



谢盼盼,魏冉,陈广启,等.麦穗鱼和鲤对沉水植物生长和水质影响的比较研究[J].江西农业大学学报,2025,47(3):744-754.

XIE P P,WEI R,CHEN G Q,et al.Effects of *Pseudorasbora parva* and *Cyprinus carpio* on growth of submerged macrophyte and water quality[J].Acta agriculturae universitatis Jiangxiensis,2025,47(3):744-754.

麦穗鱼和鲤对沉水植物生长和水质影响的比较研究

谢盼盼¹,魏冉¹,陈广启¹,林文清¹,周文竹²,梅雪英^{1*}

(1.安徽农业大学 资源与环境学院,安徽 合肥 230036;2.安徽省六安市气象局,安徽 六安 237000)

摘要:【目的】旨在研究不同杂食性鱼类对沉水植物生长及水质的影响,为水生态系统管理和杂食性鱼类调控提供科学依据。【方法】构建以苦草(*Vallisneria natans*)和穗状狐尾藻(*Myriophyllum spicatum* L.)为主要初级生产者的浅水系统,设置包含麦穗鱼(*Pseudorasbora parva*)、鲤(*Cyprinus carpio*)的处理组和无鱼的对照组,测定系统中沉水植物生长状况和水中氮磷、悬浮物、透明度和浮游藻类叶绿素 a 浓度等水质指标,比较麦穗鱼和鲤对沉水植物生长以及水质的影响。【结果】(1)相较于对照组,麦穗鱼增加了水中总氮、总溶解性氮、总溶解性磷、总悬浮物质量浓度,以及浮游藻类叶绿素 a 生物量、穗状狐尾藻和苦草株高,并降低了水体透明度、穗状狐尾藻和苦草的生物量($P<0.05$),但对总磷和穗状狐尾藻的最低分枝高度影响不显著($P>0.05$);(2)相较于对照组,鲤显著增加了水中总氮、溶解性总氮、总磷、溶解性总磷、总悬浮物质量浓度,以及浮游藻类叶绿素 a 生物量,降低了水体透明度及穗状狐尾藻和苦草的生物量,并增加了株高($P<0.05$),显著提高了穗状狐尾藻的最低分枝高度;(3)麦穗鱼和鲤相比,鲤显著增加了水中总氮、溶解性总氮、总磷和溶解性总磷浓度、总悬浮物质量浓度,以及浮游藻类叶绿素 a 生物量,降低了水体透明度($P<0.05$),提高了穗状狐尾藻的最低分枝高度,降低了穗状狐尾藻和苦草的生物量,增加了穗状狐尾藻的株高($P<0.05$),但对苦草株高影响不显著($P>0.05$)。【结论】模拟淡水生态环境中 3.8 ind/m^2 的鲤和麦穗鱼均不利于沉水植物生长和水体维持清水态,其中鲤对沉水植物生长的负面影响和对水质恶化的程度较麦穗鱼大。研究结果可为深入认识杂食性鱼类对浅水系统的影响提供参考。

关键词:麦穗鱼;鲤鱼;沉水植物;水质

中图分类号:S917;Q178.1 文献标志码:A

开放科学(资源服务)标识码(OSID):

文章编号:1000-2286(2025)03-0744-11

CSTR:32399.14.aauj.2025064



Effects of *Pseudorasbora parva* and *Cyprinus carpio* on growth of submerged macrophyte and water quality

XIE Panpan¹, WEI Ran¹, CHEN Guangqi¹, LIN Wenqing¹,
ZHOU Wenzhu², MEI Xueying^{1*}

收稿日期:2024-10-30 修回日期:2024-11-23

基金项目:国家自然科学基金项目(42011530017、41771100)

Project supported by the National Natural Science Foundation of China(42011530017,41771100)

作者简介:谢盼盼,硕士生,orcid.org/0009-0006-4571-6389,xienice925@163.com;*通信作者:梅雪英,副教授,主要从事生态环境研究,orcid.org/0009-0002-5693-9044,qxxmxy@163.com。

©《江西农业大学学报》编辑部,开放获取CC BY-NC-ND协议

(1.College of Resources and Environment, Anhui Agricultural University, Heifei 230036, China; 2.Anhui Lu'an Meteorological Bureau, Lu'an, Anhui 237000, China)

Abstract: [Objective] This study aims to investigate the effects of different omnivorous fish species on the growth of submerged plants and water quality, thus providing scientific basis for water ecosystem management and the regulation of omnivorous fish species. [Method] Shallow systems with submerged plants of *Vallisneria natans* and *Myriophyllum spicatum* L. as primary producers were constructed. Treatment groups with *Pseudorasbora parva*, *Cyprinus carpio*, along with a fish-free control group were established. The growth of the submerged plants, nutrients of nitrogen and phosphorus, suspended solids and phytoplankton biomass (chlorophyll *a* i.e. Chl *a*) in the mesocosms were measured. The effects of *Pseudorasbora parva* and *Cyprinus carpio* on submerged macrophyte growth and water quality were compared. [Result] (1) Compared with the control, the *Pseudorasbora parva* increased the concentration of total nitrogen (TN), total dissolved nitrogen (TDN) and total dissolved phosphorus (TDP), and chl *a* and the total suspended solid (TSS), decreased the water transparency ($P<0.05$), but it had no significant effect on the total phosphorus (TP) and the lowest branch height of *M. spicatum* L. ($P>0.05$); (2) Compared with the control, the *Cyprinus carpio* significantly increased the concentrations of TN, TDN, TP, TDP, TSS and the Chl *a* of phytoplankton in the water, decreased the water transparency ($P<0.05$), increased the lowest branch height of *M. spicatum* L., decreased the biomass of both plants, and increased their height ($P<0.05$); (3) Compared with the *Pseudorasbora parva*, the *Cyprinus carpio* significantly increased the concentrations of TN, TDN, TP, TDP, TSS and the Chl *a* of phytoplankton in the water, decreased the water transparency ($P<0.05$), increased the lowest branch height of *M. spicatum* L., decreased the biomass of both plants, increased height of *M. spicatum* L. but it had no significant effect on the height of *V. natans* ($P>0.05$). [Conclusion] The test results show that both the *Pseudorasbora parva* and the *Cyprinus carpio* (3.8 ind/m^2) are detrimental to the growth of submerged macrophyte and the maintenance of clear water conditions, with the *Cyprinus carpio* having a higher negative impact on the growth of submerged macrophyte and the deterioration of water quality than the *Cyprinus carpio*. The results can provide useful information for understanding the effects of omnivorous fish on shallow water systems.

