

doi: 10.7541/2021.2019.128

基于Ecopath模型的千岛湖生态系统结构和功能分析

于佳^{1,2} 刘佳睿¹ 王利¹ 吴志旭³ 虞佐名⁴ 刘明亮⁴ 韩轶才⁴ 谢平¹

(1. 中国科学院水生生物研究所中国淡水生态和生物技术国家重点实验室东湖湖泊生态系统试验站, 武汉 430072;

2. 河北农业大学海洋学院, 秦皇岛 066000; 3. 杭州市环境保护科学研究院, 杭州 310005;

4. 淳安县环境保护监测站, 杭州 311700)

摘要: 为探索千岛湖生态系统现状及其历史变化, 根据2016年千岛湖的渔业资源与生态环境调查数据, 构建了千岛湖生态系统的 Ecopath 模型, 综合分析系统的能量流动过程、营养级结构和生态系统总体特征。2016年千岛湖 Ecopath 模型由18个功能组组成, 有效营养级范围为1—3.41, 牧食食物链的能量流动占系统总能量的56%。系统杂食指数(SOI)、联结指数(CI)、Finn循环指数分别为0.13, 0.26和5.15%。千岛湖与其他湖泊和水库比较, 其生态系统的各功能组的聚合度较高, 联结程度较为紧密, 物质再循环比例较高, 系统较为成熟。但千岛湖的系统总流量较低为24698.27 t/(km²·a), 总初级生产量与总呼吸量的比值为6.51, 表明系统总体规模较小且仍处于发展阶段。根据千岛湖生态系统历年变化趋势分析: 千岛湖生态系统的总体规模有变大趋势, 稳定性和复杂性有所增强, 但营养交互关系变弱, 系统抵抗外界干扰的能力仍较低。同时, 千岛湖生态系统的初级生产者转化效率较低, 食物网趋于简单, 应采取适当的管理措施, 以保障千岛湖生态系统的健康发展。

关键词: 千岛湖; Ecopath 模型; 营养级结构; 能量流动; 生态系统特征

中图分类号: Q146 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3207(2021)02-0308-10



由于水环境污染的不断加剧, 淡水资源的匮乏, 水库已成为城市重要的引用水源地^[1]。然而许多水库普遍面临水质恶化和富营养化的问题^[2], 常用的修复措施主要有控污截流^[3]、水生植物修复^[4]和渔业资源结构的调整^[5]等。千岛湖是中国长江三角洲地区的重要饮用水源地, 平均深度为34 m(最大深度达108 m), 其为周边上千万人口提供饮用水源, 受国家重点保护^[6]。千岛湖旅游业发展迅猛, 随之而来的环境污染问题也日益凸显。2010年已出现过局部蓝藻水华的现象^[7, 8], 近些年政府对水环境问题更加重视。对于深水型水库, 除了控制营养盐(氮磷)的输入, 通过食物网来调控水体中的营养盐是非常有必要的。因此, 调整千岛湖的渔业资源结构来保护千岛湖生态系统已迫在眉睫。本研究首先调查当前千岛湖渔业资源现状, 然后基于Ecopath模型构建千岛湖生态系统的食物网结构和能量

流动特征。Ecopath 模型可以很好地为千岛湖生态系统功能和渔业资源的调整提供理论指导。

Polovina^[9]最早提出Ecopath 模型; Ecopath模型能够构建生态系统的食物网结构特征, 定量评估生态系统的能量流动特征, 并评价生态系统的发育状况和成熟度等^[10, 11]。该模型已成为研究水域生态系统的重要工具^[12], 并在全世界包括水库^[1, 2, 5, 13, 14]、湖泊^[15–20]、河口^[21–23]、海洋^[24–25]等近百个不同水域生态系统中广泛应用。

刘其根于1999年、2000年和2004年根据千岛湖渔业资源调查数据分别构建了千岛湖生态系统的Ecopath 模型, 主要用于评估鲢、鳙^[27]等非经典生物操控技术对千岛湖水质及生态系统的影响^[13]。然而, 近几年来, 鲢鳙的投放量在逐年增加, 而藻类并未得到较好的控制, 且已有对千岛湖的研究仅停留在对水环境现状的描述和分析上^[6, 28–31], 并未从

收稿日期: 2019-05-30; 修订日期: 2020-10-11

基金项目: 千岛湖基于水环境安全的渔业发展模式调控及渔业管理方案研究(CACGZF[2016]22)资助 [Supported by the Research on Fishery Development Mode Regulation and Fishery Management Scheme Based on Water Environmental Safety in Qiandao Lake (CACGZF[2016]22)]

作者简介: 于佳(1988—), 女, 博士研究生; 研究方向为湖泊生态学。E-mail: yujia19880318@163.com

通信作者: 谢平(1961—), 男, 研究员; 研究方向为湖泊生态学。E-mail: xieping@ihb.ac.cn

生态系统的整体入手来调整渔业资源管理方案以达到最佳控藻的目的。因此, 本研究于2016年调查了千岛湖的渔业资源现状并对水环境的生物指标和理化指标进行逐月采集并检测, 试图构建当前千岛湖生态系统Ecopath模型, 来分析千岛湖的能量流动模式、食物网结构特征的现状和历史变化, 评价生态系统的总体特征, 为千岛湖的渔业资源管理提供参考依据。

1 研究方法

1.1 研究区域采样点

本研究于2016年对千岛湖进行了渔业资源评估和生态环境调查, 生态环境调查的采样点根据千岛湖地理特征共设置13个站点(图1), 逐月进行样品采集。

1.2 Ecopath 模型原理

Ecopath 模型定义的生态系统是由一系列生态关联的功能组组成, 包括碎屑、浮游生物和一组生态特性相同的鱼种, 所有功能组基本覆盖整个生态系统能量流动全过程^[32-33]。Ecopath 模型由一组联立线性方程表示:

$$B_i \times \left(\frac{P}{B} \right)_i \times EE_i - \sum_{j=1}^i B_j \times \left(\frac{Q}{B} \right)_j \times DC_{ji} - EX_i = 0$$

式中, B_i 为功能组 i 的生物量, $(Q/B)_j$ 为消耗量/生物量, $(P/B)_i$ 为功能组 i 的生产量/生物量, DC_{ji} 为被捕食组 i 占捕食组 j 的总捕食量的比例, EX_i 为第 i 组的产出。Ecopath 模型的基本输入参数包括 B_i 、 $(Q/B)_j$ 、 $(P/B)_i$ 、生态营养转化效率 EE_i 、 DC_{ji} 和 EX_i 。模

