



当代  
杰出青年  
科学文库

# 鲢、鳙与藻类 水华控制

谢平 著



科学出版社  
[www.sciencep.com](http://www.sciencep.com)



## 内 容 简 介

本书是一部论述滤食性鱼类——鲢、鳙与藻类水华控制的专著。作者从鲢、鳙的自然分布和向国外的引种历史，鲢、鳙养殖的起源及在中国池塘混养系统中的地位入手，然后过渡到关于用鲢、鳙控制池塘养殖系统、富营养水库及小型人工湖中的藻类以改善水质的国内外的实验研究，并详细地介绍了在武汉东湖用鲢、鳙控制蓝藻水华的成功实践，仔细地分析了国内外关于鲢、鳙的食性及鲢、鳙对藻类消化机制方面的研究，最后，对经典与非经典生物操纵理论的起源、机理、局限性与适用原则、应用前景等进行了深入的探讨和系统的分析。

本书可供水环境、水产、生命科学（植物学、动物学和生态学）等相关领域的研究人员、大专院校师生和管理人员参考。

### 图书在版编目(CIP)数据

鲢、鳙与藻类水华控制/谢平著. —北京: 科学出版社, 2003. 10

(当代杰出青年科学文库)

ISBN 7-03-012271-2

I. 鲢… II. 谢… III. ①鲢—池塘养殖—藻类水华—控制

②鳙—池塘养殖—藻类水华—控制 IV. S965.1

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2003) 第 089733 号

策划编辑: 韩学哲/文案编辑: 彭克里/责任校对: 刘艳妮

排版制作: 科学出版社编务公司/责任印制: 刘士平

封面设计: 王 浩

科学出版社 出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码: 100717

<http://www.sciencep.com>

中国科学院印刷厂印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

\*

2003年10月第 一 版 开本: B5 (720×1000)

2003年10月第一次印刷 印张: 9

印数: 1—1 800 字数: 169 000

定价: 38.00 元

(如有印装质量问题, 我社负责调换〈科印〉)

本书的出版得到中国科学院知识创新工程重大项目“长江中下游地区湖泊富营养化的发生机制与控制对策研究”（编号：KZCX1-SW-12）、国家杰出青年科学基金“富营养型浅水湖泊藻类水华爆发及产毒机制的研究”（编号：30225011）及科学技术部“973”项目（编号：G2000046800）同等重要的联合资助。



## 序

有我国“四大家鱼”之称的鲢、鳙、青鱼和草鱼,是东亚地区季风气候影响下适应泛滥平原的江湖复合生态系统的特有鱼类。其中,鲢、鳙是以浮游生物为食的滤食性(filter-feeding)鱼类,生长快、产量高。早在宋代便有了鲢和鳙饲养方法的详细记载。到了明代,人们已认识到鲢、鳙在池塘混养中能充分利用资源的作用。20世纪50年代末我国科学家进行“家鱼”人工繁殖试验的成功,极大地推动了我国池塘养殖业的发展,使我国淡水鱼产量大幅飙升;另一方面,鲢、鳙被广泛引种到世界各地以增加鱼产量及改善池塘水质,对20世纪世界淡水渔业产量的大幅上升起到了重要作用。

众所周知,进入20世纪中叶以来,随着工农业生产的迅猛发展,全球范围内的内陆水体富营养化现象日趋严重。水体富营养化的重要表征之一就是蓝藻水华的大量爆发。由于蓝藻在水体表面大量堆积,不仅影响水体景观,而且导致藻毒素污染,严重损害水质,危及人类的健康,并可能威胁人类社会的可持续发展。因此,20世纪70年代以后,如何控制水体富营养化及伴随的蓝藻水华爆发一直是环境科学、淡水生态学和湖沼学研究领域的热点之一。

虽然控制富营养化的根本出路在于减少营养盐的输入及从系统中移出已输入的营养盐,但这往往耗资巨大,即使在发达国家,在许多情况下也无法实现。1975年,Shapiro等人首先提出了“生物操纵(biomanipulation)”的概念,主要是以改善水质为目的的有机体自然种群的水生生物群落控制管理。具体而言,即通过放养凶猛鱼类或通过直接捕除或毒杀的方式来控制食浮游生物鱼类,借此壮大浮游动物种群来遏制藻类。从此,在世界范围内,特别是在西方国家,人们开始广泛地研究和运用这一理论,既有成功的,也有失败的,往往失败多于成功,人们开始怀疑有时甚至尖锐地批评这一学说。持怀疑或否定态度的大多数学者认为,生物操纵所依赖的主角——浮游动物无法有效而持久地控制大型藻类,特别是那些形成水华的丝状或群体蓝藻,这些大型蓝藻却常常在富营养湖泊的夏季形成浓厚的表面水华,而正是富营养湖泊及其中的蓝藻水华需要加以控制。人们也承认,在营养水平不高、小型藻类占优势的湖泊,浮游动物可能有更多的机会控制藻类。然而,相对而言,这些湖泊本身治理和控制的需求也较低。

1989年,谢平从日本筑波大学获得博士学位,毅然选择了回国工作、报效祖国的道路,并选择在我的指导下进行博士后研究。武汉水生生物研究所自20世纪50



年代起便开始了对东湖的生态学研究,60年代起进行了水化学、浮游生物等的定期测定。从70年代开始,每到夏季东湖开始爆发蓝藻水华,而在1985年水华却神秘消失。恰好谢平博士回国并来到东湖生态研究站,当时水华已消失5个年头,但人们对消失的原因议论纷纷:有些学者认为是由于全球气候变化,而有的则认为是极端富营养化造成的。

谢平及后来他所领导的研究组,用围隔(enclosure)的实验湖沼学方法自1989年起进行了6个夏秋的原位实验,发现东湖的水质一直适于微囊藻水华的滋生,鲢、鳙养殖密度的上升是导致东湖20世纪80年代中期蓝藻水华消失的原因,这样就揭开了东湖蓝藻水华的消失之谜,并提出了通过放养食浮游生物的鲢、鳙来直接控制蓝藻水华的“非经典的生物操纵”,以区别于西方国家所采用的“经典的生物操纵”。像东湖这样面积达28km<sup>2</sup>的中型湖泊,能遏制微囊藻水华至今长达18年之久,在国际上还是首次报道,而东湖所依靠的放养对象,又正好是经典生物操纵论者要求捕除或毒杀的对象!所以,从依靠的对象和湖泊实践的效果来说,东湖遏制微囊藻水华的研究是有重要创新意义的。正是由于其在研究利用滤食性鱼类控制蓝藻水华等方面取得的卓越成绩,谢平博士于1999年荣获国际湖泊生态学的大奖——由日本主办的第9次琵琶湖生态学奖。

由于近年来国内对蓝藻水华控制的应用需求日益增加及对生物操纵能否有效控制蓝藻水华存在较大争议,在我和沈韞芬院士的多次建议下,谢平博士着手完成了该书的撰写。《鲢、鳙与藻类水华控制》一书首先简要地描述了鲢、鳙的自然分布和向国外的引种历史,鲢、鳙养殖的起源及在中国池塘混养系统中的地位,进而较为详细地介绍了用鲢、鳙控制池塘养殖系统、富营养水库及小型人工湖中的藻类以改善水质的国内外实验研究,并详细地描述了用鲢、鳙控制武汉东湖蓝藻水华的成功实践;随后又仔细介绍了国内外关于鲢、鳙的食性及鲢、鳙对藻类消化机制方面的研究;最后,对经典与非经典生物操纵理论的起源、机制、局限性与适用原则、应用前景等进行了实事求是的分析。

我十分高兴为该书的出版作序,希望该书能起到“抛砖引玉”的作用,激发更多对非经典生物操纵的研究。在此,也表达我对战斗在控制水体富营养化和蓝藻水华一线的科研工作者、管理工作者以及关心和支持这项工作的社会公众的良好祝愿。

刘建康

2003年7月27日

# 目 录

## 序

<b>第一章 鲢、鳙的自然分布及向国外的引种历史</b> .....	1
一、自然分布.....	1
二、向国外的引种历史.....	3
<b>第二章 鲢、鳙养殖的起源及在中国池塘混养系统中的地位</b> .....	13
一、中国古代池塘养鲤业的兴衰 .....	13
二、中国池塘混养的起源 .....	14
三、中国池塘混养的生态学基础 .....	15
四、现代中国池塘养殖业的迅速发展及鲢、鳙的重要地位 .....	16
<b>第三章 鲢、鳙与池塘养殖中的控藻与水质改善</b> .....	19
一、欧洲的池塘养鲤业 .....	19
二、波兰（东欧）的实验研究 .....	24
三、美国的实验研究 .....	27
四、以色列的实验研究 .....	37
<b>第四章 鲢、鳙与富营养水库及小型人工湖中的蓝藻水华控制</b> .....	40
一、南美洲巴西 Paranoa 水库（热带、富营养型）的实验研究.....	40
二、欧洲法国 Villerest 水库（温带、富营养型）的实验研究 .....	43
三、欧洲德国 Saidenbach 水库（温带、中营养型）的实验研究 .....	46
四、中国山东东周水库（温带、中-富营养型）的实验研究.....	48
五、中国浙江桥墩水库（温带、中-富营养型）明矾浆 + 鲢、鳙控制蓝藻 的研究 .....	49
六、印度小型人工湖（热带、富营养型）的实验研究 .....	51
<b>第五章 鲢、鳙与富营养湖泊中的蓝藻水华控制——武汉东湖的实践</b> .....	54
一、东湖生态系统的一般特征和东湖蓝藻水华的盛衰 .....	54
二、东湖营养盐、浮游动物和鱼类的长期变化 .....	58
三、原位围隔实验 .....	63
<b>第六章 鲢、鳙的食性</b> .....	70
一、江浙地区外荡（湖泊敞水区）中鲢、鳙的食性 .....	70



二、武汉东湖中鲢、鳙的食性 .....	70
三、以色列 Kinneret 湖鲢的食性 .....	71
四、湖北混养鱼池中鲢、鳙的食性 .....	74
五、上海混养鱼池中鲢、鳙的食性 .....	75
六、以色列混养鱼池中鲢、鳙的食性 .....	77
七、波兰鲤鱼混养鱼池中鲢、鳙的食性 .....	80
八、美国斑鲷养殖池塘中鲢、鳙的食性 .....	82
九、美国佛罗里达州池塘三倍体鳙的食性 .....	84
十、美国池塘和网箱养殖中鳙的食性 .....	85
十一、波兰 Warniak 湖围隔和网箱中鲢的食性 .....	87
<b>第七章 鲢、鳙对藻类的消化机制 .....</b>	<b>88</b>
一、鲢、鳙对浮游生物消化效率的显微观察和酶学研究 .....	88
二、鲢、鳙对浮游植物消化效率的放射性同位素 ( $^{32}\text{P}$ 、 $^{14}\text{C}$ ) 示踪 研究 .....	91
三、小环藻(硅藻)和栅藻(绿藻)在鲢、鳙肠管内的破碎过程与机械 作用在鲢、鳙消化中的意义 .....	98
<b>第八章 经典与非经典生物操纵 .....</b>	<b>103</b>
一、生物操纵概念的起源 .....	103
二、生物操纵的作用机制 .....	106
三、生物操纵的实践意义 .....	109
四、生物操纵的适用原则及局限性 .....	109
五、对生物操纵的批评 .....	114
六、非经典生物操纵的提出及其原理 .....	116
<b>参考文献 .....</b>	<b>127</b>

# Contents

## Preface

<b>Chapter 1</b>	<b>Natural distribution of silver carp and bighead and the historical introduction to other countries</b> .....	<b>1</b>
	1. Natural distribution .....	1
	2. Historical introduction to other countries .....	3
<b>Chapter 2</b>	<b>Origin of the culture of silver carp and bighead and the role in Chinese polyculture systems</b> .....	<b>13</b>
	1. The ancient history of carp culture in China .....	13
	2. Origin of Chinese polyculture in pond .....	14
	3. Biological basis of Chinese polyculture in pond .....	15
	4. The rapid development of modern pondculture in China and the important role of silver carp and bighead .....	16
<b>Chapter 3</b>	<b>Use of silver carp and bighead to control algae and to improve water quality in pond culture</b> .....	<b>19</b>
	1. Carp culture in Europe .....	19
	2. Experimental studies in Poland (Eastern Europe) .....	24
	3. Experimental studies in USA .....	27
	4. Experimental studies in Israel .....	37
<b>Chapter 4</b>	<b>Use of silver carp and bighead to control cyanobacterial blooms in reservoirs and small man-made lakes</b> .....	<b>40</b>
	1. Experimental studies in Paranoa Reservoir (tropical, eutrophic) of Brazil in South America .....	40
	2. Experimental studies in Villerest Reservoir (temperate, eutrophic) of France in Europe .....	43
	3. Experimental studies in Saldenbach Reservoir (temperate, mesotrophic) of Germany in Europe .....	46
	4. Experimental studies in Dongzhou Reservoir (temperate, meso- to eutrophic) in Shandong, China .....	48
	5. Experimental studies on the control of cyanobacteria using alum plasm + silver carp and bighead in Qiaodun Reservoir (temperate, meso- to eutrophic) in Zhejiang, China .....	49
	6. Experimental studies in small man-made lake (tropical, eutrophic) in India .....	51



<b>Chapter 5</b>	<b>Use of silver carp and bighead to control cyanobacterial blooms in eutrophic lakes—the practice in the Donghu Lake</b> .....	<b>54</b>
	1. Features of the ecosystem of the Donghu Lake and the waxing and waning of cyanobacterial blooms .....	54
	2. Long-term changes of the nutrients, zooplankton and fish in the Donghu Lake .....	58
	3. In situ enclosure experiments .....	63
<b>Chapter 6</b>	<b>Food habits of silver carp and bighead</b> .....	<b>70</b>
	1. Studies in the pelagic water of lakes in the Jiangsu and Zhejiang areas .....	70
	2. Studies in the Donghu Lake, Wuhan .....	70
	3. Studies in the Kinneret Lake of Israel .....	71
	4. Studies in polyculture pond of Hubei .....	74
	5. Studies in polyculture pond of Shanghai .....	75
	6. Studies in polyculture pond of Israel .....	77
	7. Studies in carp polyculture pond of Poland .....	80
	8. Studies in catfish pond of the United States .....	82
	9. Studies in experimental ponds of Florida .....	84
	10. Studies in pond and cages in the United States .....	85
	11. Studies in enclosures and cages of the Warniak Lake, Poland .....	87
<b>Chapter 7</b>	<b>Digestion of algae by silver carp and bighead</b> .....	<b>88</b>
	1. Microscopic observations and enzymological studies on digestive efficiency of silver carp and bighead on plankton .....	88
	2. Tracer studies using <sup>32</sup> P or <sup>14</sup> C on digestive efficiency of silver carp and bighead on plankton .....	91
	3. Broken process of <i>Cyclotella</i> (a diatom) and <i>Scenedesmus</i> (a green alga) in the intestinal tracts of silver carp and bighead, and the role of mechanical grinding in their food digestion .....	98
<b>Chapter 8</b>	<b>Traditional and non-traditional biomanipulation</b> .....	<b>103</b>
	1. Origin of biomanipulation .....	103
	2. Principles of biomanipulation .....	106
	3. Practical significance of biomanipulation .....	109
	4. Conditions and limitation for biomanipulation .....	109
	5. Criticisms on biomanipulation .....	114
	6. Non-traditional biomanipulation and the principles .....	116
<b>References</b>	.....	<b>127</b>

# 第一章 鲢、鳙的自然分布及向国外的引种历史

## 一、自然分布

鲢、鳙在分类学上隶属于硬骨鱼纲(Osteichthyes)鲤形目(Cypriniformes)鲤科(Cyprinidae)鲢亚科(Hypophthalmichthyinae)。鳙属仅有一种,即鳙 *Aristichthys nobilis* (Richardson),而鲢属有2种,白鲢(以下简称为鲢) *Hypophthalmichthys molitrix* (Cuvier et Valenciennes)和大鳞白鲢 *H. harmandi* Sauvage;大鳞白鲢是鲢在热带海南岛的南渡江形成的新的物种,在越南记载很多(伍献文 1964)。鲢、鳙、草鱼 [*Ctenopharyngodon idellus* (Cuvier et Valenciennes)]和青鱼 [*Mylopharyngodon piceus* (Richardson)]在我国也称为“四大家鱼”,而鲢、鳙和草鱼在国际上习惯被称为“中国鲤鱼(Chinese carp)”或“亚洲鲤鱼(Asiatic carp)”。

四大家鱼是我国东部(长)江、(黄)河平原特有的鱼类,起源于新第三纪后期上新世喜马拉雅山开始抬升和中国东部平原形成季风气候、产生大的河流和湖泊之时。黑龙江中上游嫩江及第二松花江原是古嫩辽河的上游平原,古嫩辽河当时为黄河下游北侧一大支流,约在东平湖附近注入黄河,黄河原是自江北部注入黄海的,而渤海是第四纪后期更新世末才陷落产生的,因此黑龙江中下游现今保留有青、草、鲢的天然分布,而因鳙耐寒能力较差,未能在黑龙江繁衍生存下来(李思忠和方芳 1990)。

现今四大家鱼的自然分布区为:鲢——北界至中俄交界的黑龙江,南界分布到中越交界的红河,其间分布于乌苏里江、松花江、辽河、海河、黄河、长江、钱塘江、珠江、海南南渡江等流域;鳙——北仅分布到海河平原,南至珠江平原,其间分布于黄河、长江、钱塘江等平原;青鱼——北至黑龙江,南到珠江平原,其间分布于乌苏里江、松花江、海河、黄河、淮河、长江、钱塘江、珠江等流域;草鱼与青鱼的分布区类同(李思忠和方芳 1990)(图 1-1)。显然,鲢的分布范围最广,跨越热带(红河)和北温带(黑龙江)。

四大家鱼的起源及其独特的繁殖行为是其祖先在新生代适应东亚地质地貌和水文变化的产物(陈宜瑜 1998)。在始于上新世(约 3.4 ~ 2.48 Ma BP)的青藏高原的快速隆起及更新世的反复的冰期作用导致了东亚许多大江(如长江)、低海拔的平原地区无数浅水湖泊及季风(monsoon)气候的形成(孙鸿烈 1996)。四大家鱼正是在这种剧烈变动的水文和气候历史过程中从它们第三纪的祖先——古老的暖水性的鲌亚科(Danioniae)鱼类(大部分已经灭绝)进化而来,并形成了于雨季在



大江大河的干支流交尾产卵,在泛洪平原的江湖复合生态系统中迁移和肥育的习性(陈宜瑜 1998)。

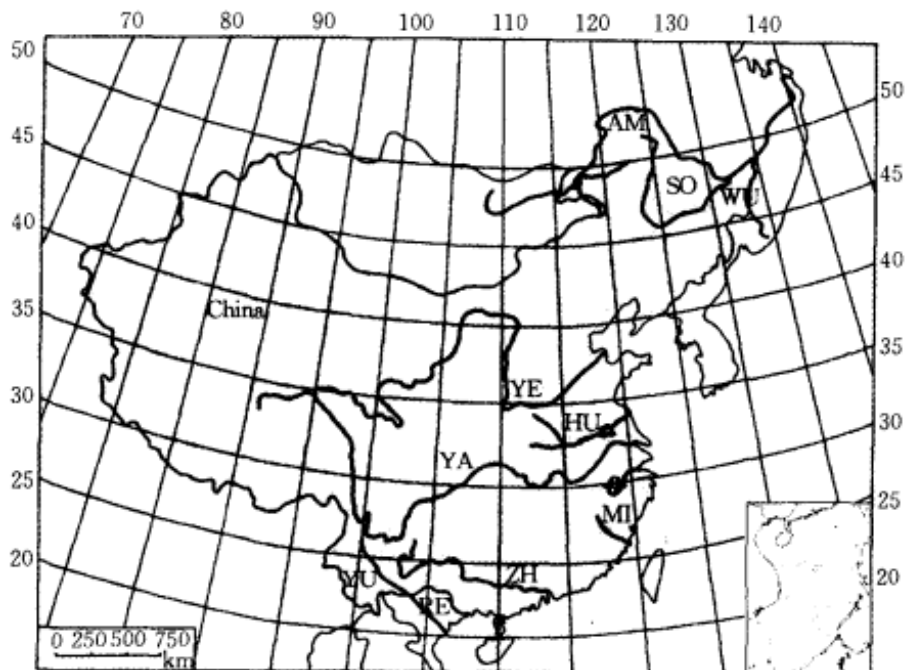


图 1-1 四大家鱼在中国主要河流中的自然分布

YU: 沅江(686km), ZH: 珠江 (2210km), MI: 闽江(541km), QI: 钱塘江(410km), HU: 淮河 (1000km), YA: 长江(6300km), YA: 黄河(5464km), SO: 松花江(1956km), WU: 乌苏里江 (870km), AM: 黑龙江(4370km)。鲢分布于红河与黑龙江之间, 鳙分布于珠江与黄河以北的海河之间, 青鱼和草鱼分布于珠江与黑龙江之间

Fig. 1-1 Natural ranges of the Chinese carp in the major rivers of China

YU: Yuan Jiang (686km), ZH: Zhu Jiang (Pearl River)(2210km), MI: Min Jiang (541km), QI: Qiantang Jiang (410km), HU: Huai He (1000km), YA: Yangtze River (6300km), YA: Yellow River (5464km), SO: Songhua Jiang (1956km), WU: Wusuli Jiang (870km), AM: Amur River (4370km). Natural ranges: silver carp is between Amur River and Yuan Jiang, bighead carp between Pearl River and Hai He (in the north of Yellow River), and black and grass carps between Pearl and Amur Rivers

通过对鲢、鳙和草鱼在各种河流的天然产卵场的调查发现,①适合自然繁殖的河流其长度需超过 200km 及流速为 0.45 ~ 2.26m/s(这样可以保证沉性鱼卵浮动和孵化及仔鱼有足够的时间发育到能主动游泳以避免被冲入海中);②快速的水位上升(0.5 ~ 4m)或山洪暴发也是产卵的重要刺激因素;③而产卵期间的其他物理化学条件则较为宽松(河流宽度 8 ~ 600m, 河流深度 2 ~ 30m, 透明度 10 ~ 15cm, 水温 18 ~ 30℃, 溶氧 5 ~ 8mg/L, pH 7.5 ~ 8, 等)(钟麟等 1965, 湖北省水生生物研究所鱼类研究室 1976)。

## 二、向国外的引种历史

四大家鱼的引种始于中世纪,当时先是从中国内地引种到台湾和中南半岛 (Antalfi and Tolg 1975)。向日本的引种始于 1878 年,但那时未能成功。明治维新以来,为了增加食物生产,又数次从中国内地引种四大家鱼,并于 1941 ~ 1944 年向日本全国的水体投放了 370 万尾产自长江的鱼苗(立川贤一 1984)。20 世纪 30 年代,也进行了从前苏联引种到欧洲及中亚地区的努力。从第二次世界大战结束至 20 世纪 50 年代末,向前苏联进行了大规模的引种,黑龙江里的鱼苗每年被大量投放到乌克兰的各种河流和养殖渔场,再传播到许多欧洲国家及前苏联的亚洲地区(图 1-2),到 20 世纪 50 年代后期,被引种的鱼苗达几百万尾,开始是用专门建造的火车车厢运输黑龙江里的鱼苗,后来,在中国渔场里饲养的鱼苗也用上了,这些鱼苗装在盛有水和充了氧的尼龙袋里从北京空运到莫斯科 (Opuszynski and Shireman 1995)。



图 1-2 引种到国外的鲢、鳙,达到体长 1.3m、体重 40kg(引自 Vije r & Koi Website The Pond Libray, <http://www.pondlibrary.com>)

Fig.1-2 Silver carp (left) and bighead carp (right) abroad, reaching 1.3m long and 40kg in weight (Cited from Vije r and Koi Website The Pond Libray, <http://www.pondlibrary.com>)

1958年中国获得了家鱼人工繁殖试验的成功(钟麟等 1965),使得鲢、鳙、草鱼等鱼种繁育的规模化生产成为可能,彻底摆脱了依赖于从长江、珠江、黑龙江等大的江河中采集天然鱼苗的历史。这也为中国鲢、鳙等在世界范围内的迅速传播提供了契机(图 1-3)。从较准确的记载来看,不包括香港和台湾,鲢被引种到 71 个国家或地区(表 1-1),鳙被引种到 51 个国家或地区(表 1-2),而 80% 以上的国家间引种发生在 20 世纪 60~80 年代,绝大多数是为了水产养殖,中国内地、中国台湾及前苏联是重要的传播中心。进入 20 世纪 90 年代,鲢、鳙的引种基本趋于停止(表 1-3)。可以说,没有任何其他鱼类像鲢、鳙这样传播得如此之快及如此之广,仅仅用了 30 多年的时间,就从亚洲的原产地传播到了非洲、北美洲、南美洲、新西兰和欧洲(Opuszynski and Shireman 1995)。另一方面,虽然鲢、鳙已传播到 70 多个国家或地区,但仅在有限的地区建立了自然繁殖群体。



图 1-3 出现在朝鲜邮票上的鲢  
(引自 Hung 1994)

Fig.1-3 Silver carp in the stamp of  
People's Republic of Korea  
(Cited from Hung 1994)

鲢、鳙、草鱼是世界上最重要的植食性(herbivorous)鱼类,数世纪以来,它们在许多暖水性池塘养殖中与其他鱼类一起混养,由于直接利用初级生产者而有效地增加了鱼产量,因而是世界淡水鱼产量的重要组成部分(Opuszynski and Shireman 1995)。据统计,1989 年世界内陆水体鱼产量中,鲢位居榜首占 12%,草鱼和鳙各占 8% 和 6%,三种鱼合计高达 26%(FAO 1991)。

表 1-1 鲢的引种

Table 1-1 Introduction of silver carp

序号 No.	引入时间 Date of introduction	国家或地区 Country or region	来源地 Source	引入目的 Purpose of introduction	繁殖方式 Reproducing
1	Pre-1800s	中国台湾 China Taiwan	中国 China	水产养殖 Aquaculture	人工繁殖 Artificially

续表

序号 No.	引入时间 Date of introduction	国家或地区 Country or region	来源地 Source	引入目的 Purpose of introduction	繁殖方式 Reproducing
2	1800s	马来西亚 Malaysia	中国 China	水产养殖 Aquaculture	人工繁殖 Artificially
3	1878 ~ 1940s	日本 Japan	中国 China	水产养殖 Aquaculture	自然繁殖 Naturally
4	1913	泰国 Thailand	中国* China*	水产养殖 Aquaculture	人工繁殖 Artificially
5	1948	斯里兰卡 Sri Lanka	中国 China	填补生态位 To fill a vacant niche	人工繁殖 Artificially
6	1958	越南 Vietnam	中国 China	水产养殖 Aquaculture	人工繁殖 Artificially
7	1958 ~ 1961	土库曼斯坦 Turkmenistan	中国 China	水产养殖 Aquaculture	
8	1959	India 印度	中国香港、日本 Hong Kong, Japan	水产养殖 Aquaculture	人工繁殖 Artificially
9	1960	乌兹别克斯坦 Uzbekistan	不明 Unknown	水产养殖 Aquaculture	?
10	1960 ~ 1962	罗马尼亚 Romania	已驯化鱼类的扩散 By diffusion of accli-matized fish	水产养殖 Aquaculture	自然繁殖 Naturally
11	1962	埃及 Egypt	日本 Japan	实验 Experiment	人工繁殖 Artificially
12	1963	韩国 Korea	日本 Japan	水产养殖 Aquaculture	人工繁殖 Artificially
13	1963	南斯拉夫 Yugoslavia	罗马尼亚、匈牙利、前 苏联 Rumania, Hun- gary, U.S.S.R.	水产养殖和控制藻类 水华 Aquaculture and control of algal blooms	自然繁殖 Naturally
14	1963, 1964	匈牙利 Hungary	中国 China	水产养殖 Aquaculture	人工繁殖 Naturally
15	1964, 1968	菲律宾 Philippines	中国* China*	水产养殖 Aquaculture	人工繁殖 Artificially
16	1964, 1969	印尼 Indonesia	日本、中国台湾 Japan, China Taiwan	水产养殖 Aquaculture	人工繁殖 Artificially



续表

序号 No.	引入时间 Date of introduction	国家或地区 Country or region	来源地 Source	引入目的 Purpose of introduction	繁殖方式 Reproducing
17	1964, 1970	德国 Germany	匈牙利, 中国 Hungary, China	水产养殖 Aquaculture	人工繁殖 Artificially
18	1965	波兰 Poland	前苏联 ex-U.S.S.R.	水产养殖 Aquaculture	人工繁殖 Artificially
19	1965	墨西哥 Mexico	中国 China	水产养殖和控制藻类 水华 Aquaculture and control of aquatic blooms	人工繁殖 Artificially
20	1965	尼泊尔 Nepal	印度, 日本 India, Japan	水产养殖 Aquaculture	人工繁殖 Artificially
21	1965	约旦河 Jordan River	日本 Japan	?	?
22	1966	荷兰 Netherlands	匈牙利 Hungary	不明 Unknown	人工繁殖 Artificially
23	1966	以色列 Israel	日本 Japan	水产养殖 Aquaculture	人工繁殖 Artificially
24	1967, 1978	古巴 Cuba	前苏联 ex-U.S.S.R.	水产养殖 Aquaculture	人工繁殖 Artificially
25	1968	斐济 Fiji	马来西亚 Malaysia	脑下垂体捐赠 Pituitary donor	人工繁殖 Artificially
26	1968, 1979, 1982	巴西 Brazil	日本, 匈牙利, 中国 Japan, Hungary, China	水产养殖 Aquaculture	人工繁殖 Artificially
27	1969	孟加拉国 Bangladesh	日本 Japan	水产养殖 Aquaculture	人工繁殖 Artificially
28	1969	新西兰 New Zealand	中国香港 China Hong Kong	不明 Unknown	人工繁殖 Artificially
29	1970	马拉维 Malawi	以色列 Israel	?	?
30	1970	瑞士 Switzerland	?	?	?

续表

序号 No.	引入时间 Date of introduction	国家或地区 Country or region	来源地 Source	引入目的 Purpose of introduction	繁殖方式 Reproducing
31	1971	美国 U.S.A.	中国台湾 China Taiwan	改善池塘水质 Improve water quality in pond	不明 Unknown
32	1972	波多黎各 Puerto Rico	美国 USA	?	?
33	1974	关岛 Guam	中国台湾 China Taiwan	?	?
34	1975	南非 South Africa	以色列 Israel	填补生态位 To fill a vacant niche	人工繁殖 Artificially
35	1975	埃塞俄比亚 Ethiopia	日本 Japan	养殖 Stocking	人工繁殖 Artificially
36	1975	比利时 Belgium	南斯拉夫 Yugoslavia	控制藻类水华 Control of aquatic blooms	人工繁殖 Artificially
37	1975	法国 France	匈牙利 Hungary	控制藻类水华 Control of aquatic blooms	人工繁殖 Artificially
38	1976	毛里求斯 Mauritius	印度 India	不明 Unknown	人工繁殖 Artificially
39	1976	塞浦路斯 Cyprus	以色列 Israel	娱乐 Sport	人工繁殖 Artificially
40	1976	哥斯达黎加 Costa Rica	中国台湾 China Taiwan	水产养殖 Aquaculture	人工繁殖 Artificially
41	1976	洪都拉斯 Honduras	中国台湾 China Taiwan	水产养殖 Aquaculture	人工繁殖 Artificially
42	1978	巴拉马 Panama	中国台湾 China Taiwan	水产养殖 Aquaculture	人工繁殖 Artificially
43	1979	秘鲁 Peru	巴拉马 Panama	水产养殖 Aquaculture	人工繁殖 Artificially
44	1979	卢旺达 Rwanda	韩国 Korea	水产养殖 Aquaculture	人工繁殖 Artificially

续表

序号 No.	引入时间 Date of introduction	国家或地区 Country or region	来源地 Source	引入目的 Purpose of introduction	繁殖方式 Reproducing
45	1980	希腊 Greece	波兰 Poland	建立野外种群 Establishment of wild population	人工繁殖 Artificially
46	1980, 1981	摩洛哥 Morocco	保加利亚, 匈牙利 Bulgaria, Hungary	?	?
47	1980 ~ 1989	爱沙利亚 Estonia	俄罗斯 Russia	?	?
48	1981	突尼斯 Tunisia	匈牙利 Hungary	?	?
49	1981	多米尼加共和国 Dominican Re- public	中国台湾 China Taiwan	水产养殖 Fisheries and aquacul- ture	人工繁殖 Artificially
50	1982	马达加斯加 Madagascar	朝鲜 North Korea	稻田养殖实验 Rearing trials in rice fields	人工繁殖 Artificially
51	1982 ~ 1983	巴基斯坦 Pak- istan	中国, 尼泊尔 China, Nepal	?	?
52	1984	不丹 Bhutan	?	?	?
53	1985	阿尔及利亚 Algeria	匈牙利 Hungary	?	?
54	1988	哥伦比亚 Colombia	中国台湾 China Taiwan	?	?
55	1991	莫桑比克 Mozambique	古巴 Cuba	?	?
56	Unknown	捷克斯洛伐克 Czechoslovakia	已驯化鱼类的扩散 diffusion of acclimatized fish	?	自然繁殖 Naturally

(数据来源: Welcomme 1988, Eli, A. in FishBase <http://www.fishbase.org/search.html>)

(Data sources: Welcomme 1988; Eli, A. in FishBase <http://www.fishbase.org/search.html>)

下列 15 个国家鲢的引入时间及来源不清楚: 阿尔巴尼亚、奥地利、保加利亚、丹麦、伊朗、英国、意大利、牙买加、哈萨克斯坦、摩尔多瓦、巴布亚新几内亚、俄罗斯、新加坡、瑞典和乌克兰。

\* 含从香港的引出 Including introduction from Hong Kong

\*\* 含从台湾的引出 Including introduction from Taiwan

表 1-2 鱮的引种

Table 1-2 Introduction of bighead carp

序号 No.	引入时间 Date of introduction	国家或地区 Country or region	来源地 Source	引入目的 Purpose of introduction	繁殖方式 Reproducing
1	Pre-1980s	中国台湾 China Taiwan	中国 China	水产养殖 Aquaculture	人工繁殖 Artificially
2	1800s	马来西亚 Malaysia	中国 China	水产养殖 Aquaculture	人工繁殖 Artificially
3	1878 ~ 1940s	日本 Japan	中国 China	水产养殖 Aquaculture	自然繁殖 Naturally
4	1913	泰国 Thailand	中国 China	水产养殖 Aquaculture	人工繁殖 Artificially
5	1948	斯里兰卡 Sri Lanka	中国 China	?	人工繁殖 Artificially
6	1958	越南 Vietnam	中国 China	水产养殖 Aquaculture	人工繁殖 Artificially
7	1960 ~ 1962	罗马尼亚 Romania	中国 China	水产养殖 Aquaculture	自然繁殖 Naturally
8	1963	韩国 Korea	中国台湾 China Taiwan	水产养殖 Aquaculture	人工繁殖 Artificially
9	1963	南斯拉夫 Yugoslavia	罗马尼亚, 匈牙利, 前苏联 Rumania, Hungary, ex-U.S.S.R	水产养殖 Aquaculture	人工繁殖 Artificially
10	1963, 1964, 1968	匈牙利 Hungary	中国, 前苏联 China, ex-U.S.S.R.	水产养殖 Aquaculture	自然繁殖 Naturally
11	1964	印度尼西亚 Indonesia	日本 Japan	水产养殖 Aquaculture	人工繁殖 Artificially
12	1964	德国 Germany	匈牙利 Hungary	水产养殖 Aquaculture	人工繁殖 Artificially
13	1965	波兰 Poland	前苏联 ex-U.S.S.R.	水产养殖 Aquaculture	人工繁殖 Artificially
14	1966 ~ 1969	伊拉克 Iraq	?	?	?
15	1968	菲律宾 Philippines	中国台湾 China Taiwan	水产养殖 Aquaculture	人工繁殖 Artificially



续表

序号 No.	引入时间 Date of introduction	国家或地区 Country or region	来源地 Source	引入目的 Purpose of introduction	繁殖方式 Reproducing
16	1968	斐济 Fiji	马来西亚 Malaysia	Pituitary donor	人工繁殖 Artificially
17	1968, 1976	古巴 Cuba	前苏联 ex-U.S.S.R.	水产养殖 Aquaculture	人工繁殖 Artificially
18	1970	瑞士 Switzerland	?	?	?
19	1971	尼泊尔 Nepal	匈牙利 Hungary	水产养殖 Aquaculture	?
20	1973	以色列 Israel	德国 Germany	水产养殖 及自然水体放养 Aquaculture, Stocking natural waters	人工繁殖 Artificially
21	1973	约旦 Jordan	德国 Germany	?	?
22	1975	墨西哥 Mexico	古巴 Cuba	水产养殖 Aquaculture	人工繁殖 Artificially
23	1975 ~ present	意大利 Italy	东欧 Eastern Europe	娱乐运动 Sport	人工繁殖 Artificially
24	1975	埃及 Egypt	中国 China	?	?
25	1975, 1976	法国 France	匈牙利 Hungary	水产养殖 Aquaculture	人工繁殖 Artificially
26	1976	哥斯达黎加 Costa Rica	中国台湾 China Taiwan	水产养殖 Aquaculture	人工繁殖 Artificially
27	1978	巴拿马 Panama	中国台湾 China Taiwan	水产养殖 Aquaculture	人工繁殖 Artificially
28	1979	秘鲁 Peru	以色列, 巴拿马 Israel, Panama	水产养殖 Aquaculture	人工繁殖 Artificially
29	1979, 1983	巴西 Brazil	中国, 匈牙利 China, Hungary	水产养殖 Aquaculture	人工繁殖 Artificially
30	1981	多米尼加共和国 Dominican Rep.	中国台湾 China Taiwan	渔业及水产养殖 Fisheries and aquaculture	人工繁殖 Artificially

续表

序号 No.	引入时间 Date of introduction	国家或地区 Country or region	来源地 Source	引入目的 Purpose of introduction	繁殖方式 Reproducing
31	1981	摩洛哥 Morocco	匈牙利 Hungary	?	?
32	1981	孟加拉国 Bangladesh	尼泊尔 Nepal	?	?
33	1983	荷兰 Netherlands	德国 Germany	自然水路传播 Diffusion along natural waterways	No
34	1983	不丹 Bhutan	尼泊尔 Nepal	?	?
35	1985	阿尔及利亚 Algeria	匈牙利 Hungary	?	?
36	1986	美国 U.S.A.	亚洲 Asia	改善池塘水质 Improve water quality in pond	?
37	1987	印度 India	日本, 孟加拉国 Japan, Banglades	?	?
38	1988	哥伦比亚 Colombia	中国台湾 China Taiwan	?	?
39	1990 ~ 1991	玻利维亚 Bolivia	以色列 Isral	?	?
40	1991	莫桑比克 Mozambique	古巴 Cuba	?	?
41	?	多瑙河流域 Danube basin	Unknown	水产养殖 Aquaculture	自然繁殖 Naturally

(数据来源: Welcomme 1988; Eli, A. in FishBase <http://www.fishbase.org/search.html>)

(Data sources: Welcomme 1988; Eli, A. in FishBase <http://www.fishbase.org/search.html>)

下列 11 个国家鲢的引入时间及来源不清楚: 阿尔巴尼亚、奥地利、捷克斯洛伐克、保加利亚、希腊、关岛、伊朗、老挝、巴基斯坦、新加坡、俄罗斯。

表 1-3 鲢、鳙在各历史时期的引种国家数

Table 1-3 Numbers of introduced countries of silver carp and bighead during various periods

引种时期 Period of introduction	引种国家数 Number of introduced country or region	
	鲢 Silver carp	鳙 Bighead carp
Pre-1800 ~ 1940s	5 (9.1%)	5 (12.5%)
1950s	3 (5.5%)	1 (2.5%)
1960s	20 (36.4%)	11 (27.5%)
1970s	16 (29.1%)	12 (30.0%)
1980s	10 (18.2%)	9 (22.5%)
1990s	1 (1.8%)	2 (5.0%)
总计 Total	55 (100%)	40 (100%)
未知 Unknown	16	11

括号中的数值表示占引种总数的百分数。根据表 1-1 和表 1-2 计算而得。The bracketed figures represent percentage of the total introduction. Calculated from Table 1-1 and Table 1-2.



## 第二章 鲢、鳙养殖的起源及在中国池塘混养系统中的地位

鲢、鳙是我国四大家鱼(草鱼、青鱼、鲢、鳙)中的二大鱼种,鲢、鳙养殖的起源与中国池塘四大家鱼混养的历史发展同步。我国四大家鱼混养是随唐代鲤鱼养殖业的衰败而诞生的。与鲤鱼不同,四大家鱼均不能在静水条件下繁殖,故古代饲养草鱼、青鱼、鲢和鳙需先从江中捕获鱼苗,因此,四大家鱼的养殖主要集中在长江、珠江等家鱼可以自然繁殖的流域。20世纪50年代末,家鱼人工繁殖试验的成功,使四大家鱼的养殖不仅在中国而且在世界范围内迅速地得以传播。

### 一、中国古代池塘养鲤业的兴衰

我国池塘养鱼的历史源远流长,公元前12世纪的殷商时代便有池塘养鱼的描述,为世界上记载池塘养鱼最早的国家。刘龙光氏依据殷墟出土的甲骨卜辞,有“贞其鱼,在圃鱼”,“在圃鱼,十一月”等文字,认为“这两条特地注明在圃鱼,即是在园圃之内渔,而不在一般的地方渔,也不是在野渔,证明殷商时代已开始池塘养鱼”。“诗经”大雅的“灵台篇”说:“经始灵台,经之营之,庶民攻之,不日成之。……王在灵沼,于韧鱼跃”,这记载了殷的末期,周文王到灵沼游玩,看到灵沼中养的鱼在跳跃,当然,灵沼中的鱼不可能是文王自己养的,而是庶民替他养的,因此可以想像,当时民间凿池养鱼(当时可能主要是养鲤)已经形成为生产事业(伍献文和饶钦止 1961)。

因养鲤可富国富民,使得公元前460年左右的春秋战国时期的养鲤业十分普遍,并积累了较成熟的经验,从而诞生了世界上第一部养鱼著作——《养鱼经》(范蠡),该书记载了当时丰富的养鱼经验,包括鲤的生活习性和综合饲养的原理、池塘结构、繁殖方法和鱼苗成长等;到了汉代,养鲤更加盛行,还扩大到大水面养殖(伍献文和饶钦止 1961;伍献文等 1992;张扬宗等 1992)。

范蠡的《养鱼经》不仅对我国战国以后的鱼类养殖业起了推动作用,而且对欧洲鲤鱼养殖业影响很大。鲤从中国传到欧洲是无可置疑的,养鲤方法可能也就随之传过去了。据国外学者记载,鲤的原产地是亚洲,特别是中国,从那里传到欧洲、爪哇及美洲;有学者称“鲤先传到德国及瑞典,1614年传入英国”,另有学者称“德国及法国在1258年开始养鲤,1560年传入瑞典,1660年传入丹麦”(伍献文和饶钦止 1961,伍献文等 1992)。



中国古代养鲤业至唐代(公元 618 ~ 904 年)逐渐衰败,因帝王姓李,李与鲤同音,因而将“鲤”视为皇族的象征,百姓捕得鲤必须放生,买鲤会被处罚,并将此定为法规,从而使发展了 1000 多年的鲤鱼养殖业受到了毁灭性的打击。因而,百姓寻找替代养殖对象成为必然,草鱼、青鱼、鲢和鳙也就在这一时期开始成为养殖对象了(倪达书 1957)。

## 二、中国池塘混养的起源

唐代鲤鱼养殖业的衰败及鱼类养殖的富国富民效应给新的养殖业的诞生带来了机遇。与鲤鱼养殖不同,饲养草鱼、青鱼、鲢和鳙须先从江中捕得鱼苗,然后放在池塘内培养。可以推想,唐代初期,江(如长江、珠江)边的百姓在鱼类繁殖季节,用简单的方法捕起浅水地带的鱼苗,放养到池塘中去。江中鱼苗一般有数十种,大多数纯流水生活鱼类的鱼苗无法在池塘中生长,就逐渐选出了草鱼、青鱼、鲢、鳙等几种主要饲养鱼,从而奠定了池塘混养的初步基础。在唐代末期,广东渔民较好地认识了草鱼吃草的习性(伍献文和饶钦止 1961)。

到了宋代(960 ~ 1279 年),便有了关于草鱼、青鱼、鲢和鳙饲养程序的详细记载。在周密于 1243 年所著《癸辛杂识》中,记载了如何捕捞鱼苗,如何在鱼苗运输过程中防止缺氧的操作方法,凶猛鱼类会吃饲养鱼的鱼苗及养成的鱼不会产卵的习性等。在宋代,特别重要的是开始了描述混合饲养草鱼、青鱼、鲢和鳙的养殖方法,这与当时渔民已相当充分地认识了这些鱼类的习性有关。根据南宋罗愿在《尔雅翼》的记载,我国人民虽对草鱼和青鱼的食性已有较正确的认识,但却认为鲢、鳙摄食草鱼粪便。其实,一直到 20 世纪 40 年代,人们还持这样的不全面的看法,主要是由于混养过程中,饲养青鱼和草鱼都是有意识地投喂饵料,因鲢、鳙虽不投饵也同样能生长而误认为它们以草鱼粪便为食(伍献文和饶钦止 1961)。现代的科学研究表明,鲢、鳙主要摄食浮游生物(倪达书 1954)。需要指出的是,南宋时期人们对草鱼、青鱼、鲢和鳙食性的基本认识为我国池塘混养奠定了重要基础。

进入明代(1368 ~ 1644 年),人们对草鱼、青鱼、鲢和鳙的饲养经验更加丰富,在鱼池建造和管理、放养密度和品种搭配、分鱼和转塘、饲料和施肥等方面都积累了较丰富的经验,如黄省曾在其所著《养鱼经》及徐光启在《农政全书》中就介绍了譬如①小池鱼种搭配为草鱼 200 尾和鲢 600 尾(这便是渔农相传的“一草养三鲢”);②池不宜深,深则底部缺氧,水温较低则鱼难生长;③鱼塘里排泄物过多,鱼反复自食其粪(泛塘虽非因此所致,鱼粪堆积于塘底可引起缺氧);④冬季易于塘除去烂泥,而烂泥下的干泥则不除去;⑤捞水草喂鱼能带进食鱼的乌鳢;⑥在小池放养小鱼种后,逐日以水草喂养草鱼,其排泄物又能起施肥作用促进浮游生物生长,增加鲢的饵料,……养羊取羊粪饲草鱼,而草鱼之粪又可饲鲢鱼(这可以说是池塘施肥最早的记载),等等。草鱼、青鱼、鲢和鳙的混养在明代已有了相当的发展,不少的

办法一直沿用至今(伍献文等 1992)。不难看出,在这一时期,从“一草养三鲢”的养殖经验到人们认识了鱼类排泄物堆积的危害及鲢、鳙可以摄食草鱼粪便来看,人们已直观地(虽然当时没有准确的科学描述)认识到混养的生态学意义:不仅仅是资源的充分利用,还有互利互惠的作用。

### 三、中国池塘混养的生态学基础

混养是我国池塘养鱼的重要特点,是我国池塘养殖业历史发展的产物。通过长期的渔业生产实践及近代的科学研究,人们认识到,我国主养的淡水鱼类具有不同的营养生态位(trophic niche):多在水体上层活动的鲢、鳙主食浮游生物,多在水体中、下层活动的草鱼、团头鲂、鳊等主食水草,栖息在水体底层的青鱼、鲤、鲫、鳊、鲮等主食底栖生物或有机碎屑。因此,将不同营养生态位的鱼类混养,便可达到充分利用池塘立体空间与资源来提高鱼产量的目的,因而,也可称之为“立体养殖”。事实上,混养还可充分发挥不同鱼类之间的互利效应:①草食性鱼类的残饵和排出的粪便促进浮游生物的生长繁殖及提供大量的有机碎屑(organic detritus),为滤食性鲢、鳙提供了良好的食物条件;②鲢、鳙通过滤食浮游生物和有机碎屑不仅可增加产量,还可防止池水过肥从而为草鱼等提供良好的生活环境,源自明代的渔谚“一草养三鲢”正说明这种混养的生态学意义(李重华等 1961);③鲤、鲫、鳊、鲮等杂食性鱼类可清除池中残饵,既可提高饲料利用率又能改善池塘环境;④由于杂食性底层鱼类鲤等能掘食泥中的动物,不仅能充分利用饵料资源还能翻动底泥、搅动池水、促进池水混合、增加溶氧,而使固结在底泥中的有机质加速分解和循环,而有利于鲢、鳙的生长(倪达书等 1992,谭玉钧等 1992)。需要指出的是,有些互利效应的认识来源于长期的养殖实践,是经验性的,还需要进一步的科学论证。可以说,现代我国人民对池塘混养的认识的雏形早在明代就已形成。

