



# 稻鱼共生系统产量和土壤氮素可持续机理

赵璐峰<sup>1</sup>, 郭梁<sup>1</sup>, 胡亮亮<sup>1</sup>, 章涛杰<sup>1</sup>, 戴然欣<sup>1</sup>, 季子钧<sup>1</sup>, 叶俊龙<sup>1</sup>, 何磊<sup>1</sup>, 唐建军<sup>1</sup>, 章家恩<sup>2</sup>, 陈欣<sup>1\*</sup>

1. 浙江大学生命科学学院, 杭州 310058

2. 华南农业大学资源环境学院, 广州 510642

\* 联系人, E-mail: [chen-tang@zju.edu.cn](mailto:chen-tang@zju.edu.cn)

2024-12-14 收稿, 2025-03-08 修回, 2025-04-24 接受, 2025-04-25 网络版发表

国家自然科学基金区域创新发展联合基金重点项目(U21A20184)、国家重点研发计划项目(2024YFD2300502)和浙江省“三农九方”科技协作计划(2025SNJF087)资助

**摘要** 利用稻田浅水环境养殖鲤科鱼类而形成的稻鱼共生系统在我国具有悠久历史. 如何提升传统稻鱼共生系统鱼的产量而不降低水稻产量, 同时不对环境产生负面影响的话题一直受到关注. 本研究采用区域取样调查、长期田间试验和同位素微区实验相结合的方法, 分析不同鱼产量水平的稻鱼共生系统水稻产量、肥料氮(N)输入、土壤碳氮含量的差异及其机理. 区域取样调查表明, 不同鱼产量水平(<0.5, 0.50~1.0, >1.0 t hm<sup>-2</sup>)的稻鱼系统水稻产量与同区域水稻单作系统的水稻平均产量无显著差异; 成对取样研究表明, 稻鱼共作vs水稻单作的水稻产量无显著差异, 稻鱼系统产出鱼的平均产量为0.99±0.07 t hm<sup>-2</sup>; 在肥料氮输入显著低于水稻单作施氮量的情况下, 稻鱼共作土壤样本的土壤有机碳(C)和总氮含量仍高于水稻单作土壤样本. 长期田间试验表明, 鱼产量为0.75和1.5 t hm<sup>-2</sup>的处理, 水稻产量显著高于水稻单作和鱼产量为0.3 t hm<sup>-2</sup>的稻鱼共作的水稻产量; 鱼产量为1.5 t hm<sup>-2</sup>的稻鱼共作处理, 在氮素含量3%的饲料投入量为2.54 t hm<sup>-2</sup>、肥料氮输入减少20%的情况下, 水稻产量和土壤氮素仍保持稳定. 稳定性同位素<sup>15</sup>N示踪实验表明, 输入的肥料-<sup>15</sup>N中有0.29%被鱼利用, 而输入的饲料-<sup>15</sup>N中有10.54%被水稻利用; 用稳定性同位素 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 对鱼食谱分析进一步表明, 即使有饲料投喂的处理, 鱼食谱中仍有46.68%的食物来自田间生物资源, 鱼通过取食和转化饲料和田间生物资源、未被同化的氮素以排泄(氨和尿素)和排遗(有机质)的方式释放到稻田系统, 被水稻和田间生物吸收利用, 从而实现了水稻和鱼对肥料氮和饲料氮互补利用. 稳定性同位素<sup>15</sup>N示踪实验还表明, 经历一个生长周期后有72.12%的饲料-<sup>15</sup>N存留在稻田系统, 这意味着稻鱼共作在提高土壤含氮量的同时有带来面源污染的潜在风险. 研究结果对于理解稻鱼共生的效应、促进稻鱼种养产业的可持续发展有参考意义.

**关键词** 稻鱼系统, 水稻产量, 鱼产量, 鱼食谱, 土壤总氮含量, 氮素互补利用

集约化农业在提高农作物产量、保障人类食物供给等方面做出了贡献. 但是, 现代农业系统生物多样性简单化, 生产力稳定性的维持主要依赖于高产品种和外部投入(化学肥料、农药、灌溉等), 现代集约化农业的可持续发展面临如何在提高土地生产力的同时减少化学品投入的双重挑战<sup>[1-5]</sup>. 对此, 农业生态学家努力探讨基于自然的解决方案(nature based solutions,

NBS), 试图通过增强生态集约化(ecological intensification)等途径, 以帮助现代集约化农业系统应对挑战和解决出现的资源环境问题<sup>[3-5]</sup>. 研究表明, 物种多样性与生态系统生产力和稳定性密切正相关, 物种间的正相互作用和生态位互补, 是解释物种多样性-生态系统生产力和稳定性正相关的重要机理<sup>[6-10]</sup>. 研究也表明, 利用适于当地生境的物种多样性和遗传多样性, 是传

**引用格式:** 赵璐峰, 郭梁, 胡亮亮, 等. 稻鱼共生系统产量和土壤氮素可持续机理. 科学通报

Zhao L, Guo L, Hu L, et al. Mechanisms underlying the sustainability of yields and soil nitrogen in the rice-fish system (in Chinese). Chin Sci Bull, doi: 10.1360/TB-2024-1319

统农业系统生产力和地力维持的主要基础<sup>[11~14]</sup>；越来越多的研究也表明，通过合理配置物种多样性可克服现代集约化农业对化学投入品(化学肥料、农药、薄膜等)的高度依赖。如何利用物种多样性来帮助建立集约化可持续(sustainable intensification)农业系统，是当前农业生态学研究领域需要回答的科学问题之一<sup>[4,5,13,15]</sup>。

作物间套作、农林作物组合和稻田复合种养是人类利用物种多样性增强农业系统生态集约化的重要途径。农业系统中利用生物种间相互作用所产生的生态效应，对提高农业生产可持续性、降低农业生产过程对环境的负面影响及保护自然资源等均有重要意义<sup>[11,13,15~17]</sup>。近20多年来，利用稻田浅水环境养殖水产动物(如鱼、虾、蟹、鳖和螺等)形成的多样化稻渔综合种养模式(如稻鱼、稻虾、稻鳖、稻蟹、稻螺模式等)在我国各稻作区快速发展。2023年，全国稻渔综合种养面积达4490.34万亩，占同年水稻种植面积的10.35%<sup>[18]</sup>，稻渔综合种养逐渐成为一种独特的稻作系统，在稳定水稻生产、降低化肥农药使用、增加水产品产出和提高农民收入等方面均发挥了重要作用<sup>[18,19]</sup>。但是，稻渔综合养种的快速发展是否会影响水稻生产，是否对土壤肥力和土壤质量产生不良影响，是否带来面源污染风险等，均是稻渔综合种养产业可持续发展亟需回答的科学问题。

稻鱼共作是在水稻生长季节里将水稻种植和鲤科鱼类养殖在同一稻田空间里同时进行的一种农作方式，是稻田养殖水产动物(即“稻渔综合种养”)的最主要模式之一<sup>[14,20]</sup>。稻鱼共生系统在我国悠久历史，主要分布于我国南方稻作区。“浙江青田稻鱼共生系统”于2005年被联合国粮农组织(FAO)等列为首批全球重要农业文化遗产系统<sup>[14]</sup>。稻鱼共生系统中水稻(*Oryza sativa* L.)和普通鲤鱼(*Cyprinus carpio*)是“主角”，水稻与鱼的互惠效应以及对资源的互补利用是传统稻鱼共生系统可持续的生态学机制<sup>[12]</sup>。但是，稻鱼共生互惠效应的大小受鱼养殖密度(即目标产量)的影响。初步研究表明，当鱼的养殖产量高于 $2.106 \text{ t hm}^{-2}$ (95% CI:  $2.101 \sim 2.112$ )时水稻产量呈下降趋势<sup>[14,21]</sup>。这是因为要提高鱼的养殖产量，就需要为鱼的生长活动提供更大的生存活动空间，这将挤占水稻的实际栽插面积；另外，提高鱼的养殖产量需要增加饲料投喂，这也容易引起稻田土壤氮素富营养化，导致水稻贪青迟熟及郁闭和倒伏，影响产量<sup>[21]</sup>。研究还表明，栖息于稻田的一些生物类群

(如藻类、浮萍、杂草、浮游植物、水蚯蚓、田螺、浮游动物)是田鱼的重要食物来源<sup>[12,14]</sup>，田鱼可能会通过取食活动(包括取食投喂的饲料及田间自然生长的生物类群)和代谢活动(如排泄等)驱动氮素的转化。但是，稻鱼共生系统中鱼如何驱动稻田氮素利用、鱼的养殖水平如何影响水稻产量与土壤氮素维持过程及机理仍不清楚，这一过程需深入研究。

为此，本研究围绕水稻和鱼的相互作用，从稻田生产力(水稻和鱼产量)提升以及土壤氮素维持的角度，研究鱼养殖不同产量水平下稻鱼共生的效应及机理。我们推测，从水稻产量和土壤肥力维持或提升的角度，鱼养殖存在一个合适的目标产量范围。在此范围内，鱼通过取食活动驱动氮素在水稻和鱼之间的互补利用，从而使得稻鱼共生系统可在肥料氮减量施用的情况下，实现产量和土壤氮素的可持续。

## 1 方法

### 1.1 区域稻鱼共生系统产量调查

本研究于2022年抽取了我国南方稻作区重点发展稻鱼共生系统的10个省(市)(包括浙江、福建、广东、湖南、江西、广西、贵州、云南、四川、重庆等)、60个县(市)的120个稻鱼共生系统经营主体，对其水稻产量和鱼产量开展调查研究(图S1)。这120个稻鱼共生系统经营主体以农场、专业合作社、公司、种养大户为主，稻鱼种养规模面积大于 $5 \text{ hm}^2$ 且连续进行稻鱼种养3年以上。稻鱼共生系统的水稻和鱼产量数据来自经营主体的实际收获产量，水稻产量以风干重计，鱼产量以鲜重计。水稻和鱼产量均以 $\text{t hm}^{-2}$ 表示。