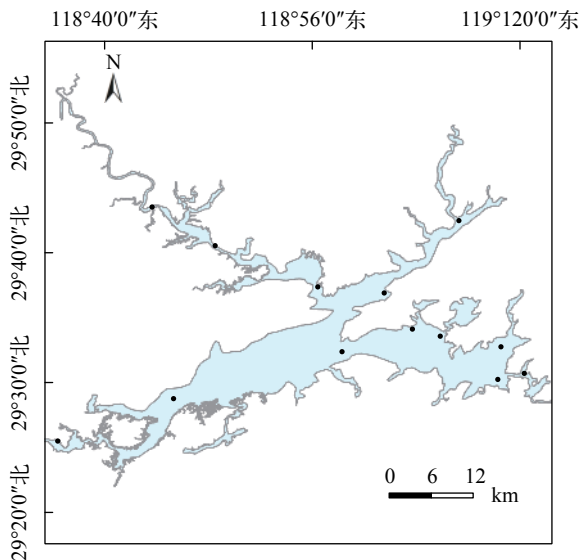


图1 千岛湖采样图

Fig. 1 Sampling sites of Lake Qiandao

型中 EE_i 值小于1才能保持整个系统正常运行。

1.3 功能组划分

功能组是指在生态学或分类地位上相似的物种的集合^[13]。本研究根据生物的生态位和食性特征将千岛湖生态系统划分18个功能组(表1)。

1.4 各功能组数据来源及参数估算

P/B系数 P/B系数是年生产量/年平均生物量。鱼类P/B系数根据千岛湖渔业资源调查各鱼类年龄组成数据推算得到^[13], 浮游动物的P/B系数根据实测数据估算, 浮游植物的P/B系数参考历史文献^[13]。

表1 千岛湖Ecopath模型的功能组及主要种类组成

Tab. 1 Functional groups and dominant species based on Ecopath model in Lake Qiandao

编号 Number	功能组 Functional group	组成成分 Species composition
1	鳙 <i>Siniperca</i>	鳙 <i>Siniperca chuatsi</i> 斑鳙 <i>Siniperca scherzeri</i> 大眼鳙 <i>Siniperca kneri</i> Garman
2	太阳鱼 <i>Lepomis gibbosus</i>	蓝鳃太阳鱼 <i>Lepomis macrochirus</i> 绿太阳鱼 <i>Lepomis auritus</i>
3	鲢 <i>Culter</i>	翘嘴鲢 <i>Culter alburnus</i> Basilewsky 红鳍原鲢 <i>Cultrichthys erythropterus</i> 蒙古鲢 <i>Culter mongolicus</i> Basilewsky 达氏鲢 <i>Culter dabryi</i> 青梢红鲢 <i>Erythroculter dabryi</i>
4	黄颡鱼 <i>Pelteobagrus</i>	黄颡鱼 <i>Pelteobagrus fulvidraco</i> 瓦氏黄颡鱼 <i>Pseudobagrus vachellii</i>
5	鳊 <i>Pseudolaubuca</i>	银鳊 <i>Pseudolaubuca sinensis</i>
6	鳊 <i>Parabramis</i>	大眼华鳊 <i>Sinibrama macrops</i> 鳊 <i>Parabramis pekinensis</i>
7	鱼条 <i>Hemiculter</i>	餐条 <i>Hemiculter leuciscus</i>
8	鲢 <i>Xenocyprina</i>	细鳞鲢 <i>Xenocypris microlepis</i> 银鲢 <i>Xenocypris argentea</i> 黄尾鲢 <i>Xenocypris davidi</i>
9	鲤 <i>Cyprinus carpio</i>	鲤 <i>Cyprinus carpio</i>
10	鲫 <i>Carassius auratus</i>	鲫 <i>Carassius auratus</i>
11	鳊 <i>Hypophthalmichthys nobilis</i>	鳊 <i>Hypophthalmichthys nobilis</i>
12	虾 <i>Shrimp</i>	虾类 <i>Shrimp</i>
13	鲢 <i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	鲢 <i>Hypophthalmichthys molitrix</i>
14	草鱼 <i>Ctenopharyngodon idellus</i>	草鱼 <i>Ctenopharyngodon idellus</i>
15	大型底栖动物 <i>Macrobenthos</i>	大型底栖动物 Macrobenthos
16	浮游动物 <i>Zooplankton</i>	浮游动物 <i>Zooplankton</i>
17	浮游植物 <i>Phytoplankton</i>	浮游植物 <i>Phytoplankton</i>
18	碎屑 <i>Detritus</i>	细菌、有机碎屑 <i>Bacteria, organic detritus</i>

生物量B 指特定区域特定时间单位面积(体积)中某种生物的总量。千岛湖鲢、鳙的捕捞量数据由千岛湖捕捞队提供,其他鱼类依据《中华人民共和国水库渔业资源调查规范》于2016年1月、4月、6月和9月在千岛湖进行渔获物资源调查。统计渔获物种类组成,渔获占比及其食物组成,并通过 Ecopath 模型的内置经验公式转化得到^[34]。浮游动物和浮游植物的生物量和有机碎屑为逐月13个采样点实测数据。底栖动物参考历史文献^[31],并进行敏感性分析。碎屑包括细菌和有机碎屑,细菌生物量估算为浮游植物生物量的17.5%^[2,13]。

Q/B系数 浮游动物、底栖动物和碎屑的Q/B系数参考文献^[13],鱼类的Q/B系数根据Palomares和Pauly^[35]的经验公式计算得出。

生态效率 生态营养转化效率(EE)是各功能组的生产量的转化效率,通过模型其他参数推算得出。

食物组成矩阵 鱼类食性组成数据源于渔业资源调查的胃含物分析和相关参考文献^[13, 28](表2)。

1.5 生态系统各参数指标

在 Ecopath 模型中,可根据系统中各参数指标来评价生态系统的发育状态。其中,联结指数(Connectance index, CI)和杂食指数(System omni-

vory index, SOI)都是表征系统内各功能组复杂性联系的指标,且指数越接近1表示生态系统越复杂^[11]。Finn循环指数(Finn cycling index, FCI)为系统再循环流量/总流量,可表征系统的成熟度。

1.6 Ecopath 模型的调试、可信度评价和敏感性分析

Ecopath 模型是稳态模型,各功能组必须达到物质和能量的双重平衡。本研究的Ecopath 模型调试主要从食物组成矩阵着手,对各功能组的食物组成按照最新研究数据进行调整。根据Christensen等^[11]提供的模型评价标准,根据置信指数(P指数)来评价模型的可信度。同时,本研究对 Ecopath 模型进行了敏感性分析,主要分析了四类基本输入参数中生物量B值对估算参数转化效率EE值的敏感性。