我国一般以1~3种鱼为主养鱼(投饲、管理的主要对象),而配养鱼类可多达7~8种。由于我国幅员广阔、气候复杂及人们的消费传统的差异,形成了众多的混养类型,大体上来说,在我国南方地区的养殖类型较多,如①草鱼;②草鱼+青鱼;③草鱼+鳊+鳙;④青鱼;⑤鲢+鳙等为主的混养类型;其中草鱼为主的饲养类型最为普遍,并进一步发展为主养草鱼+青鱼(多见于无锡地区)和草鱼+鳊+鳙(多见于珠江三角洲)的饲养类型。青鱼为主的饲养类型多见于太湖流域,鲢+鳙为主的饲养类型也较为普遍,多见于肥源丰富的地区。而以鲤为主的饲养类型多见于北方地区(东北、华北、西北、河南、北京、天津等),因为鲤为我国北方民众所喜食。以青鱼为主的养殖类型,原本是太湖流域(苏州、无锡、嘉兴、湖州等地)的一种养殖类型,但由于螺、蚬类的天然资源量日趋减少,典型养青鱼的例子已不多见,因此产量不高。即使在上述非鲢、鳙主养的混养类型中,鲢、鳙都是主要的配养品种,其产量一般都在25%~40%(主要是鲢,而鳙的比例较小)(倪达书等 1992)。

## 四、现代中国池塘养殖业的迅速发展 及鲢、鳙的重要地位

20世纪60年代以前,以鲢、鳙、草鱼和青鱼为主的淡水鱼类养殖业依赖于捕捞长江、珠江及邻近水域的天然鱼卵和鱼苗,因此资源量十分有限,制约了池塘养殖业的进一步发展。50年代我国一大批淡水生物学家对四大家鱼进行了大量的生态学、繁殖生物学等方面的基础工作,在此基础上,于1958年获得了家鱼人工繁殖试验的成功(钟麟等 1965)。人工繁殖的成功及在生产上的应用大大促进了我国淡水养殖业(特别是池塘养殖业)的发展:中国淡水鱼产量在1936年仅为50万t,1957年为100万t,1984年上升为200万t,1990年增到420万t,1993年猛增到650万t(Zhong 1992,FAO 1993,FAO 1995)。

我国淡水鱼产量的大幅飙升,主要来源于池塘养殖业的发展。我国池塘水面虽只占全国淡水面积的6.7%,却是我国淡水养殖业的重要支柱,譬如,1986年我国江河、湖泊、水库、池塘等淡水渔业总量为348万t,其中池塘养殖产量高达74.3%(张扬宗等 1992);在1990年的我国淡水鱼类总产量中,池塘鱼类养殖产量高达75.5%,湖泊、水库鱼类产量分别仅占6.0%和8.0%,池塘单位鱼产量高达2385kg/hm<sup>2</sup>,而湖泊、水库鱼产量仅分别为435kg/hm<sup>2</sup>和255kg/hm<sup>2</sup>(FAO 1993, Qian 1994);1995年的淡水鱼产量为690万t,池塘养殖产量达73%(FAO 1997)。

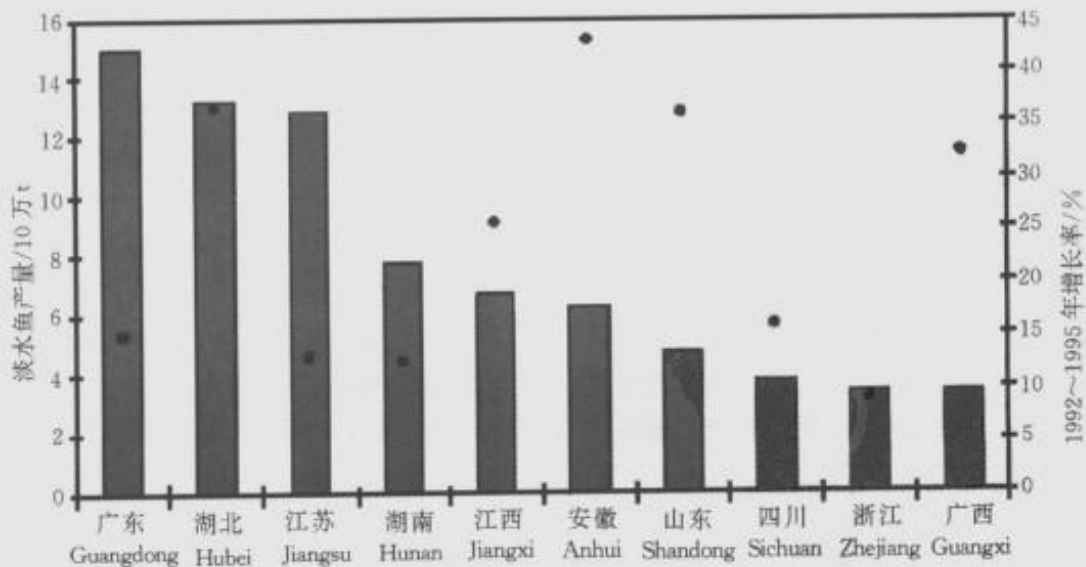


图 2-1 1995 年中国淡水鱼产量排名前 15 名的省份及其在 1992~1995 年间的增长率(引自 FAO 1997)

Fig. 2-1 Production of freshwater fishes in 1995 in the top 15 provinces of China and their corresponding sector growth rate between 1992~1995 (Cited from FAO 1997)

从区域分布来看,地处珠江流域的广东和地处长江流域的湖北、江苏、湖南、江西等占绝对优势,其中长江流域的渔产量总和位居各流域之首,黑龙江流域也是重要鱼产区(图 2-1、图 2-2)。

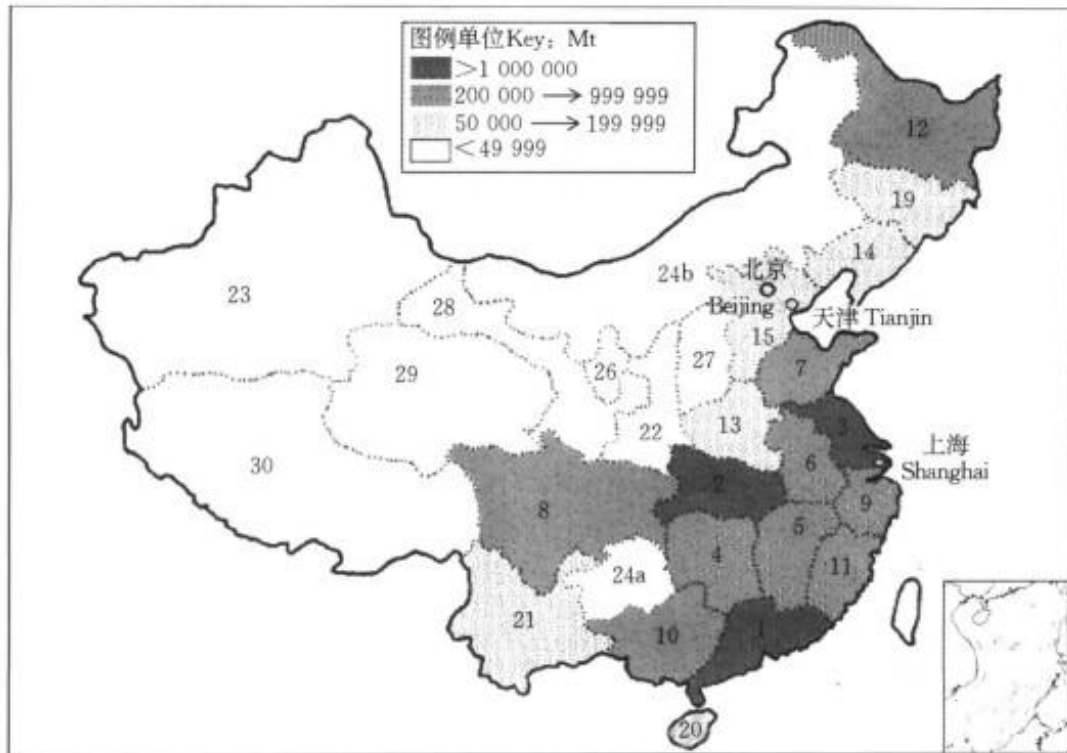


图 2-2 中华人民共和国各行政区 1995 年淡水养殖产量分布排序图

[引自 FAO 1997(未包括香港、澳门和台湾资料)]

省、自治区和直辖市如下:1. 广东; 2. 湖北; 3. 江苏; 4. 湖南; 5. 江西; 6. 安徽; 7. 山东; 8. 四川; 9. 浙江; 10. 广西; 11. 福建; 12. 黑龙江; 13. 河南; 14. 辽宁; 15. 河北; 19. 吉林; 20. 海南; 21. 云南; 22. 陕西; 23. 新疆; 24a. 贵州; 24b. 内蒙古; 26. 宁夏; 27. 山西; 28. 甘肃; 29. 青海; 30. 西藏; 16. 上海; 17. 天津; 18. 北京

Fig. 2-2 The administrative divisions of the People's Republic of China, showing ranked freshwater aquaculture production for 1995 in each area (Cited from: FAO 1997)

The provinces and autonomous regions are: 1. Guangdong; 2. Hubei; 3. Jiangsu; 4. Hunan; 5. Jiangxi; 6. Anhui; 7. Shandong; 8. Sichuan; 9. Zhejiang; 10. Guangxi; 11. Fujian; 12. Heilongjiang; 13. Henan; 14. Liaoning; 15. Hebei; 19. Jilin; 20. Hainan; 21. Yunnan; 22. Shaanxi; 23. Xinjiang; 24a. Guizhou; 24b. Nei Mongol; 26. Ningxia; 27. Shanxi; 28. Gansu; 29. Qinghai; 30. Xizang (Tibet). The Municipalities are: Shanghai (ranked 16); Tianjing (17) and Beijing (18)

毫无疑问,池塘养殖业在我国淡水渔业中的重要地位决定了鲢、鳙、草鱼在淡水鱼产总量中的绝对重要地位,如在 1993 年的鱼产总量中,这三种植食性鱼类的比例高达 65.3%,而以主食浮游植物的鲢的比例为最高,杂食性的鲤鱼也有相当



的养殖产量(表 2-1)。

表 2-1 1993 年度中国主要淡水鱼类的产量和主要食性  
Table 2-1 Major freshwater fish species reared in China in 1993 and their major feeding habits

种类 Species	产量 Production		主要食性 Feeding habitat
	× 10 <sup>3</sup> tons	%	
鲢 ( <i>Hypophthalmichthys molitrix</i> )	1807	28.2	滤食性, 摄食浮游植物及浮游动物为食
草鱼 ( <i>Ctenopharyngodon idelle</i> )	1465	22.9	草食性, 以各种水生微管束植物为食
鳊 ( <i>Aristichthys nobilis</i> )	911	14.2	滤食性, 以浮游动植物为食
鲤 ( <i>Cyprinus carpio</i> )	892	13.9	杂食性, 摄食底栖动物、水生微管束植物碎片、有机碎屑、甚至藻类
罗非鱼 ( <i>Tilapia niloticus</i> )	533	8.3	杂食性, 主食浮游生物
鲫鱼 ( <i>Carassius carassius</i> )	292	4.5	杂食性, 成体以植物性食料为主, 有刮舔着生藻类的习惯, 肠中常有碎屑杂物、硅藻及丝状藻类等
鳊 ( <i>Parabramia pekinensis</i> )	219	3.4	草食性, 主要食物为苦草、眼子菜等水生微管束植物
鲮 ( <i>Cirrhia molitorella</i> )	100	1.6	杂食性, 主食有机碎屑和藻类
青鱼 ( <i>Mylopharyngodon piceus</i> )	66	1.0	肉食性鱼类, 以软体动物中的螺蛳为主要食料, 较小的个体也摄食水生昆虫幼虫、虾蟹等
其他鱼类	128	2.0	
总计	6410	100	

(引自 FAO 1995, 曹文宣 1992) (Cited from FAO 1995, Cao 1992)

### 第三章 鲢、鳙与池塘养殖中的控藻与水质改善

20世纪中叶,由于传统的天然捕捞业已经无法满足人们对鱼产品的需求,以提高粮食生产为主要目的的水产养殖(主要是池塘养殖)开始飞速发展,并主导着世界各地的水产养殖业。伴随着中国四大家鱼人工繁殖的成功,具有快速生长特性的中国家鱼迎来了被世界各国广泛引种的机会。

另一方面,随着集约化养殖的不断发展及配合饲料的大量使用,导致水产养殖池塘中藻类的过量繁殖及对水质产生的负面影响日益严重。事实上,藻类过度繁殖无论对粗放型还是集约化水产养殖系统,都是保持良好水质的主要障碍(Smith 1985)。首先,藻类过度繁殖可能逐渐导致夜晚的池水缺氧,因为在无光照的夜晚,藻类既是氧气的主要消费者,又产生碎屑,后者再被好氧细菌分解;第二个原因是,过度繁殖的藻类周期性死亡,死亡藻类的分解可导致厌氧或氨超过毒害水平而引起鱼类死亡(过多的氨甚至在不停充氧的池塘也能引起鱼类死亡);第三个原因是,浓厚的藻类水华能产生对鱼类生存有害的化学物质(如藻毒素等)而直接导致鱼类死亡。

在中国家鱼鲢、鳙被引种到欧洲的早期,科学家和管理者产生兴趣浓厚的主要原因有两个:①在欧洲没有本地产的摄食浮游生物的滤食性鱼类;②鲤鱼是欧洲期望的食用鱼,因此,鲢的引入可能既可以改善水质,又可以收获另外的食用鱼(Opuszynski and Shireman 1995)。总体来看,在欧洲(特别是东欧和前苏联)鲢、鳙主要用于与鲤鱼混养以充分利用饵料资源以提高鱼产量,并希望借此改善池塘水质,而鲢、鳙引入到北美的时间则较晚,其主要目的是为了改善斑鲟和对虾池塘养殖中的水质。

#### 一、欧洲的池塘养鲤业

中国的池塘养鲤业自从唐代衰败以后,主要是鲢、鳙、草鱼的混合养殖占主导地位(虽然北方仍以鲤鱼养殖为主)。而鲤鱼单养(common carp monoculture)数世纪以来在欧洲的池塘养殖中一直占有主导地位;直到今天,它依然在东欧的池塘养殖中占绝对优势。据东欧国家(不包括俄罗斯)1998年的渔业统计资料,鲤科鱼类(鲤鱼占绝对优势)养殖高达内陆水产养殖总量的86%。1998年欧洲国家(不包括俄罗斯)鲤鱼产量前四名的国家分别是:波兰21%,乌克兰19%,捷克16%和德国12%。1998年,欧洲内陆水产养殖总量占水产养殖总量的19%,而俄罗斯水产总

量中 94% 来自淡水(其中鲤科鱼类占 83%, 鲤和鲢分别为 50% 和 27%)(FAO 2000)。

起源于中国、日本和中亚的鲤鱼,可能是第一种在世界范围内被广泛引种的鱼类。大约在 19 世纪中叶,经历了全球范围内的一系列的引种后,它几乎遍及了气候条件允许其生存的所有地方(Welcomme 1988)。到了中世纪,鲤鱼被传入中欧及西欧,其养殖池开始遍布德国、波兰、捷克、匈牙利、法国等地。中世纪末,中欧和西欧的鲤鱼养殖业已经得到了很好的发展,鲤鱼已成为基督教和犹太教徒传统的斋戒和宗教节日的食品(Opuszynski and Shireman 1995)。与中国的池塘混养相比,欧洲的鲤鱼单养面临的问题是如何改善池塘水质,以及如何充分利用饵料资源以提高总产量。

关于鲤鱼养殖中,池塘水质的变化十分复杂,在不考虑投饵对水质的影响下,一方面鲤鱼可通过摄食底栖无脊椎动物而减少底栖动物对沉积物中 N、P 的释放;另一方面它们又有从底泥中泵吸营养盐(它们在摄食时搅动底泥,还带入大量营养盐到水柱中)。虽然这种正负效应在实践中很难区分,但实验研究表明,鲤鱼养殖能显著地增加沉积物中磷的释放从而增加水柱中的磷含量(图 3-1)。荷兰池塘的研究也表明了以底栖动物为食的鱼类的密度与水柱中颗粒悬浮物浓度有很好的相关关系(图 3-2)。这与中国传统的池塘混养中所认识到的鲤等底层鱼类能翻动底泥、搅动池水、促进池水混合而使固结在底泥中的有机质加速分解和循环的实践经验是一致的(倪达书等 1992)。

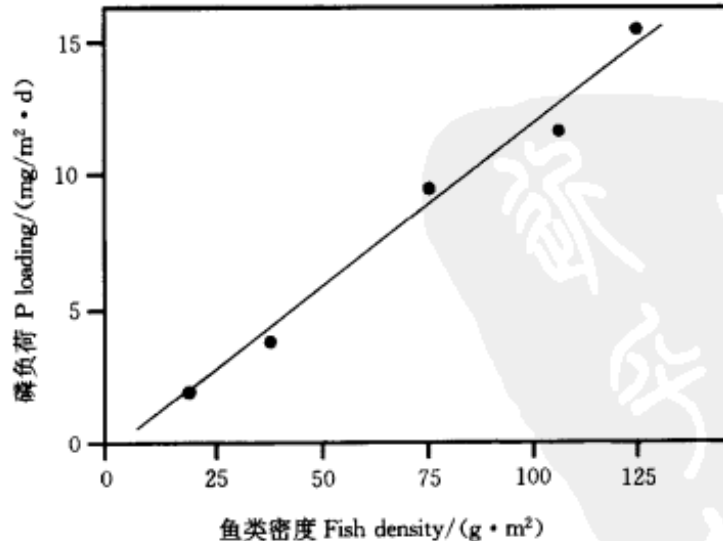


图 3-1 鲤鱼(放养 7~14d 后)密度对围隔中沉积物的磷释放的影响(引自 Lamarra 1974, Scheffer 1998)

Fig. 3-1 Effect of carp density on phosphorus release into water column 7~14 days after introduction of carp in enclosures (Lamarra 1974, Scheffer 1998)

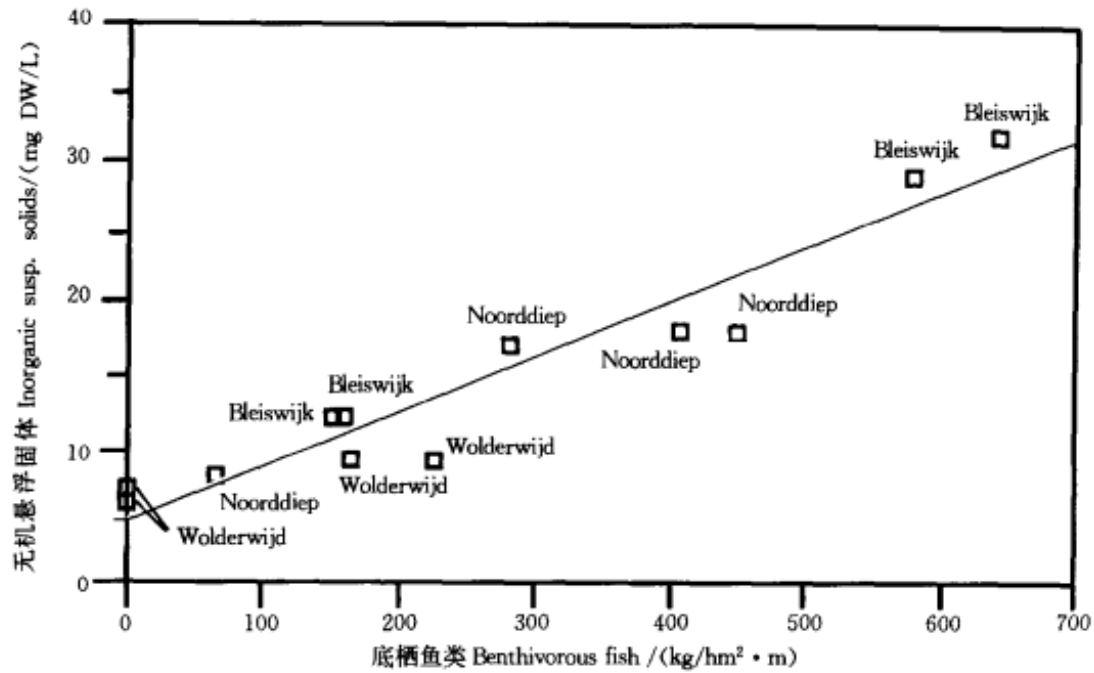


图 3-2 若干荷兰池塘中无机颗粒悬浮物浓度与底栖动物食性鱼类生物量的关系(引自 Meijer et al. 1989)

Fig. 3-2 Relationship between inorganic suspended solid concentrations and the biomass of benthivorous fish in several Dutch ponds (Cited from Meijer et al. 1989)

由于鲤鱼的食性很广,几乎可消费其他鱼类摄食的所有无脊椎动物,因此在欧洲,历史上将土著鱼类与鲤鱼混养的努力一直未能成功。在中国的家鱼引入前,在欧洲几乎没有有重要性的植食性(herbivorous)鱼类。而从中国引入的白鲢和草鱼则主要利用鲤鱼未利用的食物(图 3-3)。

就像在中国近千年来的池塘混养经验所表明的一样,在波兰、匈牙利等东欧进行的池塘混养研究也表明,鲤鱼与白鲢混养能充分利用饵料资源,使总鱼产量大幅提高(Antalfi and Tolg 1975, Opuszynski and Shireman 1995)。如在波兰 Zabieniec 地区进行的池塘混养试验表明,当白鲢养殖为 4000 尾/hm<sup>2</sup> 时,鲤鱼产量仅有少量(260kg/hm<sup>2</sup>)下降,当白鲢养殖密度上升到 8000~12 000 尾/hm<sup>2</sup> 时,并未引起鲤鱼产量的进一步下降,而总鱼产量在最高白鲢密度下增加了近 800kg/hm<sup>2</sup>(图 3-4)。鳙鱼由于生长更快,在同样的密度下比鲢的产量更高,但能导致鲤鱼产量的显著下降,虽然鲢、鳙都不会摄食鲤鱼的补充饲料,但是鳙的食物中无脊椎动物的比例更大,包括大型枝角类、桡足类及摇蚊幼虫等鲤鱼的基本食物(Opuszynski 1981),而鲢摄食小型浮游动物,主要是对鲤鱼食物不重要的象鼻蚤和轮虫。因此,鲢比鳙更适合欧洲的池塘混养(Opuszynski and Shireman 1995)。Opuszynski(1981)在另一组鲤鱼养殖池塘(进行施肥和投饵)中混养鲢、鳙的实验中 also 得到类似的结果(表 3-1)。

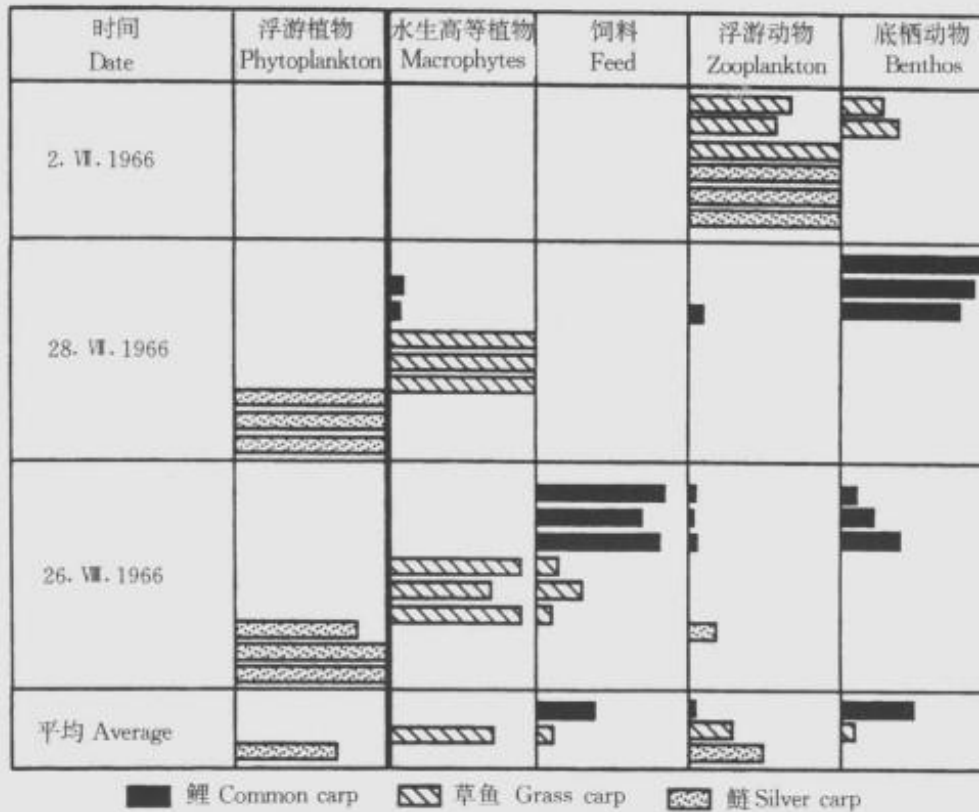


图 3-3 波兰 Zabieniec 地区混养池塘中鲤鱼、草鱼和鲢鱼鱼种食物的百分比组成。  
1966 年 7 月 2 日前未放鲤鱼。3 根水平柱表示 3 个重复。  
(修改自 Opuszynsk 1979a)

Fig.3-3 Percent composition of fingerling food of common, grass and silver carp in polyculture, Zabieniec, Poland. Common carp were not stocked as of 2 July 1966. Three horizontal bars in each column depict three replication (Modified from Opuszynski 1979a)

表 3-1 波兰 Zabieniec 地区鲤鱼养殖池塘混养鲢、鳙和草鱼的渔业产量  
Table 3-1 Fishery results of carp pond with silver carp, bighead carp and/or grass carp in Zabieniec, Poland

养殖密度和种类 Stocking densities /(ind./hm <sup>2</sup> ) and species	重复 replicates	个体增重 individual increment/g	存活率 survival /%	产量 Production /(kg/hm <sup>2</sup> )	相对于对照 In relation to the control/(kg/hm <sup>2</sup> )	
2000 C	3	671	83	1101	-	
2000 C	3	608	91	1103	-	132

鲤产量下降 Decrease of carp production    总产量增加 Increase of total production

养殖密度和种类 Stocking densities /(ind./hm <sup>2</sup> ) and species	重复 replicates	个体增重 individual increment/g	存活率 survival /%	产量 Production /(kg/hm <sup>2</sup> )	相对于对照 In relation to the control/(kg/hm <sup>2</sup> )	
1500 Sc		108	90	130		
2000 C	3	578	94	1092	9	258
3000 Sc		98	93	267		
2000C	2	546	82	873	228	33
1500 Bh		182	96	261		
2000C	3	445	89	777	324	122
1500 Sc		113	76	120		
1500 Bh		152	86	186		
1500 Gc		103	93	140		

C: 鲤 common carp, Sc: 鲢 silver carp, Bh: 鳊 bighead carp, Gc: 草鱼 grass carp  
(引自 Opuszynski 1981) (Cited from Opuszynski 1981)

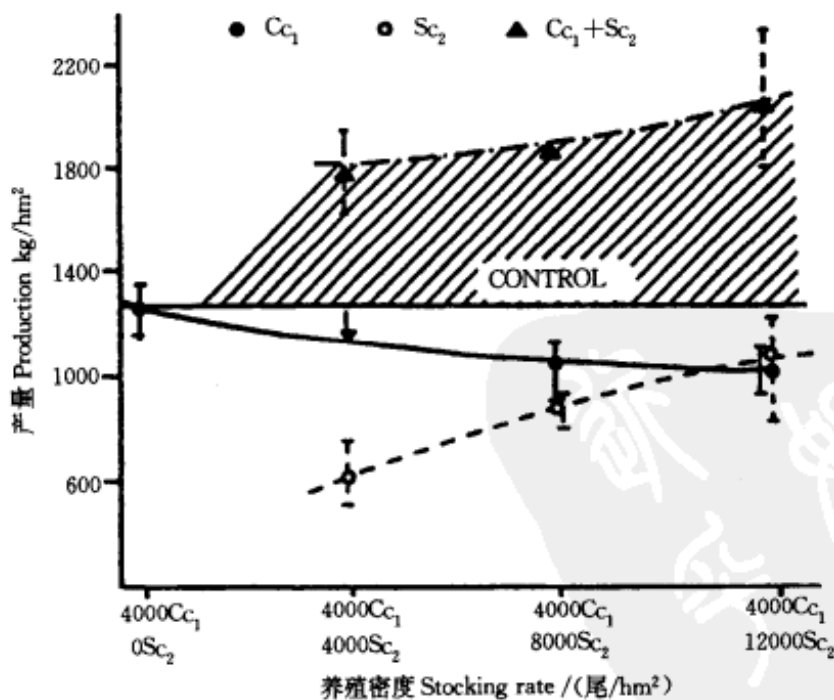


图 3-4 不同白鲢养殖密度对波兰 Zabieniec 地区池塘鲤鱼产量的影响  
(引自 Opuszynski and Shireman 1995)

C<sub>1</sub> 表示一龄鲤鱼, S<sub>2</sub> 表示二龄鲢鱼。Control 线表示鲤鱼单养密度为 4000 尾/hm<sup>2</sup> 时的产量。斜影线部分表示白鲢导致的产量增加, 纵线表示标准差

Fig. 3-4 Influence of various stocking rates of silver carp on the production of common carp in ponds, Zabieniec, Poland (Cited from Opuszynski and Shireman 1995)

C<sub>1</sub> = 1-year-old common carp, S<sub>2</sub> = 2-year-old silver carp. Control line = carp production in monoculture at a stocking rate of 4000 ind./hm<sup>2</sup>. Hatched area = increase in total production due to silver carp. Vertical lines = standard deviations



事实上,20世纪中期以后,池塘养殖中鲤鱼与中国家鱼(主要是鲢和草鱼)的混养在欧洲(独联体国家、匈牙利、葡萄牙、德国等)迅速得到普及。如自20世纪50年代末以后,通过鲤鱼与中国家鱼的混养来提高池塘养殖产量在独联体国家得到广泛应用,尤其是在较温暖的南部地区效果很好,如在乌克兰的Krasnodar地区,鲤鱼养殖池塘中,中国家鱼的产量高达总产量的50%(1175~2360kg/hm<sup>2</sup>);在以色列,鲢于1965年用于池塘混养,在由鲤鱼、鲢和罗非鱼组成的混养池塘中,与鲤鱼和罗非鱼的池塘单养相比,鲢鱼的养殖使鲤鱼和罗非鱼的产量分别增加了22%和11%(Opuszynski and Shireman 1995)。

## 二、波兰(东欧)的实验研究

鲢、鳙大约于1964~1966年从前苏联引种到波兰(Opuszynski and Shireman 1995),当初的主要目的是为了利用中国传统的池塘混合养殖原理,充分利用饵料资源,提高池塘养殖产量。虽然,中国家鱼与鲤鱼的池塘混养能增加总鱼产量是无可争议的实事,但鲢、鳙对藻类影响的实验结果却很不一致。

### 1. 池塘鲤鱼养殖中鲢、鳙的控藻效果(池塘实验)

波兰科学家Januszko(1974)和Opuszynski(1979b)研究了进行人工投喂的浅水鲤鱼养殖池塘中,中国家鱼对池水中浮游植物、其他生物群落和主要环境化学因子影响的实验研究。

Januszko 1968年的实验研究表明,鲢、鳙导致鲤鱼养殖池塘中浮游植物生物量的大幅增加,特别是鳙还促进蓝藻水华的发生(Januszko 1974)。Januszko于1968年(4~10月)在26个富营养鱼池(每个0.2hm<sup>2</sup>,水深0.85m)中研究了鲢、鳙和草鱼分别与鲤鱼混养对浮游植物群落的影响。所有鱼池中的鲤鱼养殖密度均为2000尾/hm<sup>2</sup>。各鱼池还进行了施肥(从200kg/hm<sup>2</sup>+P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>40kg/hm<sup>2</sup>),每天用高粱来投喂鲤鱼。当鲢鱼密度为1500尾/hm<sup>2</sup>(14g/m<sup>3</sup>)时,浮游植物生物量上升10%(38~42mg/L),当鲢鱼密度增加为3000尾/hm<sup>2</sup>(28g/m<sup>3</sup>)时,浮游植物生物量则下降10%;而鳙鱼(1500尾/hm<sup>2</sup>)与鲤鱼混养导致浮游植物生物量上升超过100%(27~66mg/L)。藻类群落结构也发生显著变化:鲢导致硅藻比例上升,鳙导致蓝藻(主要是水华鱼腥藻*Anabaena flos-aquae*, *A. solitaria* var. *planctonica*, 阿氏颤藻*Oscillatoria agardhii*)比例大幅上升。而草鱼(1500尾/hm<sup>2</sup>)与鲤鱼混养对浮游植物无明显影响。Januszko认为,鲢3000尾/hm<sup>2</sup>导致植物生物量下降10%不是由于鱼类的摄食所致,而是其他原因。这一研究中,未涉及浮游动物的情况。

Opuszynski(1979)还研究了不同白鲢密度对鲤鱼养殖池塘水质的影响。鲤鱼的养殖密度为4000尾/hm<sup>2</sup>,白鲢的养殖密度为0,4000,8000,12000尾/hm<sup>2</sup>。所有鱼池都进行了施肥(从290kg/hm<sup>2</sup>+P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>47kg/hm<sup>2</sup>),并用大麦来投喂鲤鱼。白鲢的

养殖导致了许多环境和生物的变化(图 3-5),其中最明显的是浮游植物净生产量的大幅增加。浮游植物生物量、叶绿素 a 含量及浮游植物总生产量也有显著增加(虽然幅度较小),而浮游动物的密度及生物量均有一定的降低。随着白鲢养殖密度的增加,浮游植物群落结构也出现了变化:小型绿藻的密度和生物量降低,较大型的硅藻、裸藻和隐藻的丰度增加。

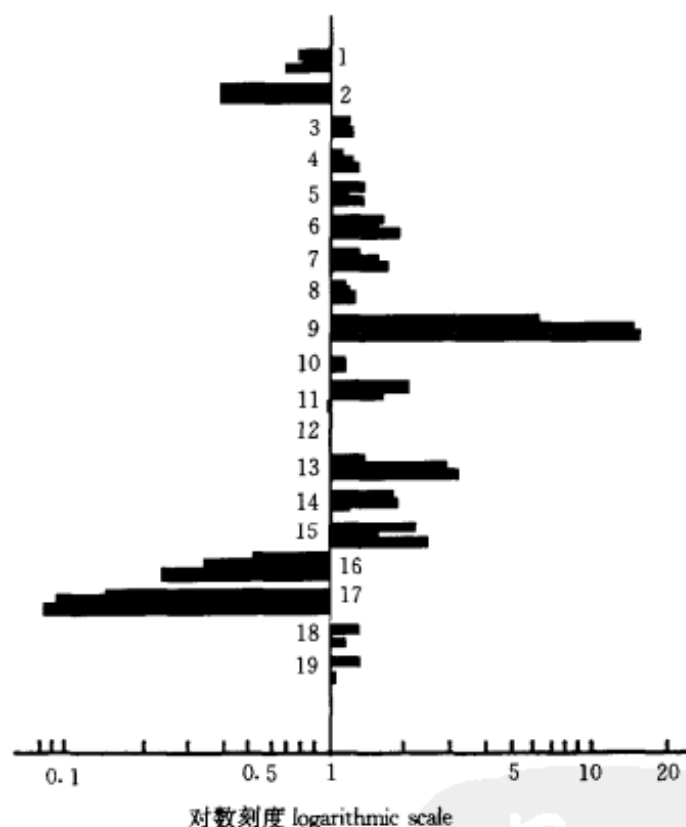


图 3-5 白鲢放养对鲤鱼养殖池塘若干环境及生物因子季节平均值的影响  
(引自 Opuszynski 1979b)

对数刻度:1 个刻度对应于某一因子与仅放养了鲤鱼的对照池塘的比值。3 根棒对应于顺序的 3 种白鲢密度(最高的棒代表最低白鲢密度池塘中的值)。1. 氨氮;2. 磷;3. BOD<sub>5</sub>;4. 溶氧;5. 浮游植物生物量;6. 叶绿素 a 含量;7. 浮游植物总生产量;8. 破坏性;9. 浮游植物净生产量;10. 总细菌数;11. 蛋白水解细菌数;12. 氨化细菌数;13. 底泥中的总细菌数;14. 底泥中的蛋白水解细菌数;15. 底泥中的氨化细菌数;16. 浮游动物数量;17. 浮游动物生物量;18. 底栖动物数量;19. 底栖动物生物量

Fig. 3-5 The influence of stocking densities with silver carp on average seasonal values of some environmental and biocenotic factors (Cited from Opuszynski 1979b)

Logarithmic scale: 1 corresponds to the value of a given factor in the control group of ponds with common carp only. The three bars correspond to three consecutive increasing stocking densities of silver carp (the higher bar shows the particular value at lowest stocking density of silver carp). 1. ammonium nitrogen; 2. phosphates; 3. BOD<sub>5</sub>; 4. soluble oxygen; 5. phytoplankton biomass; 6. chlorophyll a; 7. gross primary production; 8. destruction; 9. net primary production; 10. total number of bacteria; 11. number of proteolytic bacteria; 12. number of ammonifying bacteria; 13. total number of bacteria in sediments; 14. number of proteolytic bacteria in sediments; 15. number of denitrifying bacteria in sediments; 16. zooplankton number; 17. zooplankton biomass; 18. benthos numbers; 19. benthos biomass

## 2. 池塘型小湖泊中白鲢的控藻效果(围隔实验)

Kajak 等(1975)在一个进行了鱼类增殖实验的富营养小池塘型(pond-type)湖泊——Warniak 湖中通过围隔实验,研究了鲢对浮游生物的影响。该湖面积仅有 38.4hm<sup>2</sup>,平均水深 1.5m,实际上是一个自然的池塘,池塘周围有相当的范围长满

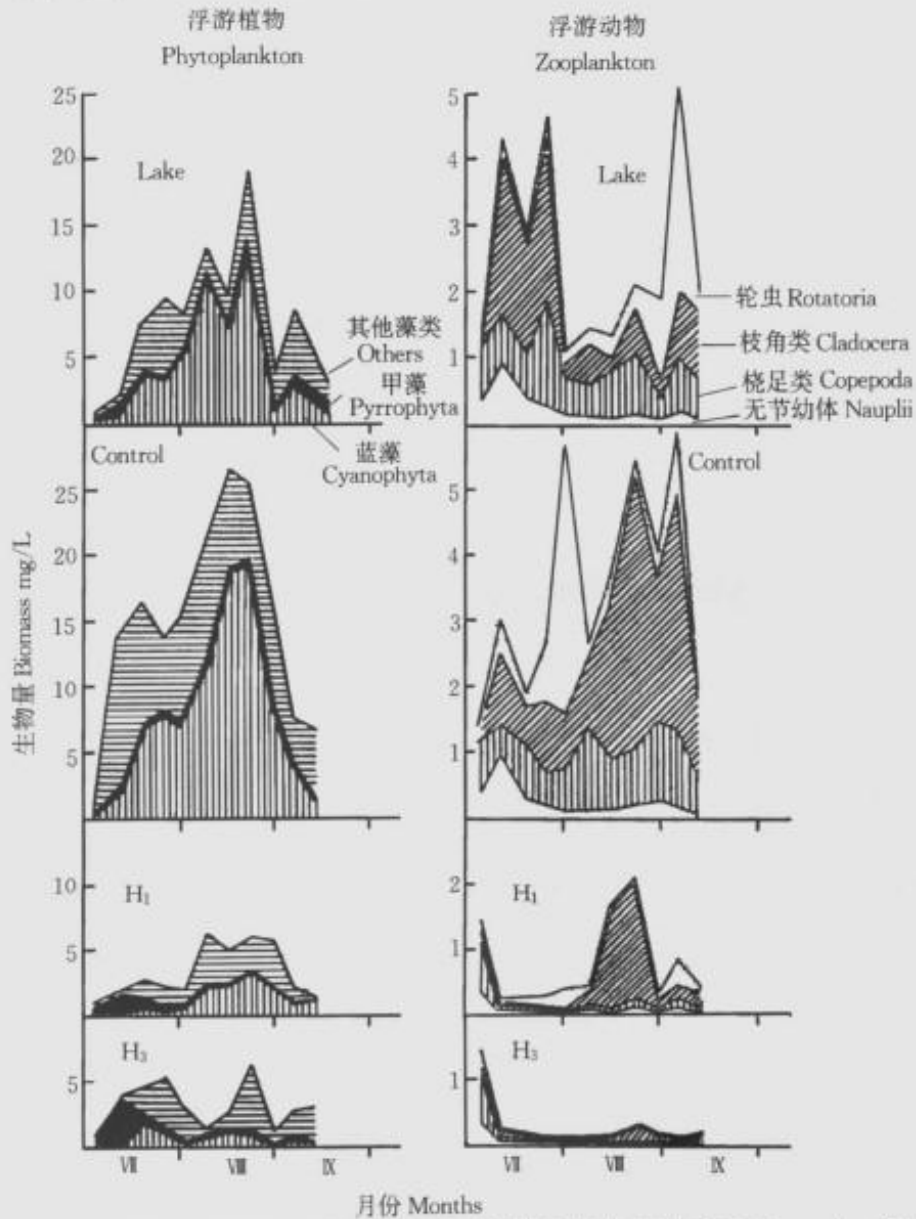


图 3-6 不同密度鲢围隔及湖水中的浮游生物生物量(修改自 Kajak et al. 1975)

Lake: 围隔外湖水, Control: 未放鱼的围隔, H<sub>1</sub>: 鲢密度 30g/m<sup>3</sup> 的围隔,

H<sub>3</sub>: 鲢密度 90g/m<sup>3</sup> 的围隔

Fig.3-6 Biomass of plankton in enclosures with various densities of silver carp and in the surrounding lake water(Adapted from Kajak et al. 1975)

Lake: lake water outside the enclosures, Control: control enclosures without silver carp, H<sub>1</sub>: enclosures with 30g/m<sup>3</sup> silver carp, H<sub>3</sub>: enclosures with 90g/m<sup>3</sup> silver carp

了维管束植物,1967年投放了800kg的鲤鱼和849kg欧鳊,1968年和1969年各投放了1680kg和200kg的鲤鱼(Hillbricht-Ilkowska and Weglenska 1973, Zawisza and Ciepielewski 1973)。围隔实验于1973年夏季(7~9月)进行,共设有6个围隔,每个围隔6.25m<sup>2</sup>(2.5m×2.5m)并插入底泥40cm,水深1.5m。实验设计为:2个对照(无鱼),2个较高鲢鱼密度(H<sub>1</sub>:30g/m<sup>3</sup>)和2个高鲢鱼密度(H<sub>3</sub>:90g/m<sup>3</sup>)。结果表明,鲢鱼养殖不仅使浮游动植物生物量锐减(与对照相比,下降了4.5倍),也导致蓝藻(主要是铜绿微囊藻 *Microcystis aeruginosa*)比例大幅下降(图3-6),因此,可以改善水质。另一方面,在H<sub>1</sub>和H<sub>3</sub>中,浮游动物生物量分别下降了4.5和16倍。Kajak等的实验中的H<sub>1</sub>接近Januszko的实验中的较高的鲢鱼密度,而H<sub>3</sub>为H<sub>1</sub>的3倍,Januszko的实验中的藻类生物量为Kajak等的实验中的2倍。也就是说,Kajak等(1975)进行的围隔实验的结果与Januszko(1974,1979)的结论正好相反。

Kajak等(1975)通过镜检观察放养在用渔网做成的围隔中的鲢的肠含物,发现主要是铜绿微囊藻,还有一些甲壳动物和轮虫,而通过镜检实验围隔中的鲢的肠含物时,发现主要是底栖和附着硅藻的空壳,还有许多浮游植物如不定微囊藻 *M. incerta*, *M. delicatissima*, 湖生束球藻 *Gomphosphaeria lacustris* 的空壳。白鲢养殖还使底栖动物现存量大幅增加。

然而, Kajak等(1975)认为, ①由于实验围隔中的鲢体重增加小(与Januszko的池塘实验相比)而推断鱼的摄食强度颇低; ②鲢不能摄食的小型藻类的生物量也大幅降低, 因此他们没有将浮游动植物生物量及蓝藻比例的大幅下降归结于鲢对藻类的摄食, 而毫无疑问地归结为由于鲢摄食了碎屑后作为粪便排出而将营养物质沉淀到湖底, 因而使浮游生物贫瘠而使底栖动物丰富, 从而有利于水质的净化。

### 三、美国的实验研究

美国的鱼类养殖业发达,产量占北美养殖渔产总量的86%(1995)。鲢鱼是北美(主要是美国)淡水养殖的最重要的品种,规模最大,产量最高(图3-7、图3-8)。在美国,鲢鱼的养殖种类以鲴科的斑点叉尾鲴为主,养殖方式包括池养、笼养、流水沟渠养殖和大型流水罐养殖等,而以池塘养殖最为普遍。对虾也是美国养殖业的主要对象之一,大多采用精养法,投喂人工饲料。养殖池塘的水质改善问题是养殖业面临的主要问题之一。

鲢、鳊于1971年从我国台湾引种到美国,据说最初是为了在污水潟湖(Sewage lagoon)中进行生物过滤(biofiltration),后来美国科学家开始研究鲢、鳊与本土主要养殖种类进行混养以改善池塘水质的潜力(Cremer and Smitherman 1980)。

#### 1. 斑鲴养殖中的鲢+浮游动物组合控藻技术(水族箱实验)

Smith(1985)认为,池塘中养殖鲢常导致浮游植物生物量的增加特别是可能使

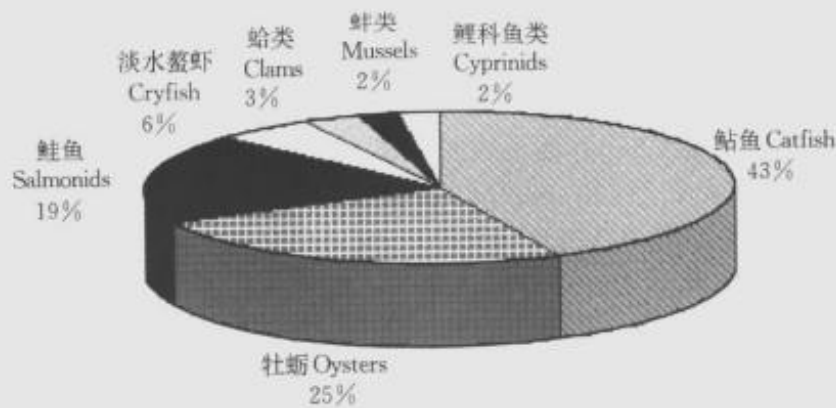


图 3-7 北美 1995 年度水产养殖品种的产年组成(引自 FAO 1997)  
 Fig. 3-7 Relative production of cultured species groups in North America in 1995 (Cited from FAO 1997)

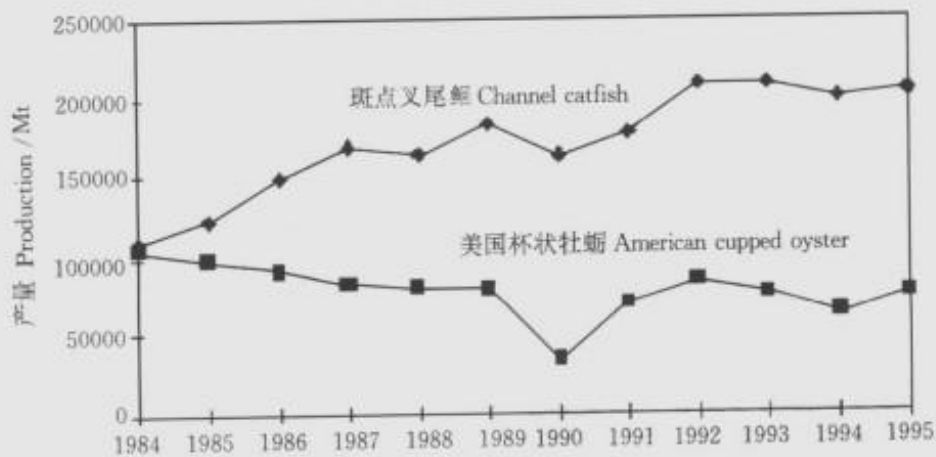


图 3-8 北美主要养殖品种(斑点叉尾鲇和美国杯状牡蛎)产量的变化趋势  
 (引自 FAO 1997)

Fig. 3-8 Trends in production of main cultured species (channel catfish and American cupped oyster) in North America (Cited from FAO 1997)

小型藻类达到有害的水平,主要是由于鲢摄食了以小型浮游植物为食的牧食性(herbivorous)浮游动物。为了验证这一假设,Smith 于 1983 年 5~6 月采用 6 个 1m<sup>3</sup> 的玻璃纤维缸(fiberglass tank)研究了一种运用鲢与浮游动物组合起来控制藻类生物量的新方法。