为分析稻鱼共生系统的水稻产量效应，我们根据国家标准《稻渔综合种养通用技术要求》(GB/T 43508-2023)对水稻产量的要求(即丘陵山区稻渔综合种养的水稻单产不低于当地水稻单作平均单产)，分析了120个稻鱼共生系统经营主体所在县(市)或地区2021~2023年的水稻产量( $\text{t hm}^{-2}$ )，数据来自各县或地区的统计数据(表S1)。以稻鱼共生系统生产单元所在地区(县或市)的水稻单作系统相对应的水稻种植类型(如早稻、双季晚稻、单季中稻、单季晚稻等)的平均水稻产量为对照，采用整合分析(meta-analysis)的方法，计算120个稻鱼共生系统的水稻产量效应。计算公式如下：

$$\ln R = \ln \left( \frac{RF}{RM} \right). \quad (1)$$

式中,  $\ln R$ 为水稻产量效应值,  $\ln R$ 等于0、正值、负值分别表示稻鱼系统水稻产量与相应的水稻单作系统(对照)水稻产量无差异, 稻鱼系统的水稻产量高于或低于相应的水稻单作系统(对照)水稻产量;  $RF$ 是稻鱼系统的水稻产量,  $RM$ 是水稻单作系统(对照)的水稻产量。

根据120个稻鱼系统样点鱼的产量分布情况(图S2), 将鱼产量分为3类水平, 即 $<0.5$ ,  $0.50\sim 1.0$ ,  $>1.0\text{ t hm}^{-2}$ 。采用线性混合效应模型(R package lme4 version 1.1-27.1)估算总体样本、鱼产量3类不同水平样本的 $\ln R$ 平均值和95%置信区间(95%CI)。

## 1.2 区域稻鱼共作系统与水稻单作系统比较研究

在上述研究区域(图S1), 采用县(市)-乡(镇)-村层层抽样法, 获得60个从事稻鱼种养产业3年以上、稻鱼种养规模面积大于 $5\text{ hm}^2$ 的生产单元(农场、合作社、公司、种养大户)。以此为稻鱼共作系统取样单元, 并在同一自然村或相邻自然村抽取水稻单作生产单元(农场、合作社、公司、种养大户)为对照, 形成成对样本, 水稻单作系统和稻鱼共作系统分布在气候和土壤条件相似的地理位置, 且水稻种植过程(品种、栽插方式、施肥、病虫害防控、灌溉等)基本相同。对每一生产经营单元, 我们调查其水稻产量和鱼的产量, 同时调查生产过程中肥料和饲料的使用(包括肥料或饲料的类型和用量)。水稻和鱼产量均以 $\text{t hm}^{-2}$ 表示; 水稻总肥料氮的施用量以纯氮来表示, 单位为 $\text{kg hm}^{-2}$ 。

在每对取样单元(即稻鱼共作系统vs水稻单作系统), 我们根据生产规模选取3~10个田块(即重复)进行土壤样品采集, 根据每一取样田块的大小, 取5~10个土壤样点, 土层 $0\sim 15\text{ cm}$ , 每一块取样稻田为一个土壤样品。土壤样品带回实验室风干, 用于测定土壤有机碳和土壤总氮含量<sup>[22,23]</sup>。

采用配对 $t$ 检验(paired- $t$  test)的方法分析水稻产量、肥料氮施用、土壤有机碳和土壤总氮含量在稻鱼共作与对应的水稻单作间的差异; 稻鱼共作与水稻单作土壤有机碳含量和土壤总氮含量的相关性采用Pearson相关性检验。

## 1.3 田间定位试验

### 1.3.1 试验设计

为了解鱼养殖不同产量水平下的稻鱼共生系统水稻产量和土壤氮素的维持机制, 自2017年起开展田间试验研究。试验设在浙江省丽水市青田县“全球重要农

业文化遗产地”(120°16'02"E, 28°01'24"N)。试验为随机区组设计, 5个处理, 4次重复。5个处理为: (1) RM: 水稻单作; (2) RF1: 稻鱼共作, 目标产量 $300\text{ kg hm}^{-2}$ , 无饲料投入; (3) RF2: 稻鱼共作, 目标产量 $750\text{ kg hm}^{-2}$ , 有饲料投入; (4) RF3: 稻鱼共作, 目标产量 $1500\text{ kg hm}^{-2}$ , 有饲料投入; (5) RF4: 稻鱼共作, 目标产量 $1500\text{ kg hm}^{-2}$ , 有饲料投入, 肥料氮减量20%, 具体参数见表S2。试验小区面积为 $60\text{ m}^2$ , 水稻品种为中浙优8号, 鱼为地方种群“青田田鱼”(Cyprinus carpio qingtianensis)。水稻和田鱼种养操作过程见附录方法1。

### 1.3.2 试验测定

(1) 水稻和鱼的生长期內鱼主要土著食物资源的测定。2020年于水稻分蘖盛期、抽穗期、乳熟期, 对RF1和RF2处理试验小区的田间主要野生生物(浮萍、水绵、杂草、浮游植物、水蚯蚓、田螺、浮游动物)进行取样, 测定其生物量。浮萍、水绵和杂草的生物量采用样方( $1\text{ m}\times 1\text{ m}$ )收集、烘干称重的方法进行, 用 $\text{g m}^{-2}$ 表示; 浮游动物和浮游植物生物量采用取水样过滤收集、烘干、称重的方法进行, 用 $\text{mg L}^{-1}$ 表示; 水蚯蚓的测定采用内径 $10\text{ cm}$ , 长度 $10\text{ cm}$ 的PVC管取稻田( $0\sim 10\text{ cm}$ )表层土壤, 用镊子从土壤中挑出水蚯蚓并放于清水中暂养24 h后烘干、称重, 用 $\text{g m}^{-2}$ 表示<sup>[24]</sup>; 田螺取样的测定采用边长 $30\text{ cm}$ 的正方形样方, 拾取样方内的田螺并放于清水中暂养24 h后烘干、称重, 用 $\text{g m}^{-2}$ 表示。在抽穗扬花期, 每一试验小区设置3个 $1\text{ m}\times 1\text{ m}$ 样框(底部为塑料薄膜), 选择晴朗天气, 连续3 d收集落入样框的水稻花粉及花药囊混合物(简称花粉, 下同), 烘干测定其重量, 用 $\text{g m}^{-2}$ 表示。

(2) 鱼食物组成分析。利用稳定性碳(C)和氮(N)同位素( $^{13}\text{C}$ 和 $^{15}\text{N}$ )食谱分析方法来分析田鱼的食谱构成<sup>[25]</sup>。采用Delta V Advantage同位素质谱仪(德国Thermo Fisher)测定田鱼可能取食的田间食物资源(浮萍、水绵、杂草、浮游植物、水蚯蚓、田螺、浮游动物和花粉)、投喂饲料和鱼(鱼苗和成鱼)生物体的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值。每类动物与其取食的食物资源之间在 $\delta^{13}\text{C}$ 及 $\delta^{15}\text{N}$ 同位素值上各自有一个较为确定的分馏系数, 鲤科鱼类分馏系数 $\Delta^{13}\text{C}=0.7857$ 、 $\Delta^{15}\text{N}=2.3242$ <sup>[26]</sup>。为此, 我们根据测定的食物和鱼自身的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 同位素值以及田鱼的 $^{13}\text{C}$ 和 $^{15}\text{N}$ 分馏系数, 采用线性混合模型, 计算各种食物资源对鱼食谱的贡献率。田鱼的食谱分析在R软件中使用siar(4.2)软件包完成, 作图使用Graph-Pad Prism 9.0完成。



(3) 鱼氮素释放测定. 为了比较饲料投喂和无饲料投喂情况下田鱼(个体)在一个生长季的氮素释放动态, 对鱼放养密度相同但饲料投喂不同(即有和无饲料投喂)的处理试验小区RF1和RF2鱼生长过程中氮素的释放进行观测. 于2020年水稻分蘖盛期、抽穗期、乳熟期, 选择天气晴朗的时段, 采集RF1处理和RF2处理试验小区的鱼, 测定其生长量后, 采用水族箱培养法测定1 d内的氮素释放量. 每试验小区随机捕获6尾鱼, 每尾鱼称重后单独放置于体积为60 L(61.5 cm×43.5 cm×37 cm)的水族箱内, 水族箱内水深10 cm. 每天测定的时段为: 7:00~10:00、10:00~13:00、13:00~16:00、16:00~19:00、19:00~次日7:00. 在每一测定时段, 用移液管收集鱼粪便并放入收集试管, 同时从每个水族箱收集500 mL的水样以测定释放到水体的氮素, 每一时段观测结束后对鱼称重, 并将其放回稻田实验小区. 粪便在65°C的烘箱中干燥, 恒重后称重. 粪使用Tissuelyser-24研磨仪进行研磨, 使用Delta V Advantage同位素质谱仪测定粪便氮含量; 水体的氮素采用过氧化物-硫酸钾紫外分光光度法测定<sup>[23]</sup>.

(4) 氮素在稻田系统各组分转移的定量分析. 根据上述鱼一天的氮素释放和鱼体重的增长规律, 计算一个生长季鱼释放的氮素( $N$ )总量, 计算公式如下:

$$N = \sum_{i=0}^d W_i \times P_i. \quad (2)$$

式中,  $W_i$ 为第 $i$ 天鱼的体重(以鲜重表示),  $d$ 为一个生长季的天数,  $P_i$ 为第 $i$ 天鱼在24 h内氮素释放量(排遗或排泄氮素量)占体重比.