Keywords: *Pseudorasbora parva*; *Cyprinus carpio*; submerged plants; water quality

【研究意义】受人类活动、气候变化等多重因子的胁迫,鱼类群落结构会发生改变^[1],杂食性鱼类比重常上升^[2]。加之其食性杂,入侵性强,已在世界范围内水体广泛入侵^[3],这将对浅水水体生态系统结构、功能和过程产生深远影响^[4]。厘清杂食性生物对水生态系统的影响,是淡水生态系统有效管理的关键^[5]。【前人研究进展】沉水植物作为湖泊生态系统重要的初级生产者,可通过竞争营养物质抑制浮游植物生长,并为浮游动物提供庇护场所^[6],是湖泊维持清水态的关键^[7-8]。杂食性鱼类作为影响沉水植物生长的重要因素之一,不仅可通过“下行效应”对初级生产产生重要影响,也能通过代谢等“上行效应”影响初级生产力的分布。杂食性鱼类可捕食浮游动物,也可以浮游植物为食来获取营养物质^[9-10]。杂食性鱼类还以底栖植物为食,制约沉水植物生长,并将营养物质从底栖生境释放到中上层生境,恶化水质,也进一步影响沉水植物生长^[11]。有研究^[10]发现,杂食性鱼类可以通过排泄,增加水体中营养物质的浓度,刺激浮游藻类的生长并降低水体光照强度。在弱光环境下,沉水植物通过改变生长策略以适应环境变化。罗非鱼通过大量牧食沉水植物,导致沉水植物衰退,浮游藻类增多,水体水质恶化^[12]。杂食性鱼类对沉水植物的影响具有特异性^[3]。一方面,底栖杂食性鱼类通过鳃耙产生强烈的生物扰动效应,增加水体浊度甚至连根拔起沉水植物,显著影响水质和制约沉水植物生长^[13]。另一方面,杂食性鱼类也会通过滤食浮游藻类控制其生长,减少其生物量,从而降低水体营养化水平^[14],也会影响沉水植物生长。因此,杂食性鱼类对沉水植物生长和水质具有重要影响。然而,不同杂食性鱼类对沉水植物生长和水质的影响各异^[15]。鲤(*Cyprinus carpio*)是底栖杂食性鱼类,主要以沉积物中的底栖生物为食,通过生物扰动和摄食行

为可导致沉积物再悬浮并将营养物质从底泥释放到水体的上层生境,从而增加水体的浑浊度和营养物质浓度,并抑制沉水植物的生长^[16-17]。麦穗鱼(*Pseudorasbora parva*)是小型杂食性鱼类,主要生活在水体的中上层生境,以浮游生物和有机物质为食,主要通过排泄向水体中增加营养物质^[18-19]。

【本研究切入点】不同杂食性鱼类对沉水植物和水质的影响可能不同^[1,20]。目前有关杂食性鱼类影响沉水植物生长的研究主要集中在大型杂食性鱼类^[10,14,21],有关小型杂食性麦穗鱼和底栖杂食性鲤对沉水植物生长影响的对比研究较少。沉水植物采用穗状狐尾藻(*Myriophyllum spicatum* L.)和苦草(*Vallisneria spiralis* L.)进行。因其作为中国长江中下游流域常见的植物种类,具有不同的生长形式,是浅水湖泊生态重建和水生植被恢复过程中的首选物种:穗状狐尾藻根状茎发达,节部生根,底部生长着没有叶片的非光合茎,不能进行光合作用或光合作用很弱,是叶轮生冠层型沉水植物(*Canopy producer*)^[22-23];而苦草根系发达,在弱光下具有较强的光合作用,是基生叶莲座型沉水植物(*Rosette producer*)^[24]。【拟解决的关键问题】本研究拟构建以沉水植物为主要初级生产者的系统,设置具有麦穗鱼、鲤的处理和无鱼的对照系统,评估对沉水植物生长状况、浮游藻类生物量以及水中氮磷、悬浮物等水质指标的影响。研究结果可为深入了解杂食性鱼类对水生生态系统的影响提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料与模拟淡水生态环境设计

将取自安徽农业大学池塘的沉积物[总氮(TN)=(2.23 ± 0.17) mg/g;总磷(TP)=(0.67 ± 0.08) mg/g]风干、粉碎、过筛(不锈钢20目),去除砾石、碎屑杂质后,置入12个桶中(上直径58 cm,下直径46 cm,高70 cm,桶壁不透光),每桶约10 cm厚,并分别注入自来水[总氮(TN)=(1.23 ± 0.07) mg/L;总磷(TP)=(0.04 ± 0.05) mg/L]以模拟淡水生态环境,在自然阳光下平衡1周。将7株穗状狐尾藻[株高(15.8 ± 0.2) cm,干重(2.2 ± 0.1) g,最低分枝高度(10.82 ± 0.53) cm]和7株苦草[株高(15.8 ± 0.3) cm,干重(1.5 ± 0.1) g]均匀植入每个桶中。在自然阳光下继续平衡1周。

在构建的12个中型系统的其中4个中型系统中各置入一尾鲤[体长(5.5 ± 0.3) cm,湿重(2.6 ± 0.2) g]作为鲤处理组;另4个中型系统各置入一尾麦穗鱼[体长(5.2 ± 0.3) cm,湿重(2.3 ± 0.2) g]作为麦穗鱼处理组;其余4个中型系统作为对照组。试验采用的鱼类密度为3.8 ind/m²,接近自然水域密度(3.8~8.7 ind/m²)^[25-26]。试验结束后将鱼取出称量(鲜重)和测量体长^[27-28]。

试验期间水位保持60 cm恒定,试验于2023年5月至7月在安徽农业大学农萃园进行。

1.2 样品采集与检测

采样频率每2周1次,在10:00—12:00进行,用500 mL棕色具塞磨口玻璃瓶采集水下10 cm处水样用于分析总氮(total nitrogen, TN)、溶解性总氮(total dissolved nitrogen, TDN)、总磷(total phosphorus, TP)、溶解性总磷(total dissolved phosphorus, TDP)、总悬浮物(total suspended solids, TSS)的质量浓度,以及浮游藻类叶绿素a(Chl a of phytoplankton, Chl a)的生物量。将抽滤100 mL水样后的GF/C膜于烘箱108 °C烘2 h冷却后称重计算获得TSS值。用孔径为0.45 μm的滤膜过滤叶绿素后经90%丙酮萃取分光光度法测定Chl a生物量。用塞氏盘测量水体透明度(secchi depth, SD)。总悬浮物(TSS)的测定按照《湖泊生态调查观测与分析》,其余指标的测定参考《水和废水监测分析方法》^[29-30]。