2 结果

2.1 营养级结构和能量流分布

本文构建了千岛湖2016年生态系统 Ecopath 模型。模型结果表明:千岛湖食物网的最高营养级消费者是鳙营养级为3.41,其次为鲢,营养级为3.32主要经济鱼类鳙和鲢的营养级分别为2.41和2.21(表3)。

千岛湖生态系统有6个整合营养级(表4)。但是,主要能量流动过程集中在 I—IV 营养级。千岛

表2 千岛湖生态系统 Ecopath 模型食物组成矩阵
Tab. 2 Diet composition matrix for Lake Qiandao Ecopath model

被捕食者Prey	捕食者Predator															
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
1 鳙 <i>Siniperca chuatsi</i>	0.020															
2 太阳鱼 <i>Lepomis gibbosus</i>	0.050															
3 鲢 <i>Culterinae</i>	0.057															
4 黄颡鱼 <i>Pelteobagrus fulvidraco</i>	0.188															
5 鳊鱼 <i>Pseudolaubuca sinensis</i>		0.050	0.010													
6 鳊 <i>Parabramis pekinensis</i>		0.010	0.006	0.050												
7 鳊条 <i>Hemiculter leucisculus</i>		0.021	0.010													
8 鳊 <i>Xenocyprina</i>	0.081															
9 鲤 <i>Cyprinus carpio</i>	0.032	0.014														
10 鲫 <i>Carassius auratus</i>	0.023	0.010														
11 鳊 <i>Hypophthalmichthys nobilis</i>	0.317	0.421	0.541	0.270												
12 虾Shrimp				0.071					0.050	0.030						
13 鳊 <i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	0.132	0.304	0.433	0.185												
14 草鱼 <i>Ctenopharyngodon idellus</i>		0.020														
15 底栖动物Macrobenthos				0.143	0.160		0.090		0.120	0.020		0.100			0.010	
16 浮游动物 Zooplankton				0.030	0.130	0.146	0.130	0.015	0.161	0.190	0.401	0.150	0.201	0.100	0.070	0.020
17 浮游植物 Phytoplankton				0.100	0.350	0.345	0.320	0.551	0.275	0.350	0.229	0.300	0.625	0.400	0.300	0.750
18 碎屑 Detritus	0.100	0.150		0.151	0.360	0.510	0.460	0.434	0.394	0.410	0.370	0.450	0.174	0.500	0.620	0.230

湖的各营养级能量流动呈金字塔形分布, 营养级 I 全年的能量流为9991 t/km², 占总流量的72.84%; 营养级 II 全年的能量流为3683 t/km², 占系统总流量的26.83%。这说明低营养级的能量流在总流量中占较大比例, 而高营养级占比较小。营养级 I 被摄食量为3683 t/km², 占比98.85%, 是系统的主要能量来源(表 3)。通过模型估算: 千岛湖生态系统中浮游植物的生态转换效率(0.37)高于碎屑的生态转换效率(0.13)。因此, 牧食食物链较碎屑食物链在系统中占比更大。

2.2 营养级的能量传递和转换效率

千岛湖生态系统的初级生产量为9991 t/(km²·a), 被摄食量为3683 t/(km²·a), 仅占初级生产量的36.86%, 其余流至碎屑进入再循环。整个营养级 I 流入到营养 II 的营养流为4895 t/(km²·a), 占系统总流量(24698.27 t/km²)的19.82%。流入到营养级 III、IV、V 的能量, 占系统总流量的比例分别为0.226%、0.0018%和0.000031%(图 2)。

千岛湖生态系统中牧食食物链的能量流动占56%, 碎屑食物链的能量流动占44%(表 5)。来自初级生产者的能量传输到营养级 II、III、IV 和 V 的转化效率分别为1.2%、4.1%、8.5%和8.2%。来自碎屑的能量传输和营养级 II、III、IV 和 V 的转化效率分别为1.2%、4.2%、8.4%和8.2%。系统总转

化效率为3.5%。

2.3 千岛湖生态系统的总体特征

根据构建的2016年千岛湖生态系统的Ecopath模型计算, 全年总流量为24698.27 t/km², 流向碎屑量为9659.69 t/km², 占系统总流量的39.11%, 总消耗量为5047.78 t/km², 占系统总流量的20.44%。说明仍有近40.45%的能量未被利用。

系统成熟度可用生态系统的初级生产力/总呼吸量来表示, 结果越接近1表明系统越成熟。本研究结果显示, 千岛湖生态系统的初级生产量/系统总呼吸量为6.51, 仍处于不成熟的发展阶段。平均捕捞营养级指捕捞渔获物营养级的加权平均值。根据千岛湖 Ecopath 模型计算平均捕捞营养级为2.32, 系统联结指数为0.26, 系统杂食指数为0.13, Finn循环指数为5.27%。

3 讨论

3.1 Ecopath 模型敏感性分析和质量评价

Ecopath 模型的功能非常强大, 也会存在局限性, 这些局限性Christensen等^[1]已进行了讨论。宏观的生态模型面临最主要的问题是数据来源及质量。本研究尽量使用调查数据计算各参数并调试模型以确保准确度。置信指数(P指数)是对模型质量评价通用的参数。根据已有文献报道, P指数在