4 月 25 日,先在每个缸中灌入 1m<sup>3</sup> 的采自附近几个湖泊和池塘的水及等量的浮游动物后,立即在 4 个缸中各放 11 尾鲢鱼苗(10.5cm),同时将其中的 2 个缸用渔网一分为二(将鲢限制在半边缸中活动以保护浮游动物),另 2 个缸不放鲢作为对照。2 周后的 5 月 5 日,再在每个缸中放 10 尾斑鲇(*Ictalurus punctatus*)(12.7cm),对应于高密度的斑鲇养殖活动。每天投入高蛋白饵料喂养斑鲇,并保留鱼类排泄

物及未被吃掉的饵料作为浮游植物生长的营养源。实验于 6 月 15 日结束。40 天后,与未为浮游动物提供保护的鱼缸(CC 和 CSC)相比,为浮游动物提供保护的鱼缸(RE)中的叶绿素 a 含量下降了 99%(表 3-2)。

表 3-2 实验设计和叶绿素 a 含量( $\mu\text{g/L}$ )  
Table 3-2 Experimental design and chlorophyll-a contents ( $\mu\text{g/L}$ )

处理编号 Treatment code	斑鲢 Catfish	鲢 silver carp	网隔 refuge	叶绿素 a 含量(平均值 $\pm$ 标准差) Chl-a(mean $\pm$ SE)		
				5 月 25 日 May 25	6 月 2 日 June 2	6 月 25 日 June 25
CC	10	0	No	548 $\pm$ 76	677 $\pm$ 43	721 $\pm$ 220
CSC	10	11	No	766 $\pm$ 222	883 $\pm$ 201	1460 $\pm$ 263
RE	10	11	Yes	24 $\pm$ 6.5	25 $\pm$ 8.0	11 $\pm$ 1.7

(引自 Smith 1989)(Cited from Smith 1989)

Smith(1985)的论文未能给出浮游植物的详细信息,仅指出含有鱼腥藻 *Anabaena*、微囊藻 *Microcystis* 和 胶囊藻 *Gloeoecystis*,但这些藻类在他的研究中都不常见。关于浮游动物,CSC 中的优势种为小型枝角类的盘肠蚤(Chydorids)和剑水蚤(Cyclopoids),RE 中的优势种为大型枝角类(主要是网纹蚤 *Ceriodaphnia*, 蚤 *Daphnia*, 有时是低额蚤 *Simocephalus* 和船卵蚤 *Scapholeberis*),而 CC 中的情况比较复杂,一个缸中的优势种为盘肠蚤 Chydorids,而另一个缸中的网纹蚤的密度比其他任何缸都高。

因此,Smith(1985)认为,仅仅依靠鲢或者浮游动物均不能控制藻类生物量,如果将鲢与浮游动物组合起来(用浮游动物控制小型藻类,用鲢控制大型藻类)可牧食所有浮游植物,从而达到控制藻类生物量的目的。他认为这一组合控藻技术可用于集约化(intensive)或者粗放式(extensive)的水产养殖系统。

为了探讨这一技术的机理,Smith(1989)进一步进行了鲢对颗粒大小的选食机制的实验研究(表 3-3)。本实验使用了 20L 大小的水族箱,鲢鱼苗均重为 32.5g,实验在 20 $^{\circ}\text{C}$  下持续一个小时。结果表明,32g 重的鲢鱼苗对 70 $\mu\text{m}$  以上的颗粒物的滤食率最大可达到 18.25L/h,而对于 70 $\mu\text{m}$  以下的颗粒物的滤食率随着颗粒变小而下降,当颗粒物下降到 10 $\mu\text{m}$  以下时,无法检测出滤食率(图 3-9)。因此,鲢对食物颗粒大小的选择是一种与鳃耙形态有关的被动的机械的行为。因此,Smith(1989)的结论是,白鲢滤食将不控制藻类的总生物量,而是控制藻类的大小结构,白鲢的滤食将产生藻类体积特异性(size-specific)死亡率,即具有最高生长率的小型藻类,最不易遭受鲢滤食(图 3-10);虽然白鲢滤食对 10 $\mu\text{m}$  以下的藻类将无直接影响,但能通过清除其竞争者而间接的有利于小型藻类的生长和存活。



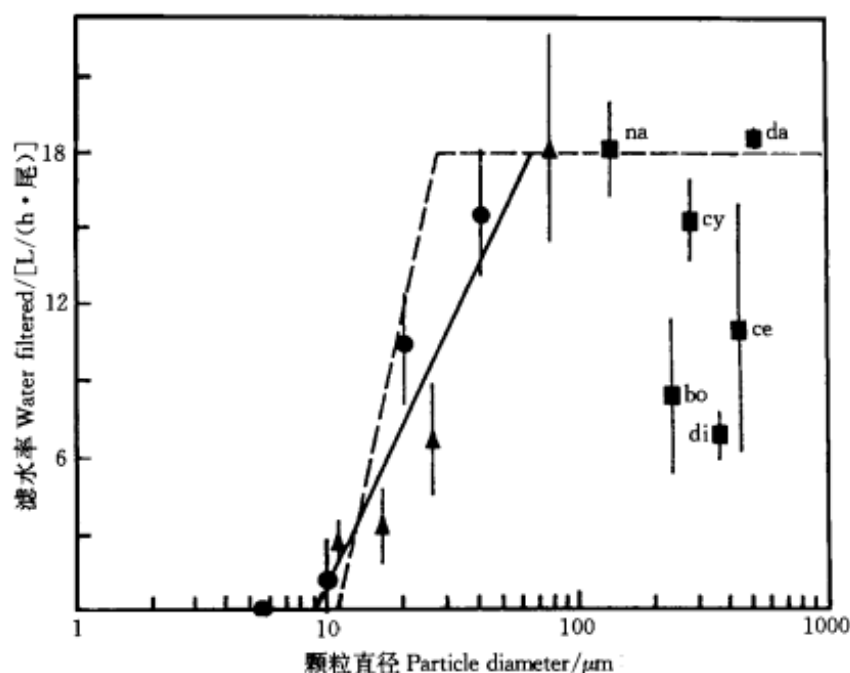


图 3-9 鲢的食物清除率(引自 Smith 1989)

每个点是每种颗粒类型的平均值和标准差:▲ 试验 A(酵母和花粉),■ 试验 B(微小珠子),● 试验 C 的浮游动物; da:蚤,ce:网纹蚤,di:镖水蚤,cy:剑水蚤,na:无节幼体,bo:象鼻蚤

Fig.3-9 Clearance rates of silver carp (Cited from Smith 1989)

Points are means  $\pm$  S. E. for each particle type: ▲ trial A (yeast and pollen); ■ trial B (micronic beads); ● zooplankton from trial C; da: *Daphnia*; ce: *Cerodaphnia*; di, *Diaptomus*; cy: *Cyclops*; na: nauplii; bo: *Bosmina*

表 3-3 实验设计

Table 3-3 Experimental design

试验 Trial	重复 Replication	颗粒物 Particle	颗粒大小/ $\mu\text{m}$ Particle size
A	4	酵母团 Yeast cluster	10.8
		豚草花粉 Ragweed pollen	16.8
		香蒲花粉 Cattail pollen	26.5
		玉米花粉 Corn pollen	75.0
		微小珠子 Micronic beads	5.7

续表

试验 Trial	重复 Replication	颗粒物 Particle	颗粒大小/ $\mu\text{m}$ Particle size
B	4	微小珠子 Micronic beads	10.0
		微小珠子 Micronic beads	20.2
		微小珠子 Micronic beads	40.1
		蚤 <i>Daphnia</i>	500
		网纹蚤 <i>Ceriodaphnia</i>	450
C	3	镖水蚤 <i>Diaptomus</i>	370
		剑水蚤 <i>Cyclops</i>	260
		象鼻蚤 <i>Bosmina</i>	230
		无节幼体 Nauplii	150

(引自 Smith 1989)(Cited from Smith 1989)

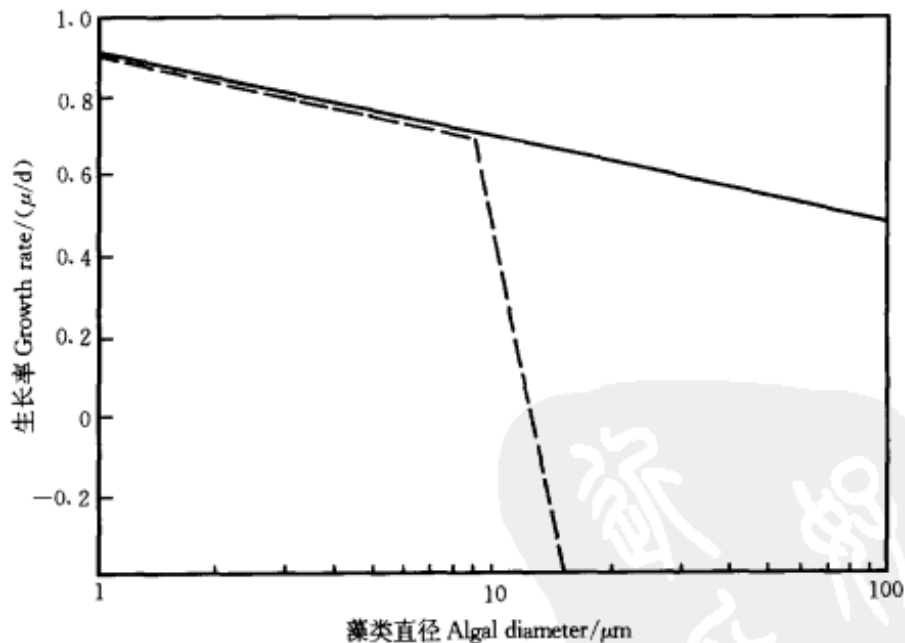


图 3-10 白鲢摄食对不同大小浮游植物的影响(引自 Smith 1989)  
 —为根据公式  $\log \mu = 0.12 - 0.092 \log (\text{细胞体积})$  预测的藻类生长速率,其中  $\mu$  为每天的倍增,细胞体积为  $\mu\text{m}^3$ (Smith and Kalff 1983); ---为根据上述公式及由密度为  $3000\text{kg}/\text{hm}^2$  的 32g 体重的白鲢引起的死亡率预测的藻类残余的生长速率

Fig. 3-10 Effect of silver carp grazing on phytoplankton of different sizes  
 (Cited from Smith 1989)

— as growth rates of algae predicted from the equation  $\log \mu = 0.12 - 0.092 \log (\text{cell volume})$ , where  $\mu$  is the doublings per day, and cell volume is in  $\mu\text{m}^3$ (Smith and Kalff 1983); --- as residual growth rates of algae predicted from the equation above and a death rate due to  $3000\text{kg}/\text{hm}^2$  of 32g silver carp

## 2. 斑鲷养殖中的低密度鲢、鳙混养的控藻效果(池塘实验)

Burke 等(1986) 于 1983 年在 12 个富营养鱼池(每个  $0.02\text{hm}^2$ , 水深 1m)中研究了鲢、鳙分别与斑鲷+草鱼混养对浮游植物的影响。所有鱼池中,均放养同样密度的斑鲷和草鱼(斑鲷密度  $7410\text{尾}/\text{hm}^2$ 、 $88.9\text{kg}/\text{hm}^2$ , 草鱼密度  $124\text{尾}/\text{hm}^2$ 、 $14.8\text{kg}/\text{hm}^2$ )。共有 3 个处理(每个处理 3 个重复):对照池塘中不再放鱼,一个处理中放白鲢,密度为  $2470\text{尾}/\text{hm}^2$ ( $37.1\text{kg}/\text{hm}^2$  或  $3.71\text{g}/\text{m}^3$ ),还有一个处理放鳙鱼,密度为  $2470\text{尾}/\text{hm}^2$ ( $24.7\text{kg}/\text{hm}^2$  或  $2.47\text{g}/\text{m}^3$ )。每天用一种含 32% 的漂浮饲料投喂斑鲷,203d 的实验期间,饲料总投喂量为  $5126\text{kg}/\text{hm}^2$ 。

结果表明,与对照相比,鲢、鳙养殖均剧烈地降低了各类浮游动物的密度,而浮游植物叶绿素 a 却增加了 100% 以上(图 3-11、图 3-12、表 3-4),氨氮和亚硝态氮在鲢、鳙处理间比较接近,但都显著地低于对照组。因氨氮和亚硝态氮能引起鱼病和死亡,鲢、鳙的养殖显然能改善斑鲷的生存环境。但是,该研究没有给出浮游植物的种类组成,因此无法知道鲢、鳙对蓝藻是否有控制作用。



图 3-11 1983 年三种实验鱼养殖处理池塘平均浮游植物叶绿素含量  
(引自 Burke et al. 1986)

Fig. 3-11 Mean chlorophyll-a concentrations for the three experimental fish culture treatments in 1983 (Cited from Burke et al. 1986)

## 3. 对虾养殖中的鲢+浮游动物组合控藻技术(池塘实验)

为了验证 Smith (1985)运用  $1\text{m}^3$  的玻璃纤维缸进行的实验结果能否外推到典型的水产养殖池塘,Laws 和 Weisburd(1990)在面积为  $0.4\text{hm}^2$  的对虾饲养池塘中进行了 2 组实验,一组为低密度白鲢控藻实验,另一组为高密度白鲢+浮游动物组合控藻实验。

Laws 和 Weisburd(1990)于 1984 年秋至 1985 年夏,在美国的夏威夷 Oahu 岛,利

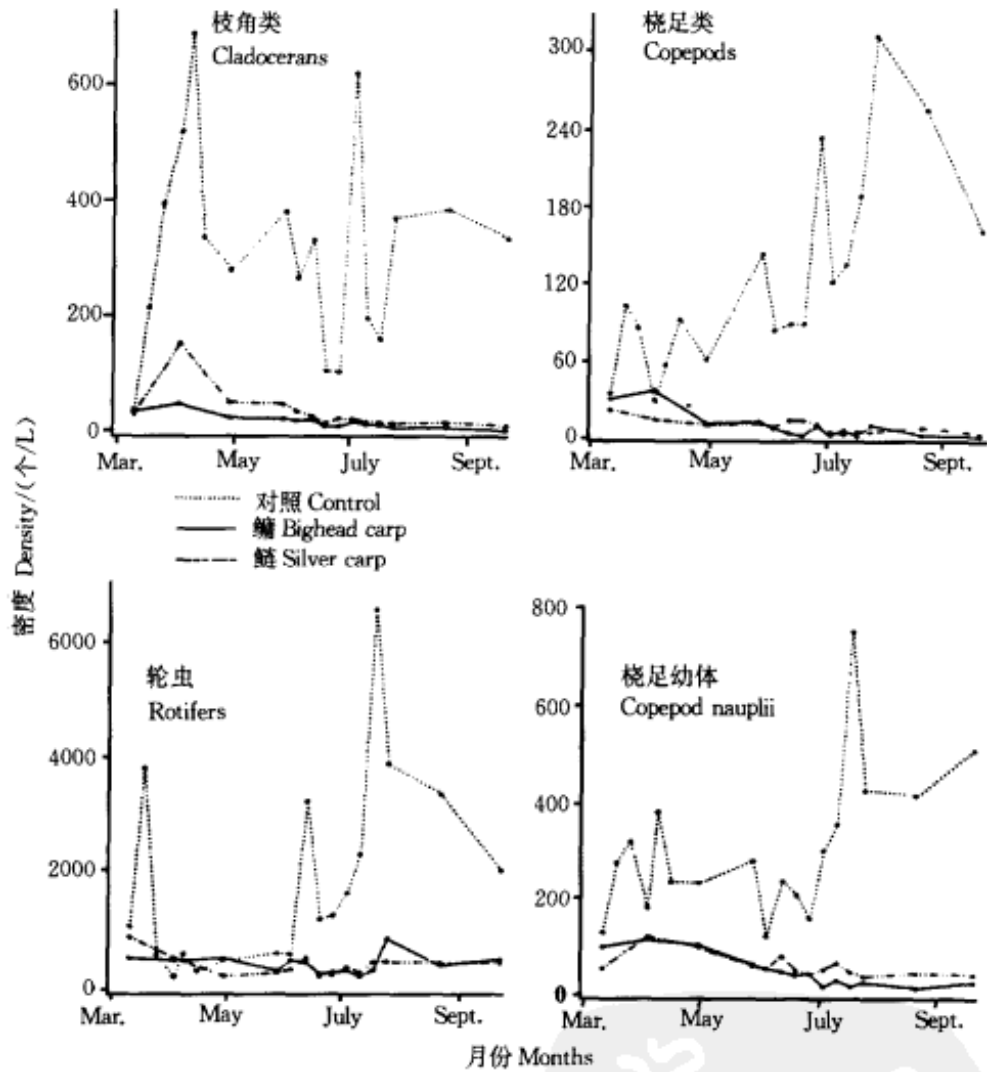


图 3-12 三种实验鱼养殖处理池塘中四类浮游动物的平均密度  
(引自 Burke et al. 1986)

Fig. 3-12 Mean standing stocks of four zooplankton groups for the three experimental fish culture treatments, 1983 (Cited from Burke et al. 1986)

用 24 个对虾饲养塘(对虾饲料日投喂量为  $23 \pm 6\text{kg}/\text{hm}^2$ ),研究了低密度白鲢养殖对水质的影响。每个池塘面积为  $0.4\text{hm}^2$ ,池深为  $1\text{m}$ 。1984 年 11 月 14 日,在 12 个池塘中各放 30 尾均重为  $98\text{g}$  的白鲢,另 12 个池塘未放鱼作为对照。对虾年湿重产量(∕池)在空白池塘为  $0.89$ (SD:  $\pm 0.12$ ),在含白鲢的池塘也为  $0.89$ (SD:  $\pm 0.16$ )。结果表明,与对照池塘相比,在池塘中仅投放 15 尾白鲢鱼苗,叶绿素 a 含量几乎上升了 40%,PC 和 PN 也分别上升了 19%和 34%(表 3-5)。据计算,整个实验期间白鲢的日滤水量大约也只有池水的  $0.076\% \sim 0.22\%$ ,因此推测,源自鱼类的游泳或摄食行为对沉积物的生物扰动(bioturbation)作用可能起到了重要作用。

表 3-4 1983 年 3 种实验处理中的叶绿素 a、各类浮游动物、氨氮和亚硝态氮的平均值( $n$  为样本数)

Table 3-4 Treatment means for chlorophyll-a (Chl-a), zooplankton groups, ammonia nitrogen and nitrite measured in three experimental fish culture treatments in 1983. The number of samples appears in parentheses

处理 Treatment	对照组 Control	白鲢组 Silver carp	花鲢组 Bighead carp
叶绿素 a Chl-a ( $\mu\text{g/L}$ )	38.17( $n = 112$ )	80.19( $n = 112$ )	80.5( $n = 110$ )
桡足类 Copepods(个/L)	137( $n = 32$ )	14( $n = 32$ )	11( $n = 32$ )
无节幼体 Copepod nauplii (个/L)	297( $n = 32$ )	59( $n = 32$ )	56( $n = 32$ )
枝角类 Cladocerans (个/L)	302(32)	41( $n = 32$ )	18( $n = 32$ )
轮虫 Rotifers (个/L)	1600(32)	406( $n = 32$ )	456( $n = 32$ )
氨氮 $\text{NH}_3$ (mg/L)	0.393(112)	0.123( $n = 112$ )	0.082( $n = 111$ )
硝态氮 $\text{NO}_2$ ( $\mu\text{g/L}$ )	9.19( $n = 108$ )	3.43( $n = 108$ )	2.69( $n = 107$ )

(引自 Burke et al. 1986)(Cited from Burke et al. 1986)

表 3-5 不含白鲢(对照)和含有 30 尾白鲢对虾养殖池塘中的水质指标中值

Table 3-5 Median values of water quality parameters in prawn ponds containing no fish (controls) or 30 silver carp

水质指标 Variable	对照池塘 Control pond	白鲢池塘 Silver carp pond
叶绿素 a Chl-a/(mg/L)	0.072(0.068 ~ 0.083)	0.100(0.094 ~ 0.108)
颗粒碳 PC/(mg/L)	12.5(10.2 ~ 13.7)	14.9(13.7 ~ 16.8)
颗粒磷 PN/(mg/L)	1.3(1.22 ~ 1.53)	1.74(1.61 ~ 1.93)
氨氮 $\text{NH}_4$ /( $\mu\text{mol/L}$ )	0.53(0.45 ~ 0.64)	0.49(0.45 ~ 0.65)
硝态氮 + 亚硝态氮 $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$ ( $\mu\text{mol/L}$ )	0.14(0.09 ~ 0.24)	0.19(0.13 ~ 0.26)
正磷酸盐 $\text{PO}_4^{3-}$ /( $\mu\text{mol/L}$ )	0.27(0.25 ~ 0.31)	0.26(0.24 ~ 0.32)

(引自 Laws and Weisburd 1990)(Cited from Laws and Weisburd 1990)

Laws 和 Weisburd(1990)于 1987 年 6 月,利用上述  $0.4\text{hm}^2$  大小的虾池进行了高密度(1500 尾/池,体长 30cm)白鲢养殖对水质影响的实验研究。一共使用了 12 个池塘,其中 4 个池塘未放鱼作为对照,4 个放鱼并使白鲢在整个池塘中自由游动,另 4 个池塘在中线被渔网一分为二,将白鲢限制在半个池塘中活动。每个白鲢养殖池塘还放养 2000 支对虾。对照组中的对虾饲料投放同上。

结果(表 3-6)表明,①高密度养殖白鲢有强烈的控制  $> 10\mu\text{m}$  的大型藻类的作

用;②不论是在非隔断虾池还是在为浮游动物提供保护的隔断虾池, < 10 $\mu\text{m}$  藻类的叶绿素 a 含量都有增加,非隔断虾池的总叶绿素 a 含量反而比隔断虾池更低;③与Smith (1985)运用 1m<sup>3</sup> 的玻璃纤维缸进行的相对于集约化斑鲷养殖的实验结果完全相反,表明在水族箱中十分有效的鲢 + 浮游动物组合控藻技术无法外推到 0.4hm<sup>2</sup> 大小的对虾养殖池塘。

表 3-6 对虾养殖池塘中白鲢放养前后叶绿素 a 平均值的变化,括号中的值表示范围

Table 3-6 Changes in mean chlorophyll a concentration in prawn ponds before and after the introduction of silver carp. Numbers in parentheses are the ranges of values

处理间比较(Treatment comparison)	藻类总和 (Total algae)	< 10 $\mu\text{m}$ 藻类 (Nanoplankton)	> 10 $\mu\text{m}$ 藻类 (Netplankton)	> 10 $\mu\text{m}$ 藻类的叶绿素 a 的百分比 (% Chl-a from net plankton)
白鲢放养前(5月18日)Before introduction (May 18)				
所有虾池 All ponds	0.188 (0.038 ~ 1.007)	0.099 (0.007 ~ 0.537)	0.089 (0.011 ~ 0.470)	47 (18 ~ 93)
白鲢放养后(7月28日至10月14日)After introduction (Jul. 28 ~ Oct. 14)				
对照虾池(无鱼) Control ponds (no fish)	0.214 (0.058 ~ 0.454)	0.079 (0.029 ~ 0.186)	0.135 (0.029 ~ 0.268)	63(52 ~ 81)
非隔断虾池(白鲢) Free-roaming silver- cap	0.117 (0.079 ~ 0.162)	0.098 (0.062 ~ 0.146)	0.019 (0.010 ~ 0.037)	17(8 ~ 37)
隔断虾池(白鲢) Confined silver carp	0.21 (0.042 ~ 0.643)	0.199 (0.039 ~ 0.639)	0.01 (0.003 ~ 0.020)	13(0 ~ 23)

(引自 Laws and Weisburd 1990) (Cited from Laws and Weisburd 1990)

Smith (1985, 1989) 和 Laws 和 Weisburd(1990)的研究表明,如果大型浮游植物的相对丰度高,用较高密度的白鲢养殖来降低总浮游植物生物量将特别有效。

#### 4. 用三倍体鳙控制绿藻水华的实验研究(池塘实验)

在美国南部地区的一些富营养湖泊(如佛罗里达州的 Apopka 湖),常常爆发属于绿藻类的葡萄藻(*Botryococcus braunii*)水华。为了探讨用滤食性鱼类——鳙控制葡萄藻水华的可能性,Opuszynski 和 Shireman (1993) 于 1990 年利用邻近 Apopka 湖的 6 个池塘进行了实验,每个池塘面积 0.2hm<sup>2</sup>,水深 1m,将 Apopka 湖的湖水泵入池塘,所用的鳙为不育的三倍体(sterile triploid)。其中,2 个池塘放养较高密度的鳙



(141kg/hm<sup>2</sup>), 2个池塘放养较低密度的鳙(23kg/hm<sup>2</sup>), 1月4日放养, 放养时鳙的平均体重为 11.5 ± 11g, 水质样品的采集与分析于 2~10月进行。

实验结束时, 鳙在低密度池塘中的均重为 86g, 在高密度池塘中的均重为 77~84g, 另通过标记回捕法 (mark-and-recapture) 得出鳙在低密度池塘中的成活率为 39% 和 44%, 而在高密度池塘中的成活率仅为 6% 和 10%, 鳙最终的生物量在低密度池塘中为 71kg/hm<sup>2</sup> 和 80kg/hm<sup>2</sup>, 在高密度池塘中为 60kg/hm<sup>2</sup> 和 97kg/hm<sup>2</sup>。因此, 将高低密度池塘的结果合并在一起(表 3-7)。

表 3-7 无鱼(FL)和放养了鳙(BH)池塘中各种参数的平均值

Table 3-7 Mean values of various parameters in fishless (FL) and bighead carp stocked (BH) ponds

参数 Parameter	无鱼池塘 FL ponds	鳙养殖池塘 BH pond
水温 Temperature (°C)	26.5 ± 4	26.7 ± 4
溶氧 DO/(mg/L)	8.5 ± 2.1	8.5 ± 2.0
透明度 Secchi disc/cm	51.9 ± 20.2	53.5 ± 17.4
pH	8.7 ± 0.4	8.7 ± 0.4
总氮 TN/(mg/L)	3.33 ± 0.72	3.27 ± 0.73
总磷 TP (mg/L)	0.070 ± 0.026	0.067 ± 0.021
总叶绿素 a Total Chl-a/(μg/L)	30.8 ± 11.0	31.4 ± 10.3
< 35μm 叶绿素 a Chl-a < 35 μm/(μg/L)	23.2 ± 7.6	24.7 ± 8.3
总藻类 Total algae/(10 <sup>3</sup> 个/ml)	150.1 ± 141.3	131.4 ± 105.2
蓝藻 Blue-green algae/(10 <sup>3</sup> 个/ml)	145.3 ± 143.9	128.5 ± 105.7
绿藻 Green algae (10 <sup>3</sup> 个/ml)	3.87 ± 8.88	2.30 ± 3.02
葡萄藻 <i>Botryococcus braunii</i> /(个/ml)	6 ± 7	7 ± 4
轮虫 Rotifers/(个/ml)	187 ± 188	144 ± 142
枝角类 Cladocera/(个/ml)	221 ± 444	100 ± 234
桡足类 Copepoda/(个/ml)	5 ± 5	3 ± 5
无节幼体和桡足幼体 Nauplii and copepodites/(个/ml)	156 ± 112	95 ± 107
总浮游动物 Total zooplankton/(个/ml)	569 ± 523	342 ± 355

(引自 Opuszynski and Shireman 1993) (Cited from Opuszynski and Shireman 1993)

鳙养殖池塘和无鱼池塘中各种物理化学参数几乎无太大差异, 总叶绿素 a 及 < 35μm 叶绿素 a 也差别甚小。但与无鱼池塘相比, 鳙养殖池塘中的总藻类、蓝藻及绿藻密度均较低, 各类浮游动物也都明显降低, 特别是枝角类(优势种为象鼻蚤 *Bosmina* sp. 和圆形盘肠蚤 *Chydorus sphaericus*) 的密度不到无鱼池塘的一半。

各鱼池的浮游植物均是蓝藻占绝对优势 (> 90%), 蓝藻主要优势种为一种螺旋藻 *Spirulina laxissima* (占优势 21 次) 和不定微囊藻 *Microcystis incerta* (占优势 20

次),其次是湖生鞘丝藻 *Lyngbya limnetica* (占优势 7 次)、螺旋鞘丝藻 *L. contorta* (占优势 6 次),仅 1~3 次占优势的为赖氏鞘丝藻 *L. lagerheimii*、一种平裂藻 *Merismopedia tenuissima* 和银灰平裂藻 *M. glauca*。其他藻类偶尔占优势(1~3 次)的是绿藻类的卷曲纤微藻 *Ankistrodesmus convolutus*、并联藻 *Quadrigula lacustris* 和 *Lagerheimia* sp.。

肠含物分析显示,虽然鳙对葡萄藻、铜绿微囊藻、颗粒直链藻 *Melosira granulata* 和舟形藻 *Navicula* sp. 高度选择(Ivlev 的选择性指数  $E_i > +0.8$ ),但这些种类无一为优势种。与无鱼池塘相比,鳙养殖池塘中的蓝藻与绿藻密度之比显著降低,Opuszynski和 Shireman (1993)将这一差异归结为其他间接因素而非鳙的直接摄食。但根据他们所计算的鳙的食物选择性指数来看,对优势蓝藻的  $E_i$  值(范围:  $-0.6 \sim +0.5$ , 平均值:  $-0.1$ )要显著大于对优势绿藻的  $E_i$  值(范围:  $-0.8 \sim -1.0$ , 平均值:  $-0.9$ ),因此推断,鳙的摄食作用应是鳙养殖池塘中的蓝藻与绿藻密度之比显著降低的重要原因。

在这一研究中,首先,由于葡萄藻并不是池塘中的优势种,所以最初的研究目标并未达到;其次,由于鳙出现了很高的死亡率,其最终的生物量仅为  $60 \sim 97 \text{ kg/hm}^2$ ,也未能获得最初的鱼类密度梯度的设计效果。

## 四、以色列的实验研究

以色列是世界上极少数淡水渔业产量超过海洋渔业产量的国家之一,水产养殖业是人们食用鱼的主要来源(FAO 1997)。以色列的水产养殖业始于 1939 年,最初只是单养鲤鱼。渐渐地,渔民开始注意到,由于饲料的使用及适宜的气候条件,池塘变得高度富营养化,生长的藻类未被充分利用,因此,为了有效利用资源,他们开始将罗非鱼(为以色列的土著种类)与鲤鱼混养,在一些靠近海岸的渔场还养殖非鲤(mullet),中国家鱼于 1965 年引进以色列(Wohlfarth 1977, Opuszynski and Shireman 1995)。20 世纪 60 年代以后,通过增加罗非鱼养殖和引入中国家鱼(鲢、鳙、草鱼),以色列的混养得到了进一步发展(Spataru et al. 1983)。在以色列的混养实践表明,鲢鲤混养有互惠的关系,即其中的一种间接地刺激另一种的生长(Yashouv 1970, 1971, Yashouv and Helevy 1972, Spataru 1977)。

Spataru 等(1983)研究了鲢、鳙及其杂交后代对以色列混养池塘中浮游生物的影响。实验中使用了 9 个池塘(每个  $400\text{m}^2$ 、水深 1m)每个鱼池中均放有鲤鱼、草鱼和罗非鱼(表 3-8),再进行三种不同的处理,即第 1 类池塘加放鲢,第 2 类池塘加放鳙,第 3 类池塘加放鲢和鳙的杂交后代,各处理设 3 个重复。实验持续 4 个月(1979 年 7~10 月),每隔 6 天向每个鱼池中投喂干家禽粪肥和含 25% 蛋白的颗粒饲料。

表 3-8 以色列混养池塘中各种鱼类的养殖密度、初始重量和增重  
 Table 3-8 Details of stocking densities, initial weights and weight gains of various fish species in the polyculture ponds, Israel

鱼类 Fish species	每池鱼类密度 No. of fish stocked (per pond)	平均初始重量 Average initial weight/g	个体平均增重 Average individual weight gain/g
鲤鱼 Common carp	208	35	542
草鱼 Grass carp	40	21	446
罗非鱼 Tilapia	368	11	135
鲢 Silver carp	80	143	550
鲤鱼 Common carp	208	36	631
草鱼 Grass carp	40	22	384
罗非鱼 Tilapia	368	9	131
鳊 Bighead carp	80	78	430
鲤鱼 Common carp	208	36	603
草鱼 Grass carp	40	23	461
罗非鱼 Tilapia	368	10	138
鲢 × 鳊 Silver × bighead carp	80	113	633

(引自 Spataru et al. 1983)(Cited from Spataru et al. 1983)

7月份浮游生物生物量很低,可能是鱼池刚被灌水不久的缘故。结果表明,鲢、鳊及杂交后代的肠合物中浮游植物生物量的比例分别为 88%~95%、0~2%和 28%~55%,浮游动物生物量的比例为 4%~7%、75%~95%和 32%~63%;在混养有鲢、鳊及杂交后代池塘中的浮游植物生物量的比例分别为 12%~33%、54%~99%及 17%~77%(图 3-13)。也就是说,鲢混养池塘中的浮游植物的绝对含量及在浮游生物生物量中的比例都显著小于鳊混养池塘,而鲢 × 鳊混养池塘介于上述 2 类池塘之间,而这与鲢、鳊及杂交后代肠合物中的比例恰好相反,这直观地表明了鲢、鳊摄食对池水浮游生物结构和生物量有明显的影响。实验期间,各池塘中的优势浮游植物均主要为绿藻(四尾珊藻 *Scenedesmus quadricauda*、衣藻 *Chlamydomonas* sp.、小空心藻 *Coelastrum microporum*、实球藻 *Pandorina morum*),偶有硅藻(小环藻 *Cyclotella* ssp.)、裸藻(绿色裸藻 *Euglena viridis*)为优势种的,蓝藻在所有池塘中的相对丰度都较低,均未超过 5%。

由于 Spataru 等的实验中没有设置未放鲢、鳊的对照池塘,因而无法准确判断鲢、鳊及杂交后代放养与否对浮游生物有显著影响,但从他们的实验结果可以推测,鲢将使这种投喂型池塘混养系统中的浮游生物生物量特别是浮游植物生物量明显降低,而鳊的效应恰好相反。

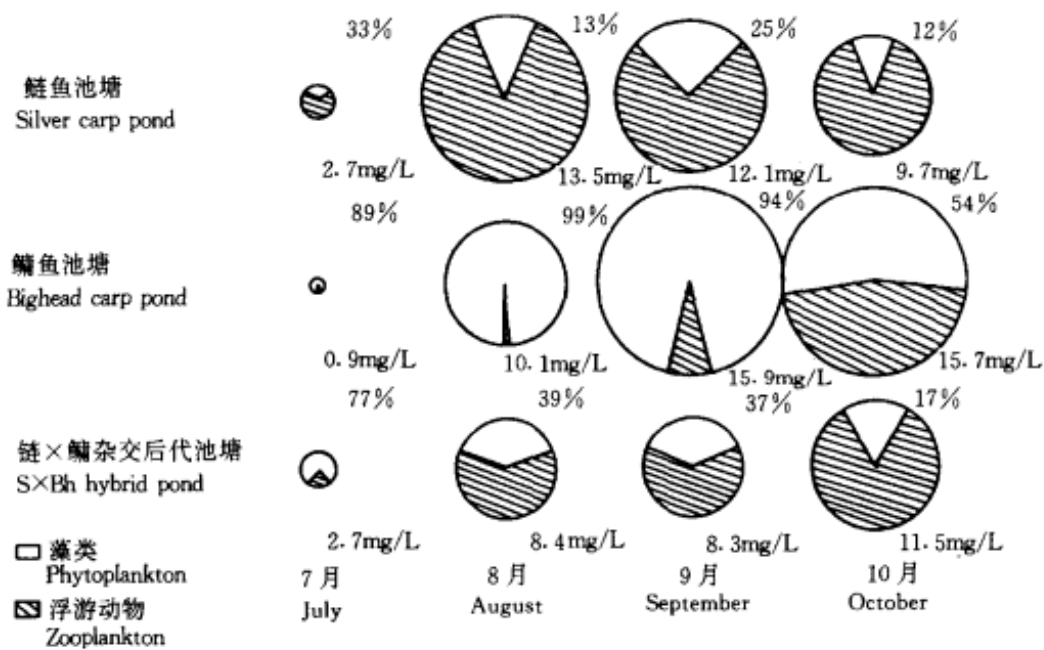


图 3-13 1979 年 7~10 月期间, 三种类型池塘水体中浮游植物和浮游动物的生物量(mg/L)和比例(引自 Spataru et al. 1983)

每个圆圈右下角的数字表示浮游生物的生物量(mg/L), 浮游植物的百分比表示在每个圆圈右上角, 其余的百分比为浮游动物生物量百分比

Fig. 3-13 Biomass (mg/L) and proportions of phytoplankton and zooplankton in the water of three types of ponds during July-October 1979 (Cited from Spataru et al. 1983)

Figures at the lower right of each circle show the biomass of plankton (mg/L). Percentage of phytoplankton is given at the upper right of each circle, the remaining percentage being zooplankton biomass

## 第四章 鲢、鳙与富营养水库及小型人工湖中的蓝藻水华控制

### 一、南美洲巴西 Paranoa 水库(热带、富营养型)的实验研究

与温带地区不同,热带和亚热带地区富营养型湖泊或水库的特点通常是蓝藻的生物量高而很难被主要是轮虫和小型甲壳动物占优势的浮游动物所利用。因此,人们期望能找到一种能有效控制大型藻类的生物调控方法。滤食性的白鲢引起了人们极大的兴趣。

Paranoa 水库位于热带南美洲国家巴西,修建于 1959 年,面积 40km<sup>2</sup>(最大水深 38m,平均水深 14m),为 Brasilia 市供水。该水库在由于污水大量排入而不断地富营养化,藻类水华(优势种为一种丝状蓝藻 *Cylindrospermopsis raciborskii*)大量爆发,水质恶化。该水库已引进了一些外来鱼类,如刚果罗非鱼(*Tilapia rendalli*)和蓝鳃鱼(*Lepomis macrochirus*)。当地政府的渔业管理机构考虑进一步引进 tambaqui(*Colossoma macropomum*)来增加商业收入及引进白鲢控制藻类生物量(Starling and Rocha 1990)。因此,需要了解这些食浮游生物的外来鱼类对 Paranoa 水库水质的生态学影响。

#### 1. 高密度白鲢养殖实验

巴西科学家 Starling 和 Rocha(1990)于 1988 年 3~4 月进行了围隔实验。一共使用了 10 个聚乙烯圆柱形的围隔(直径 1.0m,深 2.5m),每个灌入 2m<sup>3</sup>的水,围隔不与底泥接触,悬在水中。一共有 4 种鱼用于实验:刚果罗非鱼、蓝鳃鱼、tambaqui 和白鲢。除有 2 个围隔不放鱼作为对照外,每种鱼分别有 2 个重复,每个放鱼围隔中的放养密度均为 250g(相当于 3000kg/hm<sup>2</sup>)。实验持续了 5 周。结果表明,丝状蓝藻 *C. raciborskii* 占浮游植物总生物量的 98%,为绝对优势种,白鲢显著降低了 *C. raciborskii* 的生物量,而其他 3 种鱼均增加了 *C. raciborskii* 的生物量(图 4-1)。关于对浮游动物的影响,白鲢抑制了桡足类无节幼体、枝角类(优势种:秀体蚤 *Diaphanosoma*)和轮虫,而罗非鱼和蓝鳃鱼使轮虫的密度上升,该研究中轮虫占浮游动物总密度的 50% 以上。因为 Paranoa 水库的浮游动物被认为不能直接牧食 *C. raciborskii*,因此,白鲢对浮游动物的强烈抑制作用并不能减少浮游动物对这一丝状

蓝藻的摄食压力,但可能会间接地减少浮游动物对小型藻类的牧食压力,从而增加小型藻类的生产力。

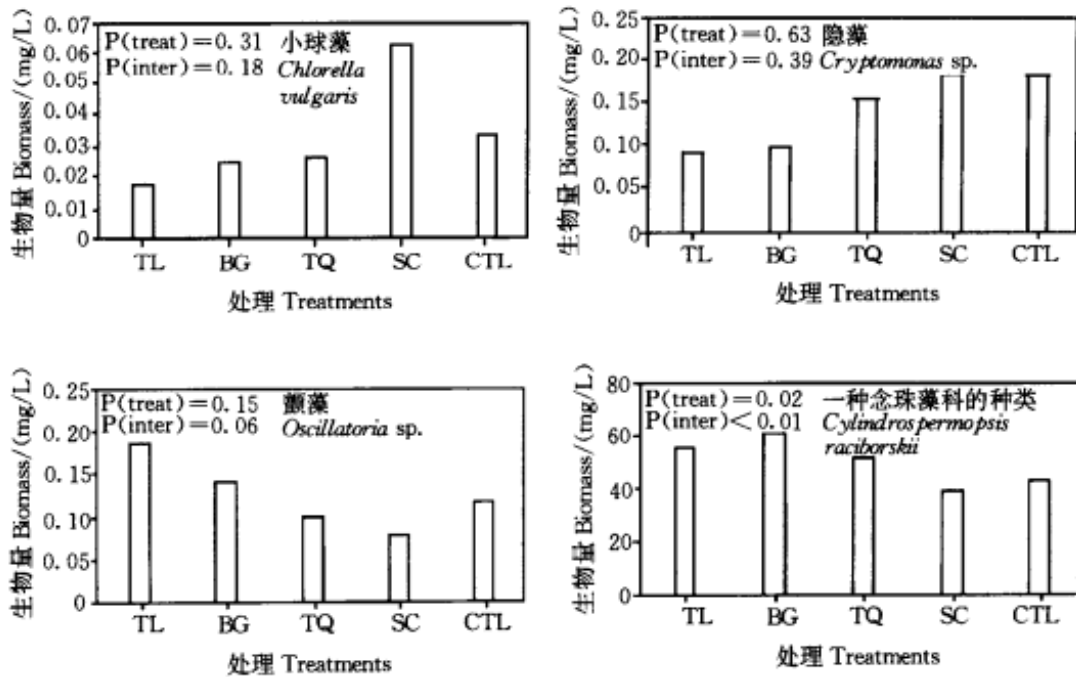


图 4-1 在刚果罗非鱼(TL)、蓝鳃鱼(BG)、tambaqui(TQ)和白鲢(SC)处理围隔中的浮游植物生物量(小球藻、隐藻和颤藻的样本数为 10, *Clindropermopsis* 的样本数为 10)。处理和关联的 ANOVA 概率值显示在每个柱状图的左边(引自 Starling and Rocha 1990)

Fig. 4-1 Phytoplankton biomass in tilapia (TL), bluegill (BG), tambaqui (TQ), silver carp (SC) and control (CTL) treatments for enclosure experiment ( $n = 10$  for *Chlorella*, *Cryptomonas* and *Oscillatoria* and  $n = 20$  for *Clindropermopsis*). ANOVA probability values for treatment and interaction are given to the left of each histogram (Cited from Starling and Rocha 1990)

## 2. 中密度白鲢养殖实验

在上述 Starling 和 Rocha(1990)的实验中,白鲢的养殖密度很高( $125\text{g}/\text{m}^3$ ),因此,Starling(1993)于 1991 年 5~6 月进行白鲢的中等养殖密度的实验。共使用了 4 个直径 2m、高 3m 的透明的玻璃钢桶(fiberglass tank),设置在水库的浅水区,桶的底部插入底泥 30cm,每个桶中水的容积为  $6.5\text{m}^3$ 。2 个桶放养白鲢(密度为  $41\text{g}/\text{m}^3$  或  $850\text{kg}/\text{hm}^2$ ),另 2 个桶不放鱼作为对照。实验共持续了 38d。结果表明,白鲢显著地降低了叶绿素 a 含量和浮游植物( $>5\mu\text{m}$ )的总密度(图 4-2),实验期间,丝状蓝藻



平均占浮游植物总数的 66%，白鲢显著地降低了蓝藻(3种颤藻：*Oscillatoria mougeotii*, *O. subtilissima* 和 *O. quadripunctulata*，但不包括 *Cylindrospermopsis raciborskii*) 的密度。白鲢还显著地降低了鼓藻(包括角星鼓藻 *Staurastrum* spp.、*Staurodesmus* spp. 和鼓藻 *Cosmarium* spp. 但不包括星月鼓藻 *Closterium* spp.) 和裸藻(囊裸藻 *Trachelomonas* spp.) 的丰度，但增加了硅藻的丰度(图 4-3)。

因此，他们认为，用白鲢来控制 Paranoa 水库中令人不快的丝状蓝藻 *Cylindrospermopsis raciborskii* 是一种有希望的管理手段。

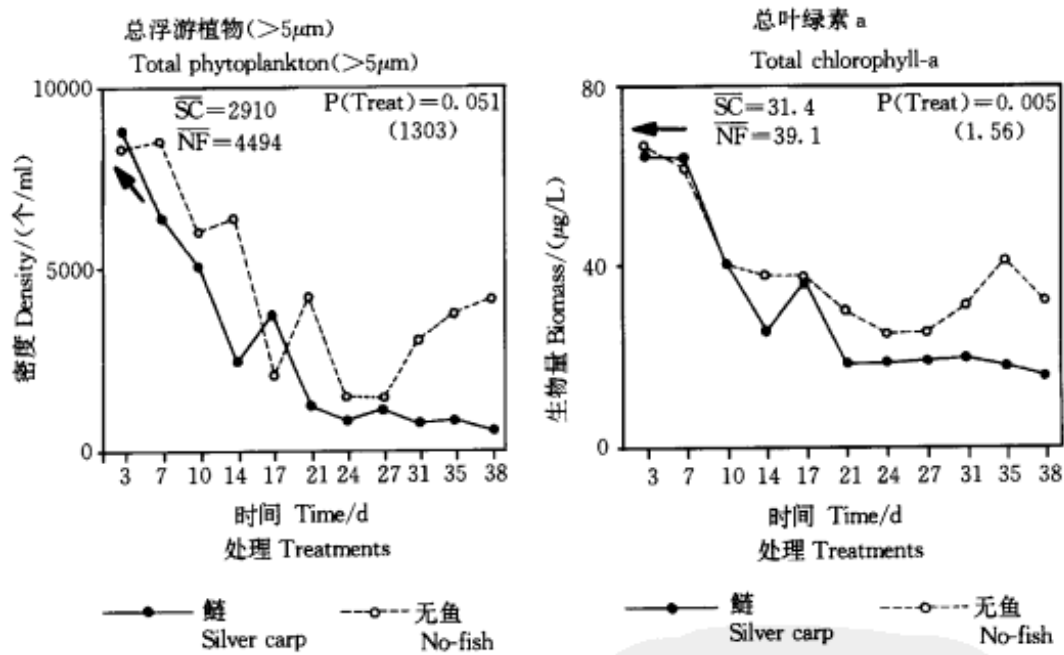


图 4-2 白鲢(SC)和无鱼(NF)处理中浮游植物密度和叶绿素 a 含量平均  
值的变化(引自 Starling 1993)

右:重复测量的处理效果(Treat)的 ANOVA 概率值和  $\sqrt{MS}$  误差;左:SC 和 NF  
处理的平均值;箭头:处理前的平均值

Fig.4-2 Mean value of total phytoplankton density and chlorophyll-a over  
time for silver carp (SC) and no-fish (NF) treatments

(Cited from Starling 1993)

Right: Probability values from repeated-measures ANOVA for treatment effect (Treat)  
and  $\sqrt{MS}$  error; left: overall mean densities for SC and NF treatments;  
arrow: Mean pre-treatment value

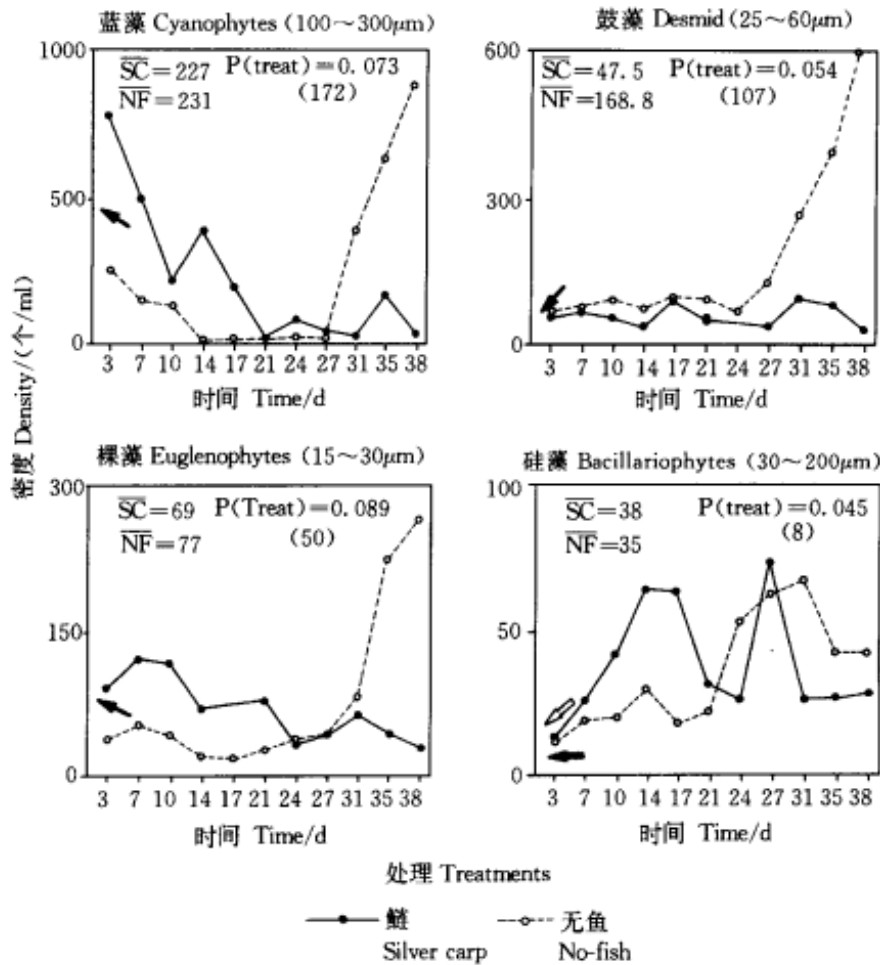


图 4-3 白鲢(SC)和无鱼(NF)处理中浮游植物密度平均值的变化  
(引自 Starling 1993)

概率值、 $\sqrt{MS}$ 误差和平均密度同图 4-2。对硅藻,分别用黑箭头和白箭头表示白鲢和无鱼处理围隔中处理前的密度。所示的浮游植物体积表示体积度量的最大值

Fig.4-3 Mean value of phytoplankton densities over time for SC and NF treatments (Cited from Starling 1993)

Probability values,  $\sqrt{MS}$  error and overall mean densities as in Fig. 4-2. For diatoms, mean pre-treatment value is indicated separately for SC (black arrow) and NF treatments (white arrow). Phytoplankton sizes shown are ranges of maximum dimensions

## 二、欧洲法国 Villerest 水库(温带、富营养型)的实验研究

法国的 Villerest 水库修建于 1983 年,面积 30km<sup>2</sup>(最大水深 40m,平均水深 18m)。该水库由于人类活动(污水排入、农业生产等)的影响而不断地富营养化,藻

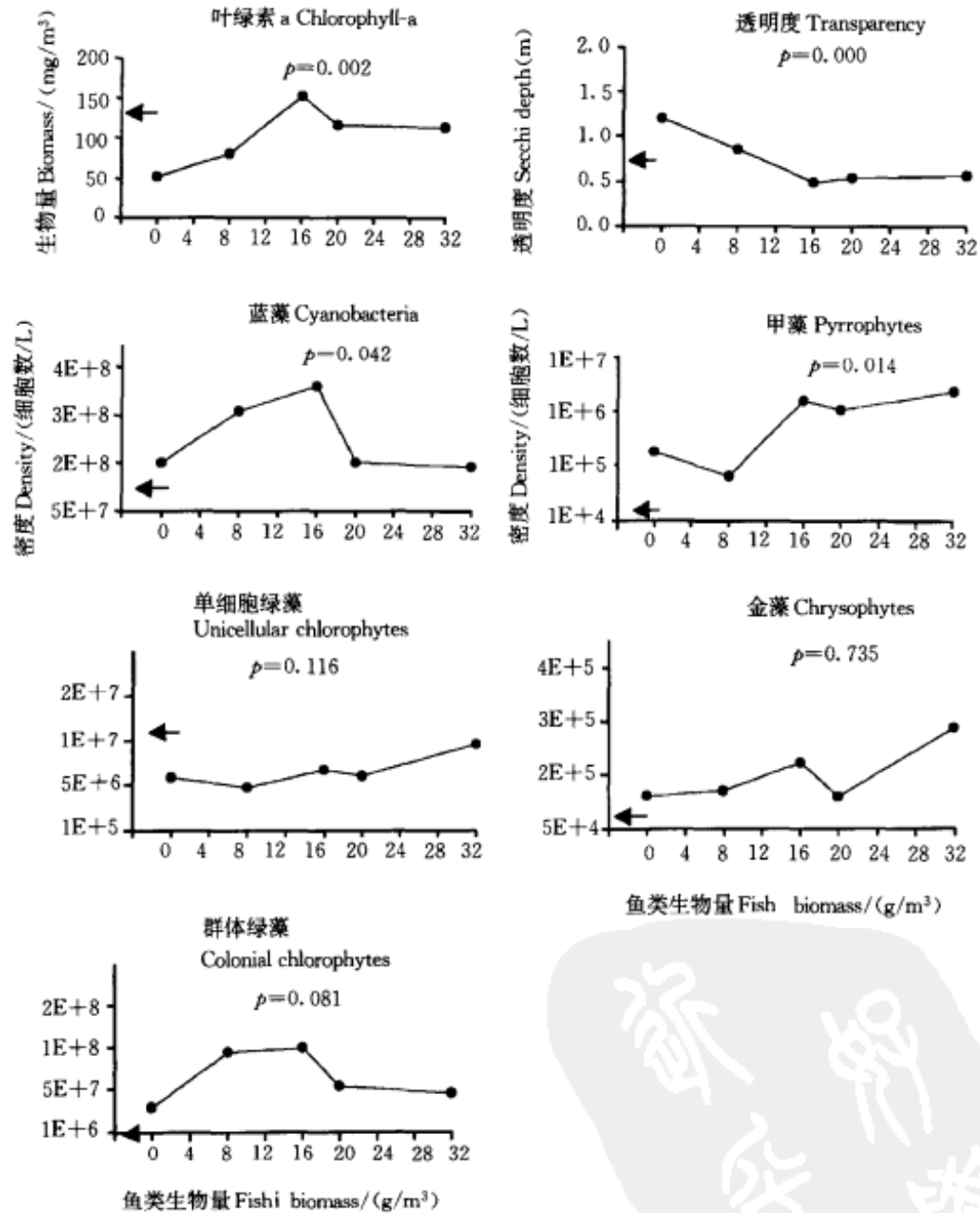


图 4-4 投放白鲢后 4 次采样(第 7、13、20、27 天)的叶绿素 a、透明度和浮游植物的平均响应(引自 Domaizon and Devaux 1999)

鱼类生物量为主影响的可重复测量的 ANOVA 的概率值标明在每个图中。←:表示放鱼前的条件(第 0 天的平均值)

Fig.4-4 Mean responses of chlorophyll-a (mg/m<sup>3</sup>), transparency (Secchi depth m), phytoplankton (ind./L) on four sampling dates (days 7, 13, 20, 27) after fish introduction (Cited from Domaizon and Devaux 1999)

Probability values from repeated-measures ANOVA of fish biomass main effects are indicated on each graph.

