

洱海浮游桡足类群落结构对季节性休渔的响应*

赵萍萍¹ 卫志宏² 吴秋婷¹ 韩博平¹ 林秋奇^{1**}

(¹暨南大学水生生物研究所 广州 510632)

(²洱海湖泊研究中心 大理 671000)

摘要 为了解洱海浮游桡足类群落结构的季节动态特征,于2009年2~11月对洱海浮游桡足类进行逐月采样.结果显示:洱海浮游桡足类生物量的季节性分布呈“双峰型”,峰值分别出现在休渔期中期和捕鱼期中期.在休渔期中期,桡足类以杂食性的剑水蚤 *Mesocyclops dissimilis* 为优势种;在捕鱼期中期,则以滤食性的哲水蚤舌状叶镖水蚤为优势种.季节性休渔不仅导致鱼类对桡足类的捕食压力出现季节性变化,而且通过影响枝角类的群落结构,改变枝角类对桡足类的竞争压力.在相对较低的捕食压力和较大的食物竞争压力影响下,桡足类以杂食性的剑水蚤为优势类群;在相对较大的捕食压力和较低的食物竞争压力下,以滤食性的哲水蚤为优势类群.图8 参30

关键词 洱海;浮游桡足类;季节性休渔;群落结构

CLC Q178.513 (274)

Response of Planktonic Copepods to Seasonal Fishing Moratorium in Erhai Lake, Yunnan, China*

ZHAO Pingping¹, WEI Zhihong², WU Qiuting¹, HAN Boping¹ & LIN Qiuqi^{1**}

(¹Institute of Hydrobiology, Jinan University, Guangzhou, 510632, China)

(²Research Center of Lake Erhai, Dali 671000, Yunnan, China)

Abstract Copepods were sampled monthly from February to November in 2009 in a subtropical plateau lake, Erhai, Yunnan, China, in which a moratorium on spring and early summer fishing was imposed by local government, in order to investigate the seasonal dynamics of Copepod community. The biomass of Copepods showed a bimodal seasonal distribution, the first peak in the mid fishing moratorium and the second peak in the mid fishing season. The omnivorous cyclopoid *Mesocyclops dissimilis* was dominated in the mid fishing moratorium, while a filter-feeding calanoid *Phyllodiaptomus tunguidus* was dominated in the mid fishing season. The seasonal fishing moratorium affected not only the predation pressure from fish on copepods, but also changed the competitive pressure from Cladocera on copepods by influencing the community structure of Cladocera. Under low predation pressure but high food-competitive pressure, the dominant species of copepods were omnivorous cyclopoids, while under high predation pressure and low food-competitive pressure, the filter-feeding calanoid took over in dominance. Fig 8, Ref 30

Keywords Erhai Lake; Copepoda; seasonal fishing moratorium; community structure

CLC Q178.513 (274)

桡足类是淡水浮游动物的主要类群之一,是连接食物链“上行效应”和“下行效应”的关键因子之一;其群落动态受温度、光照、水力滞留时间等非生物因素和捕食、竞争等生物因素的影响,通常认为在淡水生态系统中,生物之间的相

互作用是其群落动态的关键因素^[1~4],而在热带亚热带水体中,捕食是影响浮游动物群落结构的决定性因素^[5].由于食物生态位的重叠,桡足类与枝角类存在着食物竞争关系^[6~7].在捕食压力较低的温带水体中,枝角类通常以溞属各种类为优势,溞属各种类在与其它浮游动物的食物竞争都能取得绝对优势;相反,在捕食压力较大的水体中,浮游动物通常以小型枝角类、桡足类或轮虫为优势^[8~10].在桡足类群落内,也同时存在着食物竞争和捕食与被捕食的关系.多数哲水蚤种类主要以藻类为食;剑水蚤大部分种类在无节幼体阶段以藻类为食,在桡足幼体晚期和成体阶段则为杂食性,可以捕食哲水蚤的无节幼体、轮虫和小型枝角类^[11~14].由于食性、游泳行

收稿日期: 2011-09-23 接受日期: 2011-11-18

*国家科技重大专项 (No. 2009ZX07105-01-001) 和教育部博士点基金新老教师项目 (No. 20094401120009) 资助 Supported by the Special Key Scientific & Technological Project of China (No. 2009ZX07105-01-001) and the Doctor Foundation of Ministry of Education of China (No. 20094401120009)

**通讯作者 Corresponding author (E-mail: tlinqq@jnu.edu.cn)

为等不同, 哲水蚤和剑水蚤对水体营养水平和捕食压力变化的响应是不同的. 一般来讲, 随着水体营养水平的上升, 剑水蚤的优势度逐渐上升, 并最终成为优势类群; 而在捕食压力主要来自滤食性鱼类的水体中, 哲水蚤比较容易成为优势类群^[15-16].