采用公式(3)~(5)定量分析氮素在稻鱼共生系统的转移.

$$N_{\text{feed}} = N_f + N_{\text{ex-f}} + N_{\text{eg-f}} - N_{\text{nf}} - N_{\text{ex-nf}} - N_{\text{eg-nf}}. \quad (3)$$

$$N_{\text{natural}} = N_{\text{nf}} - N_{\text{start}} + N_{\text{ex-nf}} + N_{\text{eg-nf}}. \quad (4)$$

$$N_{\text{assimilation}} = N_f - N_{\text{start}}. \quad (5)$$

公式(3)中,  $N_{\text{feed}}$ 是鱼从饲料中获得的氮素量; 公式(4)中,  $N_{\text{natural}}$ 是鱼从稻田自然资源中获得的氮素量; 公式(5)中,  $N_{\text{assimilation}}$ 是鱼同化的氮素量. 公式(3)~(5)中,  $N_{\text{start}}$ 为试验开始前鱼氮素含量,  $N_{\text{nf}}$ 为试验结束后无饲料投喂处理鱼氮素含量,  $N_f$ 为试验结束后有饲料投喂处理鱼氮素含量;  $N_{\text{ex-nf}}$ 为无饲料投喂处理鱼排泄氮素量,  $N_{\text{ex-f}}$ 为有饲料投喂处理鱼排泄氮素量;  $N_{\text{eg-nf}}$ 为无饲料投喂处理鱼排遗氮素量,  $N_{\text{eg-f}}$ 为有饲料投喂处理鱼排遗氮素量.

(5) 产量和土壤碳氮测定. 水稻实际产量于每年收割时测定, 以稻谷风干重为产量, 单位为 $\text{t hm}^{-2}$ ; 水稻收获后捕获鱼, 测定鲜重, 产量以鱼鲜重表示, 单位为 $\text{kg hm}^{-2}$ . 水稻和鱼收获后进行土壤取样, 5点取样法对各小试验区的稻田耕作层(0~15 cm)进行采样. 土壤样品风干后, 测定土壤的有机质和全氮含量<sup>[23]</sup>.

(6) 统计分析. 采用重复测量双因素随机区组方差(repeated measurement two-way ANOVA)分析方法, 比较水稻单作(RM)和稻鱼共作各处理(RF1~RF4)间的水稻产量、鱼产量和土壤碳氮含量. 以试验处理为效应因子、区组为随机因子, 以水稻产量、鱼产量和土壤碳氮含量为因变量进行分析, 统计分析于SPSS 20.0进行.

## 1.4 同位素微区实验

为了解输入的肥料氮和饲料氮在稻鱼共生系统中如何被循环利用, 本研究对长期定位试验的3个处理RM(水稻单作)、RF1(稻鱼共作, 目标产量 $300 \text{ kg hm}^{-2}$ , 无饲料投入)、RF2(稻鱼共作, 目标产量 $750 \text{ kg hm}^{-2}$ , 有饲料投入), 通过设计肥料氮和饲料氮稳定性同位素( $^{15}\text{N}$ )标记微区原位实验进一步深入研究. 本研究采用 $^{15}\text{N}$ 标记尿素和 $^{15}\text{N}$ 标记饲料进行氮素跟踪研究.  $^{15}\text{N}$ 标记尿素购自上海稳定性同位素工程技术研究中心. 尿素标记的 $^{15}\text{N}$ 丰度为10.11%;  $^{15}\text{N}$ 标记饲料通过将 $^{15}\text{N}$ 标记豆粉与鱼饲料混合, 制作成颗粒状 $^{15}\text{N}$ 标记鱼饲料, 饲料标记的 $^{15}\text{N}$ 丰度为1.60%. 肥料氮和饲料氮同位素标记( $^{15}\text{N}$ )情况见表S3.

微区原位实验设在稻鱼共生系统的田块, 微区由混凝土泡沫砖块围成, 面积 $4.5 \text{ m}^2$ ( $1.5 \text{ m} \times 3 \text{ m}$ ), 3次重复, 实验处理为: (1) 水稻单作无肥料氮投入; (2) 水稻单作+肥料- $^{15}\text{N}$ ; (3) 稻鱼共作-无饲料投入; (4) 稻鱼共作-无饲料投入+肥料- $^{15}\text{N}$ ; (5) 稻鱼共作-有饲料投入(不标记); (6) 稻鱼共作+饲料- $^{15}\text{N}$ 对照. 肥料- $^{15}\text{N}$ 和饲料- $^{15}\text{N}$ 的标记时间以及实验具体过程附录方法2.

水稻成熟期取样测定水稻(稻谷和秸秆)和鱼(鱼体和粪便)的氮素含量(总 $N$ 量和 $\delta^{15}\text{N}$ 值), 取土样测定氮素含量和 $\delta^{15}\text{N}$ 值; 实验过程对稻田的其他生物如藻类、浮萍、稻田杂草、浮游植物、水蚯蚓、田螺、浮游动物等进行调查和取样(方法同1.3). 水稻(稻谷和秸秆)、鱼(鱼体和粪便)、田间生物和土壤的氮素含量和 $\delta^{15}\text{N}$ 值测定方法同1.3.

肥料氮或饲料氮对水稻和鱼体内氮素的贡献率,

通过计算肥料- $^{15}\text{N}$ 或饲料- $^{15}\text{N}$ 占水稻和鱼体内的氮素比率( $R$ )得出, 对于肥料氮占鱼生物体的氮素比率( $R_{\text{肥料-N}}$ )<sup>[27]</sup>:

$$R_{\text{肥料-N}}(\%) = \frac{(Y_{\text{标记处理}} - Y_{\text{对照处理}})}{(Y_{\text{标记尿素}} - Y_{\text{对照处理}})} \times 100. \quad (6)$$

式中,  $Y_{\text{标记处理}}$ 为有肥料- $^{15}\text{N}$ 标记处理(即处理4, 见表S3)中鱼样品 $^{15}\text{N}$ 丰度;  $Y_{\text{对照处理}}$ 为无 $^{15}\text{N}$ 标记处理(即处理3, 见表S3)中鱼样品 $^{15}\text{N}$ 丰度;  $Y_{\text{标记尿素}}$ 为 $^{15}\text{N}$ 标记物(即 $^{15}\text{N}$ 标记的尿素)的 $^{15}\text{N}$ 丰度。

对于饲料氮占稻谷和水稻秸秆氮素的比率( $R_{\text{饲料-N}}$ )<sup>[27]</sup>:

$$R_{\text{饲料-N}}(\%) = \frac{(Y_{\text{标记处理}} - Y_{\text{对照处理}})}{(Y_{\text{标记饲料}} - Y_{\text{对照处理}})} \times 100. \quad (7)$$

式中,  $Y_{\text{标记处理}}$ 为有饲料- $^{15}\text{N}$ 标记的处理(即处理6, 见表S3)中稻谷或秸秆样品 $^{15}\text{N}$ 丰度;  $Y_{\text{对照处理}}$ 为无 $^{15}\text{N}$ 标记的

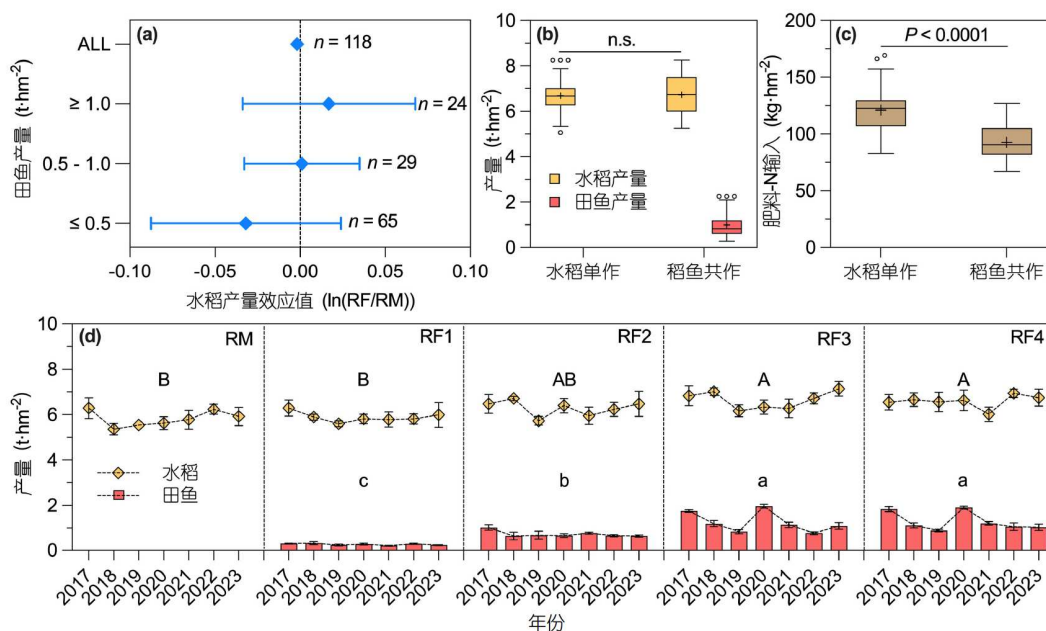
处理(即处理5, 见表S3)中稻谷或秸秆样品 $^{15}\text{N}$ 丰度;  $Y_{\text{标记饲料}}$ 为 $^{15}\text{N}$ 标记物(即 $^{15}\text{N}$ 标记的饲料)的 $^{15}\text{N}$ 丰度。

统计分析于SPSS 20.0进行, 水稻(稻谷和秸秆)、鱼(鱼体和粪便)、田间生物和土壤的 $\delta^{15}\text{N}$ 值在处理间差异用单因素方差分析进行。