表 3 千岛湖生态系统 Ecopath 模型功能组估算参数

Tab. 3 Input and output parameters of Ecopath model in Lake Qiandao

功能组 Functional group	有效营养级 Effective trophic level	生物量 Biomass in habitat area (t/km ²)	生产量/生物量 Production/ biomass (/a)	消耗量/生物量 Consumption/ Biomass (/a)	转化效率 Ecotrophic efficiency	生产量/消耗量 Production/ Consumption
1 鳊 <i>Siniperca chuatsi</i>	3.41	0.01	1.24	9.46	0.77	0.13
2 太阳鱼 <i>Lepomis gibbosus</i>	3.12	0.01	1.26	13.14	0.92	0.10
3 鮡 <i>Culterinae</i>	3.32	0.07	1.09	9.14	0.84	0.12
4 黄颡鱼 <i>Pelteobagrus fulvidraco</i>	2.94	0.07	1.01	10.53	0.62	0.10
5 鳊鱼 <i>Pseudolaubuca sinensis</i>	2.31	0.06	1.10	12.80	0.59	0.09
6 鳊 <i>Parabramis pekinensis</i>	2.15	0.13	1.04	11.35	0.86	0.09
7 鳊条 <i>Hemiculter leuciscus</i>	2.23	0.03	1.40	12.33	0.87	0.11
8 鳊 <i>Xenocyprina</i>	2.02	0.06	2.01	16.27	0.82	0.12
9 鲤 <i>Cyprinus carpio</i>	2.36	0.04	1.21	7.27	0.86	0.17
10 鲫 <i>Carassius auratus</i>	2.25	0.04	1.15	8.37	0.75	0.14
11 鳊 <i>Hypophthalmichthys nobilis</i>	2.41	11.11	0.55	7.20	0.57	0.08
12 虾Shrimp	2.26	0.05	1.83	24.40	0.92	0.08
13 鳊 <i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	2.21	8.18	0.56	8.45	0.73	0.07
14 草鱼 <i>Ctenopharyngodon idellus</i>	2.10	0.02	1.73	9.66	0.90	0.18
15 底栖动物Macrobenthos	2.08	0.543	4.03	201.70	0.70	0.02
16 浮游动物Zooplankton	2.02	11.56	20.68	413.67	0.63	0.05
17 浮游植物Phytoplankton	1.00	45.62	219.00	—	0.37	—
18 碎屑Detritus	1.00	51.18	—	—	0.13	—

表 4 千岛湖生态系统能量流的分布

Tab. 4 Distribution of energy flows at aggregated trophic levels in Lake Qiandao ecosystem [$t/(km^2 \cdot a)$]

营养级 Trophic level	被摄食量 Consumption by predators	输出量 Exports	流向碎屑 量Flow to detritus	呼吸量 Respiration	总流量 Through-put
VI	0.000000	0.000001	0.000003	0.000010	0.000014
V	0.000014	0.000455	0.00134	0.00390	0.00571
IV	0.00571	0.0223	0.0774	0.226	0.331
III	0.331	1.381	16.24	24.26	42.21
II	42.21	2.562	2502	1136	3683
I	3683	0.000	6308	0.000	9991
合计Sum	3726	3.965	8826	1161	13716

0.16—0.68表示数据可信度高,模型质量较好^[37]。千岛湖 Ecopath 模型的P指数为0.544,表明模型的数据可信度较高,模型估算的效果较好。

对千岛湖 Ecopath 模型的营养转化效率(EE)进行敏感性分析。输入参数的变化范围在-0.5—0.5时,估算参数EE的变化范围在-0.333—1(图3)。图3中曲线a、b和c为相同功能组输入参数B对估算参数EE的敏感性变化,均呈指数变化关系。其中,各鱼类功能组输入参数B的变化对估算参数EE的影响较大,但底栖动物输入参数B的变化对其估算参数EE的影响较小(变化范围-0.102—0.305)。估算参数EE对不同功能组输入参数B的变化的敏感度主要取决于这些功能组之间的营养关联度。d为黄颡鱼生物量B的变化对底栖动物EE的敏感度变化,呈正相关关系,黄颡鱼输入参数B的变化对底栖动物估算参数EE的影响较小,在-0.034—0.034。e和f分别为鳙、鲢输入参数B的变化对浮游动物估算参数EE的敏感度变化,均呈正相关关系,且斜率越大敏感性越大。其中,鳙输入参数B的变化比鲢输入参数B的变化对浮游动物估算参数EE的影

响大。

3.2 千岛湖生态系统总体特征

通过构建2016年千岛湖生态系统的 Ecopath 模型,对千岛湖生态系统的食物网结构、能量流动和系统的总体特征有了深入的了解。从能量流动特征来看,总流量呈金字塔型分布。从食物网各营养级转化效率上来看(表5),生态系统的平均转化效率一般为10%左右^[33],但千岛湖生态系统营养级间的转化效率为3.5%,第I营养级到第II营养级的转化效率仅为1.2%。已有研究表明,水库生态系统中营养级间的转化效率普遍偏低,如Pasak Jolasid水库(泰国)生态系统I到II营养级间的转化效率为2%,系统总转化效率为5.3%^[5]; Ravishankar Sagar水库(印度)两者的值分别为2.4%和6.4%^[14];三峡大宁河生态系统总转化效率为5.7%,从第I营养级到第II营养级的转化效率仅为1.7%。已有研究表明各功能组营养转化效率偏低可能与EE值较低有关^[14,38]。本研究浮游植物的EE值较低为0.37(表3),第一,可能是次级消费者的生物量较小或捕食量较少^[14];第二,浮游植物自身繁殖速度远大于次级消费者的捕食速度,使得大量剩余浮游植物流入碎屑。基于 Ecopath模型分析,千岛湖生态系统食物网中高营养级功能组的EE值偏高,但生物量B偏小,导致千岛湖生态系统整体的营养转化效率偏低。

Ecopath 模型可以通过反应系统内部联系复杂程度的参数来描述生态系统的稳定性和发育程度^[36]。其中,CI指数、SOI指数和Finn循环指数分别为0.263, 0.132和5.150%,与其他水库相比较,千岛湖生态系统的各功能组的聚合度较高,联结程度较为紧密,物质再循环比例较高,系统较为成熟。但是,几十年以来,千岛湖的经济发展迅猛,人类活动加剧,千岛湖的水环境面临巨大挑战。与国内外其他

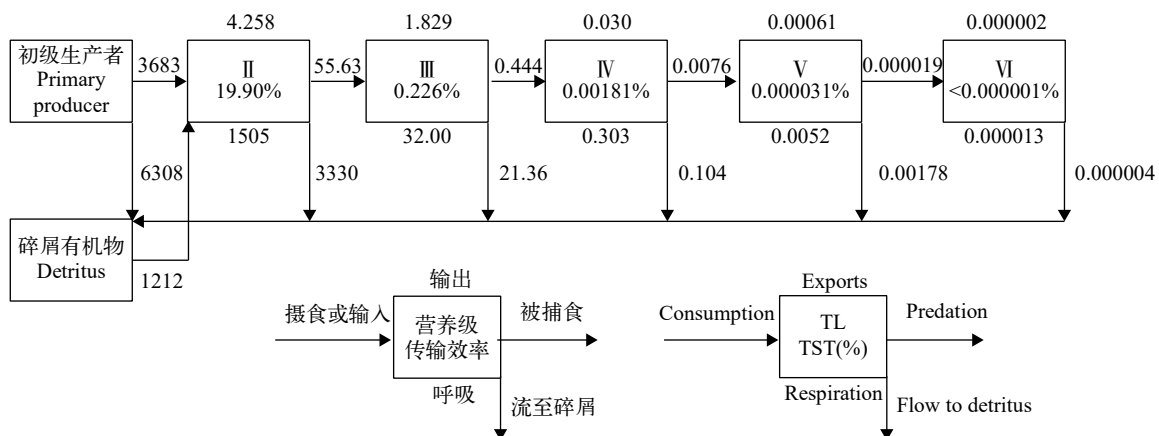
图 2 千岛湖生态系统各营养级间的物质流动 ($t/(km^2 \cdot a)$)Fig. 2 Trophic flows transmitted through aggregated trophic levels in Lake Qiandao ecosystem ($t/(km^2 \cdot a)$)