洱海是我国云贵高原上的第二大淡水湖泊, 属澜沧江水系, 位于大理白族自治州中心 (18°10'~20°10'N, 108°37'~111°03'E), 平均水深11.1 m, 容积 $2.79 \times 10^9 \text{ m}^3$. 作为当地渔业发展基地, 为了提高渔业产量, 于2004年开始实行全湖季节性休渔, 每年的2~6月为休渔期. 季节性休渔对大型枝角类桡形蚤的季节性动态产生了重大的影响. 在休渔期的早期, 由于水温较低, 鱼类对大型枝角类的捕食压力也相对较低, 浮游动物群落以桡形蚤占优势. 随着水温的上升, 鱼类捕食压力的增大, 桡形蚤的优势度逐渐下降, 并在休渔期末期从水柱中消失. 桡形蚤种群的季节性动态变化导致其对桡足类的食物竞争压力也出现明显的季节性变化. 面对竞争压力的季节性变化, 桡足类是如何响应的? 与此同时, 季节性休渔导致的捕食压力的季节性变化对桡足类群落结构又能产生怎样的影响? 本研究通过调查分析洱海桡足类群落结构的季节动态, 以探讨桡足类群落结构对季节性休渔的响应特征.

1 材料与方法

于2009年2~11月对洱海轮虫进行了月际采样 (6月份样品丢失), 共设置7个采样点, 具体位置详见图1. 定性样品用113 μm 浮游生物网于水平方向和垂直方向拖取; 定量样品用10 L采水器采集, 从表层开始每隔1 m采至底层, 并当场用38 μm 浮游生物网过滤. 定性和定量样品都用5%的福尔马林固定.

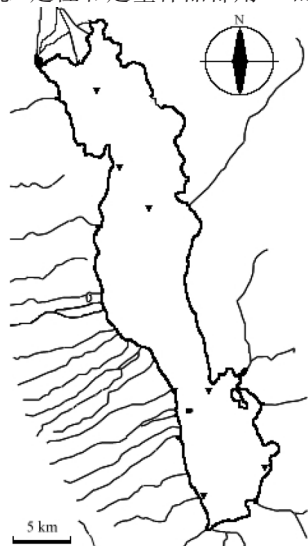


图1 洱海采样点分布图

Fig. 1 The sketch map of the Erhai Lake showing the sampling sites

在显微镜和解剖镜下进行种类鉴定和计数. 桡足类成体和幼体生物量 (湿重) 根据浮游动物体积近似计算公式^[17], 测定桡足类的体长、体宽以计算每个个体体积, 并认为浮游动物密度与水相同, 从而得出每个个体的湿重, 最后计算桡足类的生物量. 其他数据由洱海湖泊研究中心提供.

2 结果与分析

在洱海共检测到浮游桡足类4种, 其中哲水蚤2个属2个种: 舌状叶镖水蚤 (*Phyllodiaptomus tunguidus*) 和右突新镖水蚤 (*Neodiaptomus schmackeri*); 剑水蚤2个属2个种: *Mesocyclops dissimilis* 和 *Thermocyclops crassa*.

由图2可见, 洱海浮游动物在绝大多数情况下以枝角类为第一优势类群, 桡足类为第二优势类群. 在休渔期的早中期, 浮游动物以大型枝角类种类——桡形蚤 (*Daphnia galeata*) 和模糊网纹蚤 (*Ceriodaphnia dubia*) 占优势; 休渔期晚期和捕鱼中期, 小型枝角类种类——象鼻蚤 (*Bosmina*) 和盘肠蚤 (*Chydorus*)、方形网纹蚤 (*Ceriodaphnia quadrangula*) 逐渐成为优势种, 桡足类生物量也逐步上升. 大型枝角类桡形蚤生物量在清水期达到最高值, 然后逐渐下降, 并在休渔期的后期从水柱中消失 (图3). 在捕鱼期晚期, 桡足类取代枝角类成为第一优势种.