## 2 结果

### 2.1 水稻和鱼产量

调查的120个样本中, 鱼产量平均为 $0.83 \pm 0.06 \text{ t hm}^{-2}$ 。整合分析表明, 水稻产量的总效应值为 $-0.0018$  (95% CI:  $-0.0040 \sim 0.0005$ ) (图1(a)), 即稻鱼系统的水稻产量与水稻单作系统的水稻产量无显著差异; 鱼养殖产量水平为 $<0.5$ 、 $0.50 \sim 1.0$ 和 $>1.0 \text{ t hm}^{-2}$ 的样点, 水稻产量效应值分别为 $-0.0318$  (95% CI:  $-0.0877 \sim 0.0240$ )、 $0.0010$  (95% CI:  $-0.0329 \sim 0.0349$ )和 $-0.0169$  (95%



**图 1** 稻鱼共作系统和水稻单作系统的水稻和鱼产量. (a) 不同鱼产量水平下稻鱼共作的产量效应; (b) 稻鱼共作vs水稻单作成对样本中水稻和鱼产量; (c) 稻鱼共作vs水稻单作成对样本中肥料氮的输入; (d) 长期定位试验不同处理水稻和鱼的产量. (a) 中,  $n$  为样本数. (d) 中, RM: 水稻单作处理; RF1: 稻鱼共作, 目标产量 $300 \text{ kg hm}^{-2}$ , 无饲料投入; RF2: 稻鱼共作, 目标产量 $750 \text{ kg hm}^{-2}$ , 有饲料投入; RF3: 稻鱼共作, 目标产量 $1500 \text{ kg hm}^{-2}$ , 有饲料投入; RF4: 稻鱼共作, 目标产量 $1500 \text{ kg hm}^{-2}$ , 有饲料投入, 肥料氮减量30%. 具有相同大写字母和小写字母的, 表示处理间差异不显著. 下同

**Figure 1** Rice and fish yields in rice-fish coculture and rice monoculture systems. (a) Rice yield effect of rice-fish cocultures with different levels of fish yield. (b) Rice and fish yields in paired rice-fish coculture vs rice monoculture systems. (c) Fertilizer-N application in paired rice-fish coculture vs rice monoculture systems. (d) Rice and fish yields under different treatments in the long-term experiment. In(a),  $n$  indicates numbers of samples. In(d), RM: rice monoculture; RF1: rice-fish coculture with no fish feed input and target fish yield of  $300 \text{ kg hm}^{-2}$ ; RF2: rice-fish coculture with fish feed input and target fish yield of  $750 \text{ kg hm}^{-2}$ ; RF3: rice-fish coculture with fish feed input and target fish yield of  $1500 \text{ kg hm}^{-2}$ ; RF4: rice-fish coculture with fish feed input and target fish yield of  $1500 \text{ kg hm}^{-2}$ , and 20% of fertilizer-N reduction. The same letters indicate no significant difference among the treatments. The same below

CI: -0.0339~0.0677), 表明3种鱼产量水平下稻鱼共作和水稻单作的稻谷产量均无显著差异(图1(a)).

成对样本(稻鱼共作系统vs水稻单作系统)分析表明, 稻鱼共作系统产出鱼的平均产量为 $0.99 \pm 0.07 \text{ t hm}^{-2}$ , 稻鱼共作系统的水稻产量与水稻单作系统的无显著差异( $t=0.5429$ ,  $df=58$ ,  $P=0.5893$ ; 图1(b)), 但稻鱼共作系统肥料氮的投入显著低于水稻单作系统( $t=14.46$ ,  $df=49$ ,  $P<0.0001$ ; 图1(c)).

连续7年的田间试验观测表明, 不同处理的水稻产量显著差异( $F_{4,14}=7.009$ ,  $P=0.003$ ; 图1(d)), 但水稻单作(RM)与稻鱼共作低产不投喂(RF1)处理的水稻产量差异不显著( $P>0.05$ ), 且均显著低于稻鱼共作低产投喂(RF2)、稻鱼共作高产投喂(RF3)和稻鱼共作高产投喂肥料氮减量(RF4)处理的水稻产量( $P<0.05$ ); 稻鱼共作不同处理鱼产量显著差异( $F_{3,11}=153.836$ ,  $P<0.0001$ ; 图1(d)), RF1的鱼产量显著低于RF2、RF3和RF4( $P<0.05$ ), 但RF3和RF4之间的鱼产量差异不显著( $P>0.05$ ).

## 2.2 土壤碳氮情况

线性混合模型方差分析表明, 成对土壤样本(稻鱼共作系统vs水稻单作系统)中, 稻鱼共作系统的土壤有

机碳( $t=4.617$ ,  $df=55$ ,  $P<0.0001$ ; 图2(a))和总氮含量( $t=3.630$ ,  $df=55$ ,  $P=0.0006$ ; 图2(b))均比水稻单作系统的显著增加; 稻鱼共作系统和水稻单作系统土壤碳氮比均呈显著正相关, 但两者差异不显著( $F_{1,108}=1.297$ ,  $P=0.2572$ ; 图2(c)).

连续7年的田间试验观测表明, 各处理间土壤有机碳和土壤总氮含量均无显著差异(有机碳:  $F_{4,14}=0.590$ ,  $P=0.676$ ; 土壤总氮:  $F_{4,14}=0.779$ ,  $P=0.557$ ; 图2(d)); 各处理土壤有机碳随时间推移略有下降趋势, 土壤总氮含量维持稳定(图2(d)).

## 2.3 鱼对稻田资源的利用和转化

田间观测表明, 稻田栖息有藻类、浮萍、杂草、浮游植物、水蚯蚓、田螺、浮游动物等生物类群(表S4). 稳定性同位素 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 食谱分析进一步表明, 鱼取食田间的生物资源包括落入田间水体的水稻花粉(图S3). 有饲料投喂的处理(RF2), 饲料占鱼食谱组成的53.32%, 其余46.68%的食物来自田间生物资源, 其中植物源食物占32.50%, 动物源食物占14.18%. 在没有饲料投入条件下(RF1), 田间生物资源是鱼食物的唯一来源, 鱼食谱中植物源食物占的56.04%、动物源食物占

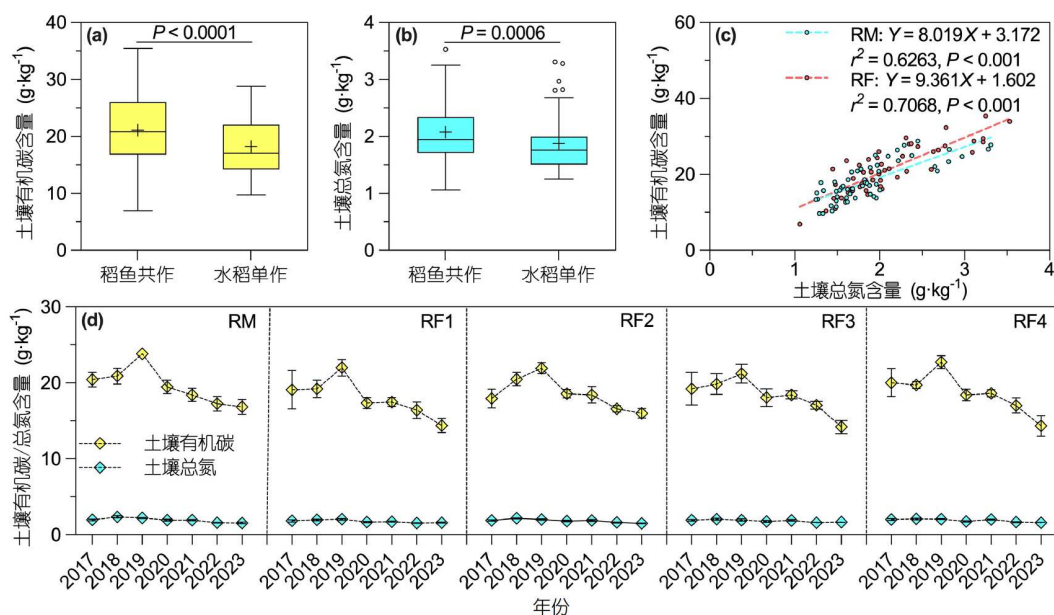


图2 稻鱼共作系统和水稻单作系统的土壤有机碳和总氮含量. (a) 稻鱼共作vs水稻单作成对样本中土壤有机碳含量; (b) 稻鱼共作vs水稻单作成对样本中土壤总氮含量; (c) 稻鱼共作(RF) vs水稻单作(RM)成对样本中土壤有机碳和总氮含量相关性; (d) 长期定位试验不同处理土壤有机碳和总氮含量

Figure 2 Soil organic carbon (C) and total nitrogen (N) in rice-fish coculture and rice monoculture systems. (a) Soil organic C in rice-fish coculture vs rice monoculture systems. (b) Soil total N in rice-fish coculture vs rice monoculture systems. (c) Relationship between soil organic C and total N in both rice-fish coculture (RF) and rice monoculture (RM). (d) Soil organic C and total N under different treatments in the long-term field experiment

43.96%(表1).

稻鱼共作系统中水稻与鱼协同生长. 其间, 鱼通过排泄释放氮素, 其释放量随着鱼的体重增加而增加(图3(a)). 稻鱼共作有饲料投喂(RF2)处理, 鱼体重增长速率平均为 $1.367\text{ g d}^{-1}$ , 高于稻鱼共作无饲料投喂处理(RF1)的增长速率( $0.423\text{ g d}^{-1}$ ) ( $P<0.05$ ). 在RF1处理中,

每尾鱼每天的氮素释放量在不同水稻生长时期保持稳定; 而在RF2处理中, 每尾鱼每天的氮素释放量随着鱼生长以及饲料投入的增加持续增加, 有饲料投喂的RF2排出氮素总量均显著高于无饲料投喂的RF1处理 ( $P<0.05$ )(图3(b)).