←: pre-fish conditions (mean value on day 0)

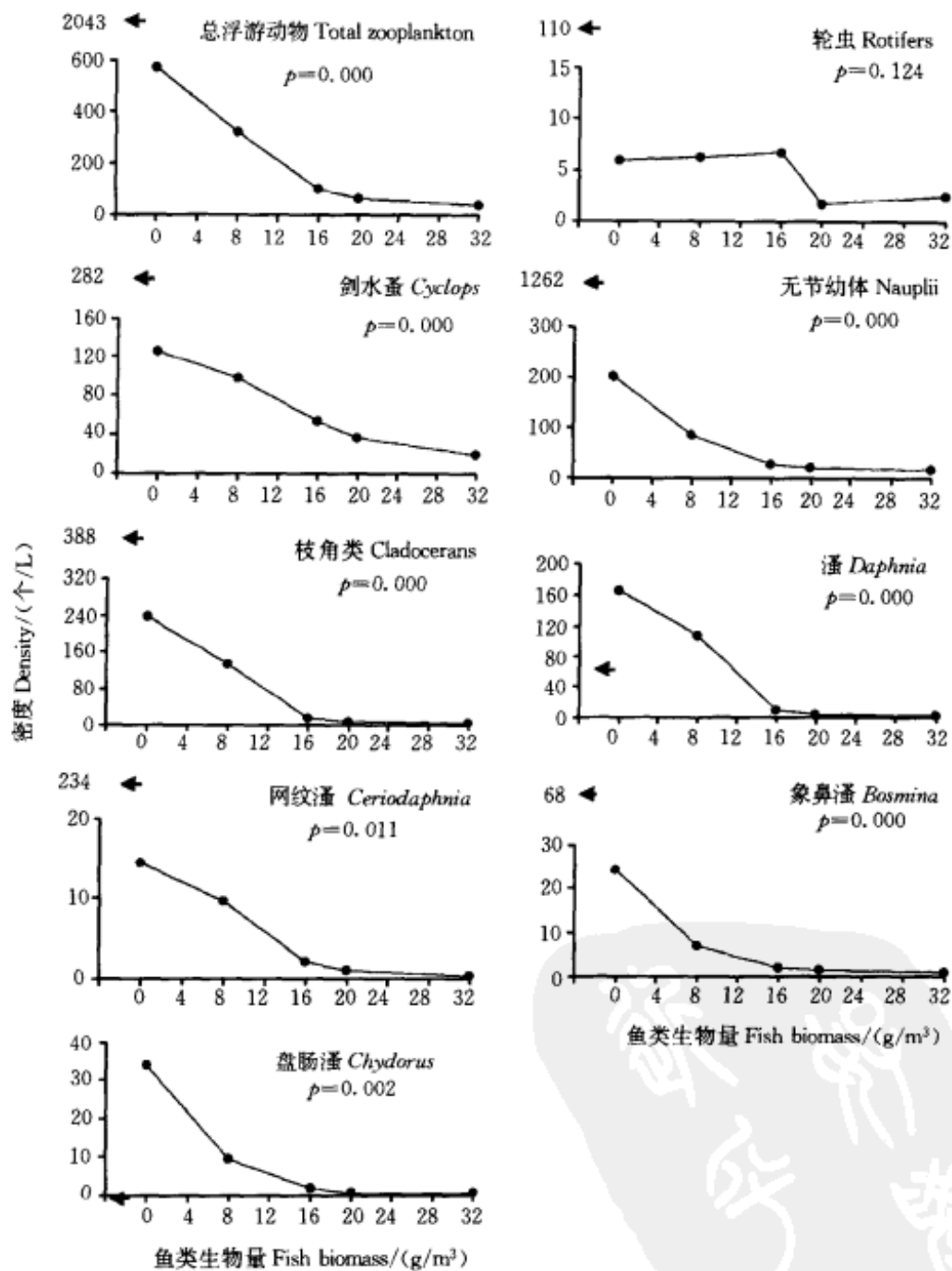


图 4-5 投放白鲢后 4 次采样(第 7、13、20、27 天)的浮游植物的平均响应  
(引自 Domaizon and Devaux 1999)

鱼类生物量为主要影响的可重复测量的 ANOVA 的概率值标明在每个图中。

←: 表示放鱼前的条件(第 0 天的平均值)

Fig 4-5 Mean responses of zooplankton (ind./L) on four sampling dates (days 7, 13, 20, 27) after fish introduction (Cited from Domaizon and Devaux 1999)

Probability values from repeated-measures ANOVA of fish biomass main effects are indicated on each graph.

←: pre-fish conditions (mean value on day 0)

类水华(优势种为铜绿微囊藻 *Microcystis aeruginosa*)频繁爆发,水质恶化。Domaizon 和 Devaux (1999)于 1996 年夏季,用围隔实验研究了用白鲢改善 Villerest 水库水质的可行性。共使用了 15 个直径 2.8m、高 2.2m 的围隔(白色玻璃钢桶),设置在水库的浅水区,每个桶中水的容积为 5.5m<sup>3</sup>。一共有 5 个白鲢密度:0、8、16、20、32g/m<sup>3</sup>(或 0、180、350、450、700kg/hm<sup>2</sup>)每个密度有 3 个重复。白鲢 7 月 23 日放入,实验 8 月 19 日结束,每星期采样一次。

白鲢对浮游植物群落的影响与鱼类密度关系密切。当白鲢密度为 0 和 8g/m<sup>3</sup> 时,叶绿素 a 含量较低,而较高白鲢密度(16、20、32 g/m<sup>3</sup>)时,叶绿素 a 含量较高,在 16g/m<sup>3</sup> 时最高(图 4-4)。放鱼前,各围隔中铜绿微囊藻占藻类总密度的 79.1% ± 5.7%,实验结束时,各处理的蓝藻都有所增加(以 8 和 16g/m<sup>3</sup> 增加最多,而 32g/m<sup>3</sup> 增加最少),32g/m<sup>3</sup> 时蓝藻占藻类总密度的 85.4%,而其他处理中的蓝藻的比例均大于 95.5%。另一方面,高密度的鱼类通过捕食作用强烈地降低了枝角类的丰度(图 4-5),从而导致小型藻类的增加,这一方面得益于枝角类牧食压力的降低也得益于营养盐浓度的上升。而在没有鱼的围隔,占优势的枝角类(主要是蚤属 *Daphnia*)不但控制了小型藻类,也可能控制了大型藻类(形成群体的绿藻、蓝藻),从而使透明度显著增加。

因此,Domaizon 和 Devaux (1999)认为,当白鲢密度低于 12g/m<sup>3</sup>(260kg/hm<sup>2</sup>)时,由于鲢捕食导致浮游动物下降带来的间接影响将会降到最低,但白鲢的牧食却不足以控制蓝藻的发展;当超过这一阈值时,人们不期望的一些负面效应如小型藻类的发展、透明度的下降将比对蓝藻影响的益处更重要。虽然与其他养殖密度相比,32g/m<sup>3</sup> 导致了较轻的蓝藻发展,但白鲢对减少蓝藻的优势并不是有效的。

### 三、欧洲德国 Saidenbach 水库(温带、中营养型)的实验研究

20 世纪 80 年代后期,鲢被养殖在 Saidenbach 水库等德国东部的许多水库中,以改善水质(Radke and Kahl 2002)。放养鲢后,Saidenbach 水库夏季枝角类(几乎都是蚤 *Daphnia galeata*)的平均生物量下降,而浮游植物的平均生物量却保持不变。Radke 和 Kahl(2002)通过围隔实验,研究了中等密度的鲢养殖对浮游植物和浮游甲壳动物的影响。

Saidenbach 水库主要用于饮用水源的供给,有限地用于休闲渔业(recreational fishing)。该水库面积 1.46km<sup>2</sup>、平均水深 15.3m、最大水深 45m。1990 年以后总磷浓度维持在 15μg/L 左右。实验共使用了 6 个直径 1m、深 12m 的透明聚乙烯(polyethylene)围隔,固定在 4 个不锈钢环上。围隔底部网目为 30μm 大小的纱布

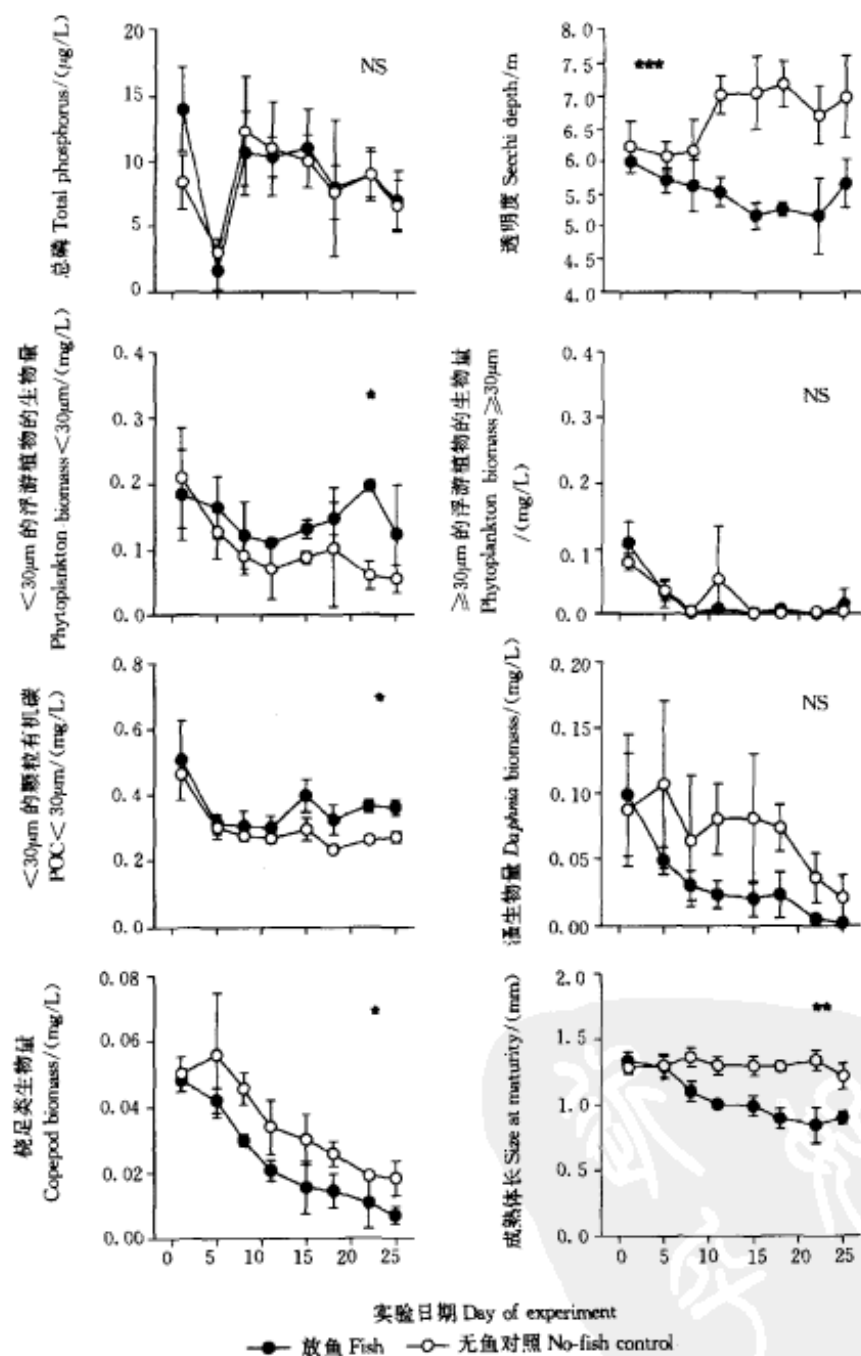


图 4-6 围隔实验期间(1999年6月22日至7月16日)总磷、透明度、<30µm 和 ≥30µm 浮游植物生物量、颗粒有机碳(POC)、Daphnia 生物量、桡足类生物量、Daphnia 成熟时的大小的动态变化 (引自 Radke and Kahl 2002)

数据是有鱼和无鱼围隔3个重复的平均值±标均差。处理效果(有鱼-无鱼)的显著性分析基于重复测量的ANOVA 检验: NS = 无显著性差异; \* :  $p < 0.05$ ; \*\* :  $p < 0.01$ ; \*\*\* :  $p < 0.001$ 。实验开始第5天的总磷值被认为是异常值,未包含在统计分析中

Fig.4-6 Dynamics of total phosphorus, Secchi depth, the biomass of phytoplankton <30 and ≥30µm, particulate organic carbon (POC), Daphnia biomass, copepod biomass and Daphnia size at maturity during an enclosure experiment from 22 June to 16 July 1999 (Cited from Radke and Kahl 2002)

Values are means ±1 SD of three replicate enclosures with or without silver carp. Significance of treatment effects (fish versus no fish) was analysed with a repeated-measures ANOVA: NS = non-significant; \* :  $p < 0.05$ ; \*\* :  $p < 0.01$ ; \*\*\* :  $p < 0.001$ . Total phosphorus values of day 5 of the experiment were identified as outliers and omitted from statistical analysis

(gauze)封住。围隔悬挂在浮式铝架(固定在底部)上。围隔放置在 2 个库湾中心 30m 以上的水层,灌入未过滤湖水,一周后(1999 年 6 月 22 日),随机选 3 个围隔放养鲢( $48.1 \pm 6.7\text{g}$ ),鲢的初始密度为  $10.2 \pm 1.4\text{g}/\text{m}^3$ ,实验结束时的密度为  $10.1 \pm 1.5\text{g}/\text{m}^3$ 。

通过 25d 的实验,①有鱼围隔中的  $< 30\mu\text{m}$  浮游植物生物量及  $< 30\mu\text{m}$  颗粒碳量(TOC)高于无鱼围隔,而透明度则相反;②虽然实验中桡足类生物量在 2 种处理围隔中都有下降,但无鱼围隔显著高于有鱼围隔;无鱼围隔中的 *Daphnia* 生物量一直高于有鱼围隔,虽然这种效应差异不显著;鲢很快导致了 *D. galeata* 成熟个体体长的显著下降(图 4-6)。因此,与对浮游植物的影响相比,中等密度的鲢养殖对枝角类浮游动物有更强烈的负面作用。

Radke 和 Kahl (2002)认为,鲢应该主要用于以降低不能被大型牧食性浮游动物所有效控制的令人厌恶的大型藻类(如蓝藻)为主要目的的生物操纵,因此,鲢似乎最适合养殖在那些生产力高且缺乏大型枝角类的热带湖泊。

#### 四、中国山东东周水库(温带、中-富营养型)的实验研究

李琪等(1993)在山东新泰市东周水库进行了不同密度的鲢与鲤鱼混养对围隔生态系统中的浮游动物、浮游植物、总磷和氨氮等影响的实验研究。实验从 8 月 18 日至 9 月 20 持续 34d。东周水库面积  $800\text{hm}^2$ ,平均水深 8m,属中-富营养型。实验围隔为漂浮式圆筒状,由聚乙烯织布制成,每个围隔直径 1.91m,水下部分深 5m,水容量  $14.3\text{m}^3$ ,并与外界水体隔离。实验组合了不同的鲢-鲤养殖密度共设 15 个处理(见表 4-1),每个处理 2 个重复,一共使用了 30 个围隔。放养鲤鱼的围隔,进行人工颗粒饲料投喂,日投饵量为鱼体重的 3%~5%。在实验期间,各围隔中的鲢鱼平均增重  $188 \pm 83\text{g}$ ,增长率为 76%。

实验开始时的浮游植物优势种为铜绿微囊藻和卵型隐藻(平均密度分别为  $825 \pm 127 \times 10^4$  株/L 和  $235 \pm 130 \times 10^4$  株/L),围隔中漂有轻度水华。围隔中放养鲢 5d 后,水华全部消失,而未放养鲢的围隔水华越变越浓(A-1 围隔除外)。实验结束时仅放养了鲤鱼各组的铜绿微囊藻的平均密度为鲢-鲤混养组的 23.7 倍,表明鲢对微囊藻水华有明显控制作用。鲢还明显地减少了硅藻和大型绿藻的生物量,但增加了小型绿藻的比例。鲢使轮虫和桡足类的密度明显下降(而原生动物和枝角类则变化不规则)。平均来说,鲢使浮游动物生物量、浮游植物毛产量和浮游植物生物量分别降低了 58.7%、65.0% 和 63.6%(铜绿微囊藻生物量降低达 90.6%),使透明度提高 18.2%,使水体中的 TP 有所降低,但却使  $\text{NH}_4$  上升了 16.8%。



表 4-1 在山东东周水库进行的不同密度的鲢(SC:g/m<sup>2</sup>)与鲤鱼(CC:g/m<sup>2</sup>)混养(共 34 天)对围隔生态系统中的浮游动物(ZP:mg/L)、浮游植物(PP:mg/L)、铜绿微囊藻(M:×10<sup>4</sup>个/L)、透明度(Trans:m)、总磷(TP:μg/L)和氨氮(NH<sub>4</sub>-N:μg/L)的影响

Table 4-1 Influences of mixed cultures of silver carp (SC:g/m<sup>2</sup>) and common carp (CC:g/m<sup>2</sup>) on zooplankton (ZP:mg/L), phytoplankton (PP:mg/L), *Microcystis aeruginosa* (M:×10<sup>4</sup>个/L), transparency (Trans:m), total phosphorus (TP:μg/L) and ammonia nitrogen (NH<sub>4</sub>-N:μg/L) in the ecosystems of the enclosures during a 34 d experiment in Dongzhou Reservoir, Shandong

围隔 Enc	鲢 SC	鲤 CC	浮游动物 ZP	浮游植物 PP	微囊藻 M	透明度 Trans	总磷 TP	氨氮 NH <sub>4</sub> -N
A-1	0	0	2.05 ± 1.20	2.75 ± 0.54	316 ± 304	1.98 ± 0.24	19 ± 10	28 ± 25
A-2	28	0	1.11 ± 0.62	1.42 ± 0.04	129 ± 130	2.04 ± 0.18	19 ± 7	33 ± 52
A-3	45	0	0.84 ± 0.41	1.26 ± 0.49	82 ± 94	2.17 ± 0.27	22 ± 8	16 ± 21
B-1	0	150	4.12 ± 3.75	2.40 ± 1.37	650 ± 409	1.59 ± 0.22	107 ± 34	109 ± 7
B-2	52	150	1.33 ± 1.06	1.24 ± 0.93	62 ± 42	1.83 ± 0.18	88 ± 20	172 ± 8
B-3	75	150	1.03 ± 0.76	0.97 ± 0.71	34 ± 35	1.99 ± 0.18	87 ± 40	123 ± 6
C-1	0	189	3.55 ± 2.16	3.39 ± 1.57	892 ± 266	1.45 ± 0.23	187 ± 96	114 ± 8
C-2	63	189	1.37 ± 1.15	1.39 ± 0.90	39 ± 34	1.96 ± 0.31	107 ± 43	128 ± 5
C-3	94	188	2.11 ± 1.78	0.12 ± 0.97	24 ± 20	2.05 ± 0.56	126 ± 65	133 ± 9
D-1	0	353	3.20 ± 3.19	2.86 ± 0.91	348 ± 115	1.58 ± 0.39	192 ± 95	176 ± 159
D-2	87	253	1.81 ± 1.88	2.02 ± 0.89	52 ± 29	1.77 ± 0.32	167 ± 76	198 ± 123
D-3	129	253	1.36 ± 0.92	0.18 ± 0.96	52 ± 40	1.92 ± 0.39	117 ± 48	185 ± 136
E-1	0	376	1.91 ± 2.49	5.20 ± 1.92	990 ± 618	1.24 ± 0.18	400 ± 113	318 ± 194
E-2	126	380	1.17 ± 0.41	1.66 ± 0.68	60 ± 21	1.59 ± 0.34	335 ± 65	433 ± 138
E-3	196	375	0.11 ± 0.56	1.33 ± 1.00	33 ± 21	1.92 ± 0.43	250 ± 79	318 ± 197
FA			17.05**	10.76**	12.37**	19.46**	4.29*	3.95

注:因子 A——鲢鱼密度, \* : 差异显著, \*\* : 差异极显著,  $F_{0.05}(4,8) = 3.84$ ,  $F_{0.01}(4,8) = 7.01$

Note: factor A—— density of silver carp, \* : significant difference, \*\* : highly significant difference

源自李琪等(1993)的表 1-4。(Modified from Table 1-4 of Li et al. 1993)

## 五、中国浙江桥墩水库(温带、中-富营养型) 明矾浆 + 鲢、鳙控制蓝藻的研究

陆开宏等(2002)进行了改性明矾浆机械喷洒应急除藻和增殖鲢、鳙的组合技术控制浙江桥墩水库蓝藻水华以改善水质的研究。桥墩水库库容  $5.12 \times 10^7 \text{ m}^3$ 、平均水深 16.0m, 面积  $2.63 \text{ km}^2$ 。1997 ~ 1998 年, 水体总氮平均浓度  $0.649 \text{ mg/L}$  (最

大值 2.61mg/L),总磷平均浓度 0.027mg/L(最大值 0.055mg/L)。1997 年 7 月该水库首次发现微囊藻(*Microcystis*)水华,最高密度达  $1.26 \times 10^8$  个/L,水华的分布局限于少数库区,1998 年 4 月水库再次发生水华,并扩展到整个库区,晴天能在水面形成数厘米厚豆花状藻膜,水体透明度从水华发生前的 2~3m 下降到 0.3~0.9m。水华优势种为铜绿微囊藻 *Microcystis aeruginosa*(表 4-2)。

表 4-2 喷洒改性明矾浆及增放鲢、鳙前(1998 年 8 月)桥墩水库浮游植物群落的密度和生物量组成

Table 4-2 Percentage composition in density and biomass of phytoplankton community (August 1998) in Qiaodun Reservoir before the spray of an ameliorated alum plasm and the increased stocking of silver and bighead carps

藻类类群 Algal groups	占细胞总数的百分比 Percentage in total cell number/%	占总生物量的百分比 Percentage in total biomass/%
蓝藻门 Cyanophyta	99.2	82.2
铜绿微囊藻 <i>Microcystis aeruginosa</i>	78.3	68.3
水华微囊藻 <i>M. flos-aquae</i>	14.9	10.3
水华束丝藻 <i>Aphanizomeno flos-aquae</i>	5.9	3.6
绿藻门 Chlorophyta	0.5	11.5
硅藻门 Bacillariophyta	0.3	6.3

(引自陆开宏等 2002)(Cited from Lu et al. 2002)

1998 年 9 月进行了历时 3d 的扫描式明矾浆机械喷洒(共 102t, 平均 38.8g/m<sup>2</sup>), 同年 12 月至次年 3 月, 共投放鲢鱼种 2850kg 和鳙鱼种 1500kg(合计投放密度 1.65g/m<sup>2</sup>)。1999 年底水库鲢、鳙、银鱼现存量分别达  $2.5 \times 10^4$ kg、 $6.5 \times 10^4$ kg 和  $0.75 \times 10^4$ kg(鲢、鳙现存量合计达 34.2g/m<sup>2</sup>)。

1999 年 7~9 月部分湖区虽再次出现水华, 但面积和密度已远低于 1998 年的同一时期。2000~2001 年水库不再出现蓝藻水华, 水体表面景观明显改善。与 1998 年同期(8 月)比较, 2000 年透明度提高了 2.4m, 总氮下降了 61.1%, 总磷下降了 59.4%, 蓝藻密度下降了 98.6%, 蓝藻在藻类总数量中的比例从 99.2% 下降到 31.5%(表 4-3)。对浮游动物的影响则是显著降低了原生动物的生物量, 而显著增加了枝角类和轮虫的生物量, 桡足类的生物量也有所增加, 总体来看, 浮游动物总生物量则无大的变化。

陆开宏等(2002)认为:一旦水体大面积形成水华, 再增加鲢、鳙的滤食压力其效果就明显不及水华爆发前, 鲢、鳙对蓝藻的幼嫩态有更大的利用能力, 因为形成水华前, 幼嫩的蓝藻细胞容易被鱼类消化, 蓝藻的增殖受到较大的限制, 而水华形

成以后,多数细胞的细胞壁已经老化,排除的鱼粪中存在大量未消化的活藻,能很快参与水体物质的再循环,此时,利用鲢、鳙很难在短期内控制蓝藻。因此,他们提出,先采用明矾等化学方法应急除藻,在快速恢复水体景观的同时,改变水生生物群落组成,再在冬季或早春于蓝藻大量繁殖之前投放鲢、鳙等滤食性鱼类,用生物操纵技术提高水生态系统的自我调节能力,应是治理富营养化水体蓝藻水华的一种有效方法。

表 4-3 喷洒改性明矾浆及增殖鲢、鳙前后桥墩水库浮游植物群落密度组成的变化 ( $\times 10^4$  个/L)

Table 4-3 Changes in the percentage composition in density of phytoplankton community in Qiaodun Reservoir before and after the spray of an ameliorated alum plasm and the increased stocking of silver and bighead carps ( $\times 10^4$  ind./L)

时间 Date	微囊藻 <i>Microcystis</i>	蓝藻门 Cyanophyta	绿藻门 Chlorophyta	硅藻门 Bacillariophyta	隐藻门 Cryptophyta	总量 Total
1998.9	9806	10436	50	37	0	10522
1999.8	1875	2227	61	141	9	2466
2000.8	82	143	119	159	9	455

(引自陆开宏等 2002)(Cited from Lu et al. 2002)

显然,陆开宏等(2002)关于鲢、鳙对不同发育阶段蓝藻的消化利用存在差异的推测还缺乏科学证据。但是,将快速的化学应急除藻与利用鲢、鳙控藻的生物操纵结合起来,也许今后值得进一步探讨。

## 六、印度小型人工湖(热带、富营养型)的实验研究

热带水体中由于不断严重的富营养化导致蓝藻水华爆发的问题十分普遍,水华蓝藻主要是微囊藻 *Microcystis*、颤藻 *Oscillatoria*、鱼腥藻 *Anabaena* 和节球藻 *Nodularia* 等。Datta 和 Jana (1998)认为,蓝藻含有高蛋白也是许多鲤科鱼类和丽鱼科鱼类(cichlids)的重要饵料,热带水体中微囊藻等大量发生的水体蕴藏着高鱼产潜力,但缺乏系统的手段来有效地利用这些水华增加渔业生产。印度的富营养化浅水水体十分丰富,但未被利用。因此,他们用现场小型围隔研究了3种牧食性鱼类——鲢、鳙和罗非鱼对一富营养的小型人工湖中终年发生的微囊藻水华的利用和控制能力。

该人工湖面积  $6\text{hm}^2$ ,水深 1.3m。一共使用了 12 个圆柱形的围隔(每个容积 500L,直径 1m,高 1.6m)设置在该湖邻近区域,围隔的底部插入底泥中。实验包括 3 个放鱼处理(鲢、鳙、罗非鱼)和一个未放鱼处理(对照),每个处理 3 个重复。放

鱼密度均为 24 尾/ $m^3$ , 放养时的鲢、鳙和罗非鱼的均重分别为  $20(\pm 1.8)g$ 、 $(18 \pm 2.5)g$  和  $16(\pm 1.5)g$ , 因此, 初始鱼类生物量分别高达  $480g/m^3$ 、 $432g/m^3$  和  $384g/m^3$ 。

实验开始时, 湖水中的微囊藻占到浮游植物总数的 95%, 另外 5% 为绿藻。在第 3 天或第 7 天, 3 种鱼均导致了围隔中微囊藻密度和叶绿素 a 含量的大幅降低 (达 60% ~ 93%), 但是, 由于高粪便排泄率, 罗非鱼的清除效果并未持续长的时间 (图 4-7、图 4-8)。总的来看, 鲢对微囊藻的清除能力最强, 其次为鳙, 罗非鱼最差, 而由于鱼类排泄导致营养盐上升而引起的鱼类养殖富营养化 (ichthyoeutrophication) 的潜力分别是: 罗非鱼 > 鳙 > 鲢。因此, Datta 和 Jana (1998) 认为鲢是清除热带水体中微囊藻的最佳鱼类品种。

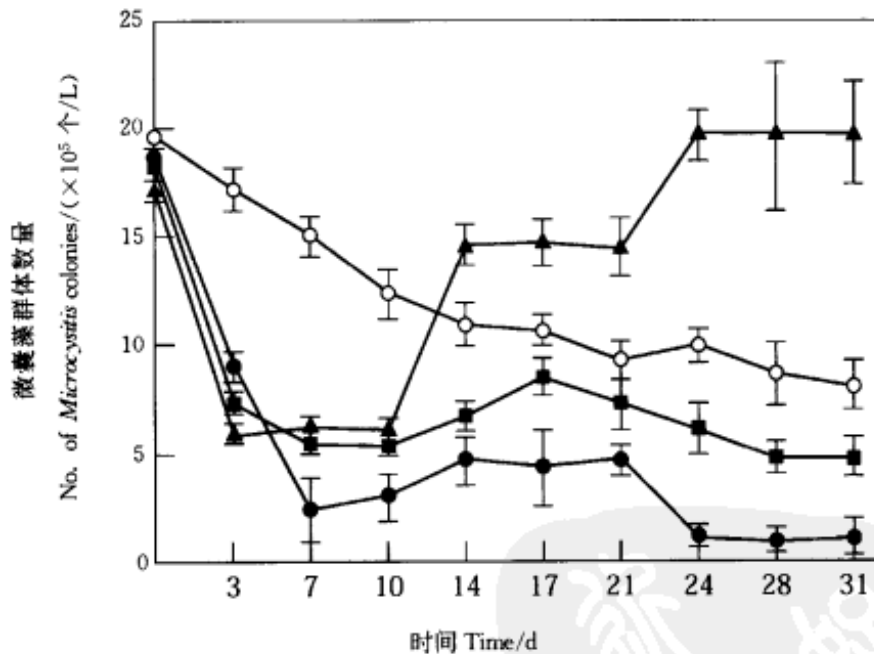


图 4-7 围隔中微囊藻密度的变化(引自 Datta and Jana 1998)

○ 对照; ● 鲢; ■ 鳙; ▲ 罗非鱼

Fig. 4-7 Changes of *Microcystis* density in the limnocorrals  
(Cited from Datta and Jana 1998)

○ Control; ● Silver carp; ■ Bighead; ▲ Tilapia

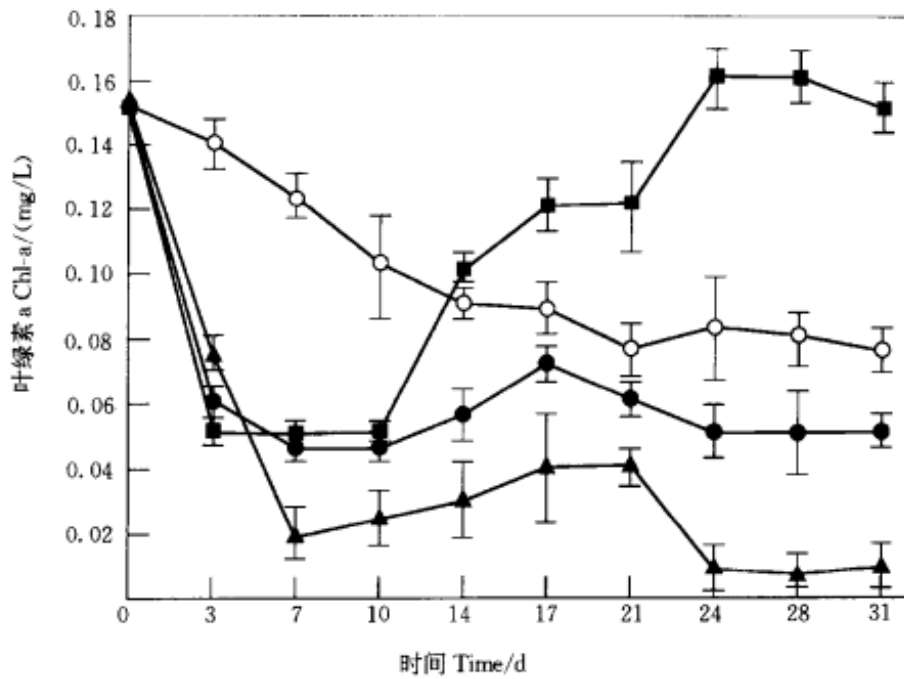


图 4-8 围隔中叶绿素 a 含量的变化(引自 Datta and Jana 1998)

○ 对照; ● 鲮; ■ 罗非鱼; ▲ 鲢

Fig. 4-8 Changes of chlorophyll a amount in the limnocorrals

(Cited from Datta and Jana 1998)

○ Control; ● Bighead; ■ Tilapia; ▲ Silver carp



## 第五章 鲢、鳙与富营养湖泊中的蓝藻水华控制 ——武汉东湖的实践

### 一、东湖生态系统的一般特征和东湖蓝藻水华的盛衰

#### 1. 东湖生态系统的一般特征

东湖(30°33', 114°23')(图 5-1)位于湖北省省会武汉,面积 32km<sup>2</sup>,海平面高度 21m。东湖距长江约 5km,通过青山港与长江相通。湖泊平均水深与最大水深分别为 2.2m 和 4.8m,湖水滞留时间为 0.4 年,流域面积 97km<sup>2</sup>。在 20 世纪 60 年代后半期,东湖被人工堤岸分割为几个部分,其中,郭郑湖、汤林湖、后湖和牛巢湖为几个主要的湖区。由于仅有小水道相连,几个湖区保持了相对的独立。郭郑湖(长期观

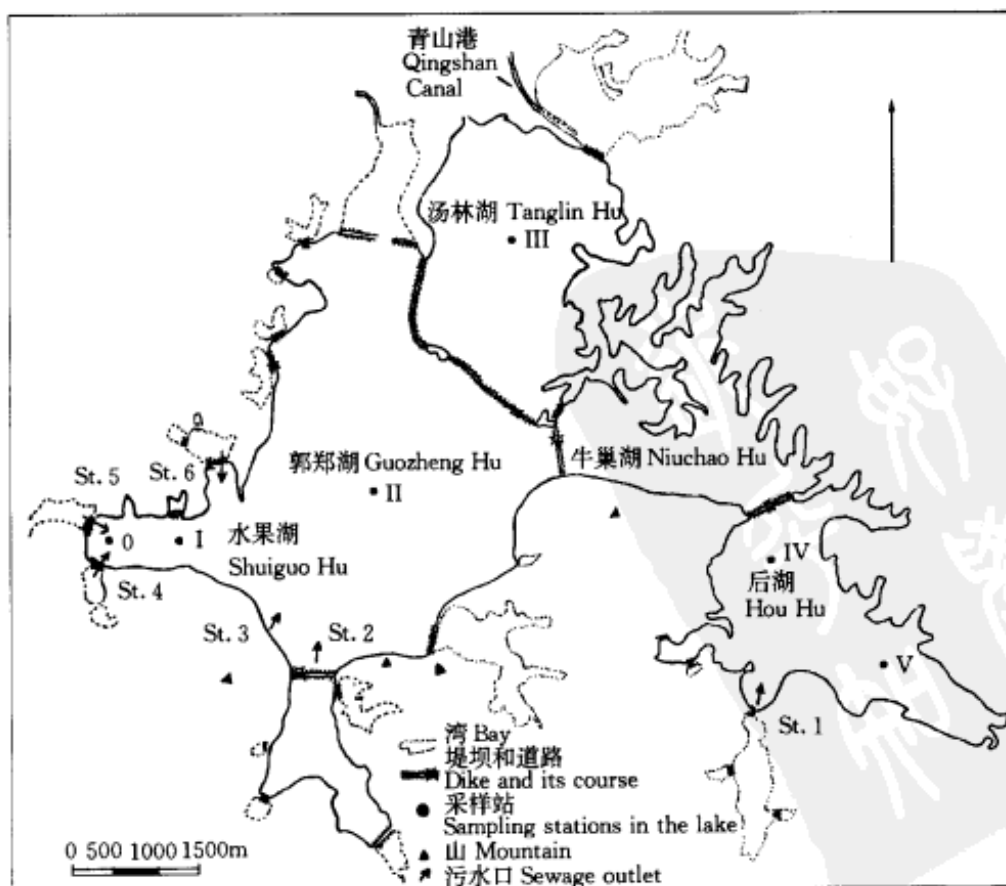


图 5-1 东湖地图

Fig. 5-1 Map of the Donghu Lake

测点 I 和 II 所在区域)是被人为营养盐输入影响最严重的湖区。

东湖的人为富营养化在过去几十年中已经发生了(饶钦止和章宗涉 1980, 张水元等 1984, Tang and Xie 2000, 谢丽强等 2001, Xie and Xie 2002)。从湖中央的 II 站采得的水样分析显示氨氮从 1957 年的 0.043mg/L 上升到 1998 年的 0.361mg/L。鱼类的大量放养是一个可能的原因。然而,既没有用饲料或肥料来养鱼;如同野生种群一样,放养鱼苗只是以天然存在的生物为食,放养鱼每年从湖泊中被捕走(Liu 1984)。因此,鱼体所含的营养盐随之被移走了。相比较之下,随着流域中人口的增加,每年大量的氮磷以未处理或半处理废水的形式被排入湖中(图 5-2)(张水元等 1984, Tang and Xie 2000)。

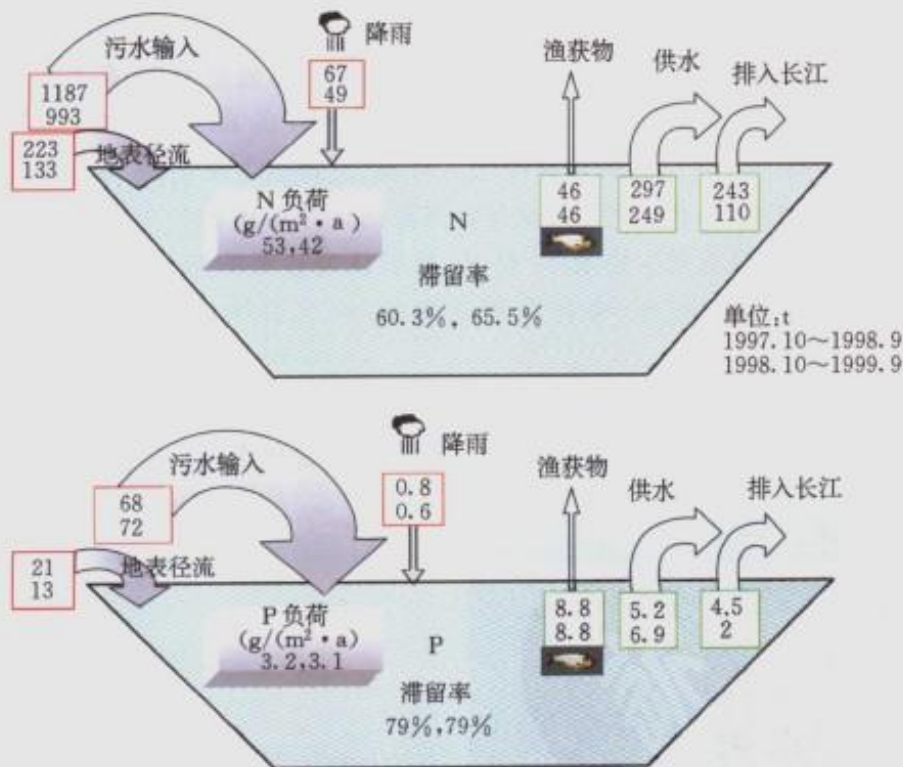


图 5-2 东湖氮磷收支(引自 Tang and Xie 2000)

Fig. 5-2 Nitrogen and phosphorus budgets for Lake Donghu  
(Cited from Tang and Xie 2000)

东湖具有多功能性,包括供水、娱乐和商业渔业。湖泊被用来养鱼,食浮游动物的鲢、鳙鱼产量在近几十年增加了十倍以上。湖泊的东北沿岸是武汉市的公园和娱乐场所,同时还有博物馆、植物园、瞭望塔、旅馆、游泳池和观光船。湖泊沿岸大约有 100 多家工厂(包括一个大型钢铁厂)。

湖水中的溶氧一般是很高的,在温暖的季节里溶氧过饱和现象经常发生,一般不致造成水生动物缺氧的无氧层发生。月最低温度(通常为 1 月)变化范围 2.6 ~



4.6℃,最高温度(通常在7月)变化范围从28.8~31.4℃(Liu 1984)。水生维管束植物在湖泊中较少,它们对整个生态系统初级生产力的贡献可以忽略不计(倪乐意 1996)。另一方面,浮游植物生产力却是很高的。湖泊中优势的鱼类为鲢鱼(*Hypophthalmichthys molitrix*)和鳙鱼(*Aristichthys nobilis*)。也有一些大型食鱼性鱼类,但它们的密度很低。研究已表明鱼类的牧食压力对浮游生物的影响很大(Shei et al. 1993)。

## 2. 东湖蓝藻水华的盛衰

从20世纪60年代到80年代早期,浮游植物年平均毛产量呈现稳定上升的趋势,随后保持了相对稳定的状态(王骥 1990, Xie et al. 2000)。藻类群落的结构从20世纪50年代到70年代呈现出显著的变化。就个体数量而言,在1956到1957年,甲藻第一,硅藻第二,这两个门组成了整个藻类密度的60%~70%。蓝藻和绿藻门只占少量。60年代后,蓝藻和绿藻密度增加,占到整个藻类的50%以上(饶钦止和章宗涉 1980)。在1979年前,没有数据来估计浮游植物的生物量(也就是细胞或群体被计数,但没有测生物量)。然而,我们认为蓝藻的相对生物量也很快增加,因为优势种(包括鱼腥藻、束丝藻和微囊藻)以大群体的形式发生了(Liu 1984)。

东湖人为富营养化最直观的特征为蓝藻水华的大面积爆发,从20世纪70年代一直到1984年每年夏天湖泊表面都分布着极为难看且难闻的水华(图5-3)。从



图5-3 东湖蓝藻水华(立川摄于1981年10月9日)

(引自 Xie and Liu 2001)

Fig.5-3 Cyanobacteria blooms in Lake Donghu on October 9, 1981

(photo by K. Tatsukawa) (Cited from Xie and Liu 2001)