试验结束时收集苦草和穗状狐尾藻的样品,并冲洗干净,测定沉水植物的株高;将苦草和穗状狐尾藻在60 °C下烘干48 h后称量干重^[3]。

1.3 统计分析方法

试验数据均由Excel 2021处理,所有图形由Origin Pro 9.0生成。数据的统计采用SPSS 20.0进行,数据均为平均值±标准差(mean±SD)。在进行数据分析前,对所有数据进行Kolmogorov-Smirnov正态性检验和Levene's方差齐性检验。分别采用重复测量方差分析(RM-ANOVAs)与单因素方差分析(one-way ANOVA)分析不同处理间差异(时间为重复因子)与次间采样的组间差异;采用t检验(t-test)分析沉水植物的组间差异和试验结束后鱼的生长结果差异。

2 结果与分析

2.1 麦穗鱼和鲤对模拟淡水生态环境水体营养盐质量浓度的影响

试验期间,鲤处理组和麦穗鱼处理组的TN平均质量浓度分别为(2.84±0.03) mg/L、(2.09±0.05) mg/L,对照组的TN平均质量浓度为(1.77±0.03) mg/L,鲤处理组较对照组的TN平均质量浓度增加了60%,与对照组有显著差异(RM-ANOVAs, treatment effect, $P<0.05$);麦穗鱼处理组比对照组增加了18%且与对照组差异显著($P<0.05$)。试验过程中,鲤处理组的TN质量浓度均高于对照组(one-way ANOVA, treatment effect, $P<0.05$;表1)。但麦穗鱼处理组的TN质量浓度从56 d后才高于对照组($P<0.05$)。

表1 麦穗鱼和鲤对模拟淡水生态环境中总氮质量浓度的影响

Tab.1 Effects of the gudgeon and the carp on TN in a simulated freshwater ecological environment

处理组 Treatment	总氮质量浓度/(mg·L ⁻¹)Total nitrogen					
	14 d	28 d	42 d	56 d	70 d	84 d
对照组 Control	1.40±0.06 ^b	1.45±0.11 ^b	2.47±0.14 ^b	1.76±0.11 ^c	1.85±0.11 ^c	1.72±0.07 ^c
麦穗鱼组 Gudgeon	1.43±0.17 ^b	1.60±0.13 ^b	2.48±0.19 ^b	2.14±0.10 ^b	2.44±0.05 ^b	2.44±0.17 ^b
鲤组 Carp	1.81±0.04 ^a	2.79±0.04 ^a	2.94±0.11 ^a	3.12±0.04 ^a	3.42±0.06 ^a	2.98±0.06 ^a

不同小写字母表示每次采样处理组间有显著差异($P<0.05$)。

Letters indicate significant differences between treatments in each sample($P<0.05$).

试验期间,对照组和麦穗鱼处理组的TDN平均质量浓度分别为(1.47±0.02) mg/L和(1.62±0.03) mg/L,麦穗鱼处理组比对照组增加了10%,与对照组差异显著(RM-ANOVAs, treatment effect, $P<0.05$);鲤处理组的TDN平均质量浓度为(1.77±0.02) mg/L,比对照组增加了20%,显著高于对照组($P<0.05$)。对比麦穗鱼,鲤显著增加了水中TDN的质量浓度。鲤处理组的TDN质量浓度在试验中均高于对照组(one-way ANOVA, treatment effect, $P<0.05$;表2),而麦穗鱼处理组在14 d、56 d与对照组差异不显著($P>0.05$),但是其他采样时,其水中TDN质量浓度高于对照组($P<0.05$)。

表2 麦穗鱼和鲤对模拟淡水生态环境中总溶解性氮质量浓度的影响

Tab.2 Effects of the gudgeon and the carp on TDN in a simulated freshwater ecological environment

处理组 Treatment	总溶解性氮质量浓度/(mg·L ⁻¹)Total dissolved nitrogen					
	14 d	28 d	42 d	56 d	70 d	84 d
对照组 Control	1.26±0.01 ^b	1.32±0.08 ^c	1.37±0.08 ^c	1.64±0.07 ^b	1.72±0.07 ^c	1.53±0.06 ^c
麦穗鱼组 Gudgeon	1.28±0.04 ^b	1.48±0.08 ^b	1.59±0.06 ^b	1.71±0.09 ^b	1.89±0.12 ^b	1.74±0.12 ^b
鲤组 Carp	1.40±0.01 ^a	1.62±0.07 ^a	1.72±0.06 ^a	1.84±0.04 ^a	2.13±0.05 ^a	1.92±0.05 ^a

不同小写字母表示每次采样处理组间有显著差异($P<0.05$)。

Letters indicate significant differences between treatments in each sample($P<0.05$).

试验期间,鲤处理组的TP平均质量浓度为(0.37±0.01) mg/L,对照组的TP平均质量浓度为(0.19±0.01) mg/L,鲤处理组的TP平均质量浓度比对照组高了95%,显著高于对照组(RM-ANOVAs, treatment effect, $P<0.05$)。麦穗鱼处理组的TP平均质量浓度为(0.22±0.01) mg/L,与对照组差异不显著($P>0.05$)。表明麦穗鱼的存在对水中TP质量浓度无明显影响。试验中,鲤处理组的TP质量浓度始终高于对照组(one-way ANOVA, treatment effect, $P<0.05$;表3),麦穗鱼处理组仅在84 d的TP质量浓度高于对照组($P<0.05$)。

表 3 麦穗鱼和鲤对模拟淡水生态环境中总磷质量浓度的影响

Tab.3 Effects of the gudgeon and the carp on TP in a simulated freshwater ecological environment

处理组	总磷质量浓度/(mg·L ⁻¹) Total phosphorus					
Treatment	14 d	28 d	42 d	56 d	70 d	84 d
对照组 Control	0.07±0.02 ^b	0.16±0.01 ^b	0.20±0.03 ^b	0.24±0.03 ^b	0.25±0.02 ^b	0.22±0.03 ^c
麦穗鱼组 Gudgeon	0.10±0.01 ^b	0.18±0.01 ^b	0.23±0.02 ^b	0.26±0.02 ^b	0.28±0.04 ^b	0.30±0.03 ^b
鲤组 Carp	0.14±0.03 ^a	0.27±0.04 ^a	0.38±0.04 ^a	0.49±0.02 ^a	0.55±0.03 ^a	0.40±0.04 ^a

不同小写字母表示每次采样处理组间有显著差异($P<0.05$)。

Letters indicate significant differences between treatments in each sample ($P<0.05$).