定量分析氮素在稻鱼共作系统的转移利用表明

表 1 基于稳定性同位素 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 的鱼食谱分析

Table 1 Fish diet components in the rice-fish coculture system based on stable isotope ( $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$ ) analysis

| 田鱼食物来源构成  | 稻鱼系统无饲料投入   | 稻鱼系统有饲料投入   |
|-----------|-------------|-------------|
| 饲料(%)     | 0.00        | 53.30±11.00 |
| 田间食物资源(%) | 100.00      | 46.70±8.37  |
| 其中: 藻类    | 16.70±8.20  | 10.30±9.19  |
| 浮萍        | 12.55±9.12  | 5.10±4.96   |
| 水稻花粉      | 5.60±4.64   | 4.00±3.38   |
| 杂草        | 8.24±6.35   | 3.52±4.45   |
| 浮游植物      | 12.93±8.34  | 9.58±9.23   |
| 水蚯蚓       | 22.51±11.41 | 8.83±7.09   |
| 田螺        | 14.08±9.30  | 3.34±3.07   |
| 浮游动物      | 7.37±3.93   | 1.89±1.70   |

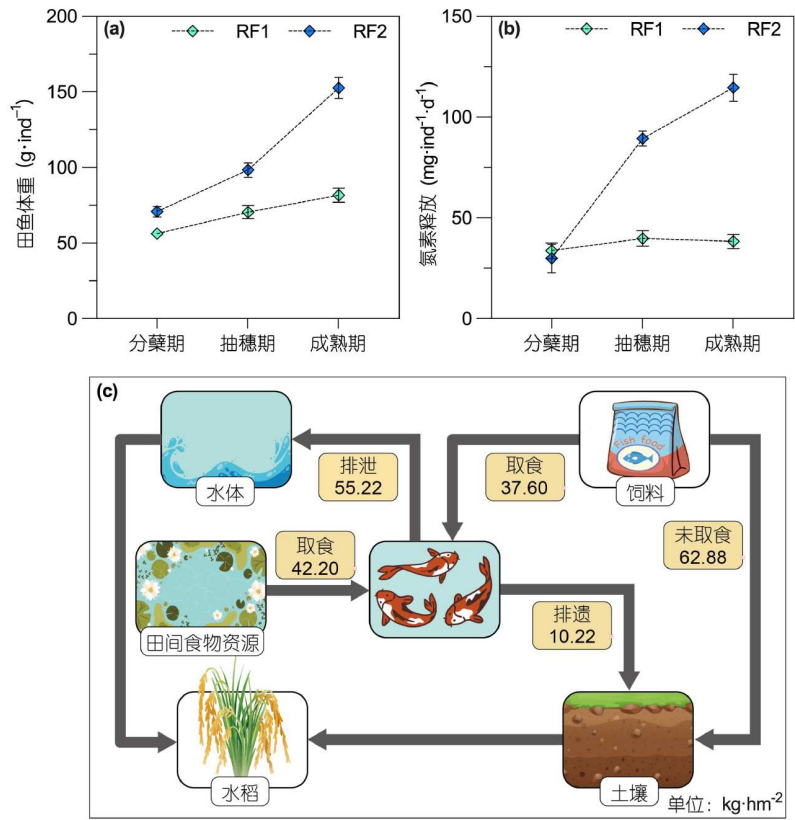


图 3 稻鱼共作系统的氮素循环. (a) 鱼体重增长过程; (b) 鱼释放氮素总量; (c) 一个生长季稻鱼共作系统氮素运转

Figure 3 Nitrogen recycling in the rice-fish coculture system. (a) Weight of fish body. (b) Total nitrogen released from the fish. (c) Quantity of nitrogen transferring in the rice-fish coculture system in a growth season

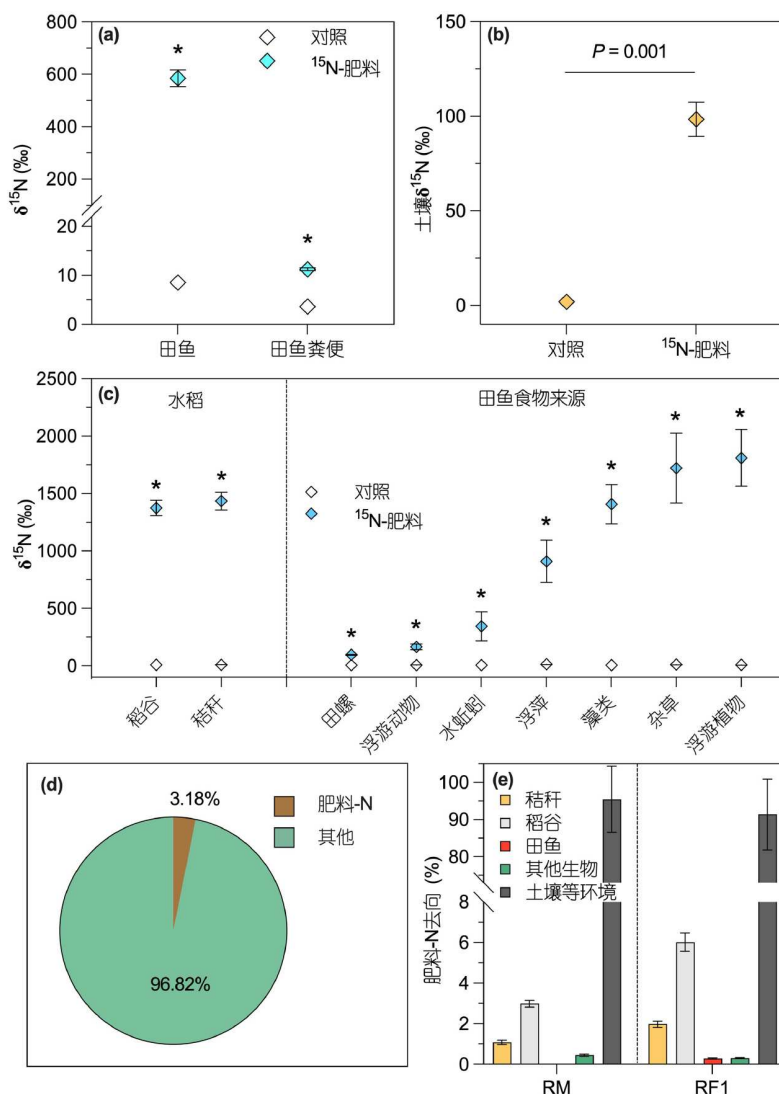


(图3(c)), 在整个稻鱼共生生长季中, 鱼从饲料和田间资源摄入的氮素分别为37.6和42.2 kg hm<sup>-2</sup>; 摄入的食物氮素中, 约18%被鱼同化、82%以排泄物的形式排出; 鱼排出的总氮素中, 约16%通过排遗进入土壤, 84%通过排泄进入稻田水体; 进入稻田环境(土壤和水体)的这部分氮素, 可以被水稻直接吸收利用。

## 2.4 肥料氮和饲料氮的流向

同位素示踪实验表明, 与无肥料-<sup>15</sup>N标记的对照处理相比, 肥料-<sup>15</sup>N处理的鱼, 其体内和排泄物的 $\delta^{15}\text{N}$ 值

显著增加(鱼体内:  $F=33.551$ ,  $P=0.004$ ; 鱼排泄物:  $F=27.869$ ,  $P=0.03$ ; 图4(a)); 稻鱼共作肥料-<sup>15</sup>N处理, 试验结束后表层土壤 $\delta^{15}\text{N}$ 值比对照显著提高( $F=71.072$ ,  $P=0.001$ ; 图4(b)); 稻田其他生物体内的 $\delta^{15}\text{N}$ 值也显著高于对照( $P<0.05$ ; 图4(c)). 进一步分析表明, 稻鱼共生无饲料投喂处理, 在收获期鱼体内氮素总量3.18%来自肥料氮(即肥料氮的贡献率)(图4(d)); 稻鱼共作系统中, 输入的肥料氮中, 有8.00%被水稻吸收, 0.29%被鱼利用, 0.30%被田间其他生物吸收利用, 剩余91.41%存留在土壤和稻田水环境中(图4(e)).



**图 4** 肥料氮在水稻单作系统和稻鱼共作系统的归趋. (a) 肥料-<sup>15</sup>N标记处理和对照中田鱼和田鱼粪便的 $\delta^{15}\text{N}$ 值; (b) 肥料-<sup>15</sup>N标记处理和对照中土壤的 $\delta^{15}\text{N}$ 值; (c) 肥料-<sup>15</sup>N标记处理和对照中稻谷、秸秆、田间其他生物的 $\delta^{15}\text{N}$ 值; (d) 鱼体内来自肥料氮占总氮的比例; (e) 肥料氮的去向

**Figure 4** The fate of fertilizer-nitrogen (N) in rice monoculture and rice-fish coculture systems. (a)  $\delta^{15}\text{N}$  value of fish body and fish feces in the fertilizer-<sup>15</sup>N labelled treatment and control. (b) Soil  $\delta^{15}\text{N}$  value in the fertilizer-<sup>15</sup>N labelled treatment and control. (c)  $\delta^{15}\text{N}$  value of rice grain and straw, and other organisms in the <sup>15</sup>N labelled treatment and control. (d) Proportion of fertilizer-derived N relative to total N content in fish body. (e) Fate of fertilizer-N



同样, 与无饲料- $^{15}\text{N}$ 标记的对照处理相比, 饲料- $^{15}\text{N}$ 处理的水稻秸秆和谷粒中的 $\delta^{15}\text{N}$ 值显著增加(秸秆:  $F=104.437$ ,  $P=0.001$ ; 稻谷:  $F=97.261$ ,  $P=0.001$ ; 图5(a)); 稻鱼共作饲料- $^{15}\text{N}$ 处理, 试验结束后表层土壤 $\delta^{15}\text{N}$ 值也比对照显著提高( $F=24.719$ ,  $P=0.008$ ; 图5(b)). 进一步分析表明, 在收获期, 稻谷和秸秆体氮素总量来自饲料氮分别占10.05%和11.05%(即饲料氮的贡献率)(图5(c)); 输入的饲料氮, 15.07%被鱼利用, 10.54%被水稻利用(稻谷+秸秆), 1.26%被田间其他生物利用, 剩余72.12%存留在土壤和稻田水环境中(图5(d)).

