生产量 Sum of all production	4440.0	7341.1	10243.5			
渔获物平均营养级 Mean trophic level of the catch	2.600	2.575	2.315			
计算的总净初生产量 Calculated total net primary production/(t km <sup>-2</sup> a <sup>-1</sup> )	4218.050	7058.526	9990.779			
总初生产量/总呼吸 Total primary production/total respiration	3.730	4.348	6.509			
总初生产量/总生物量 Total primary production/total biomass	74.050	109.472	128.738			
总生物量/总流量 Total biomass/total throughput	0.004	0.003	0.003			
总生物量(除去碎屑)Total biomass (excluding detritus)/(t/km²)	56.962	64.478	77.605			
连接指数 Connectance index	0.276	0.219	0.263			
系统杂食指数 System omnivory index	0.096	0.100	0.131			

表 5 千岛湖生态系统 3 个年份的总体特征

表 5 中还陈列出一些可以反映生态系统成熟度特征的参数。系统总初级生产量/总呼吸量(TPP/TR)在 三年间的值分别为 3.73、4.35 和 6.51,远大于 1 且逐渐升高。连接指数是该生态系统食物网的实际连接数与 可能连接数的比率;系统杂食指数被定义为所有消费者的平均杂食指数<sup>[34]</sup>,这两个指数可以在一定程度上反 映出生态系统内部食物网联系的复杂程度。千岛湖生态系统 3 个年份的连接指数(*CI*)和杂食性指数(SOI) 相差不大,在杂食性指数上略有增大的趋势。

Finn 氏循环指数和 Finn 氏平均路径长度也与系统成熟度、复原力和稳定性密切相关<sup>[34]</sup>。如表 6 所示, 千岛湖生态系统 2004 年、2010 年和 2016 年的 Finn 氏循环指数(FCI)分别为 26.27%、11.13%和 5.27%, Finn 氏平均路径长度(FMPL)为 3.803、2.853 和 2.472,两项指标的数值都大幅减小。

Table 6         The network indexes of Qiandao Lake ecosystem in three typical years						
参数 Indexes	2004 年	2010年	2016 年			
Finn 氏循环指数(总流量的百分比) Finn's cycling index	26.27	11.13	5.27			
Finn 氏平均路径长度 Finn's mean path length	3.803	2.853	2.472			

表 6 千岛湖生态系统 3 个年份的网络分析指数

## 3 讨论

## 3.1 生态系统总体特征

从上述数据中可以总结出 2010 年千岛湖生态系统在营养级、能流状况等方面的特征。2010 年的千岛湖 中除人工投放的鲢、鳙鱼之外,大多数鱼类和底栖动物的生物量都较低,浮游植物和有机碎屑的生物量却较 大。整合营养级的营养能流分布成典型的金字塔型,且高、低营养级的能量转化效率相差很大,总体来说低于 林德曼提出的生态金字塔 1/10 效率,以及 Christensen 等<sup>[36]</sup>在 1993 年总结多个生态系统模型提出的生态系 统平衡传输效率(9.2%)。高强度捕捞干扰和能量传递阻塞的现象较为明显。

生态系统的成熟度是相对于系统幼态化的一个概念,一个成熟度高的生态系统会更加稳定、更能抵抗外部冲击。Ecopath 模型从 Odum 提出的 24 个用以表征生态系统结构和功能特征的指标中提取了一些比较重要的参数进行量化表示<sup>[37]</sup>。如系统总初级生产量/总呼吸量在系统的早期发展阶段会大于 1,因为生产量会超过呼吸作用进行原始积累,越成熟的系统中,该比率应该越接近 1<sup>[34]</sup>。千岛湖生态系统 2010 年的 TPP/TR 为 4.35,大于其在 2004 年的值,与 1999 年和 2000 年的值(分别为 2.07 和 1.99)相比也更大<sup>[38]</sup>,反映出其成熟