试验期间,对照组与麦穗鱼处理组的 TDP 平均质量浓度分别为(0.14±0.02) mg/L、(0.18±0.01) mg/L,麦穗鱼处理组比对照组增加了 29%,两组之间差异显著(RM-ANOVAs, treatment effect, $P<0.05$);鲤处理组的 TDP 平均质量浓度为(0.27±0.01) mg/L,比对照组增加了 92.9%,与对照组有显著差异($P<0.05$)。对比麦穗鱼,鲤鱼对水中的 TDP 质量浓度影响更大。试验过程中,麦穗鱼处理组在 56, 70, 84 d 的 TDP 质量浓度高于对照组(one-way ANOVA, treatment effect, $P<0.05$; 表 4),鲤处理组在试验期间 TDP 质量浓度均高于对照组($P<0.05$)。

表 4 麦穗鱼和鲤对模拟淡水生态环境中总溶解性磷质量浓度的影响

Tab.4 Effects of the gudgeon and the carp on TDP in a simulated freshwater ecological environment

处理组	总溶解性磷质量浓度/(mg·L ⁻¹) Total dissolved phosphorus					
Treatment	14 d	28 d	42 d	56 d	70 d	84 d
对照组 Control	0.02±0.01 ^b	0.11±0.03 ^b	0.17±0.02 ^b	0.20±0.02 ^c	0.19±0.02 ^c	0.18±0.03 ^c
麦穗鱼组 Gudgeon	0.06±0.01 ^b	0.12±0.02 ^b	0.20±0.02 ^b	0.25±0.02 ^b	0.24±0.02 ^b	0.26±0.02 ^b
鲤组 Carp	0.11±0.02 ^a	0.20±0.02 ^a	0.29±0.05 ^a	0.31±0.01 ^a	0.36±0.04 ^a	0.34±0.02 ^a

不同小写字母表示每次采样处理组间有显著差异($P<0.05$)。

Letters indicate significant differences between treatments in each sample ($P<0.05$).

2.2 麦穗鱼和鲤对模拟淡水生态环境中水体总悬浮物质量浓度及透明度的影响

鲤处理组的 TSS 平均质量浓度为(18.17±0.18) mg/L,对照组的 TSS 平均质量浓度为(6.2±0.2) mg/L,鲤处理组比对照组的 TSS 平均质量浓度提高了 194%,且鲤处理组与对照组差异显著(RM-ANOVAs, treatment effect, $P<0.05$);麦穗鱼处理组的 TSS 平均质量浓度为(9.1±0.2) mg/L,比对照组提高了 47%,与对照组之间差异显著($P<0.05$)。麦穗鱼处理组的 TSS 质量浓度在试验中的 56, 70, 84 d 显著高于对照组(one-way ANOVA, treatment effect, $P<0.05$; 表 5),而鲤处理组在试验过程中均显著高于对照组($P<0.05$)。

对照组与麦穗鱼处理组的透明度(SD)平均值分别为(47.7±0.2) cm、(37.9±0.4) cm,麦穗鱼处理组的 SD 平均值比对照组减少了 21%,与对照组有显著差异(RM-ANOVAs, treatment effect, $P<0.05$);鲤处理组的 SD 平均值为(21.5±0.4) cm,比对照组的 SD 平均值减少了 55%,显著降低了水中的 SD($P<0.05$)。试验中,鲤处理组在加入鱼后的 14d 水体的浑浊度明显增大,在 84 d 达到最大值,且鲤处理组 SD 的变化在所有采样时间点均显著低于对照组(one-way ANOVA, treatment effect, $P<0.05$; 表 6)。麦穗鱼处理组在除 28 d 外也与对照组差异显著($P<0.05$)且整体相比对照组也呈现下降趋势。

表 5 麦穗鱼和鲤对模拟淡水生态环境中总悬浮物质量浓度的影响

Tab.5 Effects of the gudgeon and the carp on TSS in a simulated freshwater ecological environment

处理组 Treatment	总悬浮物质量浓度/(mg·L ⁻¹)Total suspended solids					
	14 d	28 d	42 d	56 d	70 d	84 d
对照组 Control	4.75±0.96 ^b	5.00±0.82 ^b	6.00±0.82 ^c	7.00±0.82 ^c	7.50±1.30 ^c	7.00±0.82 ^c
麦穗鱼组 Gudgeon	4.50±1.30 ^b	5.50±1.30 ^b	8.25±0.96 ^b	10.00±0.82 ^b	13.75±0.96 ^b	12.75±0.96 ^b
鲤组 Carp	9.25±0.96 ^a	12.00±0.82 ^a	17.25±0.96 ^a	24.50±1.30 ^a	21.00±0.82 ^a	23.00±0.82 ^a

不同小写字母表示每次采样处理组间有显著差异($P<0.05$)。

Letters indicate significant differences between treatments in each sample ($P<0.05$).

表 6 麦穗鱼和鲤对模拟淡水生态环境中透明度的影响

Tab.6 Effects of the gudgeon and the carp on SD in a simulated freshwater ecological environment

处理组 Treatment	透明度/cm Secchi depth					
	14 d	28 d	42 d	56 d	70 d	84 d
对照组 Control	55.0±0.8 ^b	52.0±0.8 ^a	49.0±0.8 ^a	46.0±0.8 ^a	43.0±0.8 ^a	41.0±0.8 ^a
麦穗鱼组 Gudgeon	57.0±0.8 ^a	53.0±0.8 ^a	35.5±1.3 ^b	30.3±1.7 ^b	24.5±1.3 ^b	27.3±1.0 ^b
鲤组 Carp	37.3±1.3 ^c	27.3±1.3 ^b	16.0±0.8 ^c	20.0±1.8 ^c	15.3±1.0 ^c	13.0±0.8 ^c

不同小写字母表示每次采样处理组间有显著差异($P<0.05$)。

Letters indicate significant differences between treatments in each sample ($P<0.05$).