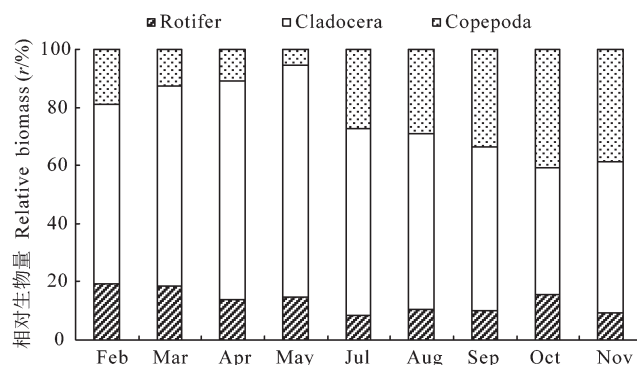


图2 轮虫、枝角类、桡足类相对生物量百分比的季节性变化

Fig. 2 Seasonal variations in relative biomass of rotifers, cladocerans and copepods in the Erhai Lake

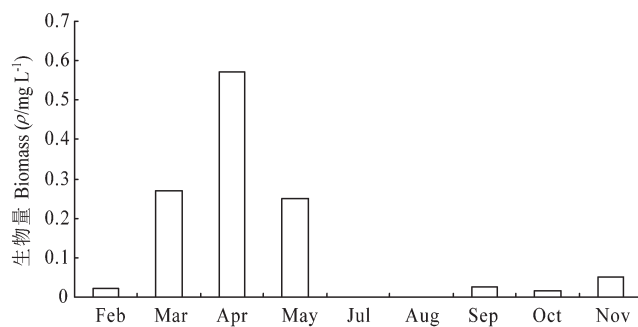


图3 桡形蚤生物量的季节变化

Fig. 3 Seasonal variations in biomass of *Daphnia galeata* in the Erhai Lake

总体而言,桡足类在休渔期晚期和捕鱼期的优势度明显高于休渔期早—中期.桡足类平均生物量变化范围是 $0.008\sim 0.403\text{ mg L}^{-1}$,2月生物量最低,9月生物量达到最大值.桡足类生物量季节变化趋势基本呈现“双峰型”(图4),第一个峰值出现在休渔期中期的4月份,并以*M. dissimilis*为优势,第二个峰值则出现在捕鱼期中期,并以舌状叶镖水蚤为优势(图3).由图5可见,在桡足类3个个体发育阶段中,全年均以成体占优势,但在休渔期中—晚期,成体的优势度相对低于其它季节.*M. dissimilis*生物量的季节性变化趋势与桡足类总生物量相似,呈“双峰型”,第一个峰值同样出现在休渔期中期,而第二个峰值则出现在捕鱼期的早期(图6).*T. crassa*和舌状叶镖水蚤生物量的季节性变化则基本上呈“单峰型”,而且峰值均出现在捕鱼期.但是,*T. crassa*的峰值与*M. dissimilis*的第二个峰值一样,出现在捕鱼期的早期,而舌状叶镖水蚤的峰值出现在捕鱼期的中期(图6).