度的降低。与国内外其它水库相比,2010年千岛湖的 TPP/TR 高于印度的 Wyra 水库(其在实施渔业管理措施后降低至 1.053)<sup>[39]</sup>和三峡水库的 1.899<sup>[40]</sup>,低于巴西 Itaipu 水库的 6.3<sup>[41]</sup>,处于不够成熟的发展阶段。除此之外,千岛湖生态系统的 CI 和 SOI 值分别为 0.219 和 0.100,相比于三峡水库(0.371 和0.205)<sup>[40]</sup>,太湖(0.21 和 0.04)<sup>[28]</sup>和印度的 Bakreswar 水库(0.18 和 0.11)<sup>[42]</sup>等湖泊,表现出其在食物网结构和饮食组成的多样性方面仍缺乏复杂性。同时,2010年生态系统的 FCI 和 FMPL 分别为 10.62%和 2.843,与同类型其它水库相比较低。FCI 代表一个生态系统的循环量,与整个系统的稳定性、恢复力和成熟度相关。它的值较高说明一个系统更加稳定和成熟<sup>[37]</sup>,较低则表示生态系统较为脆弱,对营养输入的改变比较敏感<sup>[43]</sup>。模型计算出的浮游植物的高生物量在一定程度上证实了这一统计结果。由此可见,千岛湖 2010年的生态系统稳定性较差,比较容易受到外界因素的干扰或破坏。

## 3.2 生态系统变化趋势

本研究通过 Ecopath 模型的对比分析,探明了千岛湖生态系统自实施了保水渔业后,在营养级状况、总体特征上的发展演变趋势。千岛湖渔获物的平均营养级呈现一直降低的趋势,低营养级渔获物数量增加,这种现象出现的原因可能是:自实施非经典生物操纵以来,顶级捕食者被大量清除,营养级较低的鲢、鳙鱼则被大量补充;且随着系统的发展,顶级消费者的群落组成和生物量都发生了明显的变化,特别是一些营养级较高的肉食性鱼类如鲌鱼生物量的减少,可能也是使得平均捕捞营养级下降的原因。从整合营养级来看,从 2004 年至 2016 年千岛湖系统低营养级占比在逐渐扩大,营养流中流向碎屑的部分也越来越大。营养级 I、II 的能量利用都不够充分,近年来能量传递阻塞的现象更加明显。且在持续性的人为干预下,系统内的鱼群种类结构和生物量均发生较大变动。鳡鱼被大量清除后,到 2010 年已经近乎完全消失。在保水渔业实施后的短期内,可能由于顶端捕食压力的减少和饵料的增加等原因,2004 年的鲌类、鲴类、大眼华鳊、参条等鱼的生物量较 2000 年之前有一定上升<sup>[12]</sup>。但长时间的人工放养和捕捞使千岛湖的渔业资源结构发生变化,食物网趋于简单,发展至 10 年之后,除了主要由人工放养控制的鲢、鳙鱼之外,鱼类资源量整体下降。然而,浮游植物和碎屑生物量却有比较明显的增加,这一方面可能是鱼类生物量下降的原因,另一方面是由于周围面源污染和水产养殖的剩余饵料在深水湖泊中的累积。

在能流特征上,系统发展后期和保水渔业实施第一年前后差别较大。刘其根等<sup>[38]</sup>在分析 2000 年的生态 系统时发现,相比于 1999 年,系统的规模减小,但成熟度和稳定程度均有提升,蓝藻水华等也得到了一定程度 的克制。但不可忽视的是,顶级捕食者和较高营养级鱼类生物量的变动势必会使整个系统的能流格局发生改 变。TPP/TR 的值逐渐增大,说明系统处于不成熟的发展阶段,且有成熟度下降的趋势。Finn 氏循环指数 (FCI)和 Finn 氏平均路径长度(FMPL)每过六年就几乎削减一半,表明在长期的鲢、鳙鱼放养累积下,生态系 统的营养交互关系减弱,再循环率较低,复原力降低。系统退化到不成熟的拥有较高生产力的发育期。

综合上述指标分析,保水渔业实施初期系统规模瞬减,随后又自我调控,不断发展积蓄能量。但可能由于 系统营养结构和外源输入的变化,初级生产者产出的能量未能得到有效的利用,很大一部分能量流向碎屑,鱼 类资源量整体下降,可能会造成湖体营养物质过剩,影响生态系统的健康稳定发展。在保水渔业等修复工作 实施后的十几年间,生态系统的营养级结构发生了一定程度的恶化。千岛湖作为一个由水库发展而来的淡水 水体,捕食与被捕食的关系本身就较为简单,生态系统更容易被外界的扰动影响,故而应更加注意控制人类活 动和人为手段。