2.3 麦穗鱼和鲤对模拟淡水生态环境中水体浮游藻类叶绿素 α (Chl α) 生物量的影响

鲤处理组的浮游藻类叶绿素 α (Chl α) 平均生物量为 (14.7±0.1) $\mu\text{g/L}$, 对照组的浮游藻类叶绿素 α (Chl α) 平均生物量为 (3.9±0.1) $\mu\text{g/L}$, 鲤处理组比对照组增加了 277%, 显著高于对照组 (RM-ANOVAs, treatment effect, $P<0.05$); 麦穗鱼处理组的浮游藻类叶绿素 α (Chl α) 平均生物量为 (5.6±0.1) $\mu\text{g/L}$, 比对照组增加了 43%, 与对照组有显著差异 ($P<0.05$)。对比麦穗鱼, 说明鲤的存在显著增加了水中的浮游藻类叶绿素 α 生物量。鲤处理组在试验中均高于对照组 (one-way ANOVA, treatment effect, $P<0.05$; 表 7)。而麦穗鱼处理组在除 14 d 外, 浮游藻类叶绿素 α 也均高于对照组 ($P<0.05$)。

表 7 麦穗鱼和鲤对模拟淡水生态环境中浮游藻类叶绿素 α 生物量的影响

Tab.7 Effects of the gudgeon and the carp on Chl α of phytoplankton in a simulated freshwater ecological environment

处理组 Treatment	浮游藻类叶绿素 α 生物量/($\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$) Chl α of phytoplankton					
	14 d	28 d	42 d	56 d	70 d	84 d
对照组 Control	2.59±0.34 ^b	3.09±0.35 ^c	3.95±0.58 ^c	4.47±0.53 ^c	4.49±0.57 ^c	4.71±0.31 ^c
麦穗鱼组 Gudgeon	2.36±0.38 ^b	4.66±0.37 ^b	5.32±0.65 ^b	6.76±0.58 ^b	7.97±0.65 ^b	6.38±0.60 ^b
鲤组 Carp	5.24±0.52 ^a	8.33±0.64 ^a	14.1±0.41 ^a	20.43±0.64 ^a	18.70±0.58 ^a	19.12±0.49 ^a

不同小写字母表示每次采样处理组间有显著差异($P<0.05$)。

Letters indicate significant differences between treatments in each sample ($P<0.05$).

2.4 麦穗鱼和鲤对模拟淡水生态环境中沉水植物株高、最低分枝高度和干重的影响

对照组穗状狐尾藻株高为(79.6±3.5) cm,麦穗鱼处理组为(190.8±5.8) cm,比对照组增加了 140%,显著高于对照组(t -test, $P<0.05$; 表 8);鲤处理组穗状狐尾藻株高为(170±6.3) cm,比对照组增加了 114%,与对照组差异显著($P<0.05$)。

苦草的株高在对照组与麦穗鱼处理组分别为(29.3±2.6) cm、(54.1±3.9) cm,麦穗鱼处理组比对照组提高了 85%,差异显著(t -test, $P<0.05$);鲤处理组苦草的株高为(53.9±6.0) cm,比对照组提高了 84%,与对照组差异显著($P<0.05$)。但麦穗鱼处理组和鲤处理组苦草的株高无差异($P>0.05$)。

穗状狐尾藻的最低分枝高度在对照组、麦穗鱼处理组分别为(38.3±4.2) cm、(42.4±4.8) cm,两者间差异不显著(t -test, $P>0.05$);鲤处理组穗状狐尾藻最低分枝高度为(71.3±6.3) cm,比对照组增加了 86%,显著高于对照组($P<0.05$)。

对照组穗状狐尾藻总干重为(11.1±0.8) g,鲤处理组为(4.9±0.2) g,比对照组减少了 56%,显著低于对照组(t -test, $P<0.05$);麦穗鱼处理组穗状狐尾藻总干重为(9.6±0.4) g,比对照组减少了 14%,与对照组差异显著($P<0.05$)。

对照组与麦穗鱼处理组苦草总干重分别为(3.9±0.1) g、(3.0±0.2) g,麦穗鱼处理组比对照组减少了 23%,与对照组差异显著(t -test, $P<0.05$);鲤处理组苦草总干重为(2.3±0.2) g,比对照组减少了 41%,显著低于对照组($P<0.05$)。

表 8 麦穗鱼和鲤对模拟淡水生态环境中沉水植物株高、最低分枝高度和干重的影响

Tab.8 Effects of the gudgeon and the carp on plant height, the lowest branch height and dry weight of submerged plants in a simulated freshwater ecological environment

处理组 Treatment	株高/cm Plant height		最低分枝高度/cm The lowest branch height		干重/g Dry weight
	穗状狐尾藻 <i>Myriophyllum spicatum</i> L.	苦草 <i>Vallisneria natans</i>	穗状狐尾藻 <i>Myriophyllum spicatum</i> L.	穗状狐尾藻 <i>Myriophyllum spicatum</i> L.	苦草 <i>Vallisneria natans</i>
对照组 Control	79.60±3.45 ^b	29.3±2.70 ^b	38.30±4.22 ^b	11.14±0.82 ^a	3.89±0.11 ^a
麦穗鱼组 Gudgeon	190.83±5.82 ^b	54.08±3.99 ^b	42.40±4.83 ^b	9.59±0.44 ^b	3.04±0.16 ^b
鲤组 Carp	169.98±6.33 ^a	53.9±5.97 ^a	71.33±6.28 ^a	4.89±0.22 ^c	2.26±0.15 ^c

不同小写字母表示每次采样处理组间有显著差异($P<0.05$)。

Letters indicate significant differences between treatments in each sample($P<0.05$).