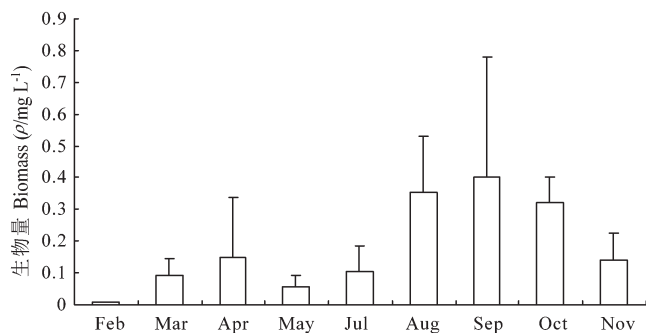


图4 桡足类生物量的季节变化

Fig. 4 Seasonal variations in biomass of copepoda in the Erhai Lake

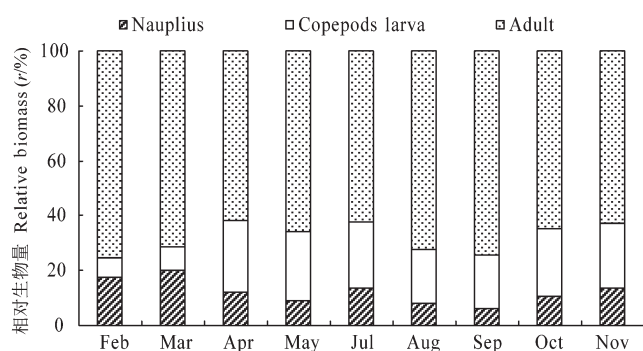


图5 桡足类各生长阶段的季节性变化

Fig. 5 Seasonal changes at different growth phases of copepod

哲水蚤与剑水蚤生物量之比可以反映水体营养水平与捕食压力变化对桡足类群落结构的影响^[15-16].由图7可见,哲水蚤与剑水蚤生物量比的季节性变化非常明显.在休渔期早期,哲水蚤与剑水蚤生物比为1左右,但在休渔期中期和晚期,该比值非常低,只有0.2左右,桡足类以剑水蚤占绝对优势;在捕鱼期,哲水蚤与剑水蚤生物量比持续上升,虽然早期只有0.7左右,但在中期和晚期该比值均远高于1,最高时达

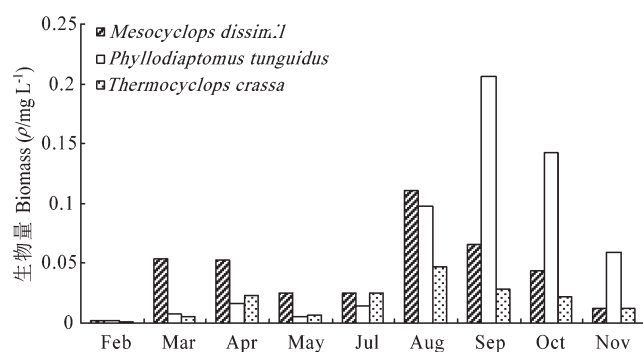


图6 各种类生物量的季节性变化

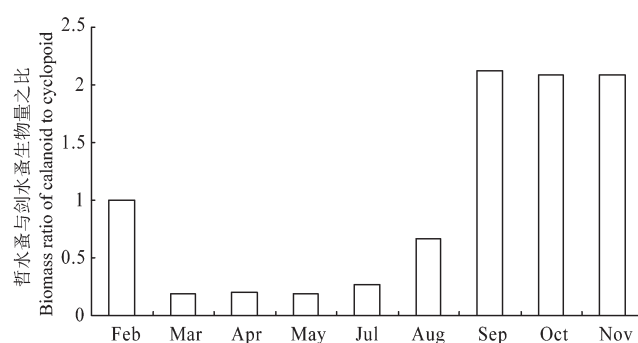
Fig. 6 Seasonal changes in biomass of *Phyllodiaptomus tunguidus*, *Mesocyclops dissimilis* and *Thermocyclops crassa*

图7 哲水蚤和剑水蚤生物量之比的季节性变化

Fig. 7 Seasonal changes of the biomass ratio of calanoid to cyclopoid

2.2左右,哲水蚤占绝对优势.

3 讨论

水温是影响洱海浮游桡足类季节动态变化的一个重要的非生物因素.温度通过影响桡足类的新陈代谢、捕食压力和竞争强度,直接或间接地影响其群落结构变化^[18-19].洱海地处亚热带高原,最高水温只有 $23.8\text{ }^{\circ}\text{C}$,而最低水温为 $11\text{ }^{\circ}\text{C}$ (图8).在冬季,虽然叶绿素浓度明显高于其它季节(图8),

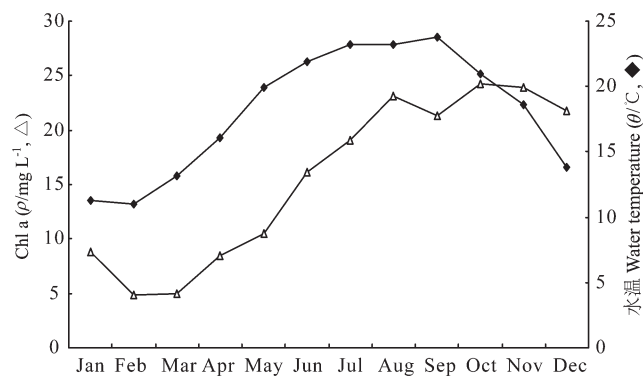


图8 洱海水温和叶绿素a的季节变化

Fig. 8 Seasonal changes in temperature and chlorophyll a concentration in the Erhai Lake