## 3.3 鲢鳙鱼放养影响

"保水渔业"采用非经典生物操纵的思路,围网放养滤食性的鲢鱼和鳙鱼,直接摄食浮游植物,以期减少 蓝藻水华。但鲢、鳙鱼主要抑制的是枝角类和大型浮游植物,间接促进桡足类和小型藻类种群增长,浮游植物 的丰度增加。故而可能会出现蓝藻水华得到抑制,但湖域富营养化程度加重的情况。低营养级再通过上行效 应影响系统中的其它组分,系统整体的稳定性降低。同时,浮游生物食性的鱼类还会加快氮、磷的循环速率, 扩大初级生产力。上述分析也与文章第二部分中浮游植物生物量的逐渐上升的趋势,以及初级生产力规模的 逐渐扩大相对应。

诸多国内外学者也曾探索生物治理措施对水生态系统造成的影响,研究滤食性鱼类对蓝藻水华和富营养 化进程的作用。在不同水域、不同实验条件和不同研究方案下得出的结论不尽相同。王银平等通过原位培养 滤食性鱼类鲢、鳙摄食微囊藻后的排泄物,利用叶绿素荧光技术研究鲢、鳙滤食对藻类光能及生长活性的影 响,结果证明鲢、鳙单次滤食未对微囊藻造成生理上的致命损伤,反而可能会藻类超补偿生长<sup>[44]</sup>。而美国学 者 Mueller 等<sup>[45]</sup>在斑点叉尾鮰养殖池塘中的实验,以及一些国内学者在东湖<sup>[46]</sup>、滆湖<sup>[47]</sup>的实验则说明了鲢、 鳙控藻的可行性。因此,需要在长期、规范的实验下明确放养鱼类和系统其它组分之间的联系,准确把握不同 实验结果背后的生态学原理,才能更好地验证非经典生物操纵理论的有效性。

## 4 结论

鲢鳙鱼放养的生态修复方式使千岛湖的食物网结构发生了较大的变动。对淡水生态系统进行生态修复 工作后,系统的结构化是逐渐推进的。人为的修复工作不止会影响直接作用的某几个物种,还会通过系统内 部的联系传递到其它部分,从而影响整体。放养鲢鳙鱼可能会使蓝藻"水华"在短期内得到抑制,但经过一段 时间的发展后,系统可能会呈现鱼类资源量下降、能量转换效率降低、成熟度和稳定度下降的状态。因此,在 进行某项修复工作之前,需要从生态学原理上系统地考虑问题,从避免过多的人为扰动出发,尽量还原生态系 统本身的恢复力。