1985 年起,水华第一次没有大面积爆发(以后的 2~3 年间仅在局部区域还有少量水华),从此以后东湖的蓝藻水华再也没有出现过,至今已经过了 18 年。从 1979~2000 年间东湖浮游植物(湖中心的 II 站)的长期变化趋势来看,浮游植物总生物量及蓝藻生物量明显下降,绿藻类没有明显的变化趋势,而个体较小的鞭毛类的隐藻类(含少量甲藻)有明显的上升趋势(图 5-4)。

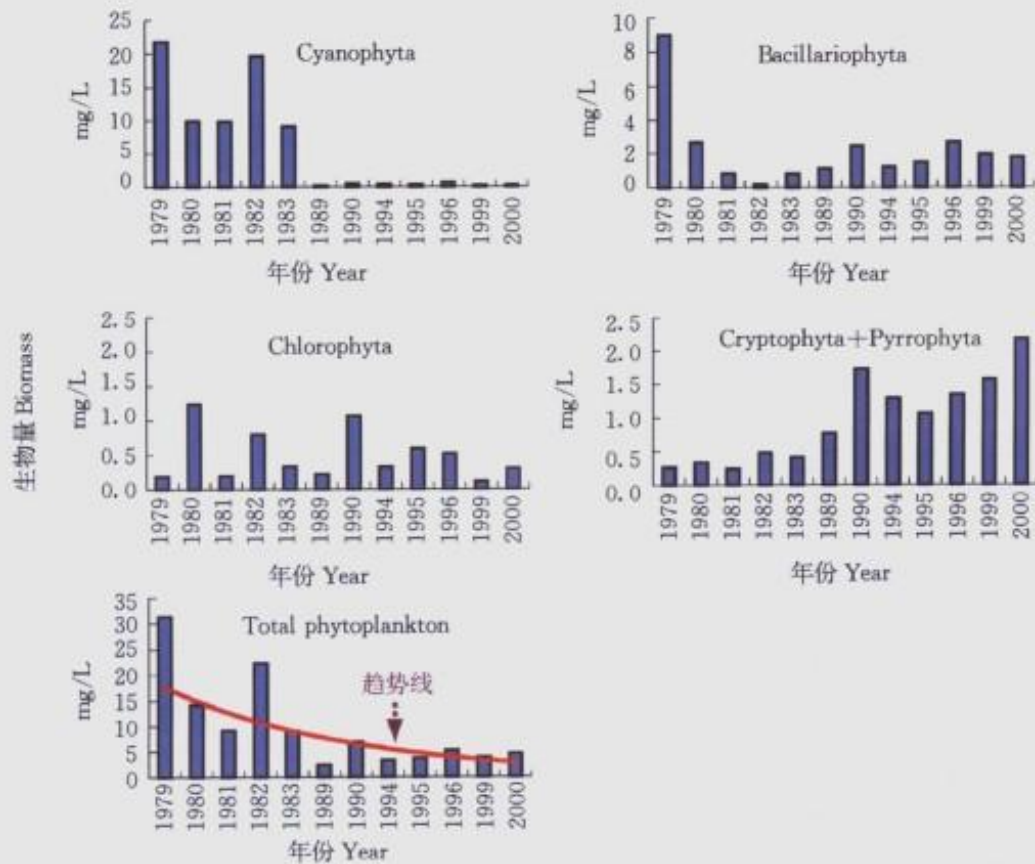


图 5-4 东湖(湖心 II 站)不同类群浮游植物生物量的长期变化(1979~2000)(引自唐汇娟 2002)

Cyanophyta: 蓝藻门; Bacillariophyta: 硅藻门; Chlorophyta: 绿藻门;  
Cryptophyta + Pyrrophyta: 隐藻门和甲藻门; Total phytoplankton: 总浮游植物  
Fig. 5-4 Long-term changes of the biomass of various phytoplankton in the Donghu Lake(the mid-lake Station II) (Cited from Tang 2002)

通过比较东湖 1979~1982 年间和 1989~1992 年间两个采样站优势浮游植物年均生物量的比例可以表明这些变化(图 5-5)。在 1979~1982 年间,蓝藻水华在每年夏天大量发生,微囊藻群体、丝状束丝藻和颤藻在浮游植物中占优势。在 1989~1992 年间,优势的浮游植物种类为小环藻(中心纲硅藻)和隐藻,蓝藻主要由颤藻和平裂藻组成,蓝藻没有再形成有害的水华(Shei et al. 1993)。

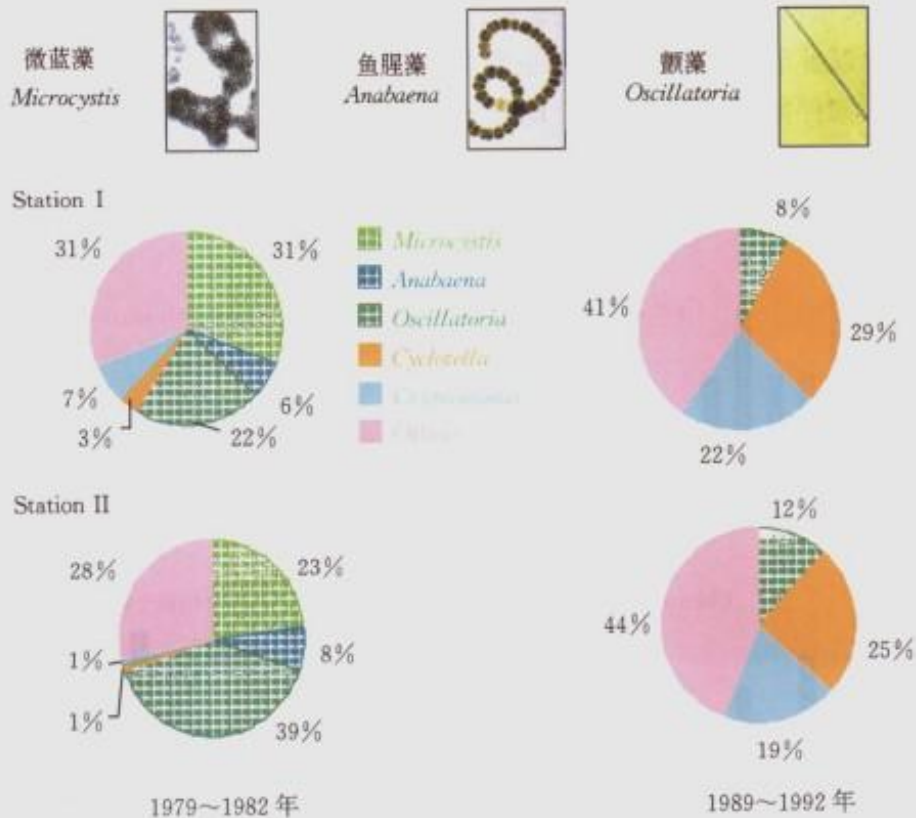


图 5-5 1979 ~ 1982 年和 1989 ~ 1992 年间东湖两采样站浮游植物优势种类的年平均生物量的比率(1979 ~ 1982 年数据来自王建,1990)(引自 Xie and Liu 2001)  
 Fig. 5-5 Annual mean biomass (%) of dominant phytoplankton at two sampling stations of Lake Donghu between 1979 ~ 1982 and 1989 ~ 1992 (1979 ~ 1982 data from Wang 1990) (Cited from Xie and Liu 2001)

## 二、东湖营养盐、浮游动物和鱼类的长期变化

**营养盐:**在 20 世纪 70 年代至 90 年代期间,营养盐的变化不足以解释在这期间蓝藻水华为何消失;总溶解氮(TDN)和总溶解磷(TDP)的变动较大,但并未表现出明显的上升或下降趋势,TDN 与 TDP 的比值也未发生有规律的变化(Tang and Xie 2000);同样,总磷(TP)和反应性磷( $PO_4$ -P)的变化亦较大,大体上是随着 70 年代蓝藻水华的出现,TP 和  $PO_4$ -P 不断升高,80 年代中期达到顶峰;随后伴随着蓝藻水华的消失,TP 和  $PO_4$ -P 出现大幅下降(图 5-6、图 5-7)。

**浮游动物:**图 5-8 反映了原生动物、轮虫、桡足类(包括无节幼体)和枝角类在 1956 ~ 1996 年间的变化情况,尽管原生动物的年度变化较大,但并不呈现出规律性的升降。轮虫、桡足类和枝角类在 20 世纪 80 年代初期达到高峰之后显著下降,而



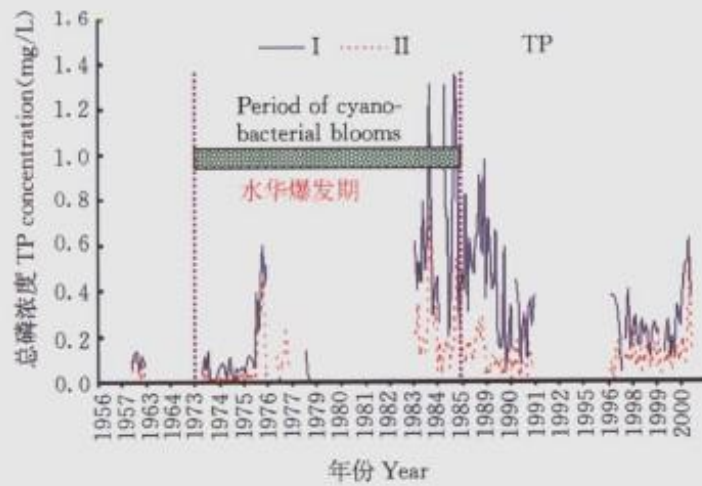


图 5-6 东湖总磷浓度在 1957 - 1999 年间的季节长期变化(修改自 Xie and Xie 2002)

Fig.5-6 Seasonal changes of TP concentration in the Donghu Lake during 1957 - 1999 (adapted from Xie and Xie 2002)

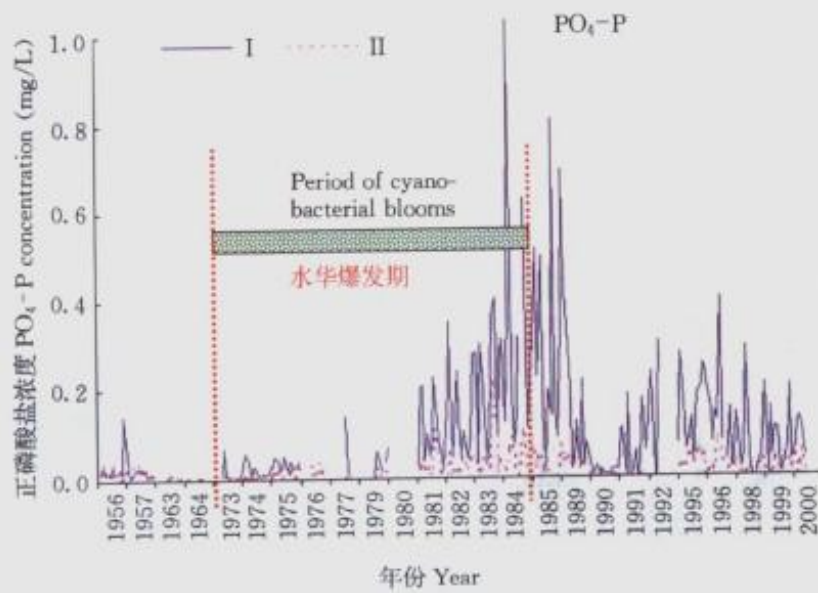


图 5-7 东湖  $PO_4-P$  浓度在 1957 - 1999 年间的季节长期变化(修改自 Xie and Xie 2002)

Fig.5-7 Seasonal changes of  $PO_4-P$  concentration in the Donghu Lake during 1957 - 1999 (adapted from Xie and Xie 2002)

以枝角类下降最为显著,桡足类次之,轮虫幅度较小。桡足类主要为肉食性的剑水蚤,植食性的哲水蚤数量相对较低。在 1987 年以前,透明蚤和隆线蚤这两种大型

种类为枝角类的优势种,随后被小型的微型裸腹蚤所取代,中等大小的秀体蚤则保持相对稳定。由于大型枝角类的下降几乎与蓝藻水华的消失发生在同一时间阶段,这很难说明浮游动物的摄食是导致东湖蓝藻水华消失的原因,可以设想蓝藻水华的消亡和浮游动物的变动可能是由某一共同的因子所造成的。

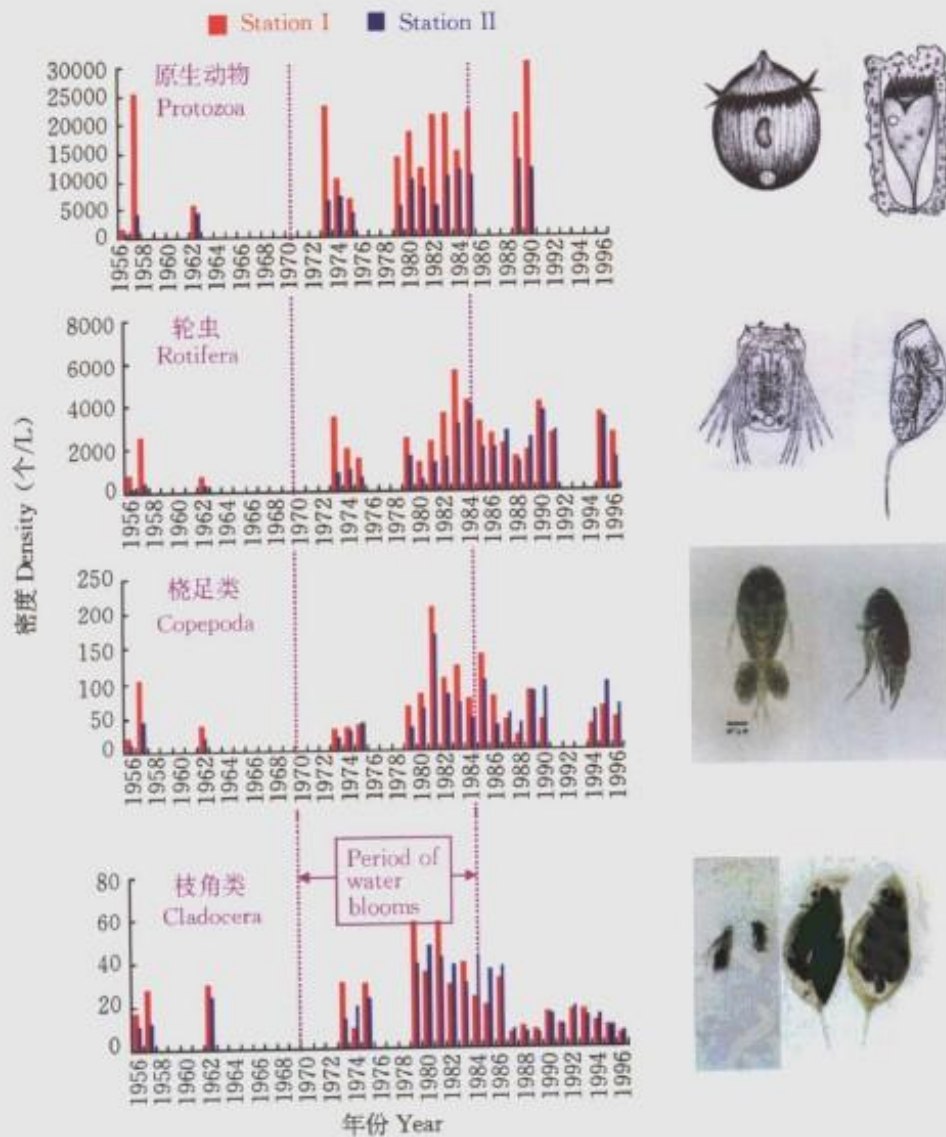


图 5-8 东湖 I、II 站的原生动物、轮虫、桡足类(包括无节幼体)和枝角类的年平均密度(引自 Xie and Yang 2000, Xie and Liu 2001)

Fig. 5-8 Annual mean densities of total Protozoa, Rotifera, Copepoda (including nauplii) and Cladocera at Stations I and II of the Donghu Lake (Cited from Xie and Yang 2000, Xie and Liu 2001)

鱼类:商品鱼的养殖是东湖的主要渔业活动。国有东湖养殖场建于 1951 年,自 1971 年起,东湖渔场每年向东湖投放以滤食性鲢、鳙为主的鱼种。值得注意的

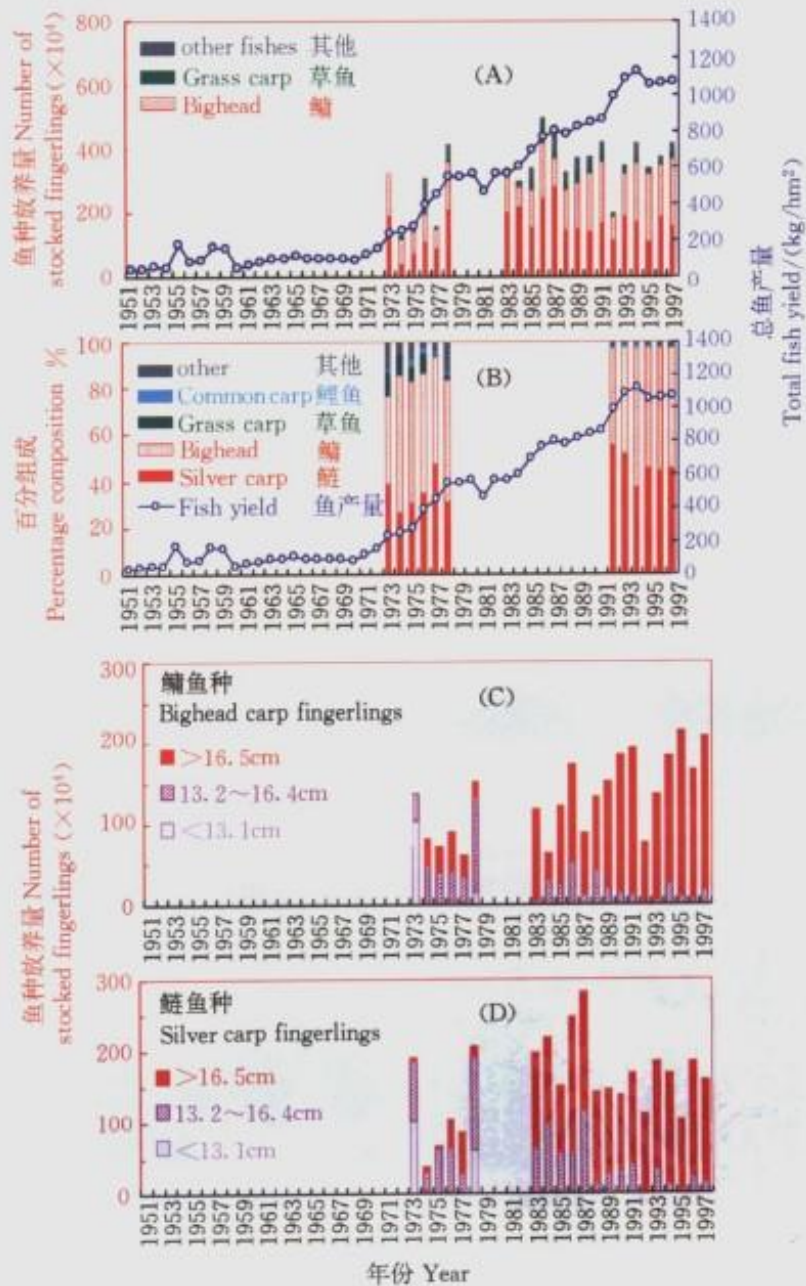


图 5-9 东湖年均渔产量和鱼种投放数量(A)、渔产量的组成(B)、不同规格鲢鱼种的投放(C)和不同规格鳊鱼鱼种的投放(D)(引自 Xie et al. 2000, Xie and Liu 2001)

Fig. 5-9 Annual fish yield and the number of stocked fingerlings (A), the percentage composition of the fish yield (B), the number of the stocked silver carp fingerlings of different sizes (C), and the number of the stocked bighead fingerlings of different sizes (D) (Cited from Xie et al. 2000, Xie and Liu 2001)

是, 鱼种放湖后, 不用投放肥料和食料, 完全以湖中自然存在的饵料生物为食。在 20 世纪 50 - 60 年代, 东湖每年的渔产量在 39 ~ 178kg/hm<sup>2</sup> 之间变动, 平均年产量



为  $92\text{kg}/\text{hm}^2$  (图 5-9)。在 1972 ~ 1978 年间,东湖渔场采取了一系列措施来提高东湖的渔产量,这包括增加投放量和加大投放鱼种的规格 ( $> 13\text{cm}$ ) (图 5-9)、重建拦鱼设备、控制食鱼性鱼类的数量(朱志荣等 1976)及采取大批量的捕捞方法(图 5-10)。在 1973 ~ 1978 年和 1983 ~ 1997 年投放的鱼种中,鲢占 46.5% (在 28.4% ~ 73.4% 之间变动),鳙占 40.3% (在 18.4% ~ 63.2% 之间变动),其他鱼类所占的比率很小。年产量从 1971 年的  $124\text{kg}/\text{hm}^2$  稳步增长到 1997 年的  $1068\text{kg}/\text{hm}^2$  (图 5-9)。自 20 世纪 70 年代,尤其是近年来,鲢、鳙鱼的现存量占总现存量的 90% 以上(黄根田和谢平 1996),综合考虑鱼类的年产量、渔民的捕捞强度(Tatsukawa et al. 1989)以及鲢、鳙鱼的日粮(陈少莲等 1989)可以估算出湖泊中鱼类的生物量比湖泊中所有浮游生物的生物量高出数倍,东湖滤食性鱼类的对浮游动植物的牧食压力相当强烈(Shei et al. 1993, Xie et al. 2000; Xie and Yang 2000)。因此,有充分的理由提出假设,20 世纪 80 年代中期东湖蓝藻水华的消失可能与东湖鲢、鳙产量的大幅上升有密切关系。



图 5-10 鲢、鳙鱼的收获(下左)、渔民的大水面捕捞(下右)、科学家们在鱼池边用声纳法估算湖泊中鱼类种群(上左)及横跨东湖的人工堤(上右)(立川摄)(引自 Xie and Liu 2001)

Fig. 5-10 The harvested silver carp and bighead (lower left), the bulk harvesting by the fishermen (lower right), testing of echo-sounder by scientists to estimate fish population of the lake (upper left), and the artificial dikes across Lake Donghu (upper right) (photos by K. Tatsukawa) (Cited from Xie and Liu 2001)



### 三、原位围隔实验

为了证实“东湖 20 世纪 80 年代中期蓝藻水华消失可能与东湖鲢、鳙产量的大幅上升有密切关系”的假设,谢平等分别在 1989 年、1990 年和 1992 年进行了原位围隔实验(Xie and Liu 1991a, 1992, Xie et al. 1993, Xie and Liu 2001),每个围隔  $2.5\text{m} \times 2.5\text{m} \times 2\text{m}$ (长  $\times$  宽  $\times$  深),用不透水的聚丙烯织布制成,围隔上端高出水面 1m 左右。围隔实验在东湖营养水平最高的水果湖湾进行,位置在东湖生态站趸船旁,平均水深 2m。

第一次围隔实验(1989 年):目的是为了弄清:①鲢、鳙鱼的放养是怎样影响浮游植物的群落结构的;②高密度放养这些鱼类是否可以致使蓝藻水华消失。1989 年 5 月 8 个实验围隔设在东湖郭郑湖区的水果湖湾。在实验途中,由于大风吹坏了其中 5 个围隔,只剩下 3 个围隔的结果可以使用。围隔上面开口,下面直接与底泥接触。每个围隔的容积大约为  $12.5\text{m}^3$ 。5 月 17 日第一次采样后,3 号围隔放入鲢、鳙鱼各 6 条,5 号围隔放入 12 条鳙鱼,7 号围隔不放鱼。放养的鲢每条重约 75g,鳙重 380g。鱼类的放入不但引起了总的藻类生物量的巨大变化,也引起了藻类优势种的巨大变化(图 5-11)。就平均藻类生物量来说,放鱼的围隔里藻类优势种与湖水中相似,如第一优势种为隐藻,第二优势种为硅藻(小环藻),第三优势种为绿藻。但是在未放鱼的 7 号围隔情况很不一样,7 月中旬出现浓厚的微囊藻水华并持续了整个实验期间。尽管没有重复,但处理间的巨大差异以及实验所观察到的与历史上东湖的变化相类似的反应支持了鱼类控制浮游植物水华的假说。

第二次围隔实验(1990 年):1989 年发现在无鱼的围隔中出现蓝藻水华后,为了:①在更多的围隔中引发蓝藻水华;②在有水华的围隔内引入鲢、鳙鱼来确定鱼类是否可以吃掉这些藻类;③监测鲢、鳙牧食对浮游植物体积结构(size structure)的影响进行了第二次实验。6 个围隔的位置及设计与上一年相同。4 月 5 日开始第一次采样,第二天,将 4 条鲢(21g/尾)和 2 条鳙(32g/尾)分别投入第三号和第四号围隔,其他围隔不放鱼。对于这些处理,不论在浮游植物的总生物量(以 Chl-a 的量计)方面或是在小型浮游植物的生物量( $< 30\mu\text{m}$  的 Chl-a)的方面(图 5-12)都产生了显著的反应:在有鱼的 3 号、4 号围隔中,总的 Chl-a 的量在整个实验期间保持较低的水平,而且,小型种类的平均生物量大于 80%,在 4、5 月份期间,无鱼围隔 Chl-a 的变化类似;而随后就发生了较大的差异,6 月中旬和下旬以及 7 月上旬,2 号围隔和 1 号、5 号围隔以及 7 月中旬先后出现了水华,随着水华在这些无鱼围隔中的出现,微囊藻成为浮游植物的优势种,7 月 20 日,在采完浮游植物的分析样品之后,6 条鲢(平均体重 148g/尾)被放入 1 号围隔,6 条鳙(平均体重 176g/尾)被放入 2 号围隔,3 条鲢(平均体重 152g/尾)加 3 条鳙(平均体重 172g/尾)被放入 5 号围隔,6 号围隔不放鱼。鱼类的引入引起了 1 号、2 号和 5 号围隔中总的浮游植物生

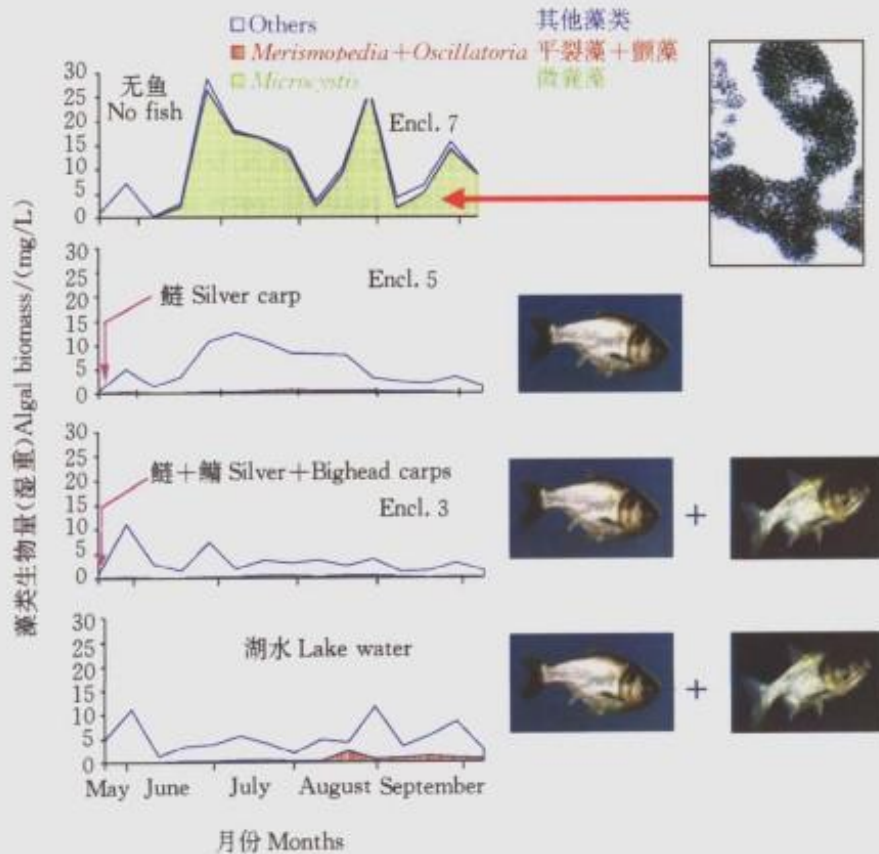


图 5-11 1989 年 5 ~ 10 月间东湖及围隔中微囊藻和其他藻类生物量的变化(引自 Xie and Liu 1991a, 2001)

Fig.5-11 Changes in the biomass of *Microcystis* and other phytoplankton in the enclosures and the surrounding lake water in Lake Donghu during May-October, 1989 (Cited from Xie and Liu 1991a, 2001)

物量的大幅下降,1号围隔蓝藻水华在10d内消失,在2号和5号围隔中,水华18d后消失,在所有的情况之下优势浮游植物转变为 $<30\mu\text{m}$ 的种类。在未放鱼的6号围隔中,实验结束前一直持续有蓝藻水华。

第三次围隔实验(1992年):第三次实验提出与滤食性鱼类鲢、鳙不同的鲤科鱼类——草鱼是否也能对蓝藻水华具有相同的影响,即关于鱼类控制蓝藻水华是否存在滤食以外的生态学机制。这次实验一共使用八个围隔,先等所有围隔出现水华,再进行三种处理(每种处理有两个围隔):①放养鲢;②放养鳙;③放养草鱼。另外两个围隔不放鱼作为对照,监测不同鱼类放养对浮游植物群落结构、生物量和叶绿素a含量的影响。实验在7月和9月之间进行。湖水在7月6日被放进围隔中,并与外界的湖水相隔绝,7月7日进行第一次采样。在实验开始时,没有水华出现。两个星期以后,稀疏的水华(主要是绿藻)出现在大多数的围隔中。随后,主要的种类转变为蓝藻(主要是微囊藻)。到7月末,密集的微囊藻出现在大多数的

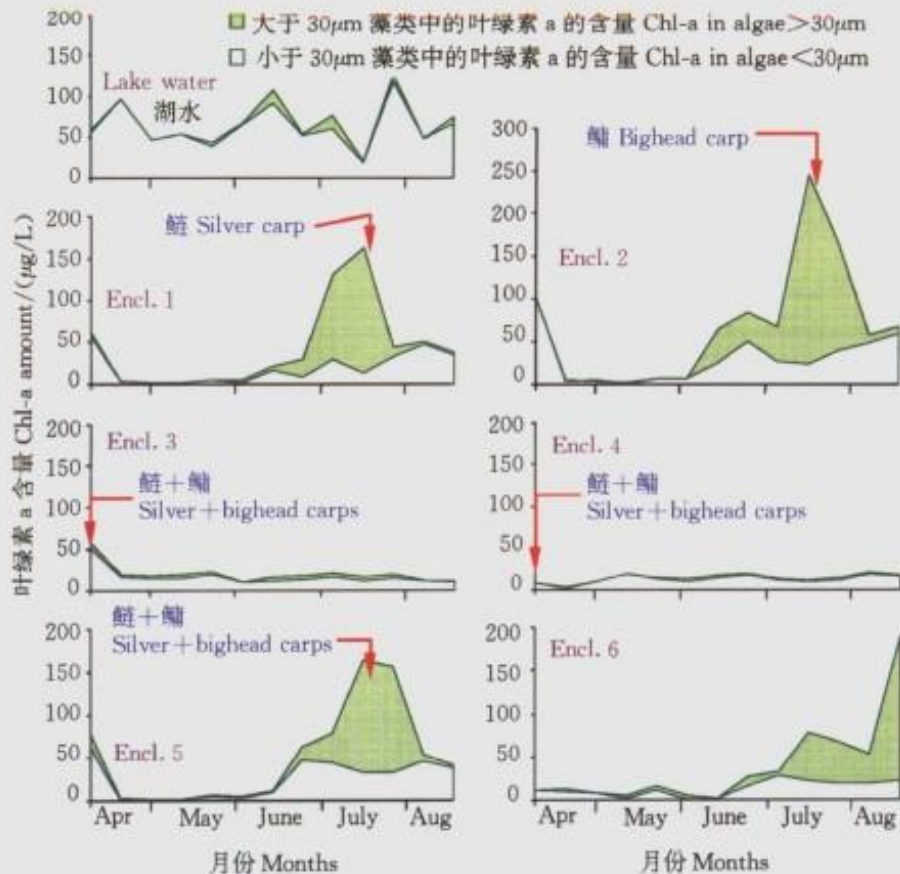


图 5-12 1990 年 4~8 月间东湖及围隔中总浮游植物的叶绿素 a 的和小于 30µm 浮游植物叶绿素 a 含量的变化(引自 Xie and Liu 1992, 2001)

Fig. 5-12 Changes in chlorophyll-a in both total phytoplankton and those < 30µm phytoplankton in enclosures and the surrounding lake water in Lake Donghu during April-August 1990 (Cited from Xie and Liu 1992, 2001)

围隔中,在 8 月中旬,全部围隔都出现了浓厚的微囊藻水华,如同前 2 次实验一样,历史上曾出现水华的湖水中依然没有水华出现。8 月 21 日,三条草鱼被放进围隔 3(平均重量为 187g/尾)和围隔 4(平均重量为 229g/尾)。三条鲢放进围隔 5(平均重量为 137g/尾),两条鲢被放进围隔 6(平均重量为 133g/尾),四条鳊放进围隔 7(平均重量为 233g/尾)和围隔 8(平均重量为 216g/尾)中,而围隔 1 和围隔 2 中不放任何鱼。鳊的投放导致了围隔 7 和围隔 8 中浮游植物总叶绿素 a 含量和微囊藻生物量的急剧下降(图 5-13、图 5-14、图 5-15),两个星期后,蓝藻水华消失。鲢的投放也导致了围隔 5 和围隔 6 中微囊藻水华的明显减少,但是由于鲢的密度较鳊低,以至在实验结束时这两个围隔中依然存在少量微囊藻水华。草鱼的投放没有减少围隔 3 和围隔 4 中的总浮游植物及微囊藻的生物量,密集的水华一直持续到实验结束。在无鱼的围隔中,也持续爆发了严重的水华(图 5-16)。围隔中浮游植物的



大小变化也是不同的。在无鱼和有草鱼的围隔中,大一些( $> 30\mu\text{m}$ )的浮游植物个体(微囊藻群体)占优势,而在投放鲢、鳙鱼的围隔中,小一些的( $< 30\mu\text{m}$ )的占优势,特别是在鱼密度比较高的围隔中更是如此。以上结果提供了强有力的证据来说明鲢和鳙都能有效控制讨厌的水华。

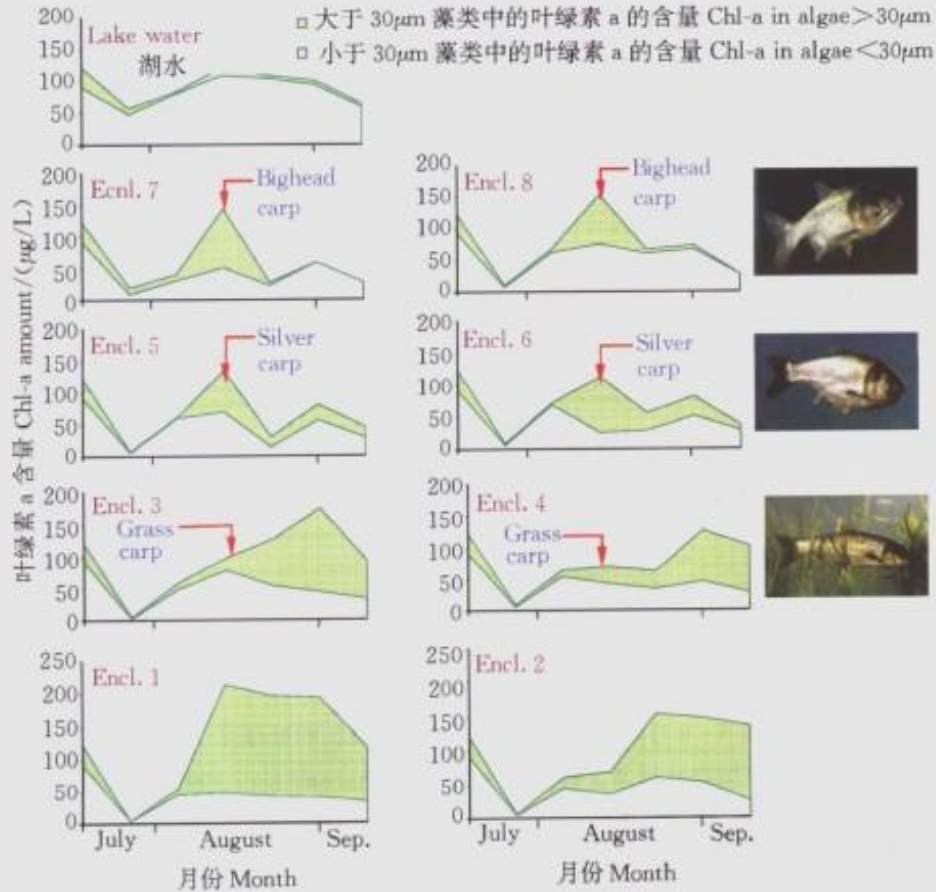


图 5-13 1992 年 7~9 月间东湖及围隔中总浮游植物的叶绿素 a 的含量和小于  $30\mu\text{m}$  浮游植物的叶绿素 a 含量的变化(引自 Xie et al. 1993, Xie and Liu 2001)

Fig.5-13 Changes in chlorophyll a in both total phytoplankton and those  $< 30\mu\text{m}$  phytoplankton in enclosures and the surrounding lake water in the Donghu Lake during July-September, 1992 (Cited from Xie et al. 1993, Xie and Liu 2001)

实验总结:在原位围隔实验所得结果的基础上,可得到如下结论:①东湖的水质至今仍适合微囊藻水华的滋生,浮游动物在东湖不能控制蓝藻水华,鲢、鳙养殖密度的上升是导致东湖 20 世纪 80 年代中期蓝藻水华消失的根本原因;②在较高的养殖密度下,鲢、鳙单养或混养均可控制蓝藻水华的发生,在东湖目前的营养水平下,鲢、鳙控制微囊藻水华的有效密度在  $46 \sim 50\text{g}/\text{m}^3$ (形象地说,1t 水放 1“两”鱼);③鲢、鳙是通过食物链(直接滤食)来消除蓝藻水华的(图 5-16、图 5-17)。

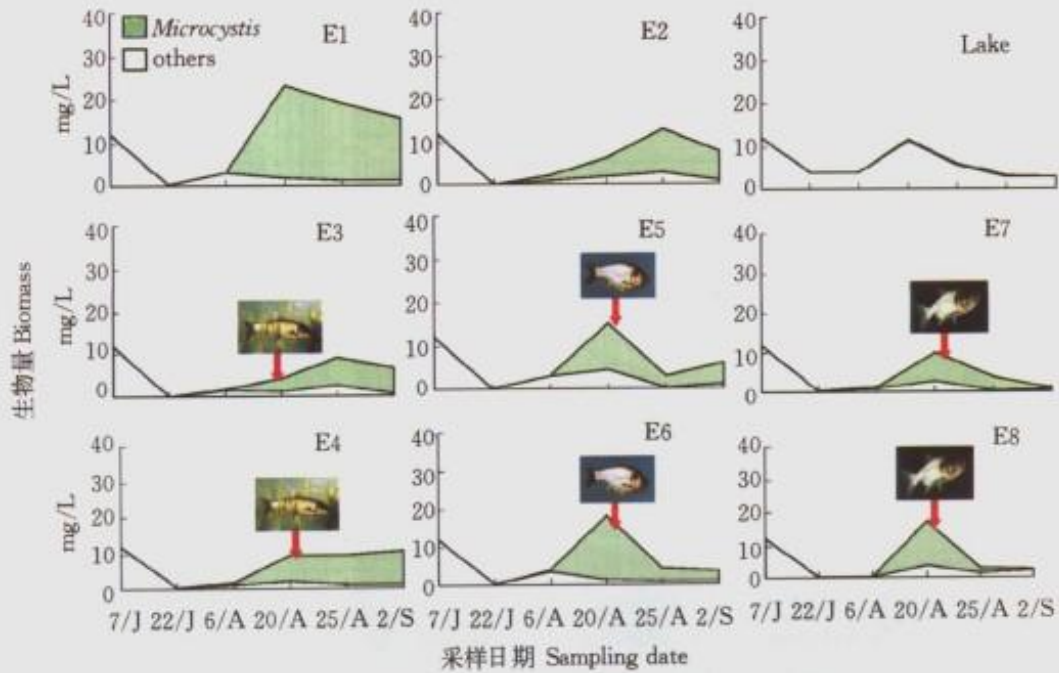


图 5-14 1992 年 7-9 月间东湖及围隔中微囊藻和其他浮游植物生物量的变化(改编自唐汇娟 2002)

Fig. 5-14 Changes in biomass of *Microcystis* and other phytoplankton in the enclosures and the surrounding lake water in Lake Donghu during July-September, 1992 (Cited from Tang 2002)

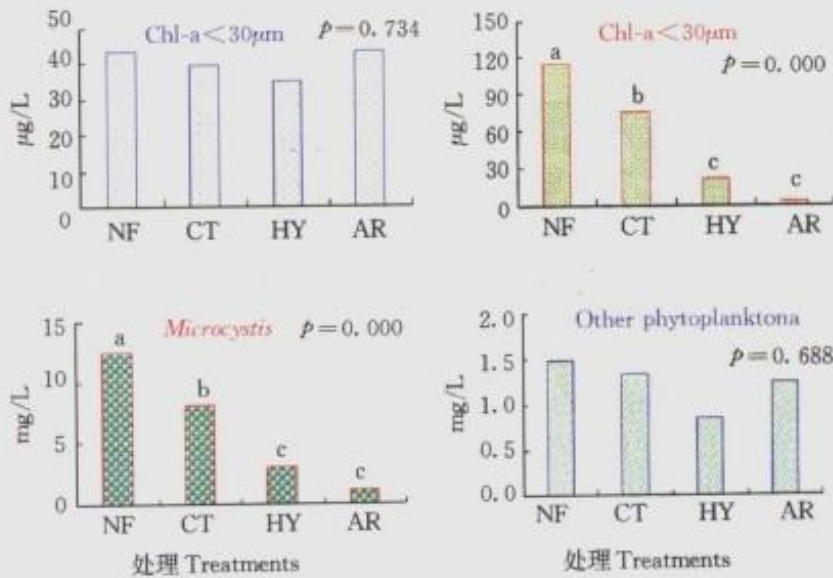


图 5-15 放鱼后不同处理中叶绿素 a 和浮游植物生物量平均值之间的方差分析(改编自唐汇娟 2002)

Fig. 5-15 One-way ANOVA in chlorophyll-a and phytoplankton biomass among different treatments after fish introduction (Adapted from Tang 2002)

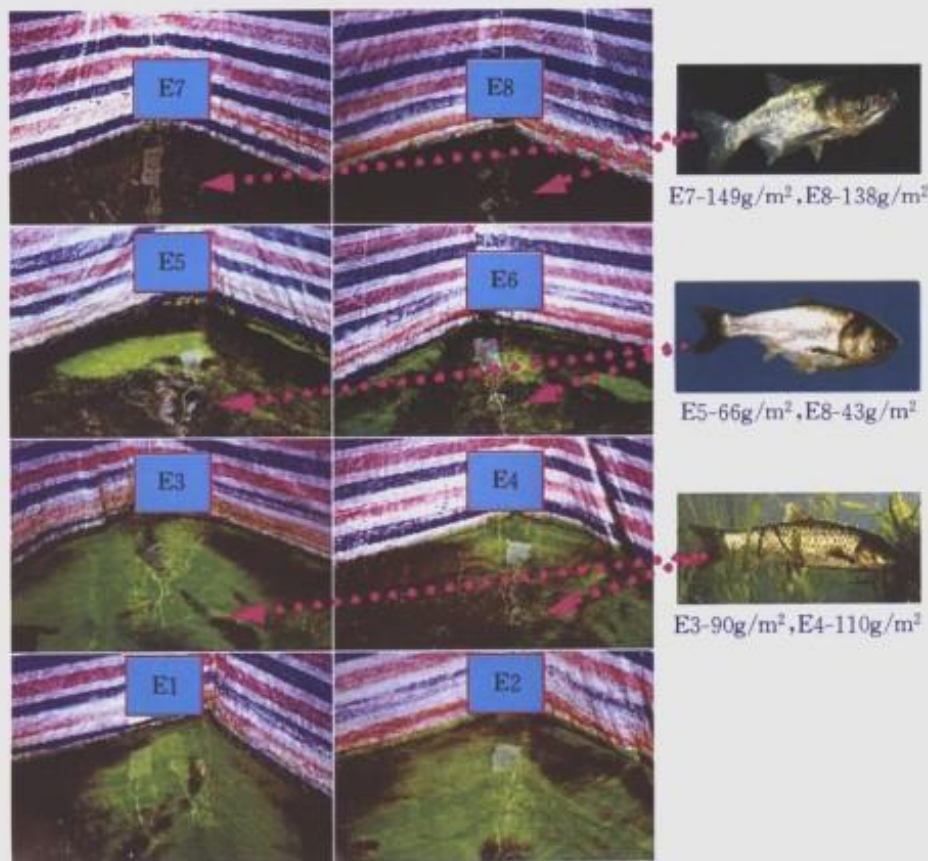
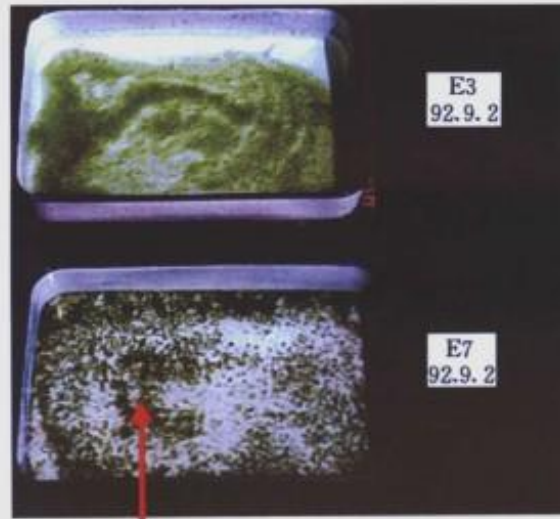


图 5-16 围隔实验现场(1992 年 9 月 2 日)。8 月 21 日所有围隔表面都有浓厚的微囊藻水华(类似如图中 E1、E2),于当日,在 E7、E8 中放入鳊、在 E5、E6 中放入鲢、在 E3、E4 中放入草鱼、在 E1、E2 中不放入任何鱼。12d 后(如图所示),E7、E8 表面的水华基本消失,E5、E6 表面的水华也有明显减少,而放养草鱼的 E3、E4 及未放鱼的 E1、E2 中的蓝藻水华无明显变化

Fig.5-16 Photos of the enclosures (Sept. 2, 1992). On August 21 when there were dense surface *Microcystis* blooms in all the enclosures (just like E1, E2 in this photo), bighead carp were introduced into E7, E8, silver carp into E5, E6, grass carp into E3, E4, and no fish into E1, E2. After 12 days (this photo), the surface blooms disappeared almost in E7, E8, and decreased greatly in E5, E6, but changed little in E1, E4



从围隔收集上来的表面水华中,有大量的鳊鱼鱼粪  
A large amount of bighead feces in the collected  
surface bloom from the enclosure

图 5-17 9月2日采自3号和7号围隔表面的微囊藻水华。  
在8月21日,932g 鳊被放入7号围隔,同时561g 草鱼被放入  
3号围隔(引自 Xie and Liu 2001)

Fig.5-17 *Microcystis* blooms collected from the surface of Enclosures 3 and 7  
on September 2. On August 21, 932g of bighead carp were stocked into  
Enclosure 7, while 561g of grass carp were stocked into Enclosure 3  
(Cited from Xie and Liu 2001)



## 第六章 鲢、鳙的食性

### 一、江浙地区外荡(湖泊敞水区)中鲢、鳙的食性

鲢和鳙是我国放养的主要鱼种,其食料问题是养殖实践中迫切需要解答的问题。关于鲢、鳙食性的科学研究始于20世纪50年代初,倪达书和蒋燮治(1954)首先对江浙地区外荡中的鲢、鳙(全长:鲢23.5~64.0cm、鳙17.3~60.0cm)食性进行了研究,主要手段包括:肠含物的显微分析、肛门附近肠含物的培养及鳃耙结构的显微观察。主要结论是:

(1) 鲢、鳙的食性有所区别:即鳙以浮游动物为主要食料(浮游动物与浮游植物个数之比=1:4.5,但一个浮游动物的生物量至少要比一个浮游植物大10倍以上!),鲢则以浮游植物为主要食料(浮游动物与浮游植物个数之比=1:248),但由于鲢、鳙缺乏挑选食物的能力,鳙带吃些浮游植物,鲢带吃些浮游动物,鲢、鳙食性的差异主要是由于过滤鳃耙的构造不同,即鳙的鳃耙较稀,而鲢的鳃耙较密;鲢的消化管也长于鳙,与这种食性的差异相一致。