2.5 麦穗鱼和鲤在模拟淡水生态环境中体长和质量的变化

由表 9 可知,试验后麦穗鱼鲜重增加(2.69±0.11) g,体长增加(1.94±0.21) cm,鲤鲜重增加(9.79±0.19) g,体长增加(3.3±0.16) cm。试验前后 2 种鱼的体长和鲜重差异显著。

表 9 麦穗鱼和鲤在模拟淡水生态环境中体长和质量的变化

Tab.9 Changes of the gudgeon and the carp on body length and fresh weight in a simulated freshwater ecological environment

种类 Species	鲜重/g Fresh weight			体长/cm Body length		
	试验前 Before the experiment	试验后 After the experiment	增量 Incremental	试验前 Before the experiment	试验后 After the experiment	增量 Incremental
麦穗鱼 Gudgeon	2.28±0.17	4.85±0.12 [*]	2.69±0.11	5.17±0.28	7.22±0.15 [*]	1.94±0.21
鲤鱼 Carp	2.57±0.21	12.68±0.11 [*]	9.79±0.19	5.48±0.25	8.76±0.14 [*]	3.3±0.16

* 表示试验前后有显著差异($P<0.05$)。

* indicate significant differences before and after the experiment($P<0.05$).

3 讨论与结论

本试验结果表明,相比对照组,麦穗鱼提高了水中的TN、TDN、TDP,对TP影响不显著,增加了TSS质量浓度,降低了水体的SD,增加了浮游藻类叶绿素 α (Chl α)生物量,促进了穗状狐尾藻和苦草株高的生长但降低了其生物量;鲤的存在提高了水中的TN、TDN、TP、TDP,增加了TSS质量浓度,降低了水体的SD,增加了浮游藻类叶绿素 α (Chl α)生物量,促进了穗状狐尾藻和苦草株高的生长但降低了其生物量,提高了穗状狐尾藻的最低分枝高度。2种杂食性鱼(3.8 ind/m²)对沉水植物和水质均产生负面影响。其中,鲤的影响更显著。

鲤通过摄食、排泄或生物扰动使沉积物再悬浮,增加水体中悬浮物的浓度并将沉积物中的营养物质释放到水体中^[31-32]。研究^[3]表明,底栖杂食性鱼会通过增加水体中的TSS浓度和营养物质浓度来促进浮游藻类的生长。鲤影响浮游藻类叶绿素 α (Chl α)生物量和水体透明度的关键因素是将沉积物中的磷从底栖生境释放到了中上层生境^[21]。有关富营养化的模型^[33-34]指出,鲤可使水体处于高营养浓度状态,浮游藻类增多使水体透明度降低,水体处于弱光条件抑制附着藻类的生长。鲤的活动加速沉积物中的营养物质释放,进一步促进浮游藻类的生长。本研究表明,鲤存在的水体中TN、TDN和TP、TDP浓度增加,浮游藻类生物量和TSS浓度增加,SD降低。这与先前的研究结论一致。

生活在水体中上层生境的杂食性鱼类常食浮游生物,麦穗鱼通过摄食浮游动物,减少浮游藻类的生长压力来增加浮游藻类叶绿素 α (Chl α)生物量^[18,35]。此外,有研究^[36]指出,虽然麦穗鱼可以直接摄食水体中上层的浮游藻类,但是对小型藻类却不能有效过滤,导致浮游藻类叶绿素 α (Chl α)生物量的增加。研究^[10,37]表明,小型杂食性鱼对于水体中营养物质浓度和TSS浓度增加的主要原因是排泄。本研究表明麦穗鱼并没有增加水体中的TP浓度。与底栖鱼类相比,生活在水体中上层生境的小型杂食性鱼对浮游藻类生物量的影响与沉积物无关,没有将沉积物中的磷从底栖生境带入水体的中上层生境,主要通过降低浮游动物的密度以及在摄食和排泄过程中循环利用中上层生境的营养物质来刺激浮游藻类的生长^[21,36-37]。这可能是由于浮游藻类叶绿素 α (Chl α)生物量增加,SD降低,TSS浓度增加,加速了沉积物营养物质的释放,进一步导致水体的浑浊^[38]。

沉水植物可以直接吸收鱼类通过摄食、排泄和生物扰动产生的营养物质,还可以改变根的主要养分吸收途径,从而有利于沉水植物的生长^[39-40]。不同生长形式的沉水植物在弱光环境下有不同的适应策略^[3,41]。冠层型沉水植物,如穗状狐尾藻会通过将枝条伸出水面以补偿弱光条件来保证植株的增长^[22-23]。莲座型沉水植物,如苦草在弱光环境下具有较强的耐阴能力,是长期适应环境,如通过调整碳氮代谢^[42]和降低光合作用的光补偿点^[3]造成的。由于鲤的活动,沉积物中营养物质的释放导致水体中悬浮物浓度增加,水体表面的浮游藻类或固体杂质沉降在叶片^[36],阻碍了穗状狐尾藻进行光合作用,导致有鲤存在的水体中穗状狐尾藻的株高明显低于麦穗鱼存在的水体,而最低分枝高度则明显高于麦穗鱼存在的水体。与对照组相比,有鱼组沉水植物的总干重降低,这是因为沉水植物的生物量很大程度上受到营养和光照等的综合影响^[43],主要表现为低营养、高光照、低pH值,生物量增加;高营养、低光照、高pH值,生物量反而相对降低^[44]。这与本研究的结果相一致,有鱼组沉水植物的生物量明显低于对照组。鲤处理组穗状狐尾藻和苦草的生物量低于麦穗鱼处理组,可能是由于鲤摄食沉水植物。鱼类干扰会对沉水植物生物量产生负面影响^[45]。生活在底栖生境的杂食性鲤对沉水植物的破坏性更强,生物量也就更低。研究持续了84 d,未充分考虑不同生长阶段的鱼类如幼鱼和成鱼食性转变的可能影响,下一步将围绕不同龄级杂食性鱼类对水体水质和沉水植物的影响开展相关研究。

综上所述,模拟淡水生态环境中3.8 ind/m²的麦穗鱼和鲤鱼均降低了穗状狐尾藻和苦草这2种沉水植物的生物量,促进了株高的生长,恶化了水质,其中鲤的作用更显著。

参考文献 References:

- [1] SUTELA T, VEHANEN T, HUUSKO A, et al. Seasonal shift in boreal riverine fish assemblages and associated bias in bioassessment[J]. *Hydrobiologia*, 2017, 787(1): 193-203.