捕食压力和竞争强度均低于其它季节,但是受较低水温的影响,桡足类生长相对比较缓慢,总生物量处于全年最低水平。随着水温的上升,桡足类的生长速率有所升高,但捕食压力和盃形蚤的食物竞争强度也相应增大,桡足类群落结构出现明显的动态变化。

在淡水生态系统中,捕食是影响群落动态、结构以及时空分布变化的重要因素^[1,4],影响浮游动物群落的种类组成、多样性、丰度、生物量水平等各方面,而鱼类常常是淡水生态系统的关键捕食者^[6,20]。洱海的休渔期为每年的2~6月,在2月份时向湖中投放一定规格的鲢、鳙等滤食性鱼类的鱼苗;7月份是捕太湖新银鱼的时期,捕获量约28 kg/hm²;8月份开始,可以捕捞其它鱼类,其中鲢、鳙等滤食性鱼类的捕获量约为89 kg/hm²。季节性休渔以及温度的季节性变化导致鱼类的捕食压力出现明显的季节性变化。根据体积效率假说,在同等耗能的情况下,鱼类优先选择个体大且逃避能力弱的动物为食^[21]。鲢、鳙等滤食性鱼类对浮游动物并没有主动的选择能力,捕食效率主要取决于浮游动物的逃避能力^[22-24]。一般来说,枝角类的逃避能力小于桡足类,更易于被滤食;而在枝角类中,蚤属各种类的逃避能力是比较弱的,易被滤食^[22-24]。在桡足类中,由于游泳行为的不同,哲水蚤逃避滤食性鱼类捕食的能力强于剑水蚤,易于在养殖滤食性鱼类的水体中成为优势桡足类^[25]。太湖新银鱼(*Neosalanx taihuensis* Chen)是一种一年生的小型鱼类,常选择性地捕食盃形蚤和秀体蚤等大型枝角类,同时也可捕食逃避能力相对较强的哲水蚤^[26-28]。洱海自1986年引进太湖新银鱼,1996年分析结果显示轮虫、枝角类和桡足类的全湖平均数量比1982年减少79%,其对浮游动物群落结构的调控作用显著^[29]。盃形蚤作为洱海浮游动物群落的优势种之一,是太湖新银鱼主要的捕食对象,鱼类捕食强度的季节性变化对洱海盃形蚤的季节性动态产生重大的影响,从而使盃形蚤对桡足类的竞争压力产生明显的变化。

研究表明,在捕食压力比较低的温带水体中,枝角类通常以蚤属各种类为优势,而蚤属各种类在与其它浮游动物种类的食物竞争都能取得绝对优势;相反,在捕食压力比较大的水体中,桡足类比较容易成为优势种类^[8-10]。在洱海休渔期的早期,由于水温较低,银鱼等鱼类对盃形蚤的捕食压力相对较低,盃形蚤种群得以增长,并成为优势浮游动物种类(图8)。此时,洱海也相应出现一个清水期,叶绿素a浓度只有清水期出现前的三分之一左右(图7)。在清水期,盃形蚤虽然对桡足类施加了很大的竞争压力,但桡足类仍然在清水期出现一个以中剑水蚤为优势种的小峰值。中剑水蚤是一种杂食性的桡足类种类,桡足幼体晚期及成体均既可以摄食浮游植物,也可以以其它轮虫、小型枝角类和哲水蚤无节幼体为食,所以它可以通过改变食性来应对食物竞争压力,从而