### 3 讨论

农业系统如何利用物种多样性产生“超产效应”(overyielding)的关键环节之一, 是合理配置种植或养殖的生物类群, 包括物种选择、间套作系统的空间配置、复合种养系统的物种的种养比例等<sup>[11,15,17,19]</sup>. 我国传统稻鱼共生系统鱼的产量较低( $150\sim 300\text{ kg hm}^{-2}$ ), 鱼以取食稻田天然饵料为主或仅投入少量农家饲料<sup>[14]</sup>. 如何提升传统稻鱼共生系统鱼的生产力而不降低水稻产量并且对环境不造成负面影响, 一直受到持

续关注<sup>[21,28-30]</sup>. 例如, Hu等的研究表明, 稻鱼共作系统水稻产量保持稳定的鱼产量上限阈值为 $2.106\text{ t hm}^{-2}$  (95% CI:  $2.101\sim 2.112$ )<sup>[21]</sup>; 蔡淑芳等<sup>[29]</sup>的整合分析也指出, 稻鱼共生的产量效应受鱼苗投放密度的影响, 适当投放密度下稻鱼共生才能保持水稻稳产或增产. 本研究的区域取样分析表明, 鱼产量在 $0.5\sim 1.0\text{ t hm}^{-2}$ 范围, 稻鱼共作系统的水稻产量与所在区域的水稻单作平均产量均无显著差异(图1(a)); 成对取样(稻鱼共作系统vs水稻单作系统)研究也表明, 稻鱼共作的水稻产量与水稻单作系统的差异不显著(图1(b)). 长期定位试验中, 虽然鱼目标产量为 $0.30\text{ t hm}^{-2}$ 的处理(RF2)与水稻单作处理(RM)的水稻产量无显著差异, 但鱼目标产量为 $0.75\text{ t hm}^{-2}$ 的处理(RF2)和 $1.5\text{ t hm}^{-2}$ 的处理(RF3和RF4), 其水稻产量显著高于水稻单作处理(RM)和鱼目标产量为 $0.30\text{ t hm}^{-2}$ 的处理(RF2)(图1(c)). 综合本研究的区域样本、成对样本和田间试验结果可见, 鱼目标产量在 $0.30\sim 1.5\text{ t hm}^{-2}$ 范围内, 稻鱼共作系统能保持水稻产量稳定或提高水稻产量. 从种间互惠的角度看, 稻鱼共作系统中, 水稻与鱼的相互作用效应与鱼的养殖密度(单位面积的个体数量)

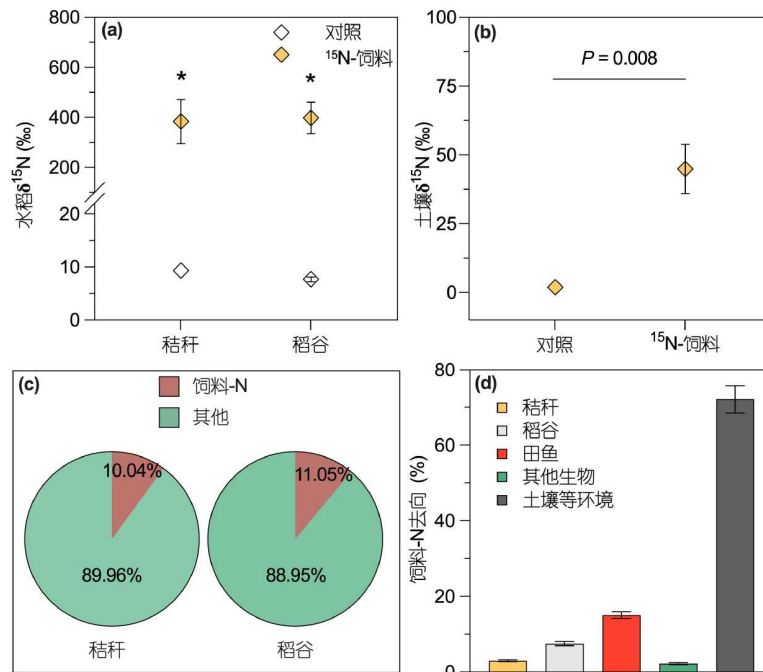


图5 饲料氮在稻鱼共作系统的归趋. (a) 饲料- $^{15}\text{N}$ 标记处理和对照中稻谷和秸秆的 $\delta^{15}\text{N}$ 值; (b) 饲料- $^{15}\text{N}$ 标记处理和对照中土壤的 $\delta^{15}\text{N}$ 值; (c) 稻谷和秸秆来自饲料氮占总氮的比例; (d) 饲料氮的去向

Figure 5 The fate of fish feed-nitrogen (N) in the rice-fish coculture system. (a)  $\delta^{15}\text{N}$  value of rice grain and straw in the feed- $^{15}\text{N}$  labelled treatment and control. (b) Soil  $\delta^{15}\text{N}$  value in the feed- $^{15}\text{N}$  labelled treatment and control. (c) Proportion of fish feed-derived N relative to total N content in rice grain and straw. (d) Fate of fish feed-N

密切相关. 养殖密度过低, 其作用效应(如对病虫害的取食和干扰抑制、对水稻生长的促进)不显著; 养殖密度过高, 频繁的鱼活动直接干扰到水稻的返青分蘖建群和水稻生长<sup>[14,19]</sup>. 此外, 养殖密度提高, 饲料用量相应增加, 过多的氮素停留在土壤可能导致水稻徒长和群体郁闭, 最终影响水稻产量. 因此, 从水稻生产的角度, 稻鱼共生系统鱼养殖产量存在一个合适的范围(即产量下限阈值和上限阈值), 而这一范围仍需更多的研究确定和证实.

对自然生态系统的大量研究表明, 不同物种之间对氮素等养分的利用存在差异, 多物种共存可互补利用土壤氮素, 从而对生态系统氮素循环产生影响<sup>[31-37]</sup>; 农业系统研究也表明, 作物种类的组成和配置方式亦会影响到农业系统氮磷等养分循环的路径和归趋<sup>[11,38,39]</sup>. 本研究的稻鱼共作系统vs水稻单作系统成对样本中, 稻鱼系统的肥料氮输入虽然比水稻单作系统平均降低23%(图1(c)), 但其土壤碳氮含量却均显著提高, 土壤碳氮比例保持稳定(图2(a)); 田间试验也表明, 鱼目标产量为 $1.5 \text{ t hm}^{-2}$ 处理(RF3)的土壤总氮含量, 与相同目标产量但肥料氮减少20%的处理(RF4)无显著差异, 土壤氮含量保持仍持续稳定(图2(b)), 这些研究结果与鱼对氮素的运转以及水稻和鱼对氮素的互补利用有关. 与水稻单作系统相比, 稻鱼共生系统输入的两种氮素(即化肥氮和饲料氮), 其循环路径和归趋由于水稻和鱼的共存而发生了改变. 例如, 在肥料- $^{15}\text{N}$ 流向实验中, 田间的一些生物类群吸收了水体和土壤中积累的化肥氮, 通过鱼的取食活动进入鱼体内(图4(a)). 有研究表明, 稻田中浮萍以及水生植物对土壤和水体环境中氮素的吸收可以有效减少化肥氮素随水体的流失<sup>[40-45]</sup>. 在本研究中, 稻鱼系统栖息有丰富的生物类群(如藻类、浮萍、杂草、浮游植物、水蚯蚓、田螺、浮游动物)(表S3), 这些生物类群均能吸收、积累化肥氮(图4(c)); 而稳定性同位素 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 分析也表明, 这些生物类群也是鱼食物来源部分(图S3); 基于稳定性同位素 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 对鱼食源组成的分析进一步表明, 在没有饲料投入情况下, 鱼食物100%来自田间资源(表1); 但即使有饲料投喂, 鱼食物组成中仍有46.70%来自稻田生长的食物资源(表1), 而这些田间生物均能吸收稻田水土环境中的氮素. 可见, 稻鱼共生系统中鱼的取食活动使得输入的肥料氮得到多层利用.

我们的饲料- $^{15}\text{N}$ 流向实验也表明, 未被鱼取食和同化利用的饲料氮有10.54%被水稻吸收利用(图5(a),

图5(c)). 在水产动物养殖单一化的池塘系统中, 未被水产动物取食的残余饲料氮和水产动物的排泄物等则常常积累在池塘环境中, 从而更易带来水体富营养化的风险<sup>[40-43]</sup>. 而在稻鱼共作系统, 一方面, 未被鱼同化利用的饲料和田间食物主要以铵态氮的形式排泄到稻田, 可直接被水稻吸收利用; 另一方面随排遗(粪便)释放出来的氮素以有机态氮的形式储存在土壤, 增加了土壤氮素含量(图3(c)). 我们的田间试验观测还发现, 随着鱼的增长, 从鱼体内释放的氮素逐渐增加(图3(b)), 鱼取食等生命活动过程驱动了氮的循环利用, 可为水稻生长持续提供氮素, 也对稻田系统起到持续施肥效应<sup>[46]</sup>, 维持了土壤氮素稳定.