#### 参考文献(References):

- Polovina J J. Model of a coral reef ecosystem: I. The ECOPATH model and its application to French Frigate Shoals. Coral Reefs, 1984, 3(1):
   1-11.
- [2] Ulanowicz R E, John T F. Growth and development: ecosystems phenomenology. Systems Research & Behavioral Science, 1988, 33(2): 158-159.
- [3] 米玮洁,胡菊香,赵先富.生态通道模型及其在水生态系统中的应用探讨.环境科学与技术,2012,35(7):186-190,196-196.
- [4] Christensen V, Walters CJ. Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations. Ecological Modelling, 2004, 172(2/4): 109-139.
- [5] Arreguín-Sánchez F, Manickchand-Heileman S. The trophic role of lutjanid fish and impacts of their fisheries in two ecosystems in the Gulf of Mexico. Journal of Fish Biology, 1998, 53(sA): 143-153.
- [6] Koehn L E, Essington T E, Marshall K N, Kaplan I C, Sydeman W J, Szoboszlai A I, Thayer J A. Developing a high taxonomic resolution food web model to assess the functional role of forage fish in the California Current ecosystem. Ecological Modelling, 2016, 335: 87-100.
- [7] Bradford-Grieve J M, Probert P K, Nodder S D, Thompson D, Hall J, Hanchet S, Boyd P, Zeldis J, Baker A N, Best H A, Broekhuizen N, Childerhouse S, Clark M, Hadfield M, Safi K, Wilkinson I. Pilot trophic model for subantarctic water over the Southern Plateau, New Zealand: a low biomass, high transfer efficiency system. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2003, 289(2): 223-262.
- [8] Yang Y, Chen H, Yang Z F. Assessing changes of trophic interactions during once anthropogenic water supplement in Baiyangdian Lake. Procedia Environmental Sciences, 2010, 2: 1169-1179.
- [9] 宋兵, 陈立侨, Chen Y. Ecopath with Ecosim 在水生生态系统研究中的应用. 海洋科学, 2007, 31(1): 83-86.
- [10] Pauly D, Christensen V, Dalsgaard J, Froese R, Torres Jr F. Fishing down marine food webs. Science, 1998, 279(5352): 860-863.
- [11] 莫宝霖,秦传新,陈丕茂,刁瑛娇,袁华荣,黎小国,佟飞,冯雪.基于 Ecopath 模型的大亚湾海域生态系统结构与功能初步分析.南方水 产科学,2017,13(3):9-19.
- [12] 刘其根. 千岛湖保水渔业及其对湖泊生态系统的影响[D]. 上海: 华东师范大学, 2005.
- [13] Alexander K A, Heymans J J, Magill S, Tomczak M T, Holmes S J, Wilding T A. Investigating the recent decline in gadoid stocks in the west of Scotland shelf ecosystem using a foodweb model. ICES Journal of Marine Science, 2015, 72(2): 436-449.
- [14] Ofir E, Gal G, Goren M, Shapiro J, Spanier E. Detecting changes to the functioning of a lake ecosystem following a regime shift based on static food-web models. Ecological Modelling, 2016, 320: 145-157.
- [15] 韩瑞,陈求稳,王丽,汤新武,沈新强.基于生态通道模型的长江口水域生态系统结构与能量流动分析.生态学报,2016,36(15): 4907-4918.
- [16] Gamito S, Erzini K. Trophic food web and ecosystem attributes of a water reservoir of the Ria Formosa (south Portugal). Ecological Modelling, 2005, 181(4): 509-520.
- [17] 王雪辉, 杜飞雁, 邱永松, 李纯厚, 黄洪辉, 孙典荣, 贾晓平. 大亚湾海域生态系统模型研究 I:能量流动模型初探. 南方水产, 2005, 1 (3): 1-8.