使其种群得以增长,成为桡足类优势种类^[8],并在清水期出现一个峰值。休渔期末期是滤食性鱼类银鱼对浮游动物捕食压力最大的时期,这时一方面水温比较高,另一方面由于不允许开捕,鱼类种群密度处于高峰期。虽然此时盃形蚤已从水柱中消失,枝角类对桡足类的食物竞争压力大为降低,但由于鱼类捕食压力的持续上升,桡足类生物量仍然呈下降趋势。舌状叶镖水蚤是滤食性,在休渔期不仅面对盃形蚤施予的食物竞争压力,而且其成体比较容易被银鱼选择性地捕食,幼体则易被中剑水蚤所捕食^[13,26],在与中剑水蚤和盃形蚤的竞争处于劣势,在整个休渔期生物量一直维持在比较低的水平上。相反,剑水蚤虽然食物浓度高于哲水蚤^[30],但是,中剑水蚤是杂食性,可以通过捕食其它小型浮游动物来降低食物竞争压力,另一方面则又可通过捕食舌状叶镖水蚤的无节幼体来降低舌状叶镖水蚤的生长率^[12],从而导致在休渔期哲水蚤与剑水蚤生物量比远小于1。

在7月份,随着银鱼的被捕捞,银鱼种群数量大幅度下降,银鱼对桡足类的捕食压力也大幅度下降;鲢、鳙等滤食性鱼类的滤食压力则继续上升。但是,桡足类,尤其是哲水蚤逃避滤食性鱼类滤食的能力相对较强,被滤食的压力相对小于其它逃避能力很弱的浮游动物种类,银鱼捕食压力下降幅度很可能大于滤食性鱼类滤食压力的上升幅度。捕食压力和食物竞争压力的下降使得中剑水蚤、温剑水蚤和舌状叶镖水蚤的种群得以迅速增长,并导致桡足类在捕鱼期出现一个峰值,而且其值远高于休渔期的峰值。在捕鱼期,桡足类的被捕食压力主要来自鲢、鳙等滤食性鱼类,而舌状叶镖水蚤逃避被捕食的能力强于中剑水蚤和温剑水蚤,导致了哲水蚤和剑水蚤生物量比高于1。

综上所述,洱海水温的季节动态和季节性休渔引起的捕食压力的季节性变化,对桡足类和枝角类的群落结构均具有一定的调节作用;与此同时,枝角类群落结构的季节动态导致了枝角类对桡足类的食物竞争压力季节性变化明显,并对桡足类群落结构也起到了调节作用。在捕食和竞争的同时影响下,洱海桡足类呈“双峰型”的季节分布模式,在休渔期以杂食性种类——中剑水蚤为优势种类,在捕鱼期以滤食性种类——舌状叶镖水蚤为优势种类。

References

- 1 Brönmark C, Hansson L A. The Biology of Lakes and Ponds. Oxford, New York: Oxford University Press, 2005. 596
- 2 Lin QQ, Duan SS, Hu R, Han BP. Zooplankton distribution in tropical reservoirs, South China. *Intern Rev Hydrobiol*, 2003, **88** (6): 602~613
- 3 Li Y (李莹), Lin QQ (林秋奇), Han BP (韩博平). Comparative analysis of community structures of community structures of planktonic copepods in three large reservoirs, South China. *Ecol Sci* (生态科学),