(2) 鲢、鳙对金藻、甲藻、隐藻及硅藻消化良好,而凡是具有厚的纤维质细胞壁、胶质和严密封闭的几丁质壳的动植物(如蓝藻、绿藻、裸藻、浮游动物的卵)都是不能被消化的种类,因鲢、鳙缺乏分解纤维、胶质和几丁质的酶。

### 二、武汉东湖中鲢、鳙的食性

陈少莲(1982)于1977年5月~1978年4月对武汉东湖水果湖区(该区有大量生活污水排入、水质肥沃)鲢、鳙(鲢体重118~1550g、鳙体重155~1400g)的食性进行了研究,将食物分为4大类:腐屑、细菌、浮游植物和浮游动物,均用显微镜检。关于腐屑的体积及细菌能否用这样的方法定量还很难确定,但就浮游动物和浮游植物而言,鲢摄食浮游植物多于浮游动物,而鳙则正好相反(表6-1)。鲢、鳙摄食各类浮游动植物的情况也有所差异(表6-2):鲢主要滤食原生动物,其次是轮虫、枝角类和桡足类,鳙主要滤食枝角类,其次是桡足类、原生动物和轮虫,即鲢选择摄食较小的浮游动物,而鳙则摄食较大的浮游动物;鲢、鳙均以滤食蓝藻为主,绿藻次之,其他藻类较少,但鳙滤食蓝藻比鲢多,而鲢滤食绿藻比鳙多。陈少莲的论文中没有给出浮游植物优势种的信息,但根据对同一地点1979~1980年的调查结果来判断,1977~1978年的优势种可能是微囊藻、鱼腥藻和颤藻(王建 1990)。

表 6-1 东湖水样及鲢、鳙前肠内含物中各类食物的季节变化(体积百分比,%)

Table 6-1 Seasonal changes in the percentage composition (in volume) of the food items in the water samples of the Donghu Lake and the fore-guts of silver carp and bighead carp

饵料 Food	湖水 Lake water			鲢 Silver carp			鳙 Bighead carp		
	春	夏	秋	春	夏	秋	春	夏	秋
	Spring	Summer	Autumn	Spring	Summer	Autumn	Spring	Summer	Autumn
腐屑 Detritus	45.4	31.8	32.8	37.6	33.8	45.9	21.8	25.5	32.5
细菌 Bacteria	22.7	31.6	30.2	29.7	29.4	19.3	18.1	20.3	12.6
浮游植物 Phytoplankton	10.5	24.9	15.7	20.9	30.0	16.9	11.1	22.6	8.4
浮游动物 Zooplankton	21.5	11.7	21.4	11.9	6.8	17.9	49.0	31.5	46.6

(引自陈少莲 1982) (Cited from Chen 1982)

表 6-2 东湖水样及鲢、鳙前肠内含物中各类浮游植物、浮游动物 4~10 月的平均值(数量百分比,%)

Table 6-2 Mean percentage composition(in number) of the various phytoplankton and zooplankton in the water samples of the Donghu Lake and the fore-guts of silver carp and bighead carp during April-October

浮游植物 Phytoplankton	湖水	鲢	鳙	浮游动物 Zooplankton	湖水	鲢	鳙
	Lake water	Silver carp	Bighead carp		Lake water	Silver carp	Bighead carp
金藻 Chrysophyta	1.8	3.1	2.4	原生动物 Protozoans	48.6	59.8	17.8
黄藻 Xanthophyta	2.5	5.7	3.3	轮虫 Rotifers	37.5	22.8	11.1
甲藻 Pyrrophyta	6.4	3.6	0.4	枝角类 Cladocerans	7.2	9.4	44.2
硅藻 Bacillariophyta	10.8	14.0	13.9	桡足类 Copepods	6.7	8.0	26.8
裸藻 Euglenophyta	2.5	2.7	3.0				
绿藻 Chlorophyta	38.3	26.4	21.3				
蓝藻 Cyanophyta	37.4	44.5	55.8				

(引自陈少莲 1982) (Cited from Chen 1982)

### 三、以色列 Kinneret 湖鲢的食性

以色列的 Kinneret 湖面积 170km<sup>2</sup>、平均水深 25.6m、最大水深 43m, 是以色列重要的水源地, 每年提供以色列全国用水的 1/3。该湖于 1969 年引入鲢, 1974~1981 年期间, 鲢的年产量有 10~187t。Spataru 和 Gophen (1985) 于 1973~1974 年研究了该湖中鲢的食性, 一共解剖了 260 尾鱼, 体长 12.7~94cm, 体重 0.12~17kg。

肠含物分析显示, 浮游动物比例在 9~1 月超过 50%, 而在 2~8 月低于 50%

(图 6-1);10月浮游动物最为丰富,而1~4月多甲藻(*Peridinium*)和一些绿藻非常丰富,8月蓝藻(*Microcystis*)和甲藻(*Peridinium*)占优势;浮游动物中,绝大多数情况下,枝角类(主要是棘爪网纹溞 *Ceriodaphnia reticulata*、长额象鼻溞 *Bosmina longirostris*)和桡足类(主要是广布中剑水蚤 *Mesocyclops leuckarti*、锯缘真剑水蚤 *Eucyclops serrulatus*)占优势(表 6-3、表 6-4)。

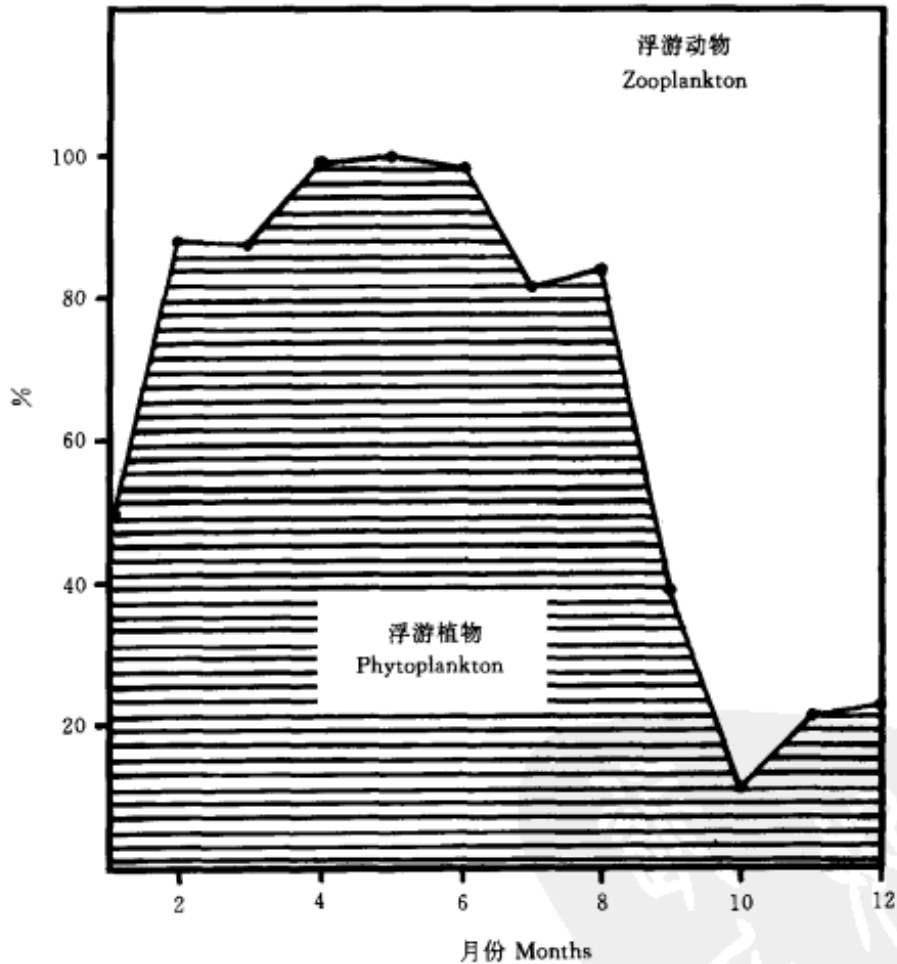


图 6-1 鲢的食物(浮游植物和浮游动物)组成(%)(修改自 Spataru and Gophen 1985)

Fig.6-1 Food (phytoplankton and zooplankton) composition (%) in silver carp  
(modified from Spataru and Gophen 1985)

鲢对浮游植物的选择性指数在1~9月为正值,10~12月为负值,对浮游动物的选择性指数正好相反(图 6-2)。鲢对悬浮在水中的颗粒食物的选择似乎是机械的而不是主动的,在 Kinneret 湖,鲢在一年中摄食湖泊中能获得的浮游生物,并非对浮游植物或浮游动物有特殊的选择性。

表 6-3 Kinneret 湖鲢肠食物中浮游植物的平均生物量(g,湿重)及各类浮游植物的平均比例(%)的季节变化

Table 6-3 Seasonal changes in the mean biomass of total phytoplankton(g, w.w.)and the percentage composition(%) of various phytoplankton in the gut of silver carp sampled from Lake Kinneret

月份 month	生物量 Biomass		百分组成 Percentage composition/%		
	总浮游植物 Total phytoplankton		蓝藻 Cyanophyta	甲藻 Pyrrophyta	绿藻 Chlorophyta
1	11.2		8.5	80.3	11.2
2	104.0		4.8	65.4	29.8
3	53.4		0.2	97.4	0.9
4	122.2		0	99.9	0.1
5	9.93		19.4	80.6	0
6	4.05		0	98.8	1.2
7	39.2		10.2	89.4	0.4
8	79.0		58.2	41.7	0.1
9	7.03		42.7	56.9	0.4
10	11.1		53.9	44.9	1.2
11	4.02		49.8	49.8	0.4
12	4.12		0.7	97.1	2.2

(根据 Spataru and Gophen 1985 重新计算) (Recalculated from Spataru and Gophen 1985)

表 6-4 Kinneret 湖鲢肠食物中浮游动物的平均生物量(g,湿重)及各类浮游动物的平均比例(%)的季节变化

Table 6-4 Seasonal changes in the mean biomass of total zooplankton(g, w.w.)and the percentage composition(%) of various zooplankton in the gut of silver carp sampled from Lake Kinneret

月份 month	生物量 Biomass		百分组成 Percentage composition/%		
	总浮游动物 Total zooplankton		轮虫 Rotifers	枝角类 Cladocera	桡足类 Copepoda
1	11.07		0.6	63.2	36.1
2	14.04		0.3	21.4	78.3
3	8.14		1.7	61.4	36.9
4	0.15		6.7	93.3	0.0
5	0.0		0.0	0.0	0.0
6	0.07		100.0	0.0	0.0
7	9.37		0.0	3.9	96.1
8	15.03		0.2	33.3	66.5
9	11.08		0.7	72.2	27.1
10	93.87		0.0	0.9	99.1
11	15.02		0.1	13.3	86.6
12	14.18		1.3	56.4	42.3

(根据 Spataru and Gophen 1985 重新计算) (Recalculated from Spataru and Gophen 1985)

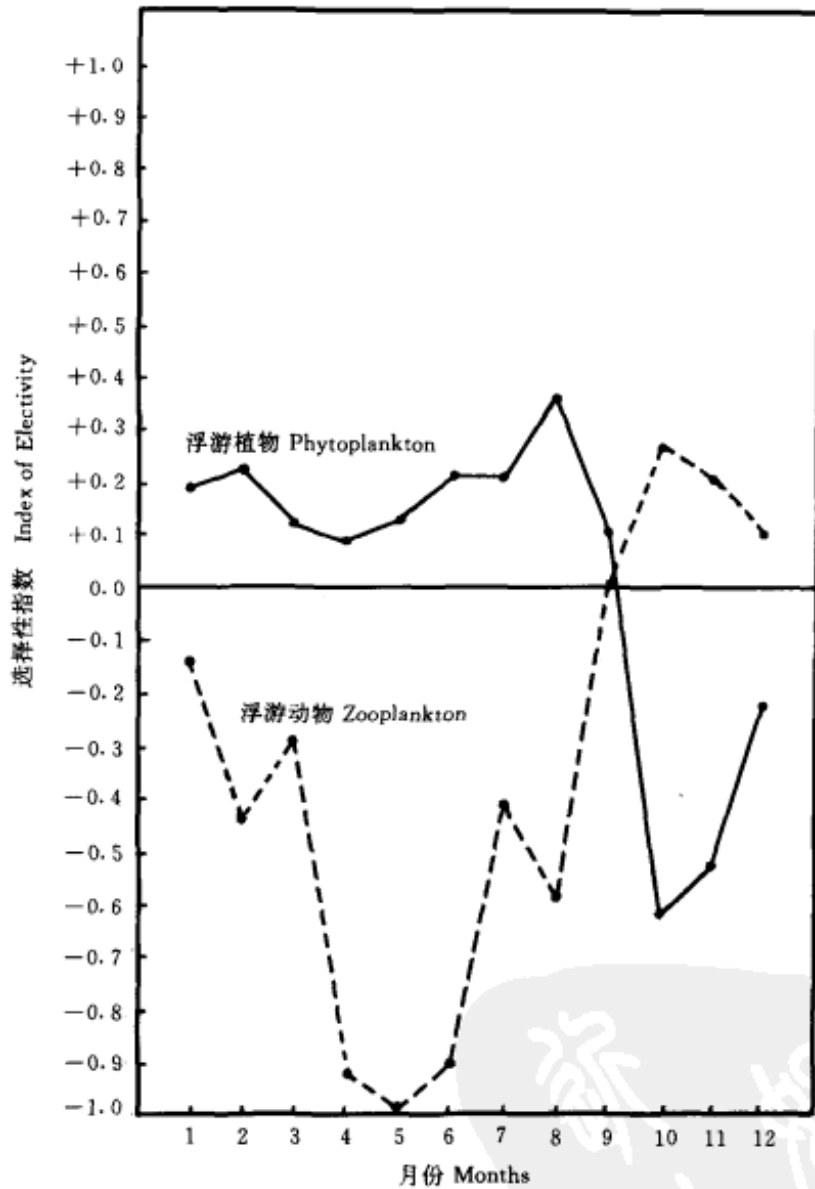


图 6-2 鲢对浮游植物和浮游动物的 Ivlevs 选择性指数(修改自 Spataru and Gophen 1985)

Fig.6-2 Indices of Ivlev's electivity (E) for phytoplankton and zooplankton calculated for silver carp (modified from Spataru and Gophen 1985)

#### 四、湖北混养鱼池中鲢、鳙的食性

谢从新(1989)于3~11月对湖北省阳新县网湖渔场的混养鱼池(主养鲢、鳙,并搭配有少量草鱼、团头鲂、普通鲤和丰鲤)中的鲢(体重54~485g)、鳙(体重33~210g)的食性通过肠含物分析方法进行了研究(表6-5)。

表 6-5 鲢、鳙前肠中浮游植物与浮游动物生物量之比、各类浮游动物在浮游动物总生物量中的比例[根据谢从新(1989)表 3-4 计算]

Table 6-5 The ratio of algal biomass to zooplankton biomass, and the percentage composition of various zooplankton in total zooplankton biomass in the fore-gut of silver and bighead carps(recalculated from Tables 3-4 of Xie 1989)

	鲢 Silver carp	鳙 Bighead carp
浮游植物:浮游动物 Phytoplankton:zooplankton	1.17	0.16
原生动 Protozoans	0.3%	0.1%
轮虫 Rotifers	10.7%	7.9%
枝角类 Cladocerans	70.2%	76.6%
桡足类 Copepods	18.7%	15.4%

(1) 鲢的食物以浮游植物为主, 鳙则以浮游动物为主;

(2) 从所摄取食物的体积大小来看, 鲢滤食较小的浮游生物, 而鳙则选择较大的浮游生物: 鳙通常比鲢较多地滤食丝状藻类、较大群体和大型单细胞藻类(如颤藻 *Oscillatoria*、席藻 *Phormidium*、平裂藻 *Merismopedia* 和月形藻 *Amphora* 等), 而鲢则较多滤食个体较小的浮游植物; 与鳙相比, 鲢食物中相对较小的浮游动物的比例更大。

通过比较鲢、鳙前肠和后肠中藻类细胞的完整程度, 谢从新(1989)认为, 鲢、鳙对硅藻、金藻、隐藻的大部分种类消化良好, 这与倪达书和蒋燮治(1954)的观点一致, 不同的是, 他认为鲢、鳙对裸藻中的大部分种类也消化良好, 对甲藻、蓝藻和绿藻中部分种类可以消化而大部分难以消化。

## 五、上海混养鱼池中鲢、鳙的食性

在中国的池塘混养系统中, 人们常常投入外源性物质如陆生植物、水草等以求增加鱼塘的自然鱼产量。Takamura 等(1993)于 1991 年 8 月, 对上海市郊的一个混养池塘(56m × 88m × 2.5m)中的鲢、鳙的食性进行了研究。该鱼池于冬季投放了鱼种(483kg 草鱼、190kg 团头鲂、290kg 鲢、860kg 鳙、220kg 鲫鱼)。在放鱼种前的 12 月份, 向该池中共投放了 5t 鸭粪, 4~5 月向该池投喂陆生植物(黑麦草 *Lolium perenne*), 6~11 月改变成投喂水生植物(主要是苦草 *Vallisneria spiralis*)。高等植物投放量为 3t/(hm<sup>2</sup>·d)。主要结论是:

(1) 鲢比鳙更频繁地摄食浮游植物, 但也利用浮游动物和不定型的有机碎屑(可能来源于植物碎片), 鲢摄食绿球藻(*Chlorococcales*)和裸藻(*Euglenophyceae*)比蓝藻更多。在鲢的肠含物中, 浮游动物和高等植物碎片比较稀少。在鲢的粪便中主要是不定型的有机质, 但也能观察到许多种浮游植物。鲢肠含物中的蓝藻比池水中少。

(2) 鳙不像鲢那样摄取小型藻类, 但比鲢更频繁地摄食大型藻类(如微囊藻和

裸藻)(图 6-3)。 鱮的粪便中含有高比例(16% ~ 57%)的浮游动物譬如轮虫(裂痕龟

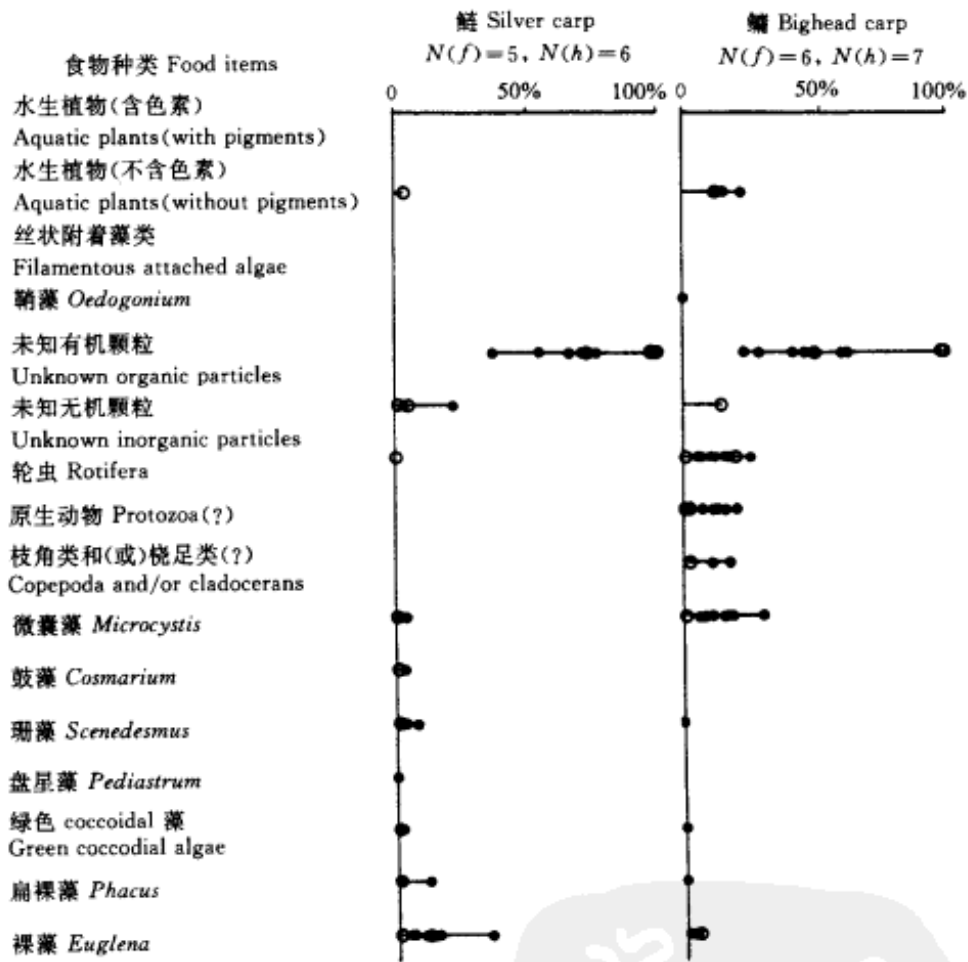


图 6-3 鲢、鳊肠含物中食物的相对丰度(%). 仅显示了 2% 以上的食物组分, 空心圆圈表示前肠中的食物, 实心圆圈表示后肠中的食物, 棒线表示范围。在鲢、鳊肠含物中出现的其他藻类有, 鲢: 束球藻 *Gomphosphaeria*、平裂藻 *Merismopedia*、小环藻 *Cyclotella*、菱形藻 *Nitzschia*、纤维藻 *Ankistrodesmus*、衣藻 *Chlamydomonas*、腔球藻 *Coelasphaerium*、十字藻 *Crucigenia*、胶网藻 *Dictyosphaerium*、碲形藻 *Kirchneriella*、卵囊藻 *Oocystis*、角星藻 *Staurastrum*、囊裸藻 *Trachelomonas* 和蓝绿色的双鞭毛藻和黄色的藻类(隐藻?); 鳊: 丝藻 *Ulothrix*、直链藻 *Melosira*、十字藻 *Crucigenia*、胶网藻 *Dictyosphaerium* 和蓝绿色的双鞭毛藻(引自 Takamura et al. 1993)

Fig.6-3 Relative abundance (%) of food items in the gut contents of silver carp and bighead carp. Only items representing 2% or more of the total are presented. Open circles indicate fore parts and closed circles indicate hind parts of intestines. Bars indicate ranges of the values. Other items present in the guts of each fish species are as follows. Silver carp: *Gomphosphaeria*, *Merismopedia*, *Cyclotella*, *Nitzschia*, *Ankistrodesmus*, *Chlamydomonas*, *Coelasphaerium*, *Crucigenia*, *Dictyosphaerium*, *Kirchneriella*, *Oocystis*, *Staurastrum*, *Trachelomonas*, blue-green dinoflagellata, and yellow algae (*Cryptomonas*?); bighead carp: *Ulothrix*, *Melosira*, *Crucigenia*, *Dictosphaerium*, and blue-green dinoflagellata (Cited from Takamura et al. 1993)

纹轮虫 *Anuroeopsis fissa*、裂足轮虫 *Schizocerca diversicornis*、异尾轮虫 *Trichocerca* spp.)、一些轮虫(卜氏晶囊轮虫 *Asplanchna brightwelli*、臂尾轮虫 *Brachionus* spp.)的口器、枝角类和桡足类的残片和可能像原生动物的有机体。在一半的鲢肠含物样品中,观察到有相当数量的没有色素的植物碎片。

(3) 因观察到鲢粪便中的绿球藻和裸藻能进行光合作用,而认为这类藻在通过鲢肠道时保持未被消化的状态。这一点与倪达书和蒋燮治(1954)的观点一致。

## 六、以色列混养鱼池中鲢、鳙的食性

Spataru (1977) 于 1975 年研究了以色列混养(鲢、鲤鱼、草鱼和罗非鱼)池塘中鲢的食性。鲢采自 8 个池塘(每个面积 400m<sup>2</sup>, 水深 1m), 每个池塘除放养鲢外, 还放养了鲤鱼、草鱼、饰金罗非鱼(*Tilapia aurea*)及饰金罗非鱼雄体与 *T. vulcani* 雌体的杂交后代。在其中的 4 个池塘, 每天投喂高粱(*sorghum*)和液体肥料(*manure*), 在另外的 4 个池塘, 仅投喂液体肥料; 投喂量随鱼类的生长而增加。每月对每池施用含 2kg 过磷酸钙(*superphosphate*)、2kg 硫酸铵(*ammonium sulphate*)及 10kg 鸡粪(*chicken droppings*)。实验开始前, 部分池塘干燥了一段时间, 而另一部分池塘则用含 25% 蛋白质的颗粒饲料养殖鱼类。

用于肠含物分析的鲢采自 1975 年 7~10 月, 共 4 次, 每次从每个鱼池取当年(0+)和次年(1+)鱼各 4 尾进行解剖镜检。为了决定摄食进的食物消化程度, 分别分析了肠道两端的肠含物。

Spataru (1977) 认为鲢的食物仅为四尾珊藻和有机碎屑, 而其他藻类和浮游动物为摄食时带进的附加物(表 6-6), 此外认为裸藻和扁裸藻不是鲢的食物, 因为她

表 6-6 饲养在不同类型池塘中的鲢肠含物中的各种食物的出现频率(%)和优势度(%)  
优势度指被镜检鲢的肠含物中某种食物占优势的百分数

Table 6-6 The frequency (F, %) and dominance (D, %) of the various foods in the intestinal contents of silver carp raised in four different types of pond. Dominance is expressed by the percentage of examined fish in which a certain form of food was dominant

食物类型 Food items	高粱 + 液体肥料 Sorghum + fluid manure				液体肥料 Fluid manure			
	类型 1	Type 1	类型 2	Type 2	类型 1	Type 1	类型 2	Type 2
	F	D	F	D	F	D	F	D
四尾珊藻 <i>Scenedesmus quadricauda</i>	26.41	24.52	26.41	9.43	22.64	13.20	20.75	11.32
弯曲珊藻 <i>Scenedesmus arcuatus</i>	26.41	—	15.09	—	13.20	—	20.75	—
二角盘星藻 <i>Pediastrum duplex</i>	11.32	—	18.86	—	11.32	—	15.09	—
单角盘星藻 <i>Pediastrum simplex</i>	11.32	—	11.32	—	1.88	—	3.77	—



续表

食物类型 Food items	高粱 + 液体肥料 Sorghum + fluid manure				液体肥料 Fluid manure			
	类型 1	Type 1	类型 2	Type 2	类型 1	Type 1	类型 2	Type 2
	F	D	F	D	F	D	F	D
一种空星藻 <i>Coelastrum</i> sp.	3.77	—	5.66	—	1.88	—	5.66	—
纤维藻 <i>Ankistrodesmus</i> sp.	1.88	—	5.66	—	1.88	—	5.66	—
一种水绵藻 <i>Spirogyra</i> sp.	1.88	—	—	—	—	—	—	—
一种微囊藻 <i>Microcystis</i> sp.	—	—	1.88	—	1.88	—	7.54	—
一种颤藻 <i>Oscillatoria</i> sp.	—	—	—	—	1.88	—	—	—
一种螺旋藻 <i>Spirulina</i> sp.	5.66	—	—	—	—	—	—	—
一种裸藻 <i>Euglena</i> sp.	18.86	—	28.30	—	24.52	—	18.86	—
一种扁裸藻 <i>Phacus</i> sp.	11.32	—	24.52	—	13.20	—	9.43	—
悬浮有机颗粒物 Organic particles in suspension	—	—	18.86	18.86	11.32	9.43	13.2	13.20
轮虫 <i>Rotifera</i>	5.66	—	7.54	—	5.66	—	—	—

类型 1: 实验开始前, 池塘则用含 25% 蛋白质的颗粒饲料养殖鱼类。

Type1: Before the experiment, the ponds had been used to store fish that were fed with pellets containing 25% protein.

类型 2: 实验开始前, 池塘干燥了数天至数周时间。

Type2: Before the experiment, the ponds had been kept dry for several days or weeks.

(引自 Spataru 1977) (Cited from Spataru 1977)

观察到这两种藻类在通过肠道到肛门的过程中保持了完整的细胞及色素。这与倪达书和蒋燮治(1954)认为鲢不能消化利用裸藻的观点一致。鲢肠道最末段的肠含物中的浮游动物——轮虫属 (*Rotatoria*) 和臂尾轮属 (*Brachionus*) 轮虫仍然是活着的, 在不接触空气的封闭培养中, 这些轮虫继续繁殖, 在它们通过肠道 2 个月后还能活着。

Spataru 等(1983)在以色列混养(鲤鱼、草鱼和罗非鱼)池塘中, 研究了 7~10 月三种不同处理(+ 鲢、或 鲮、或 鲢 × 鲮)中鲢、鲮及杂交后代的肠含物的组成及食物选择性(实验期间, 每隔 6 天向每个鱼池中投喂干家禽粪肥和含 25% 蛋白的颗粒饲料)。所得结果与倪达书和蒋燮治(1954)的十分类似, 即鲢主要取食浮游植物, 鲮主要取食浮游动物, 而鲢、鲮的杂交后代则介于两者之间, 浮游动植物在其食物中的比例或多或少接近(图 6-4), 选择性指数则更明显地表明了这一趋势(图 6-5)。

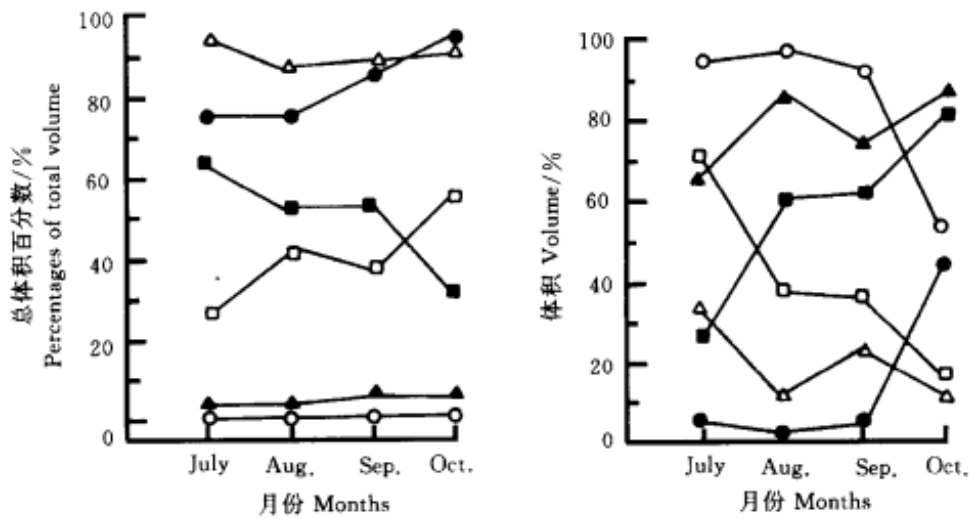


图 6-4 鲢、鳙肠食物中浮游植物和浮游动物的相对数量(%) (引自 Spataru et al. 1983)  
 肠食物中的浮游植物:  $\triangle$ - $\triangle$  鲢,  $\circ$ - $\circ$  鳙,  $\square$ - $\square$  杂交后代;  
 肠食物中的浮游动物:  $\blacktriangle$ - $\blacktriangle$  鲢,  $\bullet$ - $\bullet$  鳙,  $\blacksquare$ - $\blacksquare$  杂交后代

Fig. 6-4 The relative amounts of phytoplankton and zooplankton (percentages) in the gut contents of Chinese carps (Cited from Spataru et al. 1983)  
 Phytoplankton in the gut:  $\triangle$ - $\triangle$  of silver carp;  $\circ$ - $\circ$  of bighead carp;  $\square$ - $\square$  of Chinese carp hybrid.  
 Zooplankton in the gut:  $\blacktriangle$ - $\blacktriangle$  of silver carp;  $\bullet$ - $\bullet$  of bighead carp;  $\blacksquare$ - $\blacksquare$  of Chinese carp hybrid

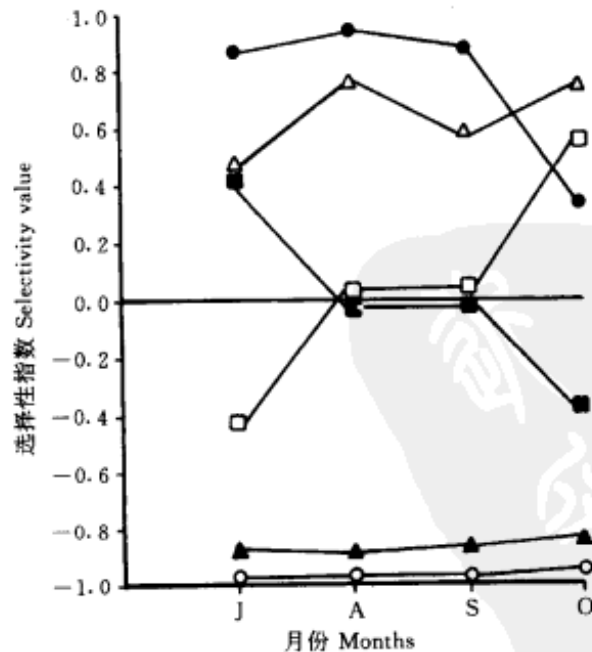


图 6-5 鲢、鳙对池塘中浮游生物的选择性 (引自 Spataru et al. 1983)  
 对浮游植物的选择性:  $\triangle$ - $\triangle$  鲢,  $\circ$ - $\circ$  鳙,  $\square$ - $\square$  杂交后代;  
 对浮游动物的选择性:  $\blacktriangle$ - $\blacktriangle$  鲢,  $\bullet$ - $\bullet$  鳙,  $\blacksquare$ - $\blacksquare$  杂交后代

Fig. 6-5 Selectivity of Chinese carps for plankton components in the ponds (Cited from Spataru et al. 1983)  
 Phytoplankton:  $\triangle$ - $\triangle$  selectivity of silver carp;  $\circ$ - $\circ$  selectivity of bighead carp;  
 $\square$ - $\square$  selectivity of Chinese carp hybrid.  
 Zooplankton:  $\blacktriangle$ - $\blacktriangle$  selectivity of silver carp;  $\bullet$ - $\bullet$  selectivity of bighead carp;  
 $\blacksquare$ - $\blacksquare$  selectivity of Chinese carp hybrid

## 七、波兰鲤鱼混养鱼池中鲢、鳙的食性

为了探讨波兰鲤鱼养殖池塘混养鲢、鳙的生态学效应(即鲢、鳙养殖对鲤鱼产量的可能影响), Opuszynski(1981)研究了不同组合混养池塘中鲢、鳙的食性。

混养池塘面积  $0.2\text{hm}^2$ , 平均水深  $1\text{m}$ 。对照组池塘仅放养鲤( $2000\text{尾}/\text{hm}^2$ )。其他池塘中, 除放养与对照组池塘同样密度的鲤外, 再投放鲢、或鳙、或鲢 + 鳙 + 草鱼。池塘于4月中旬投放鱼种, 10月中旬捕捞。所有池塘都统一施用化肥: 尿素(urea)——含  $\text{N } 200\text{kg}/\text{hm}^2$ 、过磷酸钙(superphosphate)——含  $\text{P}_2\text{O}_5 40\text{kg}/\text{hm}^2$ 。所有池塘的鲤均被随机地投喂高粱(sorghum)。于6月14日、7月11日和8月14日进

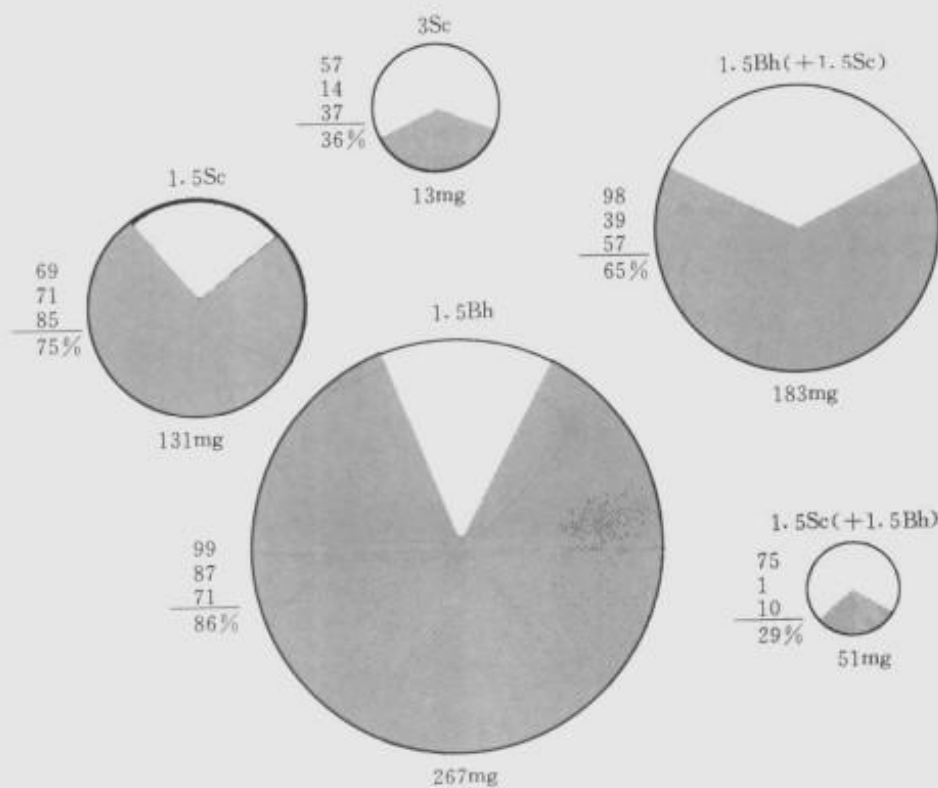


图 6-6 肠含物中的食物量及浮游植物和浮游动物的相对比例(引自 Opuszynski 1981)

Sc 指鲢, Bh 指鳙, 1.5 和 3 表示  $1.5$  或  $3 \times 10^3$  尾/ $\text{hm}^2$ , 黑色区域表示浮游动物的比例, 在圆形图左边的数据表示连续 3 个样本的浮游动物的比例及平均值。

圆形图下面的数字表示每尾鱼的食物生物量(mg)

Fig. 6-6 Amounts and proportions of zoo- and phytoplankton in the food biomass (Cited from Opuszynski 1981)

Sc, silver carp; Bh, bighead carp; 1.5, 3, thousand individuals/ $\text{hm}^2$ ; black field, zooplankton; columns of figures at left of circles show the proportion of zooplankton in three consecutive samples and the average; figures under circles show the food biomass per fish in mg

行鲢、鳙肠含物分析，分别从每个池塘取 10 条鱼进行解剖，在实验室将每条鱼的整个肠含物混合均匀，显微镜检。

无论养殖密度的高低，鳙的肠含物中均含有大量的浮游生物，而且浮游动物总占优势；鲢的肠含物中浮游生物较少，仅在低密度养殖时，浮游动物在鲢肠含物中占优势(图 6-6)。鲢、鳙的肠含物中均未发现人工投喂的高粱。

关于肠含物中的浮游动物(图 6-7)，鲢主要摄食小型浮游动物(主要是象鼻溞、轮虫)，而鳙主要摄食除象鼻溞以外的较大的枝角类、桡足类和其他种类，鳙选择的枝角类主要是方形尖额溞(*Alona quadrangular*)、矩形尖额溞(*A. rectangular*)、长刺溞(*Daphnia longispina*)和虱形大眼溞(*Polyphemus pediculus*)，其他种类几乎都是昆虫幼虫(Tendipedidae)。一种剑水蚤(*Cyclops* sp.)和一种镖水蚤(*Diaptomus* sp.)为鲢、鳙均摄食的桡足类。关于肠含物中的浮游植物，鲢、鳙均摄食绿藻、硅藻和蓝藻。鲢(鳙)食物组成是:7 月，硅藻 68%(66%)、绿藻 21%(30%)、蓝藻 11%(4%); 8 月，硅藻 79%(73%)、绿藻 20%(24%)、蓝藻 1%(3%)。颗粒直链藻(*Melosira granulata*)是鲢、鳙食物中最常见的优势种。

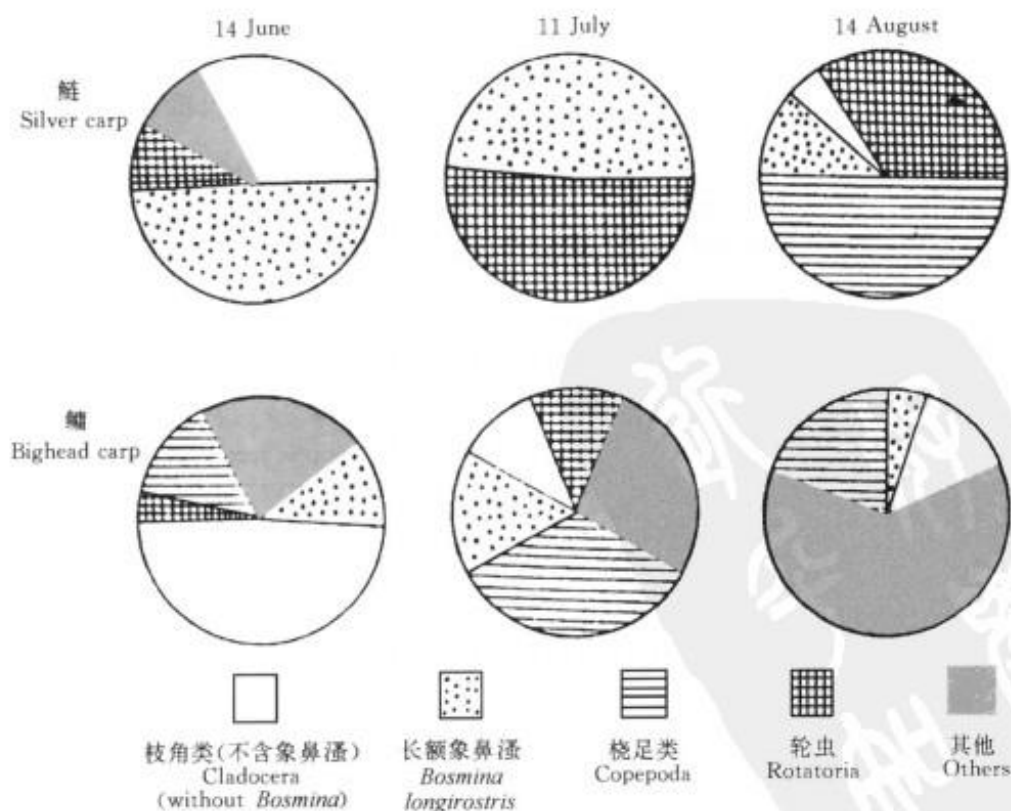


图 6-7 混养池塘中鲢、鳙食物中浮游动物组成百分比(3 个池塘的平均值)  
(引自 Opuszynski 1981)

Fig. 6-7 Percentage composition of the zooplankton food biomass of silver carp and bighead reared together (average from three ponds)(Cited from Opuszynski 1981)

## 八、美国斑鲟养殖池塘中鲢、鳙的食性

Cremer 和 Smitherman (1980) 研究了养殖池塘中鲢、鳙的食性。2 个 0.04hm<sup>2</sup> 的池塘分别放养鲢、鳙各 50 尾, 其中每种有 25 尾放入池塘, 另 25 尾放入一个 1m<sup>3</sup> 的悬浮式网箱中, 放养时鲢均重 21.7g, 鳙均重 13.2g。所用池塘施石灰 1150kg/hm<sup>2</sup> 以增加碱性, 并按每次 45kg/hm<sup>2</sup> (20:20:5 = N:P:K) 施肥保持藻类水华。在其中的一个池塘, 在最后 2 个月投喂人工饲料以确定鲢、鳙是否能利用人工饲料, 对池塘及网箱中的鱼都进行投喂。每月在每个池塘及其网箱中各取 3 尾鲢和 3 尾鳙分析肠含物。另外, 分别在 3 个集约化养殖(投饵+充氧)的混养池塘(养殖密度: 25000 尾斑鲟/hm<sup>2</sup> + 1250 尾鲢/hm<sup>2</sup> + 1250 尾鳙/hm<sup>2</sup>) 中各取 3 尾鲢和 3 尾鳙分析肠含物。共镜检了鲢、鳙各 108 尾。实验共持续了 159d。

(1) 鲢、鳙肠含物中浮游植物的属相似, 优势种为空星藻 *Coelastrum*、珊藻 *Scenedesmus* (仅见于斑鲟养殖池塘)、胶网藻 *Dictyosphaerium*、球囊藻 *Sphaerocystis* 和螺旋藻 *Spirulina*。除了少数几个偶见性属外, 鲢、鳙肠含物中浮游植物各属的数量比例与水体中的类同, 表明鲢、鳙对浮游植物无特殊选择性。虽然月牙藻 *Sele-nastrum* 在若干样品中为优势种, 但几乎未出现在肠含物中, 可能因其长度小于 10 $\mu$ m 而接近鲢滤食颗粒大小的下限及在鳙过滤范围以下。

(2) 合并后的肠含物结果(表 6-7)表明, 鲢肠含物几乎都是浮游植物, 浮游动物稀少, 而在整个研究期间, 鳙的肠含物中始终都有浮游动物。鳙的食物组成在池塘中浮游动物的比例远大于浮游植物, 而在网箱中浮游植物的比例远大于浮游动物。

表 6-7 施肥池塘中鲢、鳙的肠含物

Table 6-7 Intestinal contents of silver and bighead carp in fertilized ponds

食物 Food items	肠含物 Intestinal contents/%			
	鲢(池塘) Silver carp (pond)	鳙(池塘) Bighead carp (pond)	鲢(网箱) Silver carp (cage)	鳙(网箱) Bighead carp (cage)
甲藻 Bacillariophyceae	2.4	0.6	2.1	2.3
绿藻 Chlorophyceae	81.9	6.4	84.1	66.8
蓝藻 Cyanophyceae	0.4	0.1	0.5	0.3
裸藻 Euglenophyceae Dinophyceae	0.0	0.0	0.0	0.0
浮游动物 Zooplankton	0.0	23.6	0.0	5.3
碎屑 Detritus	15.3	69.3	13.3	25.3
总计 Total	100.0	100.0	100.0	100.0

(引自 Cremer and Smitherman 1980) (Cited from Cremer and Smitherman 1980)

(3) 在施肥的情况下, 在池塘中的鳙肠含物中碎屑的比例高达 69.3%, 为在池塘中的鲢肠含物的 4.5 倍, 为在网箱中鳙肠含物的 2.9 倍。

(4) 鳙滤食的颗粒比鲢大: 鳙滤食浮游植物、浮游动物和碎屑, 大小范围为 17 ~ 3000 $\mu\text{m}$ , 大部分浮游植物为 50 ~ 100 $\mu\text{m}$ ; 鲢滤食微型和大型浮游植物及碎屑, 大小范围为 8 ~ 100 $\mu\text{m}$ , 大部分浮游植物为 17 ~ 50 $\mu\text{m}$ 。

(5) 观察到鳙摄食浮在池塘水面的颗粒饲料, 鳙在投喂人工饲料的池塘中的生长比仅进行施肥的池塘快 57%, 鳙在投喂人工饲料的网箱的生长比无人工饲料投喂的网箱快 53%, 人工投饵使鳙肠含物中碎屑(包括饲料颗粒)的比例在池塘中从 30% 增加到 73%, 在网箱中从 15% 增加到 35%。而鲢既没有观察到摄食颗粒饲料的现象, 也没有出现投喂饲料导致肠含物中碎屑增加的现象, 饲料投喂并没有引起鲢生长的明显变化。

Burke 等(1986) 于 1983 年在 12 个富营养鱼池(每个 0.02 $\text{hm}^2$ , 水深 1m)中研究了斑鲴养殖池塘中混养鲢、鳙、草鱼情况下, 鲢、鳙的食性。斑鲴密度 7410 尾/ $\text{hm}^2$ 、草鱼密度 124 尾/ $\text{hm}^2$ 、鲢(或鳙)密度 2470 尾/ $\text{hm}^2$ 。每天用一种含 32% 的漂浮饲料投喂斑鲴, 203d 的实验期间, 饲料总投喂量为 5126 $\text{kg}/\text{hm}^2$ 。每月从各池塘中取鱼用于肠含物分析, 共解剖了鲢、鳙各 32 尾, 肠含物取自肠道前端 5cm 以内, 肠道末端部分的肠含物用于定性分析食物的消化程度。

该实验中, 鳙在 5~6 月份主要摄食浮游动物和碎屑, 而在 7~8 月转变为摄食形成群体的藻类(表 6-8)。Burke 等(1986)认为, 7~8 月份藻类密度很高而浮游

表 6-8 鲢、鳙肠含物的月变化(5~8 月)。数字表示平均体积百分比的估算值  
Table 6-8 Gut contents of silver and bighead carp sampled at monthly intervals (May-August). Values represent estimates of mean volume per cent