- [2] GONZÁLEZ-BERGONZONI I, MEERHOFF M, DAVIDSON TA, et al. Meta-analysis shows a consistent and strong latitudinal pattern in fish omnivory across ecosystems[J]. *Ecosystems*, 2012, 15(3): 492-503.
- [3] CHEN J F, SUH J, ZHOU G A, et al. Effects of benthivorous fish disturbance and snail herbivory on water quality and two submersed macrophytes[J]. *Science of the total environment*, 2020, 713: 136734.
- [4] DANTS D D F, RUBIM P L, OLIVEIRA F A, et al. Effects of benthivorous and planktivorous fish on phosphorus cycling, phytoplankton biomass and water transparency of a tropical shallow lake[J]. *Hydrobiologia*, 2019, 829(1): 31-41.
- [5] WOOTTON KL. Omnivory and stability in freshwater habitats does theory match reality[J]. *Freshwater biology*, 2017, 62(5): 821-832.
- [6] XIONG L L, FANG S W, LI K Y, et al. Temporal distribution patterns of phytoplankton and their drivers in Lake Poyang (China): a monthly study from 2011 to 2019[J]. *Ecological indicators*, 2021, 133: 108435.
- [7] HARGEBY A, BLINDOW I, ANDERSSON G, et al. Long-term patterns of shifts between clear and turbid states in Lake Kränkesjön and Lake Takern[J]. *Ecosystems*, 2007, 10(1): 29-36.
- [8] SINISTRO R. Top-down and bottom-up regulation of planktonic communities in a warm temperate wetland[J]. *Journal of plankton research*, 2010, 32(2): 209-220.
- [9] BONECKER C C, AZEVEDO F D, SIMÕES N R, et al. Zooplankton body-size structure and biomass in tropical floodplain lakes: relationship with planktivorous fishes[J]. *Acta limnologica Brasiliensia*, 2011, 23(3): 217-228.
- [10] IGLESIAS C, MAZZEO N, GOYENOLA G, et al. Field and experimental evidence of the effect of *Jenynsia multidentata*, a small omnivorous-planktivorous fish, on the size distribution of zooplankton in subtropical lakes[J]. *Freshwater biology*, 2008, 53(9): 1797-1807.
- [11] GAO J, LIU Z W, JEPPESEN E, et al. Fish community assemblages changed but biomass remained similar after lake restoration by biomanipulation in a Chinese tropical eutrophic lake[J]. *Hydrobiologia*, 2014, 724(1): 127-140.
- [12] 杨凯, 张修峰, 刘正文, 等. 罗非鱼对浮游植物群落的影响[J]. *水生态学杂志*, 2010, 31(3): 12-17.
YANG K, ZHANG X F, LIU W Z, et al. Effect of tilapia on phytoplankton community[J]. *Journal of hydroecology*, 2010, 31(3): 12-17.
- [13] BRIAN, J, HUSER. Effects of common carp (*Cyprinus carpio*) on sediment mixing depth and mobile phosphorus mass in the active sediment layer of a shallow lake[J]. *Hydrobiologia*, 2016, 763(1): 23-33.
- [14] IGLESIAS C, MAZZEO N, MEERHOFF M, et al. High predation is of key importance for dominance of small-bodied zooplankton in warm shallow lakes: evidence from lakes, fish enclosures and surface sediments[J]. *Hydrobiologia*, 2011, 667(1): 133-147.
- [15] 梅雪英, RAZLUTSKIJ V, G. RUDSTAM L, 等. 杂食性鱼类对浅水水体底栖-浮游生境耦合作用的影响: 微综述[J]. *湖泊科学*, 2021, 33(3): 667-674.
MEI X Y, RAZLUTSKIJ V, G. RUDSTAM L, et al. Effects of omnivorous fish on benthic-pelagic habitats coupling in shallow aquatic ecosystems: a minireview[J]. *Journal of lake sciences*, 2021, 33(3): 667-674.
- [16] 田源, 杨新月, 陈雪梅, 等. 不同沉水植物-黄河鲤综合种养模式中养殖水体理化因子的变化特征[J]. *应用与环境生物学报*, 2022, 28(3): 668-676.
TIAN Y, YANG X Y, CHEN X M, et al. Variation of physicochemical parameters in water from different eco-planting and farming models of submerged macrophytes and *Cyprinus carpio haematopterus*[J]. *Chinese journal of applied and environmental biology*, 2022, 28(3): 668-676.
- [17] ROOZEN F, LÜRLING M, VLEK H, et al. Resuspension of algal cells by benthivorous fish boosts phytoplankton biomass and alters community structure in shallow lakes[J]. *Freshwater biology*, 2007, 52(6): 977-987.
- [18] JIA Y T, KENNARD M J, LIU Y H, et al. Understanding invasion success of *Pseudorasbora parva* in the Qinghai-Tibetan Plateau: insights from life-history and environmental filters[J]. *Science of the total environment*, 2019, 694: 133739.
- [19] 杨丽萍, 胡俊仪, 秦超彬, 等. 基于线粒体 Cyt b 分析入侵云南四大水系的麦穗鱼群体遗传结构[J]. *水产学报*, 2020, 44(3): 339-350.
YANG L P, HU J Y, QIN C B, et al. Genetic structure analysis of *Pseudorasbora parva* in the four major rivers systems in Yunnan based on mitochondrial cyt b[J]. *Journal of fisheries of China*, 2020, 44(3): 339-350.