表 5 不同营养级之间的能量转化效率

Tab. 5 Transfer efficiencies between different trophic levels (%)

来源Source	营养级Trophic level				
	II	III	IV	V	VI
初级生产者Primary producer	1.2	4.1	8.5	8.2	
碎屑Detritus	1.2	4.2	8.4	8.2	
总能流All flows	1.2	4.1	8.4	8.2	8.2
来自碎屑的能流比Proportion of total flow originating from detritus	44%				
初级生产者转化效率From primary producers	3.5%				
碎屑转化效率From detritus	3.6%				
总转化效率Total	3.5%				

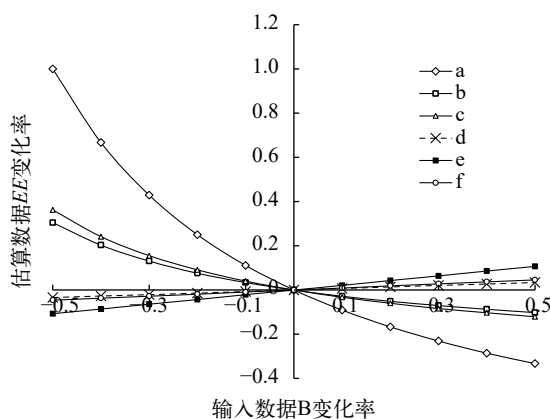


图 3 千岛湖生态系统 Ecopath 模型敏感性分析

Fig. 3 Sensitivity analysis of Ecopath model for Lake Qiandao ecosystem

a. 各鱼类功能组B的变化对相应功能组EE的敏感度变化(除底栖动物和浮游动物功能组); b. 底栖动物B的变化对底栖动物EE的敏感度变化; c. 浮游动物B的变化对浮游动物EE的敏感度变化; d. 黄颡鱼B的变化对底栖动物EE的敏感度变化; e. 鳙B的变化对浮游动物EE的敏感度变化; f. 鲢B的变化对浮游动物EE的敏感度变化

a. Fish functional group (B) on same fish functional group (EE); b. Macrobenthos (B) on meiobenthos (EE); c. Zooplankton (B) on zooplankton (EE); d. *Pelteobagrus fulvidraco* (B) on meiobenthos (EE); e. *Hypophthalmichthys nobilis* (B) on zooplankton (EE); f. *Hypophthalmichthys molitrix* (B) on zooplankton (EE)

水库相比, 千岛湖生态系统的总流量较小, 系统的规模较小。其次, 千岛湖的总初级生产量与总呼吸量的比值为6.509, 低于金沙河水库的6.735^[2]和Ravishankar Sagar水库的10.36^[14], 高于分水江水库的4.821^[1]和Pasak Jolasid水库的1.21^[14](表 6), 与这些生态系统一样, 仍处于不成熟的发展阶段。

3.3 千岛湖生态系统的历史变化

生态系统的发展或演替是一个生态系统向成熟状态发展的过程, 是一个定向的、有序的、可预测的发育过程, 实现生物量的最大化和能量的最优

化^[36]。本文通过 Ecopath 模型对千岛湖生态系统的历史演变进行对比分析。从千岛湖能流角度分析, 2016年千岛湖生态系统的总流量与2004年相比增加53.5%; 总呼吸量, 总输出量和流向碎屑总量与2004年相比均有所增加。千岛湖的系统总生产量和总净初级生产量均大于1999—2004年, 这可能是由于千岛湖经济水平的提高, 导致水体营养盐的增加, 初级生产者疯长且未能被有效利用。从长时间尺度上看, 淡水生态系统由于受到人类活动的干扰会发生动态变化。TPP/TR(总初级生产量与总呼吸量的比值)越接近于1表示系统越成熟。Christensen和 Pauly^[33]表示TPP/TR在湖泊和水库中的变化范围通常在0.8—3.3。然而, 2016年千岛湖的TPP/TR为6.509, 高于1999、2000和2004年, 表明千岛湖生态系统的生产量大于呼吸量, 系统处于积蓄能量阶段, 千岛湖生态系统始终处于不成熟阶段。从食物网结构角度分析, 2016年千岛湖食物网中食鱼性鱼类营养级最高, 如鳊、鲮等; 杂食性鱼类(鲤、鲫等)和滤食性鱼类(鲢、鳙等)在第II到第III营养级之间, 有机碎屑和浮游植物为第I营养级(表 3), 千岛湖鱼类的平均捕捞营养级为2.31(表 6)。与1999年和2000年相比, 2016年千岛湖鱼类群落组成和生物量均发生明显变化, 鱼类的平均捕捞营养级和有效营养级均降低^[13, 39]。第一, 由于实施非经典生物操纵以来, 鲢、鳙的大量投放直接增加了第II营养级在整个食物网中的比例。第二, 出于对千岛湖渔业资源的管理和鱼类物种多样性保护的考虑, 千岛湖渔业管理要求抑制凶猛性鱼类(如鳊), 降低高营养级鱼类生物量, 这可能也是导致平均捕捞营养级下降和鱼类群落组成变化的原因之一。从生态系统发育角度分析, 2016年系统的联结指数为0.263, 较2000年有升高趋势, 表明千岛湖生态系统的稳定性略有增强, 但与其他水体相比千岛湖生态系统的抗干扰能力仍较弱^[23]。然而, Finn指数与历年相比降低明显, 表明2016年系统的营养交互作用变弱。分析原因, 可能由于鲢鳙逐年放养并在系统中不断积累, 使千岛湖的渔业资源结构发生变化, 食物网趋于简单。因此, 合理的补充、开发和利用渔业资源是目前亟待解决的问题。从千岛湖生态系统的营养级结构和能量流动特征来看, 增加系统中各营养级的生物多样性、提高生态系统的复杂性和成熟度, 是实现千岛湖生态系统健康、可持续发展的必经之路。