月 Month	藻类 Algae	碎屑 Detritus	浮游动物 Zooplankton		
			轮虫 Rotifers	桡足类 Copepods	枝角类 Cladocerans
鲢 Silver carp					
5 月 May	45	40	5	T	T
6 月 June	60	40	T	T	—
7 月 July	50	50	T	T	—
8 月 August	50	50	T	T	—
鳙 Bighead carp					
5 月 May	10	40	10	30	10
6 月 June	25	60	5	T	10
7 月 July	60	35	5	T	T
8 月 August	50	40	10	T	T

T: 微量 Trace amounts

(引自 Burke et al. 1986) (Cited from Burke et al. 1986)

动物稀少,可能鳙在摄食浮游动物的过程中,附带地滤食进了藻类,而摄食进的许多浮游植物保持完好地通过了肠道。鲢的主要食物是浮游植物和碎屑,二者在整个生长季节都占有很高的比例。

## 九、美国佛罗里达州池塘三倍体鳙的食性

Opuszynski 和 Shireman (1993) 在 1990 年对佛罗里达州邻近 Apopka 湖的 2 种不同养殖密度池塘(每个面积  $0.2\text{hm}^2$ , 水深  $1\text{m}$ )中的三倍体鳙的食性进行了周年的研究,初始养殖密度在高密度池塘为  $141\text{kg}/\text{hm}^2$ , 在低密度池塘为  $23\text{kg}/\text{hm}^2$ 。食性研究期间为 2~10 月,将样品鱼分为大鱼( $79\sim 200\text{g}$ )和小鱼( $10\sim 74\text{g}$ )。所得主要结果如下:

(1) 鳙的肠含物(表 6-9)在所有池塘中都是葡萄藻 *Botryococcus braunii* 占绝对优势(平均 61%), 其次是其他藻类主要是蓝藻(36%), 而浮游动物可以忽略不计(平均  $<3\%$ ); 小鱼和大鱼的肠含物基本一致。

表 6-9 小鱼(S)和大鱼(L)食物中浮游动物、浮游植物和葡萄藻的平均容积  
Table 6-9 Mean percentage volume of zooplankton, phytoplankton, and *Botryococcus braunii* in the food of small(S) and large(L) fish

池塘号 Pond No.	浮游动物 Zooplankton		浮游植物(葡萄藻除外) Phytoplankton (exe. <i>B. braunii</i> )		葡萄藻 ( <i>B. braunii</i> )	
	小鱼(S)	大鱼(L)	小鱼(S)	大鱼(L)	小鱼(S)	大鱼(L)
1(HSD)	1	1	48	39	51	60
4(HSD)	0	0	26	23	74	77
3(LSD)	1	2	37	41	62	57
6(LSD)	2	1	39	33	59	66
平均 mean	1	1	40	36	59	63
标准差 S.D.	1	1	17	15	17	15

HSD: 高密度池塘, LSD: 低密度池塘 HSD, high stock density; LSD, low stock density ponds  
(引自 Opuszynski and Shireman 1993) (Cited from Opuszynski and Shireman 1993)

(2) 在浮游植物中, 葡萄藻总是被高度选择(Ivlev 的选择性指数  $E_i > +0.9$ ), 不仅因其群体体积大, 可能还因其为球形群体。具有细长菌丝的丝状蓝藻(赖氏鞘丝藻 *Lyngbya lagerheimii*、湖泊鞘丝藻 *L. limnetica*)可能不能被鳙的滤食器官有效的截住( $E_i = -0.1 \sim +0.1$ )。

(3) 一般地, 鳙对藻类的选择性随藻类群体的大小(最大二维的长度)的增加

而增加,但这也不是绝对的,如  $294\mu\text{m}^2$  的舟形藻(*Navicula* sp.)的  $E_i$  为 +0.8, 而  $375\mu\text{m}^2$  的不定微囊藻(*Microcystis incerta*)的  $E_i$  为 -0.2, 可能具有坚硬结构(如舟形藻)的藻类比像微囊藻这样具有胶质并易变形的种类更易被鳙截住。

(4) 除桡足类成体外,鳙对浮游动物各类群有高度选择性( $E_i > +0.9$ )。池塘中低密度的浮游动物可能是导致鳙肠含物中浮游动物少的原因。

## 十、美国池塘和网箱养殖中鳙的食性

鳙也是被考虑用来控制藻类的鱼类之一。但鳙的控藻效果可能因其摄食浮游动物而被抵消,因此,可以设想让其限制在网箱中不摄食浮游动物,强迫其摄食浮游植物(Opuszynski et al., 1991)。

所用的池塘面积  $0.05\text{hm}^2$ 、平均水深 1.6m。池塘施用过硫酸钙(superphosphate)和硝酸铵(ammonium nitrate)。第 1 组实验是于 1988 年 8 月 31 日,将 30 尾鳙鱼苗(重  $34.1 \pm 8.9\text{g}$ )放入放置在 2 号池塘中的网箱中,另将同样体重的鱼放入该池塘,这组实验鱼用于 9 月 17 和 21 日的肠含物分析。第 2 组实验于 9 月 29 日,将 30 尾鳙鱼苗(重  $101 \pm 24\text{g}$ )及 15 尾 2 龄鳙鱼(重  $2242 \pm 574\text{g}$ )放入放置在 1 号池塘中的网箱中,这组实验鱼用于 10 月 20 和 21 日的肠含物分析。

虽然 2 个池塘中叶绿素 a 含量一样,但是浮游植物优势种完全不同(表 6-10),1 号池为色球藻(*Chroococcus* sp.)( $2.2 \pm 0.07\mu\text{m}$ ),而 2 号池为小球藻(*Chlorella vulgaris*)( $6 \pm 0.4\mu\text{m}$ )。栅藻(*Scenedesmus* spp.)群体的大小为  $12 \pm 1.7\mu\text{m}$ 。轮虫在 1 号池塘占优势,主要是螺形龟甲轮虫(*Keratella cochlearis*)、异尾轮虫(*Trichocerca* sp.)和巨头轮虫(*Cephalodella* sp.)。

所研究池塘中的优势浮游植物远比文献所报道的鳙的鳃耙孔径为小,而这些小型浮游植物也是鳙肠含物的重要成分(表 6-11),Opuszynski 等(1991)猜测鳙的黏液可能在收集这些小型浮游植物过程中起到了重要作用。

小球藻/栅藻之比在池水中为  $505(\pm 158)$ ,在自由活动的鳙肠含物中为  $293(\pm 91)$ ,而在网箱中的鳙肠含物中仅为  $5(\pm 1)$ 。Opuszynski 等(1991)认为,鳙对藻类滤食效率随着藻类体积的增大而增加,虽然小球藻和栅藻都比鳙的鳃耙孔径小,当限定在网箱中饲养的情况下,鳙还是更多地选择体形较大的栅藻;而小球藻/栅藻之比在自由活动的鳙肠含物中较高,可能是因为鳙摄食了沉淀下来的含有这些藻类的碎屑团块的缘故。

与网箱中的鳙相比,池塘中自由活动的鳙其肠含物中含有较多的沙粒,动物性食物(主要是摇蚊幼虫)的比例较大,这表明它们摄食底质。Opuszynski 等(1991)认为,鳙具有机会主义的(opportunistic)摄食特性,既摄食浮游生物也摄食底栖生物,这也能说明为何关于确定鳙食性中浮游植物、浮游动物、底栖生物及碎屑的重要性时存在不同的观点。



表 6-10 1988 年 9 月 19 日和 10 月 19 日 1 号和 3 号池塘悬浮物特征

Table 6-10 Characteristics of seston in ponds 1 and 3, September 19 and October 19, 1988

项目 Items	9 月 19 日 3 号池塘 Sep. 19 pond No. 3	10 月 19 日 1 号池塘 Oct. 19 pond No. 1
叶绿素 a Chlorophyll a/( $\mu\text{g/L}$ )	48(46 ~ 51)	48(43 ~ 51)
脱镁叶绿素 Phaeopigment/( $\mu\text{g/L}$ )	0.7(0.4 ~ 1.0)	5.5(3.0 ~ 7.1)
总颗粒物 Total particulate matter/(mg/L)	46(44 ~ 49)	28(27 ~ 30)
有机颗粒物 Organic particulate matter/(mg/L)	39(36 ~ 43)	16(15 ~ 17)
浮游植物 Phytoplankton (No. $\times 10^3$ ml)		
小球藻 <i>Chlorella vulgaris</i>	106(80 ~ 135)	
栅藻 <i>Scenedesmus</i> sp.	0.21(0.15 ~ 0.31)	
色球藻 <i>Chroococcus</i> sp. *		211(170 ~ 235)
其他藻类 Other algae	0.31(0.11 ~ 0.55)	3.4(2.2 ~ 4.7)
浮游动物 Zooplankton (No. $l^{-1}$ )		
轮虫 Rotifera	5(1 ~ 7)	203(160 ~ 231)
甲壳动物 Crustacea	10(4 ~ 15)	31(21 ~ 39)

\* 细胞数 Number of cells

(引自 Opuszynski et al. 1991) (Cited from Opuszynski et al. 1991)

表 6-11 鲢体重和食物

Table 6-11 Body weights and food of bighead carp

	9 月 17 日 3 号 池塘中的网箱 Sep. 17 pond No.3	9 月 21 日 3 号 池塘中的网箱 Sep. 21 pond No.3	10 月 20 日 1 号 池塘中的网箱 Oct. 20 pond No.1	10 月 21 日 1 号 池塘中的网箱 Oct. 21 pond No.1
体重 Body weight/g	27(21 ~ 34)	60(55 ~ 65)	96(52 ~ 139)	2150(1500 ~ 2800)
相对食物重量 Relative food weight/%	2.0(1.7 ~ 2.4)	4.4(3.4 ~ 5.2)	1.1(0.8 ~ 1.4)	0.9(0.8 ~ 1.1)
动物食物比例 Percent- age of animal food/%	0.7(0.1 ~ 1.1)	4.9(3.2 ~ 7.7)	1.4(1.0 ~ 1.8)	1.1(0.6 ~ 1.4)
每克鱼摄食浮游生物 个数 Number of plankton ingested per g fish body weight				
小球藻 <i>Chlorella</i> <i>vulgaris</i> ( $\times 10^3$ )	288(177 ~ 467)	5869(4444 ~ 7280)		
栅藻 <i>Scenedesmus</i> sp. ( $\times 10^3$ )	58(38 ~ 105)	20(14 ~ 42)		
轮虫 (Rotifers)	< 10	< 10	388(163 ~ 652)	369(231 ~ 605)

(引自 Opuszynski et al. 1991) (Cited from Opuszynski et al. 1991)

## 十一、波兰 Warniak 湖围隔和网箱中鲢的食性

Kajak 等(1975)于 1973 年在一个池塘型富营养湖泊 Warniak 中对放养在围隔(2.5m × 2.5m × 1.5m 深, 插入底泥 40cm)及网箱(网眼 1cm × 1cm)中的鲢的食性进行了研究。实验期间为 5~9 月, 实验结束时, 取鱼进行肠含物分析。

实验期间, 在湖水中, 蓝藻占优势(平均占藻类总生物量的 59%), 主要是铜绿微囊藻 *Microcystis aeruginosa*, 在鲢养殖网箱中, 蓝藻平均生物量占总藻类生物量的 18%~36%。无论是湖水还是围隔, 浮游动物都是以枝角类占绝对优势(平均生物量占浮游动物总生物量的 44%~71%), 其次为桡足类(平均生物量占浮游动物总生物量的 12%~27%)。

在网箱中养殖的鲢, 由于能与自然湖水接触, 其肠含物以铜绿微囊藻占优势, 还有一些甲壳动物和轮虫。而养殖在围隔中的鲢, 其肠含物中的优势类群主要是底栖和附着硅藻的空壳及一些浮游藻类, 如 *M. incerta*、*M. delicatissima* 和湖生束球藻(*Gomphosphaeria lacustris*)。可能在围隔中, 当浮游生物的丰度下降后, 鱼类开始大量摄食底泥。



## 第七章 鲢、鳙对藻类的消化机制

### 一、鲢、鳙对浮游生物消化效率的显微观察和酶学研究

#### 1. 鲢肠液对池水浮游生物消化过程的显微观察

奥地利科学家 Bitterlich 和 Gnaiger(1984)研究了鲢肠液对浮游生物的消化效率。所用鲢年龄为 2+, 取自匈牙利 Szarvas 的一池塘(施猪粪), 将鲢肠含物取出后离心( $\times 12\ 000g$ ), 取上清液。再将从池塘中用浮游生物网采集到的浮游生物迅速地置于上述肠液(上清液)中, 在显微镜下观察。鲢肠含物主要由碎屑组成, 碎屑也是池水中颗粒物的主要组分。

在常温下, 浮游动物一接触到肠液马上就瘫痪, 桡足类的无节幼体和轮虫的身体 20min 内即溶解, 只有浮游动物的体壁、轮虫的口器(pharynx)和卵还可以辨别。再轻轻施加一点机械碾磨就会彻底破坏这些浮游动物的轮廓, 容易导致这些种类在大量颗粒碎屑物中无法辨认。因此, Bitterlich(1984)认为, ①在前肠中缺乏浮游动物并不意味着鲢存在对浮游植物选择性摄食的策略(selective phytoplanktivorous strategy), 相反, 从在肠液中浸泡后大多数藻类仍然保持完好, 及藻类的低营养价值两点来看, 浮游动物是这类无胃鱼类重要的潜在能量来源; ②浮游动物的迅速降解正好能说明为何其他研究者在鲢的肠含物中未能或很少观察到浮游动物, 但是当浮游动物中有更加坚硬的种类如枝角类, 鲢肠含物中的浮游动物可达到 30%(Kajak et al. 1977)。

#### 2. 鲢对浮游植物可消化性的显微分析(绿藻作为标记物)

Bitterlich(1985a)通过比较鲢前、后肠的肠含物中浮游植物的组成及细胞完整性的变化情况, 以一个稳定标记物(某种认为不能消化的藻类)为参照, 从而分析了其他可消化藻类被消化的程度。

所用鲢取自匈牙利 Szarvas 的一池塘。通过显微镜检鲢的肠含物发现, 栅藻(*Scenedesmus*)在前后肠中均具有完好的细胞壁和细胞核, 再加上栅藻有纤维素细胞壁, 而认为栅藻不能被鲢消化。因此, Bitterlich 将 *Scenedesmus* 作为食物的一个稳定标记物。

在鲢肠道中藻类密度低及浅水的鲢养殖池塘中藻类分布的异质性使得关于该种鱼对藻类消化种间特异性的解释困难(图 7-1)。Bitterlich 列举了 2 点理由试图说明鲢对藻类的低消化性(low digestibility): ①在前肠中出现的大多数藻类仍完好地

出现在后肠中；②观察到新鲜的肠含物，如裸藻 *Euglena* 在后肠中甚至比在前肠中更活跃。因此，他认为，他的研究结果明确地证实了鲢等无胃鱼类不能利用所摄食进的藻类的大部分！

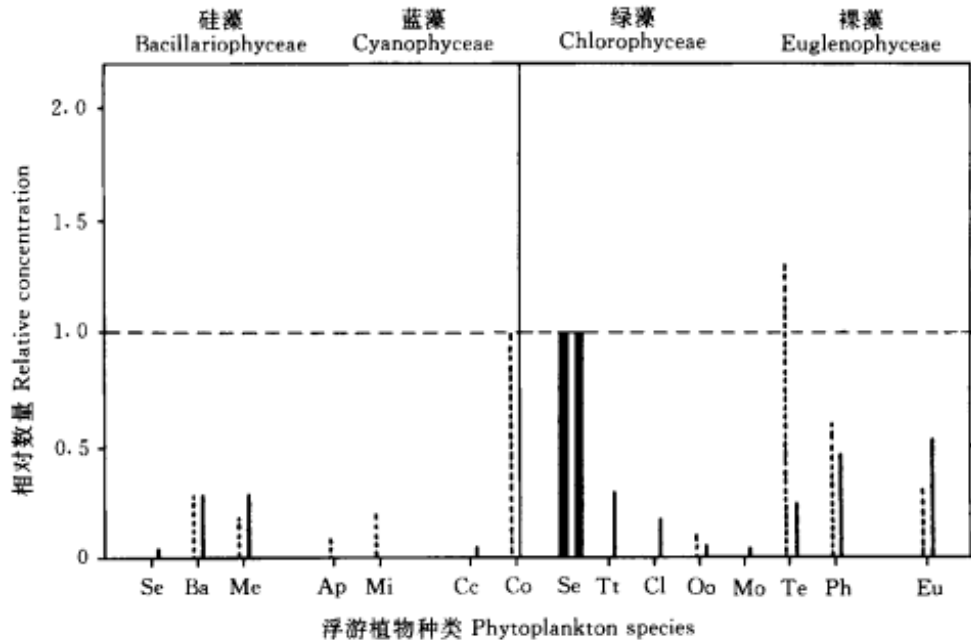


图 7-1 鲢前肠(虚线)和后肠(实线)肠含物中藻类相对于栅藻 *Scenedesmus* 的数量 (修改自 Bitterlich 1985a)

栅藻群体数量在前肠中有 10 个,在后肠中有 17 个。Se = 冠盘藻, Ba = 不含冠盘藻和直链藻的硅藻, Me = 直链藻, Ap = 束丝藻, Mi = 微囊藻, Cc = 绿球藻目, Co = Coccales (单细胞), Sc = 珊藻, Tt = 四星藻, Cl = 空星藻, Oo = 卵囊藻, Mo = *Monoraphidium* (一种绿藻), Te = 四角藻, Ph = 壳衣藻, Eu = 裸藻纲

Fig. 7-1 Number of algae relative to *Scenedesmus* in the fore-gut (dotted lines = algae in fore-gut/*Scenedesmus* in fore-gut) and hind-gut (full lines = algae in hind-gut/*Scenedesmus* in hind-gut) of silver carp (Modified from Bitterlich 1985a)

Total count of *Scenedesmus* colonies was 10 in fore-gut and 17 in hind-gut. Se = *Stephanodiscus*, Ba = Bacillariophyceae (without *Stephanodiscus* and *Melosira*), Me = *Melosira*, Ap = *Aphanizomenon*, Mi = *Microcystis*, Cc = Chlorococcales, Co = Coccales (single cells), Sc = *Scenedesmus*, Tt = *Tetrastrum*, Cl = *Coelastrum*, Oo = *Oocystis*, Mo = *Monoraphidium*, Te = *Tetraedron*, Ph = *Phacotus*, Eu = Euglenophyceae

与其他一些研究人员(倪达书和蒋燮治 1954, Kajak et al. 1977)显微观察到的结果相反, Bitterlich 观察到在通过鲢肠道时, 硅藻明显地未被破坏, 这与 Panov 等(1969)用<sup>14</sup>C 的研究结果表明的鲢能有效地同化硅藻中的菱形藻 *Nitzschia* 的结论也不同。

### 3. 鲢消化酶对鱼腥藻和异养细菌的蛋白质分解效率的体外消化实验

Bitterlich(1985b)为了探讨肠含物中的消化酶对藻类的分解作用, 从鲢肠含物中分离出消化酶, 通过定量分析自由氨基酸含量的变化, 进行了消化酶对鱼腥藻

和异养细菌的蛋白质分解效率的体外消化实验。

所用材料为 2+ 龄鲢鱼, 取自匈牙利 Szarvas 的一池塘。将 4 条鱼(最少 2 条)迅速地解剖, 收集肠含物及肠道周围的组织(主要包括肠隔膜 mesenteries、胰腺 pancreas 及脂肪), 置于 -20℃ 保存。将组织粉碎成匀浆, 再将组织匀浆和肠含物分别离心( $\times 15\ 000g$ )10min。将上清液置于 -20℃ 保存。实验藻类是无菌培养的水华鱼腥藻 *Anabaena flos-aquae*(培养温度: -25℃、培养基: Bold's Basal Medium)。实验细菌是一种从培养过程中死亡的鱼腥藻中分离的好氧性异养细菌(heterotrophic aerobic bacteria)(培养温度: 室温、培养基: Columbia medium)。食物(藻类或细菌或二者的混合物)和肠液上清液等量混合, 并在恒温条件下不断搅拌, 混合时间与肠含物在肠道中的滞留时间相等。

通过光学显微镜对肠液和鱼腥藻混合开始和结束时鱼腥藻的形态镜检来看, 鱼腥藻被肠液消化。可是, 经过 9h 的混合后, 通过分析食物中自由氨基酸的释放量表明, 细菌和鱼腥藻很少被消化, 即鱼腥藻仅有 9.5% 的蛋白质及细菌无蛋白质离解为自由氨基酸(表 7-1)。在这一研究中, 未进行蛋白质降解为多肽的分析。Bitterlich(1985b)认为, 由于他的研究中生化结果与显微观察的矛盾性, 因此如果仅基于肠含物前后端的藻类的形态变化来判断鲢对藻类的可消化性并给予定量结论时必须格外小心。

表 7-1 食物利用  
Table 7-1 Utilization of food

营养 Nutrient	营养物中氨基酸含量(鲜重) Amount of amino acids in the nutrient(fw)( $\mu\text{mol/g}$ )	经过 9h 体外孵化后自由氨基酸的释放 (占营养物中氨基酸的%)Release of free amino acids after 9 h of in-vitro incubation (as % of amino acids in nutrient)
藻类 Algae	380.49	9.52
藻类-细菌 Algae-Bacteria	475.80	7.05
细菌 Bacteria	286.96	-0.45

(引自 Bitterlich 1985b) (Cited from Bitterlich 1985b)

#### 4. 鲢、鳙肠含物中消化酶活性的研究

Bitterlich(1985c)研究了鲢、鳙肠含物中 4 种消化酶(胰岛素 trypsin、淀粉酶 amylase、溶解酶 lysozyme、纤维素酶 cellulase)的活性。所用材料为 2+ 龄鲢和鳙(各 10 尾), 取自匈牙利 Szarvas 的一池塘。

鲢、鳙肠含物中的胰岛素和淀粉酶活性从前肠到后肠急剧下降, 显示出一种有效再吸收机制; 而未检测到溶解酶和纤维素酶的活性。

Bitterlich(1985c)认为藻类细胞壁的优势组分是纤维素, 但将纤维素分解为葡

萄糖,需要一个完整而复杂的酶系统,而鲢缺乏纤维素酶的事实确证了他观察到的鲢这样的无胃鱼几乎不能利用藻类的现象。

肠含物分析显示,鲢、鳙摄食碎屑、藻类及浮游动物(Opuszynski 1981, Bitterlich and Gnaiger 1984)。Bitterlich(1985c)认为一方面碎屑是鲢重要的营养来源,另一方面,浮游动物最具营养价值,因为考虑到浮游动物的高生物量(相对于池水中的浮游植物)、高蛋白及易消化性。由于即便是典型的植食性草鱼也不能在长时间缺乏动物蛋白的情况下生存下去,Bitterlich(1985c)怀疑有无任何无胃鱼类是严格的牧食性(herbivorous),甚至提出应只区分鱼类为肉食性(carnivorous)鱼类及那些摄食较低营养价值的鱼类。

## 二、鲢、鳙对浮游植物消化效率的放射性同位素( $^{32}\text{P}$ 、 $^{14}\text{C}$ )示踪研究

### 1. 放射性同位素 $^{32}\text{P}$ 示踪研究

鲢、鳙对蓝藻-螺旋鱼腥藻的消化吸收

在多年的养殖实践中,人们发现,螺旋鱼腥藻(*Anabaena spiroides*)大量繁殖的池塘里的鱼种往往比一般池塘里的鱼种长得快(放养比例以白鲢为主),通过解剖鱼种,发现鱼类能摄食螺旋鱼腥藻,其中以白鲢吃得最多;为了弄清鱼种究竟能否消化吸收螺旋鱼腥藻,石志中等(1975)利用放射性同位素 $^{32}\text{P}$ 研究了鲢、鳙、草鱼对螺旋鱼腥藻的消化吸收。

从鱼塘中采集纯度极高的螺旋鱼腥藻,加入标记的 $\text{K}_2\text{HPO}_4$ 溶液,使藻液的放射性强度为 $200\mu\text{Ci/L}$ 。将标记好的螺旋鱼腥藻放入水槽内,饲养鱼类48小时(水温 $25^\circ\text{C}$ )。不同鱼种对螺旋鱼腥藻的消化吸收差异甚大(表7-2),其中鲢对螺旋鱼腥藻的消化吸收最多,其次为鳙,草鱼很少;这与在对饲养鱼种进行肠道解剖时发现的鲢肠道中充满着螺旋鱼腥藻,鳙肠道中很少,而草鱼肠道中常常很难找到的显微观察结果一致。这说明,以食浮游植物为主的鲢能够大量摄食、消化吸收螺旋鱼腥藻,由于鳙以浮游动物为主,故对螺旋鱼腥藻的摄食吸收很有限,而草鱼由于其鳃耙稀疏,滤食螺旋鱼腥藻更为困难(石志中等 1975)。

石志中等(1976)进一步用 $^{32}\text{P}$ 进行了鲢对螺旋鱼腥藻摄食量和利用率的示踪实验,结果(表7-3)显示,螺旋鱼腥藻是鲢鱼种易消化利用的良好食物,鲢对螺旋鱼腥藻的平均利用率高达71.3%(除去整个肠道后的平均利用率也有64.6%),鲢的日粮(藻重及鱼体重均以干重计)分别占体重的1.15%、1.27%和2.18%。显微观察也表明,鲢肠道内的螺旋鱼腥藻被消化得比较完全,螺旋均已断散,很多细胞是空的,甚至有的厚壁孢子也破裂。因此,他们认为,将螺旋鱼腥藻列入鱼类不易消化的藻类是不妥的。



表 7-2 鲢、鳙、草鱼对<sup>32</sup>P-螺旋鱼腥藻的吸收

Table 7-2 Absorbency of <sup>32</sup>P-*Anabaena spiroides* by silver, bighead and grass carps

种类 Species	L/cm	D.W./mg	鱼体平均放射性	各鱼种活性比
			mean radioactivity of <sup>32</sup> P absorbed by fish (cpm/100 mg DW)	rate of absorbency of <sup>32</sup> P/%
草鱼 Grass carp	8.3	775	2695	1.0
鳙 Bighead carp	6.2	345	17345	6.4
鲢 Silver carp	6.8	384	107718	39.6

L: 鱼平均全长 Mean total length of fish

D: 鱼平均干重 Mean body dry weight of fish

(引自石志中等 1975) (Cited from Shi et al. 1975)

表 7-3 鲢对<sup>32</sup>P-螺旋鱼腥藻的利用率

Table 7-3 Utilization of <sup>32</sup>P-*Anabaena spiroides* by silver carp fingerlings

处理 Treatment (WT, °C)	对照鱼平均值 mean of control fish		试验鱼平均值 mean of treated fish			平均利用率 mean utilization/%		
	全长 TL /cm	放射性 Radioactivity /(cpm/100mg)	全长 TL /cm	干重 DW /mg	总放射性 Total radioactivity /cpm	F /cpm	全鱼 whole fish	除去肠 道的鱼 Fish without gut
I(21)	11.7	204.9	11.7	1973	775773	771730	77.5	74.0
II(21)	11.5	523.7	11.4	1891	795700	785799	74.4	63.6
III(27)	9.2	240.7	9.0	807	366839	364898	62.1	56.4

F: 通过<sup>32</sup>P-螺旋鱼腥藻进入鱼体内的活性 Radioactivity of <sup>32</sup>P in the fish body through grazing on <sup>32</sup>P-*Anabaena spiroides*

(引自石志中等 1976) (Cited from Shi et al. 1976)

鲢、鳙对绿藻(斜生栅藻)、蓝藻(铜绿微囊藻)和裸藻的消化吸收

鉴于鲢、鳙在我国淡水养殖业中的重要地位,及为了证实以往(倪达书和蒋燮治 1954)认为鲢、鳙无法消化蓝藻、绿藻和裸藻等的看法是否正确,在石志中等(1975, 1976)研究的基础上,用<sup>32</sup>P作为示踪原子,朱蕙(1982)研究了鲢对斜生栅藻(*Scenedesmus obliquus*)的消化吸收,朱蕙和邓文瑾(1983)研究了鲢、鳙对铜绿微囊藻(*Microcystis aeruginosa*)和裸藻(*Euglena* sp.)的消化吸收。

鲢、鳙对斜生栅藻的消化吸收

用于实验的鲢全长 10~14cm,体重 11~23g。用于培养栅藻的标记液是以<sup>32</sup>P代替水生 4 号培养基中的稳定性<sup>31</sup>P 配制而成。用 3 种不同强度的<sup>32</sup>P(20、30、50 $\mu$ Ci/L)标记培养斜生栅藻 72h(水温 15 $^{\circ}$ C),吸收率均在 98%以上(朱蕙 1982)。

将上述 3 种不同强度的<sup>32</sup>P 标记过的斜生栅藻分别喂养鲢 48h(水温 12℃)。结果表明, 鲢能消化吸收栅藻, 鲢摄取<sup>32</sup>P 的百分率在 47.4% ~ 63.6% 之间(表 7-4)。鲢摄取、消化吸收标记栅藻之后, 在体内进行积累、转移和分布, 从各组织总放射性看, 鱼肉中含<sup>32</sup>P 量最高, 约占整个鱼体的 48% ~ 70%, 脑中含量最少。

表 7-4 鲢对斜生栅藻中<sup>32</sup>P 的积累吸收

Table 7-4 Accumulative absorbance of <sup>32</sup>P in labeled *Scenedesmus obliquus* by silver carp

处理(栅藻 <sup>32</sup> P 标记强度) Treatments ( <i>Scenedesmus</i> labeled by different specific radioactivities)( $F_0$ )	20 /( $\mu\text{Ci/L}$ )	40 /( $\mu\text{Ci/L}$ )	60 /( $\mu\text{Ci/L}$ )
实验开始时饲养液中 <sup>32</sup> P 强度 Specific radioactivity of <sup>32</sup> P in culture medium at the beginning of the experiment ( $F_n$ )	304	474	686
实验结束时饲养液中 <sup>32</sup> P 强度 Specific radioactivity of <sup>32</sup> P in culture medium at the end of the experiment ( $F_p$ )	160	244	250
鲢摄取栅藻中 <sup>32</sup> P 强度 Specific radioactivity of <sup>32</sup> P ingested	144	230	436
鲢摄取 <sup>32</sup> P 百分率 Percentage of ingested <sup>32</sup> P ( $S$ )	47.4	48.5	63.6

注:  $F_p = F_0 - F_n$ ,  $S = (F_0 - F_n) / F_0 \times 100$

Note:  $F_p = F_0 - F_n$ ,  $S = (F_0 - F_n) / F_0 \times 100$

(引自朱蕙 1982) (Cited from Zhu 1982)

因此, 朱蕙(1982)认为, 在估算鲢的生产潜力时, 应以整个浮游植物群落为基础, 而不应该仅仅考虑以前所谓的“易消化的”种类。

鲢、鳙对铜绿微囊藻和裸藻的消化吸收

铜绿微囊藻采自武汉东湖, 纯度超过 95%。裸藻采自中科院水生生物研究所鱼池。标记液是以<sup>32</sup>P 代替朱氏 10 号培养基中的稳定性<sup>31</sup>P 配成, 其比放射性(specific radioactivity)为  $200\mu\text{Ci/L}$ , 铜绿微囊藻于标记培养的第 3 小时吸收率即达 99%, 裸藻对<sup>32</sup>P 的吸收率也较高, 第 48 小时吸收率为 87% (朱蕙和邓文瑾 1983)。用标记的铜绿微囊藻群体和裸藻分别喂养鲢、鳙(水温 26 ~ 30℃), 于 24h、48h、96h 测定结果表明, 鲢、鳙对铜绿微囊藻和裸藻的总吸收率(藻 + 水)的高峰都在 48h; 摄食铜绿微囊藻的鲢、鳙皮、骨、肉中, <sup>32</sup>P 占总体吸收率的最高含量分别在 50% 和 30% 左右(图 7-2), 摄食裸藻的鲢、鳙皮、骨、肉中, <sup>32</sup>P 占总体吸收率的最高含量分别在 62% 和 57% 左右(图 7-3)。

鲢、鳙于第 24 小时对无机<sup>32</sup>P 的渗透率分别为 9.2% 和 1.76%, 第 48 小时为 3.91% 和 0.90%, 第 96 小时为 3.85% 和 0.66%。从鲢、鳙的总吸收率中减去由水中直接渗入的渗透率所得鲢、鳙对铜绿微囊藻和裸藻的实际吸收率远高于渗透率(表 7-5), 这表明, 鲢、鳙体内的<sup>32</sup>P 主要是通过消化吸收微囊藻和裸藻而获得的(朱蕙和邓文瑾 1983)。

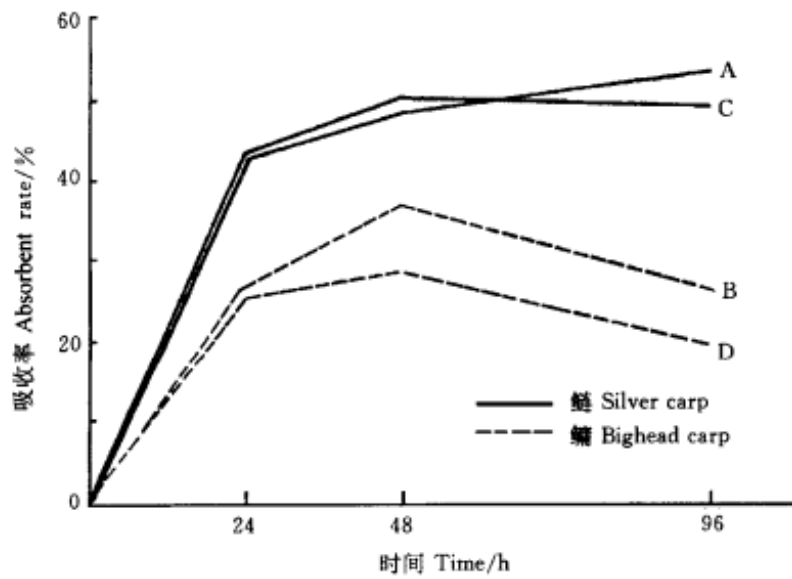


图 7-2 鲢、鳊对铜绿微囊藻中 $^{32}\text{P}$ 吸收百分率。A、B:皮、骨、肉占整个鱼体吸收率(%);  
C、D:整个鱼体吸收率(%)(引自朱蕙和邓文瑾 1983)

Fig. 7-2 The absorbent rate of  $^{32}\text{P}$  in *Microcystis aeruginosa* for silver carp and bighead carp. A, B: the percentage of absorbency by the skin, skeleton and muscle; C, D: the absorbent rate of the whole fish body (Cited from Zhu and Deng 1983)

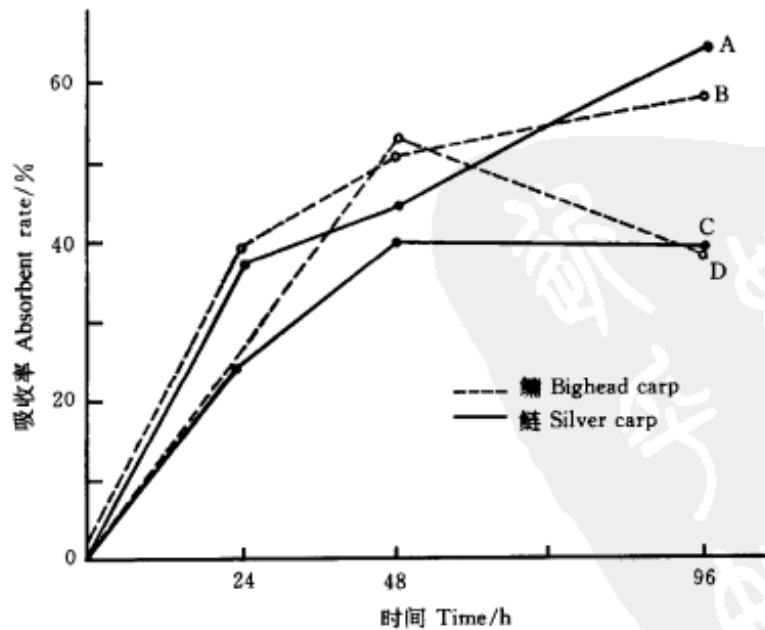


图 7-3 鲢、鳊对裸藻中 $^{32}\text{P}$ 吸收百分率。A、B:皮、骨、肉占整个鱼体吸收率(%);  
C、D:整个鱼体吸收率(%)(引自朱蕙和邓文瑾 1983)

Fig. 7-3 The absorbent rate of  $^{32}\text{P}$  in *Euglena* sp. for silver carp and bighead carp. A, B: the percentage of absorbency by the skin, skeleton and muscle; C, D: the absorbent rate of the whole fish body (Cited from Zhu and Deng 1983)

表 7-5 鲢、鳙对铜绿微囊藻和裸藻的<sup>32</sup>P 的实际吸收率  
 Table 7-5 Real absorbent rate of <sup>32</sup>P in *Microcystis aeruginosa*  
 and *Euglena* sp. ingested by silver carp and bighead carp

藻类 Algae	鱼种 Fish	鱼全长 Body length of fish /cm	实际吸收率 real absorbent rate/%			皮、骨、肉占实际吸收率 real absorbency of skin, skeleton and muscle in total/%		
			24h	48h	96h	24h	48h	96h
			微囊藻 <i>Microcystis</i>	鲢 Silver carp	11.4	35.4	48.0	47.1
裸藻 <i>Euglena</i>	鳙 Bighead	11.6	23.0	37.9	26.3	26.7	26.9	20.7
	鲢 Silver carp	10.3	16.5	36.1	35.9	30.0	41.6	62.7
	鳙 Bighead	10.1	24.9	53.2	36.6	39.3	51.5	57.6

(引自朱蕙和邓文瑾 1983) (Cited from Zhu and Deng 1983)

食微囊藻的鲢、鳙粪便的形状与颜色亦随时间呈现明显变化:24h 内的粪便颜色较绿,条状物较粗、较长,有的能浮于水中;到第 48 小时,条状粪便较细、较短,呈草黄色,均沉于水底;至第 96h,条状粪便更细,较干硬,均呈棕褐色,亦沉于水底。显微观察表明,鲢、鳙后肠内含物中的完整细胞数量随着时间的延长而渐渐减少,第 96 小时有的视野中几乎见不到完整的细胞,说明微囊藻在鲢、鳙的消化道中能存留一定时间,并能被不断地消化吸收。对食裸藻的鲢、鳙在条状粪便的粗细、长短及软硬的变化方面与食微囊藻时类似,显微观察也表明,鲢、鳙后肠内含物中的完整细胞数量随着时间的延长而渐渐减少;而不同点在于条状粪便始终都沉于水底,粪便颜色开始为血红色,后来则呈紫红色(朱蕙和邓文瑾 1983)。

关于鲢、鳙能否消化利用蓝藻,基于放射性同位素<sup>32</sup>P 的示踪研究,朱蕙和邓文瑾(1983)对铜绿微囊藻与石志中等(1975, 1976)对螺旋鱼腥藻的研究结果十分一致,给与了肯定的回答。关于鲢、鳙对绿藻和裸藻的消化吸收,也得到与蓝藻完全一致的结果(朱蕙 1982, 朱蕙和邓文瑾 1983)。朱蕙和邓文瑾(1983)的研究表明,鲢、鳙均能摄食和消化吸收微囊藻的自然群体和离散的藻细胞,投喂 96h 时,对微囊藻自然群体的实际吸收率为 49.6%(鲢)和 34.6%(鳙),对微囊藻离散藻细胞的实际吸收率为 38.7%(鲢)和 20.4%(鳙)。

## 2. 放射性同位素<sup>14</sup>C 示踪研究

鲢对绿藻(新月藻和月牙藻)的消化吸收

日本科学家 Iwata(1977)用<sup>14</sup>C 示踪研究了鲢对 2 种绿藻——项圈新月藻 *Closterium moniliferum*, 300 $\mu$ m 和月牙藻 *Selenastrum* sp., 108 $\mu$ m 的消化吸收。在藻类培养液中加入 5 $\mu$ Ci/L 的 NaH<sup>14</sup>CO<sub>3</sub>, 标记培养上述 2 种绿藻 60h。在水温 20℃ 的

条件下,用标记了 $^{14}\text{C}$ 的绿藻投喂鲢。用于实验的鲢全长 1.8~5.5cm,实验开始前先绝食数小时,在 $^{14}\text{C}$ 绿藻从消化管排出前将鱼取出测定放射活性。

鲢对体形较大的项圈新月藻的消化吸收率随体长的增加而增大(1.8~2.0cm的鲢的消化吸收率为 33%~40%, >3.3cm 的鲢的消化吸收率达 54%~64%),其直线回归的斜率在统计学上有显著性意义(99%的置信限、 $n=14$ 、 $t=6.11$ )(图 7-4);而不同体长的鲢对体形较小的月牙藻的消化吸收率较低且基本保持了恒定值( $13.6\% \pm 2.4\%$ )。鲢对上述 2 种 $^{14}\text{C}$ 绿藻碳素吸收的约 60%来源于可被热乙醇溶解的藻类体内的单糖和有机酸等物质。Iwata(1977)认为,鲢对 2 种绿藻的消化吸收率的显著差异是由于构成月牙藻细胞壁的非水溶性碳水化合物的量比项圈新月藻较高的缘故;因此,对鲢这样的食浮游植物的鲤科鱼类来说,不仅其摄食量受藻类密度和大小的影响,其消化吸收率也可能受到藻类的种类或者形状的显著影响。

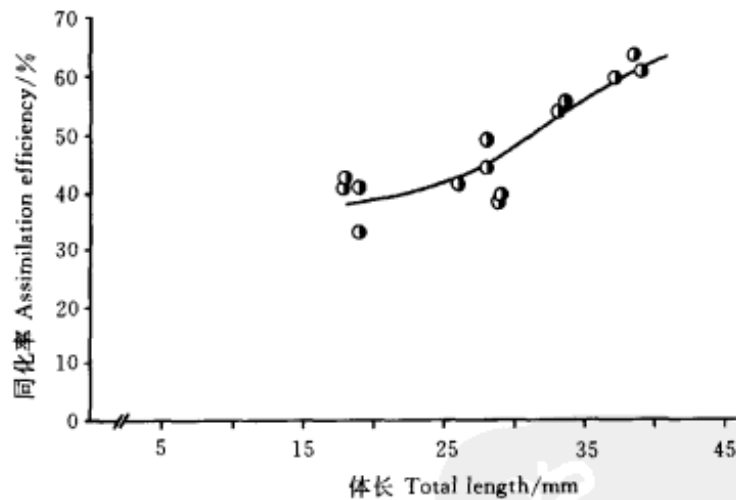


图 7-4 鲢对 $^{14}\text{C}$ 标记的项圈新月藻的同化效率(以碳量计)和体长之间的关系(修改自 Iwata 1977)

Fig.7-4 Relationship between the assimilation efficiency (in terms of carbon) of silver carp to  $^{14}\text{C}$ -*Closterium moniliferum* and total length of the fish (modified from Iwata 1977)

#### 鲢对蓝藻-水华鱼腥藻(*Anabaena flos-aquae*)的消化吸收

20 世纪 70 年代,匈牙利 Balaton 湖的鱼产量仅为藻类初级生产量的 0.07%,为了探讨是否可以在该湖引入食浮游植物的鱼类——鲢以增加鱼产量,Herodek 等(1989)进行了鲢对 Balaton 湖的自然浮游植物群落及培养藻类的摄食及消化的实验研究。

他们先用水族箱实验研究了鲢对 Balaton 湖自然浮游植物群落的摄食选择性(表 7-6)。所用的鲢均重为 15g,实验持续 5h,水温 20℃。实验开始时,湖水中浮

游植物的优势种为蓝藻(螺旋鱼腥藻 *Anabaena spiroides*、水华束丝藻 *Aphanizomenon flos-aquae*、一种项圈藻 *Anabaenopsis raciborskii*、一种束丝藻 *Aphanizomenon isatschenkoi*)，硅藻的优势种为一种菱形藻 *Nitzschia acicularis* 和尖针杆藻 *Synedra acus*。小于  $20\mu\text{m}$  的藻类主要有隐藻 *Cryptomonas*、卵囊藻 *Oocystis*、顶棘藻 *Chodatella* 和衣藻 *Chlamydomonas*。结果表明，鲢主要摄食蓝藻，也摄食一定的硅藻， $< 10\mu\text{m}$  的藻类的比例增加，藻类总生物量(湿重)从开始时的  $64.7\text{mg/L}$  下降到  $41.7\text{mg/L}$ 。

表 7-6 摄食实验前后水族箱中各类浮游植物的比例

Table 7-6 Proportion of different groups of algae in aquaria before and after feeding experiments

藻类类群 Group of algae	摄食前 Before feeding/%	摄食后 After feeding/%
丝状蓝藻 Filamentous blue-greens	45.93	29.54
大于 $20\mu\text{m}$ 硅藻 $> 20\mu\text{m}$ diatoms	30.16	26.95
微囊藻 <i>Microcystis</i>	0.35	0.51
裸藻 Euglenophyta	0.35	0.51
小于 $20\mu\text{m}$ 藻类 Algae $< 20\mu\text{m}$	23.21	42.49

(引自 Herodek et al. 1989) (Cited from Herodek et al. 1989)

在确认了鲢对丝状蓝藻有很好的摄食选择性之后，进一步，Herodek 等(1989)用标记了  $^{14}\text{C}$  的水华鱼腥藻(*Anabaena flos-aquae*)作为食物，研究了鲢稚鱼(fry)对水华鱼腥藻的同化率，水华鱼腥藻的比放射性(specific radioactivity)为  $460\text{Bq/mg}$  (湿重)。实验持续 4 小时。结果显示，鲢的摄食率和日粮随食物浓度增加而上升，同化率为所摄取食物的  $14.7\% \sim 17.1\%$  (表 7-7)。

表 7-7 鲢稚鱼摄食标记的水华鱼腥藻的摄食率和同化率

Table 7-7 Ingestion and assimilation rates of silver carp fry fed on labeled *Anabaena flos-aquae*

	$^{14}\text{C}$ -鱼腥藻浓度 $^{14}\text{C}$ - <i>Anabaena flos-aquae</i> concentration / (mg/L)		
	15	40	65
鱼鲜重 Average wet weight of fish / (g/尾)	17	15.9	14.8
鱼干重 Average dry weight of fish / (g/尾)	1.8	1.75	1.63
摄食率 Ingestion rate / [g/(尾·d)]	0.228	0.660	1.034
日粮 Daily consumption rate(wet body weight) / %	1.34	4.15	7.01
同化率 Assimilation rate(ingested food) / %	17.1	14.7	16.0

(改自 Herodek et al. 1989) (Modified from Herodek et al. 1989)

因此, Herodek 等认为, Balaton 湖高的初级生产力及高藻类现存量适于支持大的鲢种群, 从而可增加渔业利润。因此, 在不影响水质的前提下, 可以向 Balaton 湖引种鲢。

Panov 等(1969)用<sup>14</sup>C 的研究结果表明, 鲢、鳙均喜欢利用蓝藻, 对鱼腥藻 *Anabaena*、束丝藻 *Aphanizomenon* 和菱形藻 *Nitzschia* 的同化率比对栅藻 *Scenedemus*、纤维藻 *Ankistrodesmus* 和小球藻 *Chlorella* 的高。

### 三、小环藻(硅藻)和栅藻(绿藻)在鲢、鳙肠管内的破碎过程与机械作用在鲢、鳙消化中的意义

尽管浮游植物是很多滤食性鱼类的主要营养来源, 然而就藻类的消化性问题长期以来一直存在争论(观点甚至相互矛盾), 例如: 肠道前、后端内含物中藻类形态的对比和肠液中消化酶的分析表明, 鲢、鳙对藻类细胞壁的纤维素消化十分困难(倪达书和蒋燮治 1954, Spataru 1977, Bitterlich and Gnaiger 1984, Bitterlich 1985a~c); 而用放射性同位素技术对食物同化吸收率的测定结果却显示鲢、鳙对蓝藻、绿藻和裸藻有较高的消化率(石志中等 1975, 1976, Iwata 1976, 朱蕙 1982, 朱蕙和邓文瑾 1983, Herodek et al. 1989)。

一般来说, 对藻类利用的前提是对细胞壁的分解, 主要存在以下三种分解机制: 酸解、酶解或机械破碎(Bitterlich 1985b)。罗非鱼是典型的酸解机制, 它在对蓝藻细胞壁进行分解消化作用时其体内的胃液 pH 值可以达到 2.5 甚至 1.0, 这使它特别适合这种分解机制(Moriarty et al. 1973, Caulton 1976, Payne 1978)。然而, 无胃滤食性鱼类例如鲢、鳙肠液的 pH 值通常大于 6, 此外鲢、鳙肠液内还缺乏纤维素酶, 这就使得它用酶解来进行纤维素细胞壁的分解遇到困难(Bitterlich 1985c)。那么, 像鲢、鳙这样的无胃的滤食性鱼类是如何破碎藻类细胞壁而对藻类进行消化吸收的呢?