然而, 对稻鱼共作系统氮素运转的分析表明, 输入的饲料氮, 由于鱼未能完全取食以及生命活动过程的排泄, 部分氮素仍停留在稻田环境(土壤和水体)(图3(c)); 我们的同位素 $^{15}\text{N}$ 标记实验也表明, 稻鱼共作系统输入的肥料- $^{15}\text{N}$ 和饲料- $^{15}\text{N}$ , 在一个生长季结束(即水稻和鱼收获后), 仍有91.41%肥料- $^{15}\text{N}$ 和72.12%肥饲料- $^{15}\text{N}$ 存留在土壤和水体环境中(图4(e), 图5(d)). Wu<sup>[47]</sup>和Hu等人<sup>[48]</sup>通过田间试验比较研究了不同鱼产量的稻鱼共作系统其N素输入输出平衡及其利用率, 发现鱼产量在 $0.75\sim 2.25 \text{ t hm}^{-2}$ 范围, 输入的N素中有32.58%~41.69%存留在稻田环境; 这些结果与本研究的微区同位素 $^{15}\text{N}$ 示踪实验有差异, 可能是因为本研究微区实验中, 水稻和鱼生物量较小, 导致估算结果偏高. 毋庸置疑, 存留在稻田的氮素是否带来水体面源污染风险、是否增加氨和氧化亚氮( $\text{N}_2\text{O}$ )等排放到大气, 值得关注和评估. 已有研究表明, 稻鱼共作系统田鱼养殖产量 $>1.5 \text{ t hm}^{-2}$ , 水体氮磷浓度带来的面源污染风险呈增大趋势; 但稻鱼共作系统有关氮排放( $\text{N}_2\text{O}$ 、氨气等)仍缺乏深入研究.

氮素在稻鱼共生系统中的存留和积累, 预示着集约化的稻鱼共生系统需建立新的氮素管理策略. 例如, 鱼养殖产量较高的稻鱼共作系统, 随着生产年限的增加, 肥料氮的输入应逐渐降低; 根据水稻种植与鱼养殖的密度配比来调控肥料氮与饲料氮的输入比例, 降低氮素总输入量; 根据鱼对饲料取食后的残留动态调整饲料的投喂策略等. 然而, 这些策略的建立均需要进一步研究和探讨.

## 4 结论

本研究通过区域取样、成对取样(稻鱼共作vs水稻单作)、长期田间试验和稳定性同位素 $^{15}\text{N}$ 示踪实验的

研究表明, 稻鱼共生系统鱼产量水平在 $0.3\sim 1.5\text{ t hm}^{-2}$ 的范围内, 在肥料氮的输入降低20%的情况下, 水稻产量和土壤总氮含量可持续稳定。稻鱼共生系统中, 输入的肥料氮和饲料氮可被鱼取食和被水稻以及栖息于稻田的其他生物类群利用, 而鱼通过取食饲料和田间生物资源过程中, 部分未被鱼同化的氮素通过排泄(铵和尿素)和排遗(有机质)的方式归还土壤。鱼驱动稻田的氮素运转促进了水稻和鱼对肥料氮和饲料氮互补利用,

输入的肥料- $^{15}\text{N}$ 中有0.29%被鱼利用, 而输入的饲料- $^{15}\text{N}$ 中有10.54%被水稻利用。稻鱼共生系统经历一个生长周期后有72.12%的饲料- $^{15}\text{N}$ 存留在稻田系统, 提高了土壤含氮量, 但有带来面源污染的潜在风险。因此, 建议通过建立新的稻鱼共生系统氮素管理策略(如肥料氮和饲料氮的协同施用、根据鱼对饲料取食后的残留动态调整饲料的投喂强度等), 以保障稻鱼共生系统的可持续发展。

## 参考文献

- 1 Tilman D, Balzer C, Hill J, et al. Global food demand and the sustainable intensification of agriculture. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108: 20260–20264
- 2 Tilman D, Clark M. Global diets link environmental sustainability and human health. *Nature*, 2014, 515: 518–522
- 3 Pretty J. Intensification for redesigned and sustainable agricultural systems. *Science*, 2018, 362: eaav0294
- 4 Brooker R W, Hawes C, Iannetta P P M, et al. Plant diversity and ecological intensification in crop production systems. *J Plant Ecol*, 2023, 16: rtad015
- 5 Buzhdygan O Y, Petermann J S, Schmid B. Multitrophic biodiversity enhances ecosystem functions, services and ecological intensification in agriculture. *J Plant Ecol*, 2023, 16: rtad019
- 6 Cardinale B J, Palmer M A, Collins S L. Species diversity enhances ecosystem functioning through interspecific facilitation. *Nature*, 2002, 415: 426–429
- 7 Cardinale B J, Duffy J E, Gonzalez A, et al. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 2012, 486: 59–67
- 8 Hector A, Bazeley - White E, Loreau M, et al. Overyielding in grassland communities: testing the sampling effect hypothesis with replicated biodiversity experiments. *Ecol Lett*, 2002, 5: 502–511
- 9 Goudard A, Loreau M. Nontrophic interactions, biodiversity, and ecosystem functioning: an interaction web model. *Am Naturalist*, 2008, 171: 91–106
- 10 Isbell F, Calcagno V, Hector A, et al. High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *Nature*, 2011, 477: 199–202
- 11 Li L, Li S, Sun J, et al. Diversity enhances agricultural productivity via rhizosphere phosphorus facilitation on phosphorus-deficient soils. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104: 11192–11196
- 12 Xie J, Hu L, Tang J, et al. Ecological mechanisms underlying the sustainability of the agricultural heritage rice–fish coculture system. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108: 1381
- 13 Ren W, Hu L, Zhang J, et al. Can positive interactions between cultivated species help to sustain modern agriculture? *Front Ecol Environ*, 2014, 12: 507–514
- 14 Chen X, Tang J, Hu L, et al. Rice-Fish System in Qingtian: Ecology, Conservation and Utilization (in Chinese). Beijing: Science Press, 2021 [陈欣, 唐建军, 胡亮亮, 等. 青田稻鱼共生系统生态学基础及保护与利用. 北京: 科学出版社, 2021]
- 15 Ji Z, Ren M, Ye J, et al. The role of partner species in the crop cocultures: a meta-analysis. *Agric Ecosyst Environ*, 2024, 367: 108992
- 16 Ahmed N, Ward J D, Saint C P. Can integrated aquaculture-agriculture (IAA) produce “more crop per drop”? *Food Sec*, 2014, 6: 767–779
- 17 Schöb C, Engbersen N, López-Angulo J, et al. Crop Diversity Experiment: towards a mechanistic understanding of the benefits of species diversity in annual crop systems. *J Plant Ecol*, 2023, 16: rtad016
- 18 National Fisheries Technology Extension Center, China Society of Fisheries. Full Text of the Report on the Development of China's rice-fishery comprehensive breeding industry (2024) (in Chinese). *China Fisher*, 2024, 8: 12–17 [中国水产技术推广总站, 中国水产学会. 中国稻渔综合种养产业发展报告(2024)全文发布. 中国水产, 2024, 8: 12–17]
- 19 Chen X, Tang J, Hu L, et al. Principle and Practice of Ecological Planting and Breeding Integration (in Chinese). Beijing: China Agricultural Press, 2019 [陈欣, 唐建军, 胡亮亮, 等. 生态型种养结合原理与实践. 北京: 中国农业出版社, 2019]
- 20 Chen X, Hu Z, Zhao L, et al. Progress and prospect on the rice-fish system in Southern China (in Chinese). *J South China Agric Univ*, 2024, 45: 825–835 [陈欣, 胡中元, 赵璐峰, 等. 中国南方地区稻鱼共生系统的研究进展与思考. 华南农业大学学报, 2024, 45: 825–835]
- 21 Hu L, Zhang J, Ren W, et al. Can the co-cultivation of rice and fish help sustain rice production? *Sci Rep*, 2016, 6: 28728