- [18] 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.生态学报,2008,28(5):2065-2072.
- [19] 李云凯,刘恩生,王辉,贡艺. 基于 Ecopath 模型的太湖生态系统结构与功能分析. 应用生态学报, 2014, 25(7): 2033-2040.
- [20] 于佳,刘佳睿,王利,吴志旭,虞佐名,刘明亮,韩轶才,谢平.基于 Ecopath 模型的千岛湖生态系统结构和功能分析.水生生物学报, 2021,45(2):308-317.
- [21] Pauly D. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. ICES Journal of Marine Science, 1980, 39(2): 175-192.
- [22] 胡忠军,孙月娟,刘其根,何光喜,陈来生,曲宪成,余员龙,史文,刘国栋.浙江千岛湖深水区大型底栖动物时空变化格局.湖泊科学, 2010,22(2):265-271.
- [23] 杨丽丽,何光喜,胡忠军,史文,刘其根,陈来生,王金鹏,杨卫明. 鲢鳙占优势的千岛湖浮游动物群落结构特征及其与环境因子的相关 性.水产学报,2013,37(6):894-903.
- [24] 胡忠军,莫丹玫,周小玉,任丽萍,王金朋,何光喜,陈来生,刘其根.千岛湖浮游植物群落结构时空分布及其与环境因子的关系.水生态学杂志,2017,38(5):46-54.
- [25] Blanchard J L, Pinnegar J K, Mackinson S. Exploring Marine Mammal-Fishery Interactions using 'Ecopath with Ecosim': Modelling the Barents Sea Ecosystem. Science Series Technical Report. Lowestoft: CEFAS, 2002.
- [26] Pauly D, Soriano-Bartz M L, Palomares M L D. Improved construction, parametrization and interpretation of steady-state ecosystem models// Christensen V, Pauly D, eds. Trophic Models of Aquatic Ecosystems. Manila: ICLARM Conference Proceeding, 1993: 390.
- [27] 咸义, 叶春, 李春华, 王延华. 竺山湾湖泊缓冲带湿地生态系统 EWE 模型构建与分析. 应用生态学报, 2016, 27(7): 2101-2110.
- [28] 宋兵. 太湖渔业和环境的生态系统模型研究[D]. 上海: 华东师范大学, 2004.
- [29] 刘恩生,李云凯,藏日伟,王辉.基于 Ecopath 模型的巢湖生态系统结构与功能初步分析.水产学报, 2014, 38(3): 417-425.
- [30] Halfon E, Schito N, Ulanowicz R E. Energy flow through the Lake Ontario food web: conceptual model and an attempt at mass balance. Ecological Modelling, 1996, 86(1): 1-36.
- [31] Heymans J J, Coll M, Link J S, Mackinson S, Steenbeek J, Walters C, Christensen V. Best practice in Ecopath with Ecosim food-web models for ecosystem-based management. Ecological Modelling, 2016, 331: 173-184.
- [32] Liu Q G, Chen Y, Li J L, Chen L Q. The food web structure and ecosystem properties of a filter-feeding carps dominated deep reservoir ecosystem. Ecological Modelling, 2007, 203(3/4): 279-289.
- [33] 邱明, 张燕, 杨攀峰. Ecopath With Ecosim(EWE): 理论及其应用研究进展//2019 中国环境科学学会科学技术年会论文集. 西安: 中国环境科学学会, 2019: 791-797.
- [34] Christensen V, Walters C J, Pauly D. Ecopath with Ecosim: a User's Guide. Vancouver: Fisheries Centre, University of British Columbia, 2005.
- [35] Ulanowicz R E. Ecosystem trophic foundations: Lindeman exonerata//Patten B C, Jorgensen S E, eds. Complex Ecology: the Part-Whole Relation in Ecosystems. New York: Prentice-Hall, 1995: 549-560.
- [36] Christensen V, Pauly D. Flow characteristics of aquatic ecosystems. Trophic Models of Aquatic Ecosystems, 1993, 26: 338-352.
- [37] Odum E P. The strategy of ecosystem development: an understanding of ecological succession provides a basis for resolving man's conflict with nature. Science, 1969, 164(3877): 262-270.
- [38] 刘其根,王钰博,陈立侨,刘国栋.保水渔业对千岛湖生态系统特征影响的分析.长江流域资源与环境,2010,19(6):659-665.
- [39] Panikkar P, Khan M F. Comparative mass-balanced trophic models to assess the impact of environmental management measures in a tropical reservoir ecosystem. Ecological Modelling, 2008, 212(3/4): 280-291.
- [40] Han R, Chen Q W, Wang L, Tang X W. Preliminary investigation on the changes in trophic structure and energy flow in the Yangtze estuary and adjacent coastal ecosystem due to the Three Gorges Reservoir. Ecological Informatics, 2016, 36: 152-161.
- [41] Angelini R, Agostinho A A, Gomes L C. Modeling energy flow in a large Neotropical reservoir: a tool do evaluate fishing and stability. Neotropical Ichthyology, 2006, 4(2): 253-260.
- [42] Banerjee A, Banerjee M, Mukherjee J, Rakshit N, Ray S. Trophic relationships and ecosystem functioning of Bakreswar Reservoir, India. Ecological Informatics, 2016, 36: 50-60.
- [43] Christensen V, Pauly D. Trophic models of aquatic ecosystems. Malina: ICLARM, 1993.
- [44] 王银平, 谷孝鸿, 曾庆飞, 谷先坤, 毛志刚. 控(微囊)藻鲢、鳙排泄物光能与生长活性. 生态学报, 2014, 34(7): 1707-1715.
- [45] Mueller C R, Eversole A G, Turker H, Brune D E. Effect of silver carp *Hypophthalmichthys molitrix* and freshwater mussel *Elliptio complanata* filtration on the phytoplankton community of partitioned aquaculture system units. Journal of the World Aquaculture Society, 2004, 35(3): 372-382.
- [46] 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. 生态科学, 2003, 22(3): 193-198.
- [47] 贾佩峤. 滆湖 ecopath 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.