3.4 Ecopath 模型在千岛湖渔业管理中的应用

Ecopath 模型不仅可以评估当前生态系统的稳定性和发育状态, 而且可以为渔业资源管理提供理

表 6 千岛湖及其他水库生态系统的总体特征

Tab. 6 General properties of Lake Qiandao and other reservoir ecosystems

参数 Parameter	千岛湖(新安江水库) Lake Qiandao (Xin'anjiang Reservoir)				分水江水库 ^[1] Fenshuijiang Reservoir 2008—2009	金沙河水库 ^[2] Jinshahe Reservoir 2013—2014	Ravishankar Sagar ^[4] 2009—2010	Pasak Jolasid ^[5] 2002—2003	单位Unit
	值(2016) Value (2016)	值 (1999) ^[13] alue (1999)	值 (2000) ^[13] alue (2000)	值 (2004) ^[13] alue (2004)					
总消耗量	5047.776	14729.56	10362.92	5336.244	24102.00	5717.473		7422.47	t/(km ² ·a)
总输出量	8453.85	4729.358	3041.657	3087.157	23809.54	8901.745			t/(km ² ·a)
总呼吸量	1536.946	4409.623	3060.115	1130.893	5670.618	1552.080			t/(km ² ·a)
流向碎屑总量	9659.694	11416.11	7806.801	6487.187	25356.96	11076.380	15883.040	4336.72	t/(km ² ·a)
系统总流量	24698.270	35285.0	24271.0	16041.0	78938.12	27247.680	38903.0	16052.00	t/(km ² ·a)
系统总生产量	10243.530	9878.0	6635.0	4440.0	29240.88	10753.030		5982.00	t/(km ² ·a)
平均捕捞营养级	2.315	2.74	2.61	2.60	2.75	2.78		2.37	
总净初级生产量	9990.779	9138.98	6010.772	4218.050	27286.66	10453.820		4235.39	t/(km ² ·a)
总初级生产量/ 总呼吸量	6.509	2.073	1.994	3.730	4.821	6.735	10.36	1.21	
系统净生产量	8453.834					8901.744	15325.010		t/(km ² ·a)
总初级生产量/ 总生物量	128.738	89.598	78.163	74.050	161.30	97.425	80.33	19.50	
总生物量/总流量	0.003	0.003	0.003	0.004	0.002	0.004	0.005		
总生物量 (不含碎屑)	77.605	102	78.163	56.962	169.17	114.344			t/(km ² ·a)
系统联结指数	0.263	0.227	0.230	0.276	0.260	0.277	0.299	0.264	
系统杂食指数	0.131	0.064	0.062	0.096	0.062	0.087	0.162	0.089	
Finn 循环指数	5.270	29.85	31.01	26.27		0.084	1.99		%
Finn 平均路径 长度	2.472	3.861	3.978	3.803		2.606	2.294		
模型置信指数	0.544								

论依据。2005年刘其根^[13]通过构建水库保水渔业前后的 Ecopath 模型,评估了鱼类对千岛湖水质的改善效果,模型分析结果显示鲢、鳙可以有效控制蓝藻水华。同时,大量底栖和碎屑食性鱼类生物量的增加可有效促进营养物质的再循环并提高碎屑的营养转化效率,起到改善水质的作用^[39]。

本研究结果表明,第一,千岛湖生态系统中浮游植物的利用率和营养转化效率较低。因此,需要提高初级生产力的利用效率,尤其是夏季,水体温度较高浮游植物生长迅速,加之湖区上游大量富含营养物质的污水入湖,从而加剧水华爆发的风险,湖泊生态系统的稳定性会随着养分负荷的增加而降低^[36]。已有大量研究均已证明,鲢、鳙可以有效控制蓝藻水华,净化水质^[41—43],并通过对鲢、鳙的食性分析表明,鲢的控藻效果更佳^[27, 28, 41]。第二,千岛湖生态系统中高营养级鱼类的转化效率虽然相对较高,但这些营养级的生物量较小。从调整渔业资源结构方面考虑,首先,在增殖放流时,建议增加鲢比例,从而提高其对浮游植物的利用率和营养转化效率;第三,增加底栖鱼类和高营养级鱼类的增殖放流工作,提高高等营养级的能量流动和转化

效率。以上建议既可以减少水库营养盐不断增加背景下发生水华的风险,又可以增强千岛湖食物网的复杂性和稳定性,进而促进千岛湖生态系统的生态平衡。

致谢:

淳安县环境保护局兰佳、程辛良、高远、王裕成等和杭州市环境保护科学研究院唐伟协助完成生态环境调查的样品采集,千岛湖渔业发展有限公司何光喜、王金朋、陈来生、盘家永等协助采集鱼类样品及渔业资源调查工作,在此一并表示谢意。

参考文献:

- [1] Wu Z, Jia P Q, Hu Z J, *et al.* Structure and function of Fenshuijiang Reservoir ecosystem based on the analysis with Ecopath model [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2012, **23**(3): 812-818. [武震, 贾佩峒, 胡忠军等. 基于Ecopath模型分析分水江水库生态系统结构和功能 [J]. *应用生态学报*, 2012, **23**(3): 812-818.]
- [2] Zhang Y. The study of fishery resources and Ecopath model in Jinshahe Reservoir ecosystem, Hubei