- 2010, **1**: 22~29
- 4 Wei P (魏鹏), Lin QQ (林秋奇), Hu R (胡韧), Han BP (韩博平), Lin XD (林旭钿), Yang HW (杨浩文), Zhong XY (钟秀英). Water quality and plankton fluctuation in Gaozhou Reservoir. *Chin J Appl Environ Biol* (应用与环境生物学报), 2002, **8** (2): 165~170
 - 5 Iglesias C, Mazzeo N, Meerhoff M, Lcerot G, Clemente JM, Scasso F, Kruk C, Goyenola G, Alonso JG, Amsinck SL. High predation is of key importance for dominance of smallbodied zooplankton in warm shallow lakes: Evidence from lakes, fish enclosures and surface sediments. *Hydrobiologia*, 2011, **667**: 133~147
 - 6 Richman S, Dodson SI. The effect of food quality on feeding and respiration by *Daphnia* and *Diaptomus*. *Limnol Oceanogr*, 1983, **28**: 948~956
 - 7 Sommer U, Sommer F, Santer B, Zöllner E, Jürgens K, Jamieson C, Boersma M, Gocke K. *Daphnia* versus copepod impact on summer phytoplankton: functional compensation at both trophic levels. *Oecologia*, 2003, **135**: 639~647
 - 8 Brooks JL, Dodson SI. Predation, body size, and composition of plankton. *Science*, 1965, **150** (3692): 28~35
 - 9 Dodson SI. Zooplankton competition and predation: an experimental test of the size-efficiency hypothesis. *Ecology*, 1974, **55** (3): 605~613
 - 10 Fernando CH. Zooplankton, fish and fisheries in tropical freshwaters. *Hydrobiologia*, 1994, **272**: 105~123
 - 11 Wang T (望甜). Predation and competition: a study of interspecies interactions of zooplankton communities in Liuxihe Reservoir: [Doctor Degree Dissertation]. Guagnzhou: Jinan University (广州: 暨南大学), 2010, 188
 - 12 Kawabata K. Clearance rate of the cyclopoid copepod *Mesocyclops dissimilis* on the calanoid copepod *Eodiaptomus japonicus*. *Plankton Benthos Res*, 2006, **1** (1): 68~70
 - 13 Kleppel GS. On the diets of calanoid copepods. *Mar Ecol-Progr*, 1993, **99**: 183~195
 - 14 Kerfoot WC. Combat between predatory copepods and their prey: *Cyclops*, *Epischura*, and *Bosmina*. *Limnol Oceanogr*, 1978, **23** (6): 1089~1102
 - 15 Soto D, Hurlbert SH. Short term experiments on calanoid-cyclopoid-phytoplankton interaction. *Hydrobiologia*, 1991, **215**: 83~110
 - 16 Soto D, Hurlbert SH. Long-term experiments on calanoid-cyclopoid interactions. *Ecol Monogr*, 1991, **61** (3): 245~265
 - 17 Zhang ZS (章宗涉), Huang XF (黄祥飞). 淡水浮游生物研究方法. Beijing: Science Press (北京: 科学出版社), 1991. 1358~1362
 - 18 Achenbach L, Lampert M. Effects of elevated temperature on threshold food concentrations and possible competitive abilities of differently sized cladoceran species. *Oikos*, 1997, **79**: 469~476
 - 19 Makino W, Ban S. Response of life history traits to food conditions in a cyclopoid copepod from an oligotrophic environment. *Limnol Oceanogr*, 2000, **45** (2): 396~407
 - 20 Jeppesen E, Lauridsen T, Mitchell SF, Burns CW. Do planktivorous fish structure the zooplankton communities in New Zealand lakes? *New Zealand J Mar & Freshwater Res*, 1997, **31**: 163~173
 - 21 Hall JG, Threlkeld ST, Burns CW. The size-efficiency hypothesis and the size structure of zooplankton communities. *Annu Rev Ecol Syst*, 1976, **7**: 177~208
 - 22 Yang YF (杨宇峰), Huang XF (黄祥飞). The influence of silver carp and bighead on the zooplankton community structure. *J Lake Sci* (湖泊科学), 1992, **4** (3): 78~86
 - 23 Erik B. Food supply and prey selection in planktivorous cyprinidae. *Oecologia*, 1982, **53**: 134~138
 - 24 Thomas MZ, Kerfoot WC. Fish Predation on *Bosmina Longirostris*: Body-size selection versus visibility selection. *Ecology*, 1975, **56**: 232~237
 - 25 Wright DI, O'Brien WJ. The development and field test of a tactical model of the planktivorous feeding of white crappie (*Pomoxis Annularis*). *Ecol Monogr*, 1984, **54** (1): 65~98
 - 26 Liu ZW. Diet of the zooplanktivorous icefish *Neosalanx pseudotaihuensis* Zhang. *Hydrobiologia*, 2001, **459**: 51~56
 - 27 Pang JZ (潘继征), Xiong F (熊飞), Li WC (李文朝), Li AQ (李爱权). Community structure and spatial distribution of crustacean zooplankton in Lake Fuxian, Yunnan, China. *J Lake Sci* (湖泊科学), 2009, **21** (3): 408~414
 - 28 Zhao SY (赵帅营), Han BP (韩博平). Structural analysis of zooplankton community in a large deep oligotrophic reservoir—Xinfengjiang Reservoir, South China. *J Lake Sci* (湖泊科学), 2007, **19** (3): 305~31
 - 29 Wu QL (吴庆龙), Wang YF (王云飞). On the succession of aquatic communities in Erhai Lake. *J Lake Sci* (湖泊科学), 1999, **14** (3): 267~273
 - 30 Hopcroft RR, Roff JC, Chavez FP. Size paradigms in copepod communities: A re-examination. *Hydrobiologia*, 2001, **453/454**: 133~141