- [20] 唐海滨,张三峰,朱利明,等. 小江不同食性鱼类氮磷排泄及其对养分循环的影响[J]. 水生态学杂志, 2024, 45(5): 76-84.
TANG H B, ZHANG S F, ZHU L M, et al. Nitrogen and phosphorus excretion of fishes with different feeding habits and their role in nutrient cycling in Xiaojiang River[J]. Journal of hydroecology, 2024, 45(5): 76-84.
- [21] TANG H J, XIE P, LU M, et al. Studies on the effects of silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*) on the phytoplankton in a shallow hypereutrophic lake through an enclosure experiment [J]. International review of hydrobiology, 2002, 87(1): 107-119.
- [22] 代亮亮,李莉杰,郭亮亮,等. 铵态氮和浮游植物对穗花狐尾藻的生理影响[J]. 生态学杂志, 2019, 38(9): 2727-2733.
DAI L L, LI L J, GUO L L, et al. Physiological effects of ammonium nitrogen and phytoplankton on *Myriophyllum spicatum* [J]. Chinese journal of ecology, 2019, 38(9): 2727-2733.
- [23] 刘萌萌,刘巧,杨娜,等. 沉水植物穗花狐尾藻耐盐性与生长[J]. 生态学杂志, 2019, 38(3): 778-784.
LIU M M, LIU Q, YANG N, et al. Salt tolerance and growth of submerged macrophyte *Myriophyllum spicatum* [J]. Chinese journal of ecology, 2019, 38(3): 778-784.
- [24] 丁明明,黎磊,龚磊强,等. 极端洪水导致的湖泊水位抬升和氮磷输入增加对苦草 (*Vallisneria natans*) 的复合影响[J]. 湖泊科学, 2024, 36(4): 1173-1183.
DING M M, LI L, GONG L Q, et al. Combined influence of extreme flooding-induced water level increase and N and P inputs on the submerged macrophyte *Vallisneria natans* [J]. Journal of lake sciences, 2024, 36(4): 1173-1183.
- [25] YU J L, XIA M L, ZHEN W, et al. Density-dependent effects of omnivorous bitterling (*Acheilognathus macropterus*) on nutrient and plankton communities: implications for lake management and restoration [J]. Hydrobiologia, 2020, 847(15): 3309-3319.
- [26] CAI X W, YE S W, LI W, et al. Spatio-temporal variability of small fishes related with environmental factors in a typical domestic tap water lake, Eastern China [J]. Journal of oceanology and limnology, 2019, 37(1): 278-289.
- [27] LIN Q Q, ZENG D Q, GUO T Y, et al. Filter-feeding fish (*Hypophthalmichthys molitrix*) mediated phosphorus recycling versus grazing pressure as drivers of the trophic cascade in large enclosures subsidized by allochthonous detritus [J]. Water research, 2021, 204(1): 117579.
- [28] HU H, JIN H, ZHANG Y D, et al. Fish-mediated plankton responses to increased temperature in subtropical aquatic mesocosm ecosystems: implications for lake management [J]. Water research, 2018, 144(2): 304-311.
- [29] 黄祥飞. 湖泊生态调查观测与分析 [M]. 北京: 中国标准出版社, 2000: 105-108.
HUANG X F. Observations and analyses of lake ecological surveys [M]. Beijing: Standards Press of China, 2000: 105-108.
- [30] 国家环境保护总局. 水和废水监测分析方法 [M]. 4版. 北京: 中国环境科学出版社, 2002.
State Environmental Protection Administration. Methods of analysis for water and wastewater monitoring (fourth edition) [M]. 4th ed. Beijing: China Environmental Press, 2002.
- [31] CHUMCHAL M M, DRENNER R W. Interrelationships between phosphorus loading and common carp in the regulation of phytoplankton biomass [J]. Archiv fur hydrobiologie, 2004, 161(2): 147-158.
- [32] ADÁMEK Z, MARSÁLEK B. Bioturbation of sediments by benthic macroinvertebrates and fish and its implication for pond ecosystems: a review [J]. Aquaculture international, 2013, 21(1): 1-17.
- [33] 王锦旗,宋玉芝,薛艳,等. 气候变化诱导水体富营养化研究进展[J]. 水资源保护, 2022, 38(4): 145-155.
WANG J Q, SONG Y Z, XUE Y, et al. Research progress of water eutrophication induced by climate change [J]. Water resources protection, 2022, 38(4): 145-155.
- [34] LODI S, VIEIRA L C G, VELHO L F M, et al. Zooplankton community metrics as indicators of eutrophication in urban lakes [J]. Natureza & conservacao, 2011, 9(1): 87-92.
- [35] PETRIK C M, STOCK C A, ANDERSEN K H, et al. Bottom-up drivers of global patterns of demersal, forage, and pelagic fishes [J]. Progress in oceanography, 2019, 176: 102124.
- [36] MENEZES R F, ATTAYDE J L, VASCONCELOS F R, et al. Effects of omnivorous filter-feeding fish and nutrient enrichment on the plankton community and water transparency of a tropical reservoir [J]. Freshwater biology, 2010, 55(4): 767-779.

- [37] ATTAYDE J L, HANSSON L A. The relative importance of fish predation and excretion effects on planktonic communities [J]. *Limnology and oceanography*, 2001, 46(5): 1001-1012.
- [38] ZHANG X M, ZHEN W, JEPPESEN E, et al. Benthivorous fish cause a shift from a clear water state established by combining phosphorus immobilization and submerged macrophytes to a turbid state: a mesocosm study [J]. *Environmental technology & innovation*, 2022, 28: 102888.
- [39] XU X G, ZHOU Y W, HAN R M, et al. Eutrophication triggers the shift of nutrient absorption pathway of submerged macrophytes: implications for the phytoremediation of eutrophic waters [J]. *Journal of environmental management*, 2019, 239(5): 376-384.
- [40] 陈瑶琪, 郭晶晶, 蔡国俊, 等. 近七十年(1954—2021)长江中下游湖泊沉水植物群落多样性演变特征[J]. *生物多样性*, 2024, 32(3): 37-51.
- CHEN Y Q, GUO J J, CAI G J, et al. Evolution characteristics of submerged macrophyte community diversity in the middle and lower reaches of the yangtze river in the past seventy years(1954—2021) [J]. *Biodiversity science*, 2024, 32(3): 37-51.
- [41] CHEN J F, LIU Z G, XIAO S F S, et al. Effects of benthivorous fish disturbance on chlorophyll a contents in water and the growth of two submersed macrophytes with different growth forms under two light regimes [J]. *Science of the total environment*, 2020, 704.
- [42] ZHU Y Q, JING B H, YUAN L Y, et al. Comparison of photosynthetic fluorescence characteristics of several submerged plants in honghu lake, China [J]. *Notulae botanicae horti agrobotanici cluj-napoca*, 2021, 49(2): 51-62.
- [43] ZENG L, HE F, DAI Z G, et al. Effect of submerged macrophyte restoration on improving aquatic ecosystem in a subtropical, shallow lake [J]. *Ecological engineering*, 2017, 106(3): 578-587.
- [44] 阿斯哈, 高海燕, 沈一雯, 等. 两种沉水植物在不同水深和生长时期对入侵植物的响应 [J]. *植物保护学报*, 2023, 50(6): 1561-1570.
- A S H, GAO H Y, SHEN Y L, et al. Responses of two submerged plants to invasive plants at different water depths and growth periods [J]. *Journal of plant protection*, 2023, 50(6): 1561-1570.
- [45] YU J L, XIA M L, ZHEN W, et al. Density-dependent effects of omnivorous bitterling (*Acheilognathus macropterus*) on nutrient and plankton communities: implications for lake management and restoration [J]. *Hydrobiologia*, 2020, 847(15): 3309-3319.