- Province[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2015. [张云. 湖北金沙河水库渔业资源状况及生态系统模型研究 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2015.]
- [3] Wang S M, Liu Y H. The harm and pollution control measures of eutrophication of lake and reservoir water [J]. *Jilin Water Resources*, 2009(10): 12-13. [王淑梅, 刘艳辉. 湖泊水库水体富营养化的危害及污染控制措施 [J]. 吉林水利, 2009(10): 12-13.]
- [4] Zhang M, Cao T, Guo L G, *et al.* Restoration of constructed hydrophytes community in East Lake of Wuhan and experimental study on water quality improvement [J]. *Environmental Science and Technology*, 2010, **33**(6): 154-159. [张萌, 曹特, 过龙根, 等. 武汉东湖水生植被重建及水质改善试验研究 [J]. 环境科学与技术, 2010, **33**(6): 154-159.]
- [5] Thapanand T, Jutagatee T, Wongrat P, *et al.* Trophic relationships and ecosystem characteristics in a newly-impounded man-made lake in Thailand [J]. *Fisheries Management and Ecology*, 2009, **16**(2): 77-87.
- [6] Zhou Y Q, Zhang Y L, Jeppesen E, *et al.* Inflow rate-driven changes in the composition and dynamics of chromophoric dissolved organic matter in a large drinking water lake [J]. *Water Research*, 2016(100): 211-221.
- [7] Wu Z X, Lan J. The main problems of water environment and protection measures in Xin'anjiang Reservoir [J]. *Chinese Journal of Environmental Management*, 2012(1): 54-58. [吴志旭, 兰佳. 新安江水库水环境主要问题及保护对策 [J]. 中国环境管理, 2012(1): 54-58.]
- [8] Han X X, Zhu G W, Wu Z X, *et al.* Spatial-temporal variations of water quality parameters in Xin'anjiang Reservoir (Lake Qiandao) and the water protection strategy [J]. *Journal of Lake Sciences*, 2013, **25**(6): 836-845. [韩晓霞, 朱广伟, 吴志旭, 等. 新安江水库(千岛湖)水质时空变化特征及保护策略 [J]. 湖泊科学, 2013, **25**(6): 836-845.]
- [9] Polovina J J. Model of a coral reef ecosystem [J]. *Coral Reefs*, 1984, **3**(1): 13-22.
- [10] Ulanowicz R E. Growth and Development: Ecosystems Phenomenology [M]. New York: Springer-Verlag, 1986: 178-203.
- [11] Christensen V, Walters C J, Pauly D. Ecopath with Ecosim: A User's Guide [M]. Univ Br Columbia: Vancouver, 2005: 154.
- [12] Rapp G, Poole K J V, Maeda Y, *et al.* An application of Ecopath with Ecosim to aquatic ecology [J]. *Marine Sciences*, 2007, **93**(3): 410-415.
- [13] Liu Q G. Aquatic environmental protection oriented fishery in Lake Qiandao and its influence on lake ecosystem [D]. Shanghai: East China Normal University, 2005. [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.]
- [14] Panikkar P, Khan M F, Desai V R, *et al.* Characterizing trophic interactions of a catfish dominated tropical reservoir ecosystem to assess the effects of management practices [J]. *Environmental Biology of Fishes*, 2014, **98**(1): 237-247.
- [15] Hossain M M, Matsuishi T, Arhonditsis G. Elucidation of ecosystem attributes of an oligotrophic lake in Hokkaido, Japan, using Ecopath with Ecosim (EwE) [J]. *Ecological Modelling*, 2010, **221**(13-14): 1717-1730.
- [16] Chea R, Guo C, Grenouillet G, *et al.* Toward an ecological understanding of a flood-pulse system lake in a tropical ecosystem: Food web structure and ecosystem health [J]. *Ecological Modelling*, 2016(323): 1-11.
- [17] Xian Y, Ye C, Li C H, *et al.* Construction and analysis of the EWE model of the wetland ecosystem in lake buffering zone of Zhushan Bay, China [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2016, **27**(7): 2101-2110. [咸义, 叶春, 李春华, 等. 竺山湾湖泊缓冲带湿地生态系统EWE模型构建与分析 [J]. 应用生态学报, 2016, **27**(7): 2101-2110.]
- [18] Feng D X, Chen L, Li Y K, *et al.* Structure and energy flow of Dianshan Lake ecosystem based on the Ecopath model [J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2011, **18**(4): 867-876. [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.]
- [19] Liu E S, Li Y K, Zang R W, *et al.* A preliminary analysis of the ecosystem structure and functioning of Lake Chao-hu based on Ecopath model [J]. *Journal of Fisheries of China*, 2014, **38**(3): 417-425. [刘恩生, 李云凯, 臧日伟, 等. 基于Ecopath模型的巢湖生态系统结构与功能初步分析 [J]. 水产学报, 2014, **38**(3): 417-425.]
- [20] Li Y K, Liu E S, Wang H, *et al.* Analysis on the ecosystem structure and function of Lake Taihu based on Ecopath model [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2014, **25**(7): 2033-2040. [李云凯, 刘恩生, 王辉, 等. 基于Ecopath模型的太湖生态系统结构与功能分析 [J]. 应用生态学报, 2014, **25**(7): 2033-2040.]
- [21] Guo C B, Ye S W, Lek S, *et al.* The need for improved fishery management in a shallow macrophytic lake in the Yangtze River basin: Evidence from the food web structure and ecosystem analysis [J]. *Ecological Modelling*, 2013(267): 138-147.
- [22] Han R, Chen Q Y, Wang L, *et al.* Analysis of the ecosystem structure and energy flow of the Yangtze River estuary and adjacent seas, based on the Ecopath model [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, **36**(15): 4907-4918. [韩瑞, 陈求稳, 王丽, 等. 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 [J]. 生态学报, 2016, **36**(15): 4907-4918.]
- [23] Xu C, Wang S K, Zhao F, *et al.* Trophic structure and energy flow of the Yangtze Estuary ecosystem based on the analysis with Ecopath model [J]. *Marine Fisheries*, 2018, **40**(3): 309-319. [徐超, 王思凯, 赵峰, 等. 基于Ecopath模型的长江口生态系统营养结构和能量流动研究 [J]. 海洋渔业, 2018, **40**(3): 309-319.]