- 22 Cao B, Yu L, Naipal V, et al. A 30 m terrace mapping in China using Landsat 8 imagery and digital elevation model based on the Google Earth Engine. *Earth Syst Sci Data*, 2021, 13: 2437–2456
- 23 Lu R. Methods for Agrochemical Analysis of Soil (in Chinese). Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 1999 [鲁如坤. 土壤农业化学分析方法. 北京: 中国农业科技出版社, 1999]
- 24 Zhao L. Effects of Rice-Fish Coexistence on Carbon-Nitrogen and Soil Methane Oxidation in Paddy Ecosystem (in Chinese). Doctor Dissertation. Hangzhou: Zhejiang University, 2022 [赵璐峰. 稻鱼共生对稻田系统碳氮及土壤甲烷氧化的影响. 博士学位论文. 杭州: 浙江大学, 2022]
- 25 Haines E B, Montague C L. Food sources of estuarine invertebrates analyzed using  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  ratios. *Ecology*, 1979, 60: 48–56
- 26 Guo L, Sun C, Ren W, et al. Meta-analysis of stable carbon and nitrogen isotopic enrichment factors for aquatic animals (in Chinese). *Chin J Appl Ecol*, 2016, 27: 601–610 [郭梁, 孙翠萍, 任伟征, 等. 水生动物碳氮稳定同位素富集系数的整合分析. 应用生态学报, 2016, 27: 601–610]
- 27 Phillips D L, Gregg J W. Source partitioning using stable isotopes: coping with too many sources. *Oecologia*, 2003, 136: 261–269
- 28 Frei M, Becker K. Integrated rice-fish culture: coupled production saves resources. *Nat Resour Forum*, 2005, 29: 135–143
- 29 Cai S, Huang X, Huang H, et al. Effects of rice-fish coculture on rice yield: a meta-analysis (in Chinese). *Acta Hydrobiol Sin*, 2022, 46: 1924–1931 [蔡淑芳, 黄献光, 黄惠珍, 等. 稻鱼共作对水稻产量效应的Meta分析. 水生生物学报, 2022, 46: 1924–1931]
- 30 Ji Z, Zhao L, Zhang T, et al. Coculturing rice with aquatic animals promotes ecological intensification of paddy ecosystem. *J Plant Ecol*, 2023, 16: rtad014
- 31 Pugnaire F I, Haase P, Puigdefabregas J. Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology*, 1996, 77: 1420–1426
- 32 Urabe J, Elser J J, Kyle M, et al. Herbivorous animals can mitigate unfavourable ratios of energy and material supplies by enhancing nutrient recycling. *Ecol Lett*, 2002, 5: 177–185
- 33 Hooper D U, Dukes J S. Overyielding among plant functional groups in a long-term experiment. *Ecol Lett*, 2004, 7: 95–105
- 34 Isbell F I, Polley H W, Wilsey B J. Biodiversity, productivity and the temporal stability of productivity: patterns and processes. *Ecol Lett*, 2009, 12: 443–451
- 35 Ramiro R S, Pollitt L C, Mideo N, et al. Facilitation through altered resource availability in a mixed-species rodent malaria infection. *Ecol Lett*, 2016, 19: 1041–1050
- 36 Baert J M, Eisenhauer N, Janssen C R, et al. Biodiversity effects on ecosystem functioning respond unimodally to environmental stress. *Ecol Lett*, 2018, 21: 1191–1199
- 37 Tilman D, Wedin D, Knops J. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature*, 1996, 379: 718–720
- 38 Wang Z, Bao X, Li X, et al. Intercropping maintains soil fertility in terms of chemical properties and enzyme activities on a timescale of one decade. *Plant Soil*, 2015, 391: 265–282
- 39 Zhang W, Xu W, Ahanbieke P, et al. Competition for  $^{15}\text{N}$ -labeled nitrogen in a jujube tree (*Zizyphus jujuba* Mill.)/wheat (*Triticum aestivum* L.) agroforestry system in northwestern China. *Agro For Syst*, 2019, 93: 2097–2110
- 40 Liu D, Fan L, Wang Q, et al. The aerobic denitrification characteristics of *Paracoccus denitrificans* and its nitrogen control for aquaculture water (in Chinese). *J Agro-Environ Sci*, 2012, 31: 2249–2255 [刘道玉, 范立民, 王琼, 等. 脱氮副球菌的好氧反硝化特性及对养殖水体中氮素的控制. 农业环境科学学报, 2012, 31: 2249–2255]
- 41 Mook W T, Chakrabarti M H, Aroua M K, et al. Removal of total ammonia nitrogen (TAN), nitrate and total organic carbon (TOC) from aquaculture wastewater using electrochemical technology: a review. *Desalination*, 2012, 285: 1–13
- 42 Zhang Q, Achal V, Xu Y, et al. Aquaculture wastewater quality improvement by water spinach (*Ipomoea aquatica* Forsskal) floating bed and ecological benefit assessment in ecological agriculture district. *Aquacultural Eng*, 2014, 60: 48–55
- 43 Zhang J, Hu L, Ren W, et al. Rice-soft shell turtle coculture effects on yield and its environment. *Agr Ecosyst Environ*, 2016, 224: 116–122
- 44 Ran N, Agami M, Oron G. A pilot study of constructed wetlands using duckweed (*Lemna gibba* L.) for treatment of domestic primary effluent in Israel. *Water Res*, 2004, 38: 2241–2248
- 45 Li H, Chen Y, Liang X, et al. Influence of duckweed on N conversion and dissolved N in floodwater after urea application into paddy field (in Chinese). *J Soil Water Conserv*, 2006, 20: 92–94 [李华, 陈英旭, 梁新强, 等. 浮萍对稻田田面水中氮素转化与可溶性氮的影响. 水土保持学报, 2006, 20: 92–94]
- 46 Oehme M, Frei M, Razzak M A, et al. Studies on nitrogen cycling under different nitrogen inputs in integrated rice-fish culture in Bangladesh. *Nutr Cycl Agroecosyst*, 2007, 79: 181–191
- 47 Wu X. The Utilization of Nutrients in Rice-Fish Coculture System (in Chinese). Master Dissertation. Hangzhou: Zhejiang University, 2012 [吴雪. 稻鱼系统养分循环利用研究. 硕士学位论文. 杭州: 浙江大学, 2012]
- 48 Hu L, Ren W, Tang J, et al. The productivity of traditional rice-fish co-culture can be increased without increasing nitrogen loss to the environment. *Agr Ecosyst Environ*, 2012, 177: 28–34



- 49 Zhang T, Guo L, Zhao L, et al. Characteristics of nitrogen and phosphorus in the field water under integrated rice-fish farming systems (in Chinese). *J Zhejiang Univ (Agric Life Sci)*, 2025. doi: 10.3785/j.issn.1008-9209.2024.11.211 [章涛杰, 郭梁, 赵璐峰, 等. 稻渔复合种养系统稻田水体氮磷特征. *浙江大学学报(农业与生命科学版)*, 2025. doi: 10.3785/j.issn.1008-9209.2024.11.211]

## 补充材料

方法1 稻鱼共生系统长期定位试验过程

方法2 肥料氮和饲料氮同位素标记微区实验过程

表S1 120个稻鱼共生系统经营主体所在的县(市)或地区水稻产量的数据来源

表S2 稻鱼共生系统长期定位试验处理

表S3 肥料氮和饲料氮同位素标记微区实验处理

表S4 稻鱼系统可作为鱼食物的田间资源

图S1 中国南方地区稻鱼共生系统样点和水稻单作与稻渔共生系统成对样点分布

图S2 鱼产量样点分布情况

图S3 鱼食物资源和田鱼的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值

本文以上补充材料见网络版csb.scichina.com. 补充材料为作者提供的原始数据, 作者对其学术质量和内容负责.

Summary for “稻鱼共生系统产量和土壤氮素可持续机理”

## Mechanisms underlying the sustainability of yields and soil nitrogen in the rice-fish system

Lufeng Zhao<sup>1</sup>, Liang Guo<sup>1</sup>, Liangliang Hu<sup>1</sup>, Taojie Zhang<sup>1</sup>, Ranxin Dai<sup>1</sup>, Zijun Ji<sup>1</sup>, Junlong Ye<sup>1</sup>, Lei He<sup>1</sup>, Jianjun Tang<sup>1</sup>, Jiaen Zhang<sup>2</sup> & Xin Chen<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup> College of Life Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China

<sup>2</sup> College of Natural Resources and Environment, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China

\* Corresponding author, E-mail: [chen-tang@zju.edu.cn](mailto:chen-tang@zju.edu.cn)

The practice of raising cyprinid fish alongside rice in paddy fields (i.e., the rice-fish coculture system) has a long history in China and has contributed to sustainable local food production. With the development of modern intensive agriculture, a key challenge is how to improve fish yields in traditional rice-fish coculture systems without compromising rice productivity and causing negative environmental impacts. In this study, we conducted regional-scale farm and field surveys, and a long-term field experiment to evaluate rice yields, fertilizer-nitrogen (N) use, soil organic carbon (C) content, and soil total N levels under rice-fish coculture systems with various fish yield levels. Using the  $\delta^{15}\text{N}$  stable isotope method, we designed a micro-plot field experiment to assess how fertilizer-N and fish feed-N are recycled and utilized by rice, fish, and associated organisms within the rice paddy ecosystem. The regional-scale farm survey revealed that rice yields in rice-fish coculture systems with three distinct fish yield levels ( $<0.5$ ,  $0.50\text{--}1.0$ ,  $>1.0\text{ t hm}^{-2}$ ) showed no significant difference compared to the average rice yields from local monoculture rice farms. Paired comparisons of rice monoculture and rice-fish coculture systems demonstrated that rice-fish cocultures achieved an average fish yield of  $0.99\pm0.07\text{ t hm}^{-2}$ , while maintaining rice yields comparable to those of corresponding rice monoculture systems. Rice-fish cocultures exhibited a significant reduction of fertilizer-N inputs while maintaining significantly higher soil organic C and total N contents compared to rice monoculture systems. The long-term field experiment demonstrated that rice-fish coculture systems achieving fish yields of  $0.75\text{ t hm}^{-2}$  and  $1.5\text{ t hm}^{-2}$  produced significantly higher rice yields compared to both rice monocultures and rice-fish cocultures with lower fish yields (about  $0.3\text{ t hm}^{-2}$ ). Furthermore, in rice-fish cocultures with a target fish yield of  $1.5\text{ t hm}^{-2}$  and fish-feed supply of  $2.54\text{ t hm}^{-2}$ , rice productivity and soil total N remained stable even when fertilizer-N application was reduced by 20%. The stable isotope  $\delta^{15}\text{N}$  tracer experiment showed that fish utilized 0.29% of the fertilizer- $^{15}\text{N}$ , while rice utilized 10.54% of the feed- $^{15}\text{N}$ . A diet analysis of the fish based on stable isotopes  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  further revealed that 46.68% of the fish's food sources originated from the paddy field, even though fish feed was supplied. The fish foraged on and transformed the nitrogen (N) from the supplied feed and natural food resources. A portion of the N from these food sources was released by the fish into the paddy fields, where it was utilized by rice plants and other organisms. Thus, N in the paddy ecosystem can be used complementary by rice and fish. The stable isotope  $\delta^{15}\text{N}$  tracer experiment also showed that 72.12% of feed- $^{15}\text{N}$  remained in the rice field at harvest, indicating potential risk of non-point source pollution arising from rice-fish coculture. Our results suggest that understanding how the rice-fish coculture system performs guide strategies to improve the sustainability of this system.

**rice-fish system, rice yield, fish yield, fish food components, soil total nitrogen, nitrogen complementary use**

doi: [10.1360/TB-2024-1319](https://doi.org/10.1360/TB-2024-1319)