- [24] Ma M L, Chen Z Z, Xu Y W, *et al.* Analysis of structure and energy flow in Jiaozhou Bay ecosystem based on Ecopath model [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2018, **37**(2): 462-470. [马孟磊, 陈作志, 许友伟, 等. 基于Ecopath模型的胶州湾生态系统结构和能量流动分析 [J]. 生态学杂志, 2018, **37**(2): 462-470.]
- [25] Chen Z Z, Qiu Y S. Assessment of the food-web structure, energy flows, and system attribute of northern South China Sea ecosystem [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, **30**(18): 4855-4865. [陈作志, 邱永松. 南海北部生态系统食物网结构、能量流动及系统特征 [J]. 生态学报, 2010, **30**(18): 4855-4865.]
- [26] Zhou X Y. The planktonic algae succession in relation to environmental factors of Lake Qiandaohu and the influence mechanism [D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2012. [周小玉. 千岛湖浮游藻类演替格局与环境因子的关系及其机理的初探 [D]. 上海: 上海海洋大学, 2012.]
- [27] Liu Q G, Wang J M, He G X. The fish resources of Qiandao Lake [M]. Shanghai: Shanghai Scientific and Technical Publishers, 2011: 179-188. [刘其根, 汪建敏, 何光喜. 千岛湖鱼类资源 [M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2011: 179-188.]
- [28] Song G, Hu M H, Liu Q G. Study on the feeding habits and trophic levels of the gillnet catches of Qiandao Lake in autumn by stable isotope technology [J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2014, **23**(1): 117-122. [宋固, 胡梦红, 刘其根. 运用稳定同位素技术研究千岛湖秋季刺网渔获物的食性和营养级 [J]. 上海海洋大学学报, 2014, **23**(1): 117-122.]
- [29] Hu M H, Yang L L, Liu Q G. Effects of predation and competition on zooplankton community structure in Lake Qiandao [J]. *Journal of Lake Sciences*, 2014, **26**(5): 751-758. [胡梦红, 杨丽丽, 刘其根. 竞争捕食作用对千岛湖浮游动物群落结构的影响 [J]. 湖泊科学, 2014, **26**(5): 751-758.]
- [30] Wedchaparn O, Zhao L J, Fan Y C, *et al.* Comparison of the trophic niches between two planktivorous fishes in two large lakes using stable isotope analysis [J]. *Biochemical Systematics and Ecology*, 2016(68): 148-155.
- [31] Hu Z J, Sun Y J, Liu Q G, *et al.* Temporal and spatial distribution of profundal macrozoobenthic community in Lake Qiandao, Zhejiang, China [J]. *Journal of Lake Sciences*, 2010, **22**(2): 265-271. [胡忠军, 孙月娟, 刘其根, 等. 浙江千岛湖深水区大型底栖动物时空变化格局 [J]. 湖泊科学, 2010, **22**(2): 265-271.]
- [32] Christensen V. Ecosystem maturity-towards quantification [J]. *Ecological Modelling*, 1995, **77**(1): 3-32.
- [33] Christensen V, Pauly D. ECOPATH II - a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics [J]. *Ecological Modelling*, 1992, **61**(3-4): 169-185.
- [34] Beverton R. On the dynamics of exploited fish populations [J]. *Reviews of Fish Biology and Fisheries*, 1994, **4**(2): 259-260.
- [35] Palomares M L D, Paul D. Predicting food consumption of fish populations as functions of mortality [J]. *Marine and Freshwater Research*, 1998, **49**: 447-453.
- [36] Odum E P. The strategy of ecosystem development [J]. *Science*, 1969, **164**(3877): 262-270.
- [37] Morissette L, Hammill M O, Savenkoff C. The trophic role of marine mammals in the northern gulf of St. Lawrence [J]. *Marine Mammal Science*, 2006, **22**: 74-103.
- [38] Deng H T. Studies on fish food web structures and energy flow of Daning River in the Three Gorges Reservoir areas [D]. Chongqing: Southwest University, 2015. [邓华堂. 三峡库区大宁河鱼类食物网的结构及能量流动研究 [D]. 重庆: 西南大学, 2015.]
- [39] 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]. *Ecological Modelling*, 2006(3): 279-289.
- [40] Pauly D V, Christensen J, Dalsgaard R, *et al.* Fishing down marine food webs [J]. *Science*, 1998, **279**(6): 860-863.
- [41] Yi C L, Guo L G, Ni L Y, *et al.* Silver carp exhibited an enhanced ability of biomanipulation to control cyanobacteria bloom compared to bighead carp in hypereutrophic Lake Taihu mesocosms [J]. *Ecological Engineering*, 2016(89): 7-13.
- [42] Xie P. Gut contents of silver carp, *Hypophthalmichthys molitrix*, and the disruption of a centric diatom, *Cyclotella*, on passage through the esophagus and intestine [J]. *Aquaculture*, 1999, **180**(3-4): 295-305.
- [43] Liu Q G, Zhang Z. Controlling the nuisance algae by silver and bighead carps in eutrophic lakes: disputes and consensus [J]. *Journal of Lake Sciences*, 2016, **28**(3): 463-475. [刘其根, 张真. 富营养化湖泊中的鲢、鳙控藻问题: 争议与共识 [J]. 湖泊科学, 2016, **28**(3): 463-475.]

ANALYSIS ON THE ECOSYSTEM STRUCTURE AND FUNCTION OF LAKE QIANDAO BASED ON ECOPATH MODEL

Yu Jia^{1,2}, Liu Jia-Rui¹, Wang Li¹, Wu Zhi-Xu³, Yu Zuo-Ming⁴, Liu Ming-Liang⁴, Han Yi-Cai⁴ and Xie Ping¹

(1. Donghu Experimental Station of Lake Ecosystems, State Key Laboratory of Freshwater Ecology and Biotechnology, Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072, China; 2. Ocean College of Hebei Agricultural University, Qinhuangdao 066000, China; 3. Hangzhou Institute of Environment Science, Hangzhou 310014, China; 4. Chun'an Environmental Monitoring Station, Hangzhou 311700, China)

Abstract: To explore the current status and historical change of the Lake Qiandao ecosystem, the Ecopath model of the Lake Qiandao ecosystem was constructed based on the survey data of fishery resources and water environment in Lake Qiandao in 2016. And the trophic level structure, energy flow and ecosystem characteristics were analyzed based on this model. The Ecopath pedigree index (P index) was 0.54, with high data reliability. Ecopath model was consisted of 18 functional groups, and the fractional trophic levels ranged from 1 to 3.14. Energy flow of Lake Qiandao ecosystem was dominated by grazing food chain, which accounted for 56% of the energy source. Parameters reflected the complexity of the ecosystem, For example, the system connectance index (CI), the omnivory index (SOI), the Finn cycling index and the Finn mean path length were 0.26, 0.13, 5.15% and 2.46, respectively. Compared with other reservoirs, it showed that the functional groups of Lake Qiandao ecosystem had a higher polymerization, a closer connection, a higher rate of material recycling and the ecosystem was more mature. However, the total system throughput of Lake Qiandao in 2016 was low with 24698.27 t/(km²·a), and the total primary production was 6.51 folds of the total respiration, which indicate that the scale of Lake Qiandao ecosystem was small and still in a developmental stage. According to the historical analyses of the Lake Qiandao ecosystem, the scale of this ecosystem has become larger, and the stability and complexity have been enhanced, but the nutrient interaction relationship was weakened, and the ability of the ecosystem to resist external interference was still weak. At the same time, the conversion efficiency of primary producers of Lake Qiandao ecosystem was low, and the food web was simple. So appropriate management measures should be taken to ensure healthy development of Lake Qiandao ecosystem.

Key words: Lake Qiandao; Ecopath model; Trophic structure; Energy flow; Ecosystem characteristics