#### 1. 小环藻(硅藻)在鲢、鳙肠管内的破碎过程

谢平等(Xie and Liu 1991b, Xie 1999, 2001)利用武汉东湖内的网箱养殖, 研究了小环藻在鲢、鳙肠管内的破碎过程。选择小环藻作为研究鲢、鳙消化过程指示物种的原因是: ①小环藻有一个坚硬的、难以消化的硅酸盐细胞壁, 且在显微镜下容易识别; ②研究期间小环藻是东湖藻类生物总量的主要组成部分。为了研究小环藻在穿过肠管的过程中细胞结构的改变, 我们把小环藻细胞分为 5 种不同的类型: A~E 型(见图 7-5 说明)。

用于实验的鲢、鳙放养在武汉东湖水果湖区的一大型网箱(面积 2.5m × 4m、网目大小 1cm × 1cm)内, 网箱底部接触湖底。1990 年 3 月 5 日, 向该网箱中放入鲢、鳙鱼种各 150 尾。从 3 月 12 号到 5 月 23 号共进行 7 次取样调查, 每次在养殖



箱内采获浮游植物样本, 并从箱内捕获鲢、鳙各 5~7 尾, 立即解剖取出肠内含物。从肠道始端至第一肠襻中部为前肠内含物, 这部分的长度不足肠道总长的 1/12, 因此一般认为该部分的食物很少被消化, 换言之, 在小环藻从湖水中被摄食输送到前肠的该处时, 完整细胞的破碎可以由咽头齿的研磨作用引起。后肠内含物取自肠道末端至肛门向前 5cm 处的肠管。实验期间水温为 11.8~26.3 ℃, 共解剖了 43 尾鲢(体长 11.0~13.8cm)和 32 尾鳙(体长 11.1~17.7cm)。

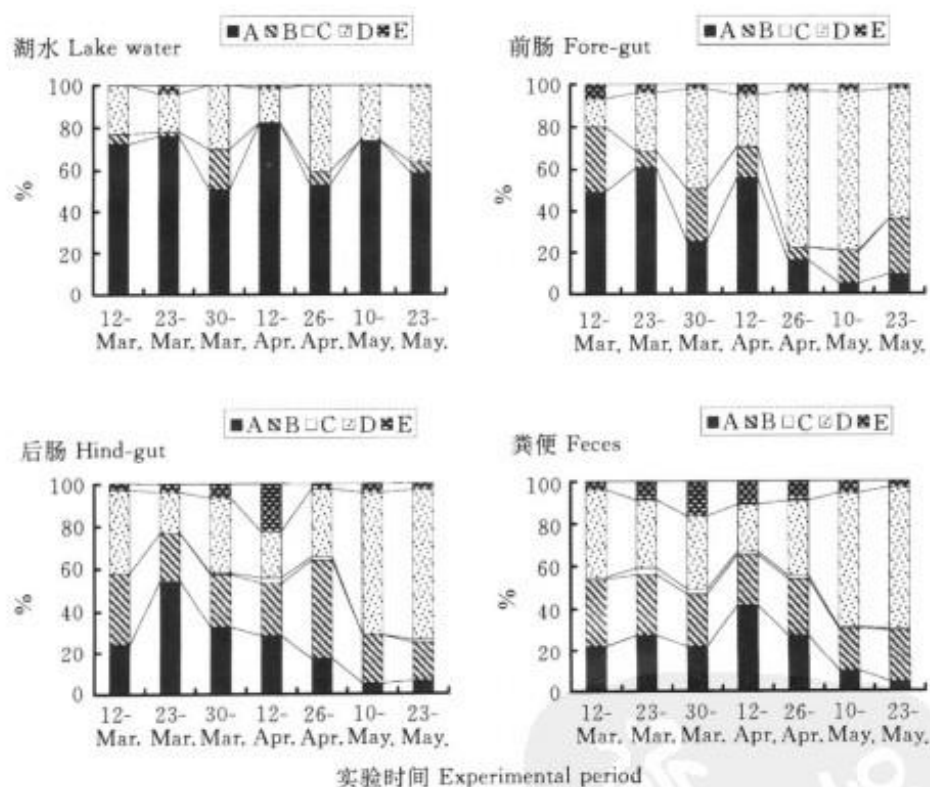


图 7-5 5~7 月间水体、鲢肠内含物和粪便中各种不同类型小环藻细胞的比例(引自 Xie 1999)

(A 型:含有完整的细胞壁,细胞内的叶绿体和其他细胞器官形态清晰;

B 型:含有完整的细胞壁结构,但细胞内叶绿素和其他细胞器官被明显破坏;

C 型:含原生质体的细胞壁碎片; D 型:完整的空细胞壁; E 型:空的细胞壁碎片)

Fig.7-5 Proportion (%) of various-typed cells of *Cyclotella* (Cited from Xie 1999)

(A: cells with intact cell wall and protoplast; B: protoplast partly destroyed but frustule intact;

C: fragments of frustules with protoplast; D: intact empty frustule;

E: fragments of empty frustules) in the lake water, and the gut

contents and feces of the silver carp during March-May

图 7-5 和图 7-6 显示了 3~5 月份间,湖水中、鲢、鳙的前、后肠内含物和鱼粪中的不同类型小环藻所占比例的季节变化,表 7-8 为 7 次采样的平均值。小环藻完整的空细胞壁(D 型)比例的平均值在湖水中为 27.1%,而在前肠内含物中的上

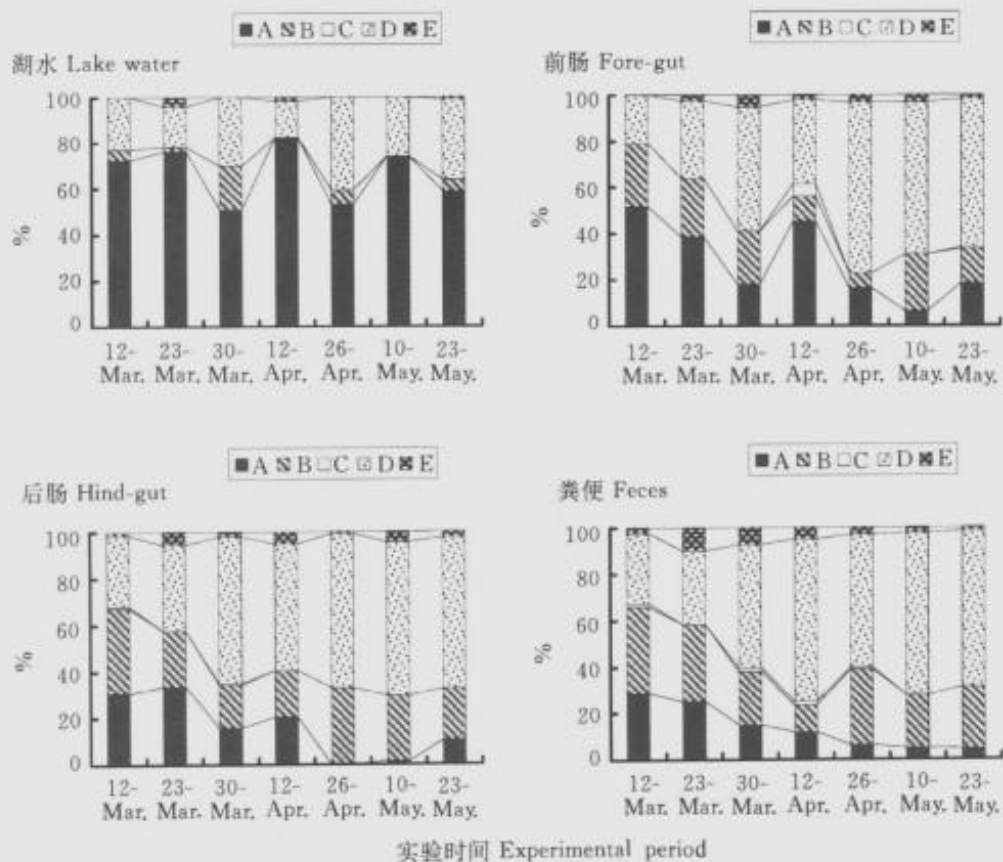


图 7-6 5~7 月间水体、鲢肠含物和粪便中各种不同类型小环藻细胞的比例。

细胞类型 A~E 定义同图 7-5(引自 Xie 2001)

Fig. 7-6 Proportion (%) of various-typed cells of *Cyclorella* in the lake water, and the gut contents and feces of the silver carp during March-May.

Cell types A-E are the same with Fig. 7-5(Cited from Xie 2001)

升到 46.1% (鲢) 和 49.9% (鳙), 而完好细胞 (A 型) 所占份额由湖水中的 66.7% 下降到前肠中的 31.8% (鲢) 和 27.6% (鳙), 这说明小环藻细胞在通过食道时有半数以上被分解和破碎。然而, 尽管其他类型 (如 B、E 型) 的破损细胞数目也增大了, 但从肠道的最前端到末端的过程中, 这两种类型的细胞很少被消化到空细胞壁的程度。对鲢来说, 大约 67% 的完整小环藻细胞被白鲢摄取和消化后遭到不同程度的破坏, 破坏过程的 52% 发生在食道内, 而仅有 15% 是由肠道消化引起的; 而对鳙来说, 大约 79.5% 的完整小环藻细胞被鳙鱼摄取和消化后遭到不同程度的破坏, 破坏过程的 58.5% 发生在食道内, 而仅有 21% 是由肠道消化引起的。

表 7-8 水体、鲢、鳙肠含物和粪便中各种不同类型小环藻细胞的平均比例(%)  
(5~7月7次采样的平均值)

Fig. 7-8 Average proportion (%) of various-typed cells of *Cyclotella* in the lake water, and the gut contents and feces of the silver and bighead carps from a pooled data of 7 collections during March-May

	细胞类型 Cell type				
	A	B	C	D	E
湖水 Lake water	66.7	5.3	0.00	27.1	0.94
鲢 Silver carp					
前肠 Fore-gut	31.8	18.1	0.17	46.1	3.74
后肠 Hind-gut	23.9	27.9	0.90	40.8	6.56
粪便 Feces	21.9	25.9	1.57	42.3	8.30
鳙 Bighead carp					
前肠 Fore-gut	27.6	19.1	0.89	49.9	2.54
后肠 Hind-gut	16.0	26.1	0.21	54.5	3.17
粪便 Feces	13.7	26.7	0.80	54.2	4.56

(改自 Xie and Liu 1991) (Modified from Xie and Liu 1991)

## 2. 斜生栅藻(绿藻)在鲢、鳙肠管内的破碎过程

董双林(1992)研究了栅藻在鲢鱼种肠道中的破碎细胞的百分比变化过程。实验使用了2个30L的水族箱,分别加入培养的斜生栅藻,再在其中的一个水族箱中加细沙,另一个不加沙。每个水族箱中各放入鲢15尾,让其摄食12h,水温条件20℃。实验前后,栅藻密度( $\times 10^4/\text{ml}$ )在加沙水族箱中从198(+2.6)降到111(+7.9),在未加沙水族箱中从202(+2.9)降到75(+14.3)(表7-9)。

结果表明,无论加沙与否,鲢肠道前端破损栅藻细胞的百分数都极显著地高于水中的破损栅藻细胞的百分数( $t$ 检验、 $p < 0.01$ ),鲢肠道后端的百分数也显著地高于肠道前端( $t$ 检验、 $p < 0.05$ )。

表 7-9 水中及鲢肠道中破碎栅藻的百分数的变化

Table 7-9 Changes in the percentage of cracked cells of *Scenedesmus* in the water and the guts of silver carp

条件 Treatments	鱼体长 Body length of fish	破碎栅藻细胞 Cracked cells of <i>Scenedesmus</i> / %		
		水中 Water	肠前段 Fore-gut	肠后段 Hind-gut
加沙 With sand	6.5 ± 0.67	4.40 ± 0.97	11.4 ± 3.14	14.1 ± 3.03
不加沙 Without sand	6.4 ± 0.40	6.48 ± 2.14	18.8 ± 4.96	22.0 ± 5.46

(修改自董双林 1992) (Modified from Dong 1992)

### 3. 机械作用在鲢、鳙消化中的意义

谢平等(Xie and Liu 1991, Xie 1999, 2001)和董双林(1992)的实验结果表明:有相当比例被鲢、鳙摄取的藻类的机械破碎是由在食道内的咽齿(鲢的咽头齿着生在咽喉底部的牙槽上,以4-4的排列方式在第五个鳃拱处排成一排)的研磨作用引起。尽管人们已经广泛认识到一些底栖鲤鱼的咽头齿可以用于破碎食物,例如软体动物类,但是对于滤食性鱼类的破碎机制很长时间(20世纪50~80年代)缺乏相关的研究和报道(Xie 1999)。董双林(1992)在他的博士论文中,根据Xie和Liu(1991)关于鲢对小环藻和他自己关于鲢对栅藻的实验结果,首次提出鲢的咽齿在对摄取的藻类的细胞壁的分解中起了重要的机械破碎作用,并认为咽齿在消化具有鱼类消化酶难以消化的纤维素细胞壁或周质体的藻类中的作用使过去利用同位素失踪方法研究得到的鲢可以消化利用这些藻类的结果与从消化酶的角度得出的不能消化利用的研究结果之间的矛盾得到了统一。谢平对自己1990年的实验结果重新进行了深入的分析,不光是鲢,鳙也有完全类似的结果(Xie 1999, 2001)。

如上所述,Xie和Liu(1991)和董双林(1992)的研究结果至少可以间接地说明,鲢、鳙对藻类细胞壁的破坏作用主要发生在食道内,而且主要靠咽头齿的机械研碎,这有助于解释了迄今为止关于鲢、鳙消化功能所得出的不同观点。尽管如此,仍有一定比例的藻类细胞保持完整,在不同的藻类种属之间这一比例或许存在不同的差异(Xie 1999)。谢平(Xie 1999)认为,在经过肠道时只有很少或一小部分的完整藻类细胞遭到破坏,尤其是那些以纤维素为主的藻类细胞壁如绿藻,由于鲢、鳙的肠道内缺乏纤维素酶,这就导致了一些学者得出无胃鱼类如白鲢等对浮游植物的利用率低下的错误结论;虽然,在含完整细胞壁的藻类在经过肠道时变化很小,但这并不妨碍鱼体肠道对破碎或损伤了的藻类细胞的活跃的同化吸收作用,这就是为什么用同位素技术测定鲢、鳙对一些蓝藻、绿藻和裸藻的吸收同化率时,总能得到较高值的原因。其实,即使在鲢、鳙的后肠或粪便中发现了完整的或活体的藻类,也并不能说明该种藻类就没有被鱼体所消化利用,譬如,被鲢摄取的小环藻在鱼粪中就有1/3保持完整状态。总之,任何被鱼类消费的食物消化率必定是由从食物中所获得的能量输入和消化食物所需要的能量支出之间的平衡所决定的,像鲢、鳙这样的无胃的滤食性鱼类采取了连续地过滤浮游植物的进食方式,而且食物中还包含着大量营养价值不高的有机碎屑等细小的悬浮颗粒物,因此,从进化上来讲,对于藻类的不完全消化机制是这些滤食性鱼类的一种适应性策略(Xie 1999)。

## 第八章 经典与非经典生物操纵

### 一、生物操纵概念的起源

Shapiro 等(1975)首先提出了“生物操纵(biomanipulation)”的概念,定义为“通过一系列湖泊中生物及其环境的操纵,促进一些对湖泊使用者有益的关系和结果,即藻类特别是蓝藻类的生物量的下降”。换言之,生物操纵也指以改善水质为目的的控制有机体自然种群的水生生物群落管理。从广义上来看,生物操纵类似于下行效应(top-down-force)、营养级串联效应(trophic cascade interaction)或食物网操纵(food web manipulation),这些词涉及初级、次级或更高级水体消费者的操纵及其对群落结构的影响(Gophen 1990)。

历史上,浮游生物和鱼类这两个淡水湖泊生态系统中的重要组分分别被两个独立的科学领域——湖沼学和渔业生物学所研究和管理,湖沼学家最初仅关注湖泊的物理、化学因子对浮游植物、进而对浮游动物及最后对鱼类的影响途径(Straskraba 1965),鱼未被作为驱动因子(driving variable)而仅为响应因子(response variable)来看待;而渔业生物学家却关注如何最适地获得商业(commercial)和休闲(recreational)渔业的产量而缺乏考虑鱼类对水质的潜在影响;因此,湖泊生态系统中的组分被两个相互分离的科学领域进行人为的划分延缓了我们关于鱼类对食物网和水质影响的认识(Gophen 1990, Drenner and Hambright 2002)。

Shapiro(1990)列举了两个历史早期的生物操纵事件。据 Caird(1945)报道,1940年,当1000条大口黑鲈(largemouth bass)被放入美国康涅狄格州的一个池塘中,以前该池塘中发生的严重藻类水华很快得到了改善;“这可能仅仅是一个巧合,但事实上,以前该池塘每年都要用硫酸铜杀藻处理数次,现在恢复‘正常’已经4年了”;但是不清楚 Caird 是否完全懂得了致使水质改善的机制。另一个例子是 Omer-Cooper(1947)观察到,在1933年,当罗非鱼被引入到利比亚沙漠 Siwan Oasis 的 Siwan Springs 时,产生了多种影响:“至少从生态学来看,我们应该认识到,生物是最重要的,在一个动物群落中,一个新物种的出现很可能产生比其他化学或物理变化更深远的影响”。

真正从管理目的的关于食物网操纵的思想始于20世纪60年代早期 Hrbacek 等(1961)与 Brooks 和 Dodson(1965)的工作,他们的工作使湖沼学家开始注意到顶级消费者如鱼类能对水生态系统食物链较低级的生物如藻类产生深远的影响。Brooks 和 Dodson (1965)提出了浮游植物-浮游动物相互关系的体积-效率假说(size-

efficiency hypothesis):大型枝角类是浮游动物更有效的牧食者,而小型浮游动物只有当食浮游生物鱼类丰度很高时才有机会繁荣;由于鱼类的选择性捕食作用,大型浮游动物被小型浮游动物所取代,而后者不能减少和保持浮游植物生物量在低水平(图 8-1)。Brooks 和 Dodson 的体积-效率假说强调了浮游动物的牧食压力及食浮游动物鱼类对这些牧食性浮游动物的捕食是调节浮游植物生物量及其演替的两个最强的食物链成分的重要性,但是,后来人们认识到,浮游植物的可食性(edibility)随营养水平而变化,在富营养条件下,即便对最大的枝角类,不可食浮游植物所占的比例往往也很高,在这种情况下,该假设常常被包含有更多细微差别的考虑到间接影响的假设所取代(Lamens et al. 1990)。

人们普遍认为, Hrbacek 等(1961)与 Brooks 和 Dodson (1965)的开拓性工作出现之后,湖沼学家才开始意识到鱼类也能成为调节湖泊生态系统中浮游生物群落和水质的主要驱动因子,并从此开始广泛地关注鱼类对湖泊生态系统食物网及水质的影响并进行了大量的研究,迄今,相关的各种论文、专著、专著章节、学术会议论文集论文超过 1900 篇(图 8-2)。

Hurlbert 等(1972)在人工中宇宙(mesocosms)实验中发现食蚊鱼 *Gambusia affinis* 减少了轮虫和甲壳动物,从而导致浮游植物的增加和透明度的下降,因此,他们认为可通过操纵鱼类种群(特别是通过人为增加凶猛鱼类)来降低湖泊中的浮游植物丰度。这一猜想被 Zaret 和 Paine(1973)的观察所支持:由于凶猛性的丽鱼(*Cichla ocellaris*)被偶然地引入到巴拿马的 Gatun 湖,导致了包括一种食浮游动物鱼类(*Melaniris chagresi*)在内的本地鱼的下降,从而减轻了对浮游动物的捕食压力。Shapiro 等(1975)关于生物操纵概念的明确提出及进一步的实验研究推动了生物操纵的许多后续研究,其中,多数是关于操纵食浮游动物鱼类和浮游动物种群以增加对浮游植物的牧食压力(Shapiro and Wright 1984, Gophen 1990)。Shapiro 等(1982)充分地举证了利用生物操纵作为一种下行效应力量以改善水质的潜力,强烈地展示了利用湖泊中已经存在的营养关系作为营养盐控制的替代手段的可行性及有效性;正如 Gophen(1990)指出的那样,这篇报告可能是生物操纵黄金时期的代表作。随着生物操纵概念的提出,期待能得到一种对复杂而昂贵的富营养化污染问题的简单而便宜的解决办法无疑是 20 世纪 80~90 年代生物操纵研究剧增的原因之一(Northcote 1988, Kasprzak 1995)。

20 世纪 80 年代中期, McQueen 等(1986)将上行效应和下行效应整合起来,提出了“上行:下行 bottom-up:top-down”概念,既考虑了捕食者(鱼类)也考虑了资源的可得性(resource availability),他们认为,营养盐的可得性决定可能达到的最大的生物量,而生物量的实现取决于上行效应和下行效应的联合影响,在富营养水体,由于系统被上行力量所支配,鱼类将不会对藻类产生影响,而鱼类仅在低生产力系统对藻类的发展产生重要影响。在控制水生态系统食物网结构方面,上行和下行力量共同起着重要作用的观点已被广泛接受(Horppila et al. 1998)。

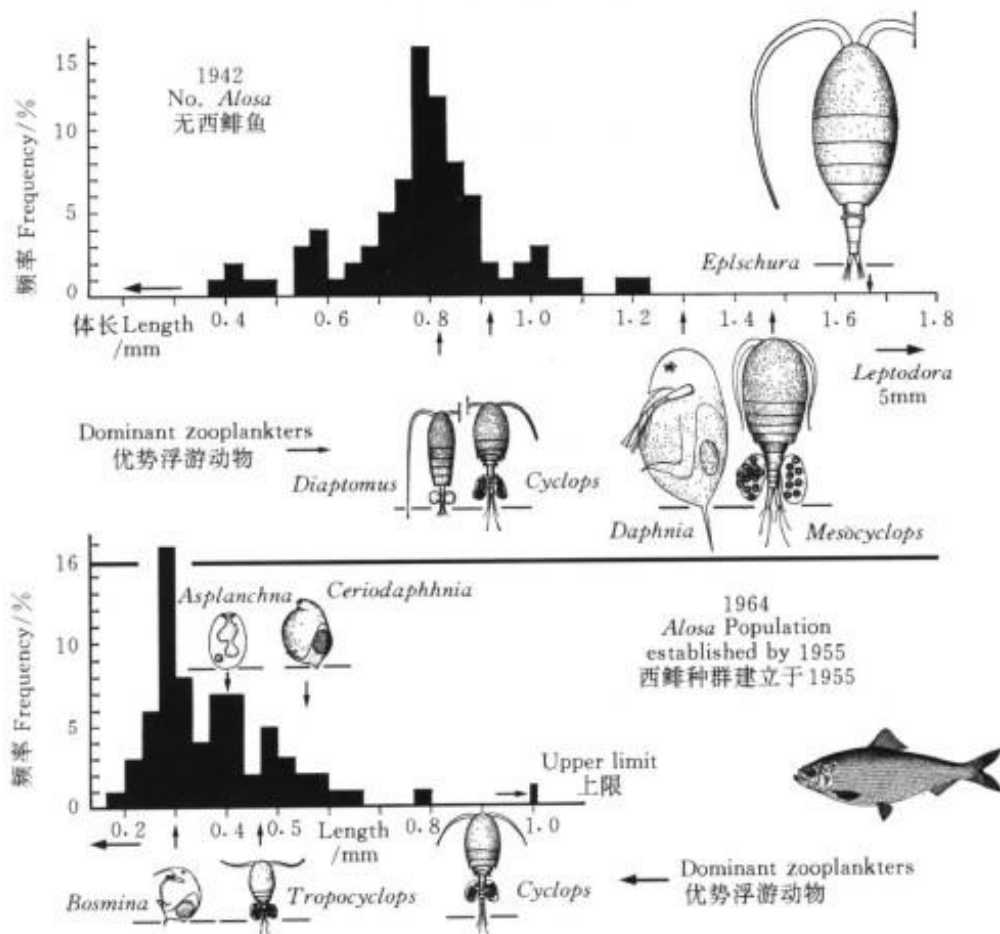


图 8-1 美国水晶湖中西鲱鱼种群成功建立前(1942 年)后(1964 年)浮游甲壳动物的组成(Stafford Springs, Connecticut)(引自 Brooks and Dodson 1965)  
柱状图的每个正面积表示在该体长范围内所计数的总样品的一个百分点。较大的浮游动物因其成熟个体相对较少而未表示在柱状图中。所描绘的样本代表最早成熟龄的平均体长(从后基线至前端的长度)。箭头表示相对于柱状图的每个优势种的最早成熟龄的位置。肉食性前节晶囊轮虫 *Asplanchna priodonta* 是唯一被包括的非甲壳动物种类,其他轮虫虽有出现,但未包括在本研究中

Fig. 8-1 The composition of the crustacean zooplankton of Crystal Lake(Stafford Springs, Connecticut) before (1942) and after (1964) a population of *Alosa aestivalis* had become well established(Cited from Brooks and Dodson 1965)

Each square of the histogram indicates that 1 percent of the total sample counted was within the size range. The larger zooplankters are not represented in the histograms because of the relative scarcity of mature specimens. The specimens depicted represent the mean size(length from posterior base lines to the anterior end) of the smallest mature instar. The arrows indicate the position of the smallest mature instar of each dominant species in relation to the histograms. The predaceous rotifer, *Asplanchna priodonta*, is the only noncrustacean species included, other rotifers were present but not included in this study



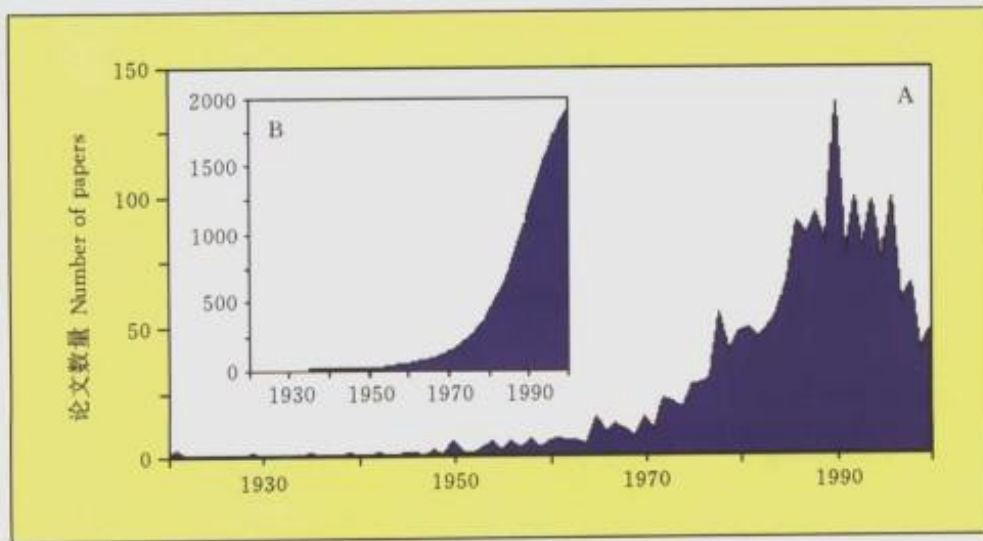


图 8-2 (A)已发表的关于湖泊生态系统中鱼类影响的科学论文数量, (B)插入的小图为累计值。本图所用的数据库见 <http://www.bio.tcu.edu/drenner/bib.html> (引自 Drenner and Hambright 2002)

Fig.8-2 (A) Number of published scientific articles concerning the effects of fish in lake ecosystems. (B) Inset shows cumulative summary. The database used for this figure can be found at <http://www.bio.tcu.edu/drenner/bib.html> (Cited from Drenner and Hambright 2002)

## 二、生物操纵的作用机制

众所周知,富营养化是指由于过量的营养盐(特别指磷和氮)输入导致浮游植物大量繁殖而使水质恶化的过程。因为过高的藻类生物量是富营养化的有害表征之一,生物操纵旨在使湖泊管理者通过放养凶猛鱼类来逆转食浮游生物鱼类对浮游植物的影响从而改善富营养化的症状(Drenner and Hambright 2002)。

Drenner 和 Hambright (2002)在分析了大量已有研究的基础上,归纳出人们认为凶猛鱼类放养可降低藻类生物量的理由如下:①凶猛鱼类捕食剧烈降低食浮游动物鱼类(尤其是幼鱼或体形小的鱼)的密度和生物量,或者当鱼类群落由极易被捕食(high-vulnerability)的种类组成时;②大多数食浮游动物鱼类有体积选择性,其捕食压力的降低通常导致大型浮游动物丰度的增加,而大型浮游动物比小型浮游动物对浮游植物的牧食压力更大,因此,对浮游植物的下行效应的实现可能不是浮游动物生物量的增加而是浮游动物体积的增加;③在许多湖泊中占优势的食浮游动物鱼类是底栖动物食性鱼类的幼鱼,其成鱼主要摄食底栖动物而常常导致底泥再悬浮,进而增加混浊度、减少到达底部的光照,因此,通过凶猛鱼类放养以降低这类兼性食浮游生物鱼类(facultative planktivore)能增加水生高等植物从而间接地降低浮游植物的丰度(因为大型植物能降低混浊度、从水中吸收营养及为浮游动物抵御捕食提供

避难场所), 并可能触发湖泊生态系统(甚至在高营养负荷的情况下)从混浊的浮游植物占优势的状态转变为清水的大型植物占优势的状态; ④另一种用凶猛鱼类减少浮游植物的间接方式是降低食浮游动物鱼类摄食底栖动物所引起的营养盐从底泥到水柱的输送, 虽然这些鱼类常常被划分为敞水带(pelagic)的食浮游动物鱼类, 但其中的许多种类从底栖来源的能量可占到 50% ~ 90%。

Hansson 等(1998)通过对欧洲温带湖泊中所进行的生物操纵的案例进行分析后认为, 生物操纵与其说是影响敞水区食物链从鱼类到藻类的过程, 还不如将生物操纵视为主要是诱发一些次生过程, 如沉水植物的建立, 内源负荷的降低及沉积物再悬浮的减少等。

Drenner 和 Hambright(2002)通过对上述 1900 篇文献的分析, 发现仅有 39 例研究涉凶猛鱼类对浮游植物生物量的影响, 但其中 22 例混淆有其他的操纵(如同时又减少了营养盐或移走了食浮游生物鱼类), 因此, 不能用于评估凶猛鱼类的影响; 而通过对剩下的 17 篇非混淆的(nonconfounded)研究案例的分析发现, 通过操

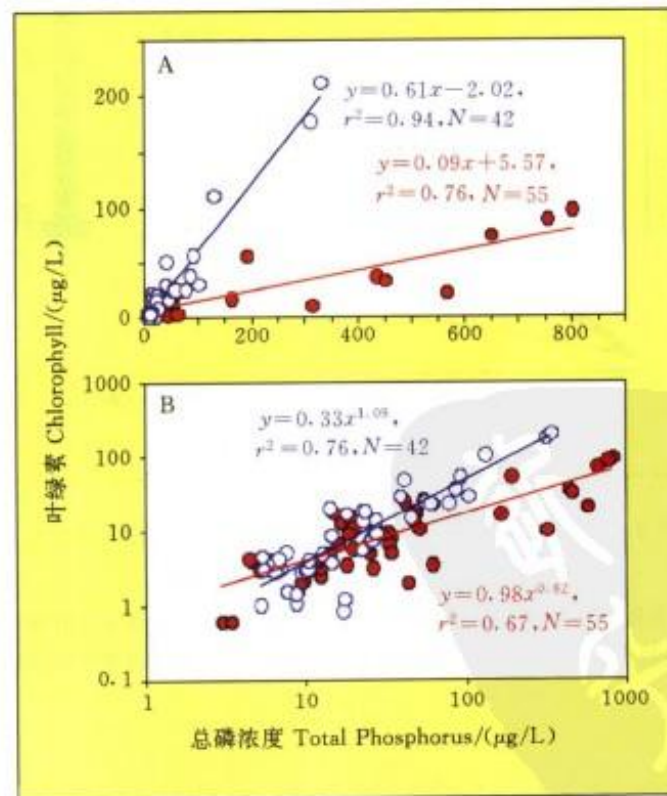


图 8-3 叶绿素与总磷的关系(引自 Drenner and Hambright 2002)

红色实心圆圈为同时有食浮游生物鱼类和凶猛鱼类的系统, 蓝色空心圆圈为仅有食浮游生物鱼类而缺乏凶猛鱼类的系统。每个点代表一个湖泊夏季的数值(限于非混淆的研究和调查)

Fig.8-3 Chlorophyll-total phosphorus relationships in systems containing planktivorous fish with (red, closed) and without (blue, open) piscivorous fish(Cited from Drenner and Hambright 2002)

Each point represents a lake-summer from nonconfounded experiments and surveys

纵凶猛鱼类使浮游植物得以减少的仅为 7 例，其余 10 例无明显证据；虽然在大多数湖泊中没有发现凶猛鱼类对浮游植物生物量的影响，但却影响了叶绿素-总磷的关系：仅含有食浮游生物鱼类的湖泊（共 44 个湖泊）中的叶绿素-总磷直线回归的斜率显著高于（达 3 倍）同时含有食浮游生物鱼类和凶猛鱼类的湖泊（共 55 个湖泊）（图 8-3）；这种影响在磷含量相对较低（如  $< 25 \mu\text{g/L}$ ）时不容易检测出来，而在总磷含量大于  $100 \mu\text{g/L}$  的情况下，两种系统中叶绿素水平差异明显。进而，他们提出了可用叶绿素-总磷直线回归的斜率作为“捕食功能”（functional piscivory）指标的假说（图 8-4），其极值（零和非常大）分别代表 3 和 4 个营养级，“捕食功能”不仅仅为凶猛鱼类密度的函数，也包括凶猛鱼类种类、相对于饵料鱼类行为等变量。

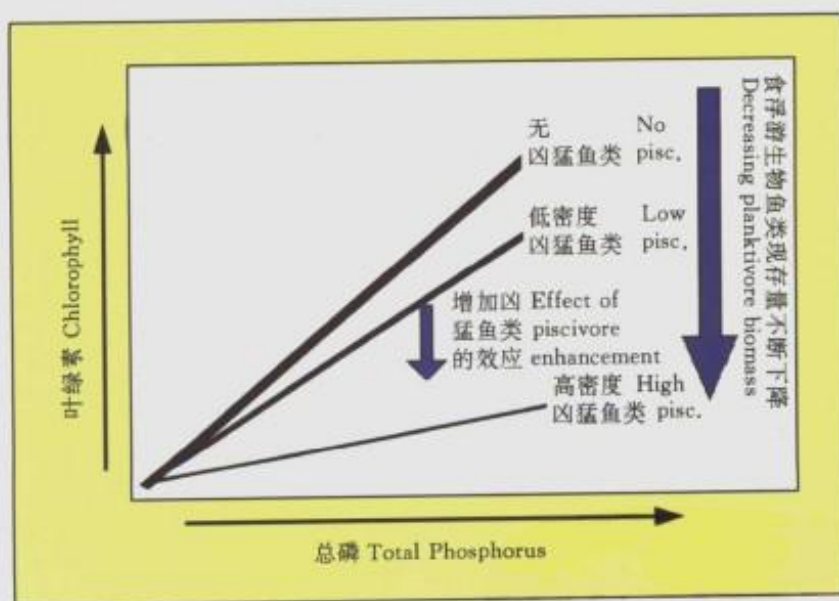


图 8-4 凶猛鱼类对湖泊中叶绿素与总磷关系的理论效应  
 （引自 Drenner and Hambright 2002）

粗线表示在有食浮游生物鱼类但无凶猛鱼类因而构成 3 个营养级系统的湖泊中的这种关系的预测值，细线表示含有大量凶猛鱼类因而构成 4 个营养级系统的湖泊，而介于粗线和细线之间的线条表示含有较低的凶猛鱼类因而更像含 3 个营养级系统的湖泊

Fig.8-4 Theoretical effect of piscivores on the chlorophyll-total phosphorus relationship in lakes (Cited from Drenner and Hambright 2002)

The heavy line indicates the relationship predicted in lakes that contain planktivorous fish but no piscivorous fish and therefore function as 3-trophic level systems. The thin line indicates the relation predicted in lakes that contain abundant piscivorous fish and therefore function as 4-trophic level systems. The intermediate line indicates the relationship predicted in lakes that contain low populations of piscivorous fish and therefore function more like 3-trophic level systems



需要指出的是,针对 Drenner 和 Hambright(2002)的分析(图 8-3)可能有另一种解释,即凶猛鱼类放养增加了湖泊中的磷含量(也许是由于浮游动物牧食压力的增加而加速了磷的内部循环速率),虽然并没有因此而导致浮游植物的显著增加,结果就导致叶绿素-总磷直线回归斜率的下降。不然,如何解释在大多数湖泊中没有发现凶猛鱼类对浮游植物生物量的影响,而凶猛鱼类却明显降低了叶绿素-总磷直线回归的斜率?

### 三、生物操纵的实践意义

Kitchell(1992)认为,以增加凶猛鱼类放养为手段的生物操纵可能给管理者带来三方面潜在的益处:有利于休闲渔业、可能改善水质及增加公众对环境问题的意识。对那些可以直接控制营养盐负荷的湖泊,营养负荷的削减是控制藻类水华的直接和节俭的手段;但是,在许多情况下,存在分散的面源输入而且很难控制,或者即使点源削减后,充足的内源负荷也无法使可利用营养盐降低。对那些还无法直接控制营养负荷的富营养湖泊,生物操纵可作为一种补救手段,既为了改善渔业,也为了增加能降低有害藻类水华发生频率和规模的可能性。

尽管一些生态学家对食物网操纵能否稳定而长久地改善富营养湖泊的水质持怀疑态度,生物操纵已被运用到许多北美和欧洲的湖泊,其方式是通过凶猛鱼类的放养(添加到以前无凶猛鱼类的水体或补充已有的凶猛鱼类群落)或通过人为地毒杀或捕捞的方式完全除去食浮游生物鱼类(Drenner and Hambright 1999, 2002)。生物操纵已成为一种改善湖泊和水库水质的日常技术(Hansson et al. 1998, Drenner and Hambright 1999)。

Hansson 等(1998)认为,生物操纵不仅可行,而且较便宜,是对富营养湖泊进行管理的一种有吸引力的方式,特别适用于作为营养负荷削减后的后续手段。

从生态学观点来看,除了用鱼藤酮(rotenone)来毒杀鱼外,生物操纵是一种对环境十分小心的方法,而且它几乎不需要额外的能量去作用,因为太阳能是其主要的驱动力量(Kasprzak 1995)。

### 四、生物操纵的适用原则及局限性

Hansson 等(1998)提出了以下生物操纵的适用原则:①生物操纵必须有力度,需将食浮游生物鱼类的现存量至少减少 75%;②需大幅减少底栖鱼类;③需减少幼鱼的增殖;④需改善沉水植物群落;⑤磷浓度需低于 100 $\mu\text{g}/\text{L}$ ;⑥需要公众参与。

下列因子(单独或联合作用)常常导致操纵了凶猛鱼类却不能有效控制浮游植物(Gophen 1990, Drenner and Hambright 2002):

(1) 营养级串联效应的假设过于简单, 因为自然群落不是由简单的线性食物链组成, 每个级别的食物所含有的种类都有阻止消费者的各种各样的形态、行为和化学防御, 而且对捕食者来说的嗜好性 (preference) 和易被伤害性 (vulnerability) 也不同, 以至使凶猛鱼类对浮游植物的影响效果变得不明显。譬如, 因凶猛鱼类的捕食受口裂的限制而只能捕食体宽小于其口裂的饵料鱼类, 体形宽大的饵料鱼类不易被捕食, 这样, 凶猛鱼类的高捕食压力并不显著地减少食浮游动物鱼类的密度, 却能导致食浮游动物食性鱼类群落从小型的易被捕食的个体向大型的不易被捕食的个体转变。

(2) 除鱼类外, 还有许多相对较大的食浮游动物的无脊椎动物捕食者如幽蚊幼虫、小虾及大型枝角类 (*Leptodora* 和 *Polyphemus*) 能造成浮游动物较高的死亡率, 而食浮游动物鱼类的存在一般也将抑制无脊椎动物捕食者或限制它们的生境, 使它们无法有效控制浮游动物群落。当食浮游动物鱼类被凶猛鱼类所抑制时, 这些无脊椎动物捕食者将增加而抑制牧食性浮游动物。

(3) 许多食浮游动物鱼类实际上是广食性, 其食物不仅有鱼类, 还包括无脊椎动物。如大口黑鲈、狗鱼、鲈等的个体发育中, 食性从幼鱼阶段的食浮游动物和底栖动物转变为成鱼阶段的专食鱼类。因此, 湖泊中添加凶猛鱼类可能会导致对浮游动物捕食压力的增大, 特别是在繁殖率很高的年份。

(4) 小型浮游动物不易被靠视觉捕食的食浮游动物鱼类所定位, 逃避能力强的浮游动物如桡足类能躲过鱼类的捕食。浮游动物还通过垂直迁移在白天躲藏在黑暗的深水层以逃避靠视觉捕食的鱼类, 而晚上则返回表层摄食。

(5) 浮游植物也有减轻牧食效果的形态和化学防御机制。大型的丝状和形成群体的藻类不能有效地被滤食性浮游动物所摄食, 在一些情况下, 牧食性浮游动物的增加导致大型的不可食 (inedible) 藻类密度的增加; 有些浮游植物 (包括在富营养湖泊中分布最广及引起问题最大的有害藻类——蓝藻) 对牧食性浮游动物有毒害作用。也就是说, 即使通过凶猛鱼类对食浮游动物鱼类的串联效应增加了浮游动物, 牧食作用的增强能导致各种浮游植物相对丰度的变化, 譬如像大型蓝藻这样的不可食藻类丰度的增加补偿了可食性 (edible) 浮游植物的减少。

Kasprzak (1995) 也归纳了如下导致生物操纵失败的原因:

- (1) 创建和稳定一个强大的凶猛鱼类种群困难而耗时;
- (2) 食浮游生物鱼类的种群有时难以控制及有重建高密度种群的趋势;
- (3) 除了毒杀鱼类群落外, 由人为地移去食浮游动物鱼类或引入凶猛鱼类导致的食物网波动有时不足以引起强烈的反应;
- (4) 食浮游生物鱼类被移出的程度显著地依赖于鱼类群落的种类和体积结构;
- (5) 蚤属 (*Daphnia*) 种类的种群难以稳定, 一方面它们受到食浮游生物鱼类的威胁, 另一方面, 它们还遭遇过度生物操纵 (over-biomanipulation) 导致的食物短

缺；

(6) 上行效应和下行效应有时难以分离；

(7) 食物网内的耦合遭到强烈的衰减、随机的扰动及被季节变化所影响；

(8) 由于有机体的非常不同的周转时间，一个新的稳定的平衡可能需数年的发展；

(9) 浮游植物常常作为一个均一的类群来处理，其中的差异仅仅考虑了它们对摄食悬浮物的浮游动物的营养价值的差异；

(10) 随着摄食压力的增大，浮游植物群落将会发展一些防御机制，如不可食性(non-ingestible)、不可消化性(undigestible)等；

(11) 随着磷浓度的升高，生物操纵成功的机会下降；

(12) 很少考虑原生动物和细菌的作用。

Kasprzak(1995)认为，为了让生物操纵不失为一个有用的湖泊管理的概念，惟一的出路必须将营养负荷和生物操纵的概念整合起来，将间接机制(indirect mechanism)融入其中。

关于生物操纵能否有效控制浮游植物，争议的两个关键问题是：①生物操纵的效果是否与湖泊的营养水平有关？②大型浮游动物(枝角类)是否能控制形成水华的丝状或群体蓝藻？

生物操纵的效果与湖泊营养水平的关系：

关于这一点，有十分不同的看法。McQueen等(1986)、Vanni等(1990)，及Lafontaine和McQueen(1991)认为下行效应可能在贫营养系统比在富营养系统中更强，主要有两点理由：①营养水平的增加诱发鱼类群落结构向高“凶猛鱼类/食浮游生物鱼类”比变化(Persson et al. 1988)，因此导致较多的浮游动物和较少的浮游植物；②较高的营养水平导致浮游植物群落向不可食(inedible)的种类演替(McQueen 1990)。而DeMelo等(1992)通过对1961~1989年间发表的44个独立的食物网操纵的结果的分析认为这一现象并不存在。

Jeppesen等(1991)提出湖内磷含量 $100\mu\text{g/L}$ 以下是浅水湖泊生物操纵有望取得长期效果的临界浓度。类似地，Hansson等(1998)根据Vollenweider(1968)的经验模型，建议在进行生物操纵前，应将湖泊的磷浓度降低到 $100\mu\text{g/L}$ 以下(对浅水型温带湖泊)或更低(对深水湖泊)。Benndorf(1995)提出，当外源负荷大约为 $0.6\sim 0.8\text{g}/(\text{m}^2\cdot\text{a})$ 时，生物操纵可望降低湖内(in-lake)磷浓度，从而增加浮游植物的磷限制。

Benndorf等(2002)认为生物操纵的成败依赖于湖泊的营养水平：生物操纵在轻微富营养化或中营养型的深水湖泊中容易成功；而在富营养-超富营养的深水湖泊或贫营养-超贫营养湖泊中难以成功，因为通过生物操纵虽有可能导致可利用磷的降低，但不足以改变表水层的(epilimnetic)磷含量而启动有效的对浮游植物的上行控制(磷限制)。Drenner和Hambright(2002)通过分析凶猛鱼类操纵对叶绿素-

总磷的回归关系的影响也认为在贫营养湖泊中很难有机会检测到凶猛鱼类的下行效应,不同的是,他们认为在富营养湖泊中有更多的机会可检测到凶猛鱼类的效应。此外,在贫营养-超贫营养湖泊中磷如此之低,以至从湖泊管理意义上来说没有需要进行下行控制(Benndorf et al. 2002, Drenner and Hambright 2002)。

Gliwicz(1990a)将湖泊营养水平与浮游植物、浮游动物在不同营养水平湖泊中的分布模式相互关联起来考虑,认为在富营养湖泊中,浮游动物很难控制浮游植物。他基于 Sommer 等(1986)对许多不同营养水平的分层的温带湖泊的研究数据的分析认为,在贫营养湖泊中由低营养水平引起的藻类种群的低繁殖率可能很容易被浮游动物的牧食产生的死亡所平衡或抑制,在持久的低营养状态下,浮游植物由那些易被在贫营养湖泊中占优势的大型浮游动物所牧食的小型种类组成,其结果是浮游植物生物量在整个夏天都保持很低;而在富营养湖泊中,牧食性浮游动物仅仅在以易被牧食的小型藻类(nanoplankton)为主的生长季节的初期能有效降低浮游植物,这个所谓的“春季清水期 spring clear water phase”(Lampert 1978)只是短暂的现象,甚至在许多富营养湖泊中都难以观察得到,紧接着随着初夏的来临,浮游植物现存量逐渐增加以至在高度富营养化湖泊中形成令人厌恶的水华。

大型浮游动物(枝角类)是否能控制形成水华的丝状或群体蓝藻?

一般来说,虽然小型浮游动物偶尔也能降低整个藻类的生物量,但通常能显著降低叶绿素含量的浮游动物只有大型的枝角类,特别是蚤属 *Daphnia* (Brooks and Dodson 1965, Pace 1984)。但是,关于 *Daphnia* 能否控制形成水华的丝状或群体蓝藻,则存在较大的争议:

持肯定态度的学者指出,在某些富营养湖泊中,随着滤食性鱼类的死亡或被移去,出现滤食性浮游动物密度的增加及蓝藻密度的同步下降的现象(de Bernardi and Giussani 1990)。譬如,在意大利的一个小型富营养湖泊, Lago di Annone, 在早春季节出现的微囊藻种群,随着鱼类的死亡及密集的 *Daphnia* 种群的发展而出现迅速的下降(de Bernardi and Giussani 1978)。在围隔实验中,也有类似现象的发生(Andersson et al. 1978),或发现蓝藻密度与枝角类(*Daphnia* + 网纹蚤 *Ceriodaphnia*)存在相逆的双曲线关系(Lynch and Shapiro 1981, de Bernardi et al. 1982)。

持否定态度的学者指出,在一些高度富营养水体,浮游动物的牧食往往仅能降低可食性浮游植物的现存量,而不能降低整个浮游植物的现存量(Benndorf 1995, Böing et al. 1998)。大量的研究表明,大型蓝藻群体对 *Daphnia* 来说常常是不可食的(Arnold 1971, Schindler 1971)或者大型蓝藻群体的存在严重降低 *Daphnia* 的生长(Gliwicz 1990a, Gliwicz and Lampert 1990)。

Gliwicz(1990a)认为,在富营养湖泊或在施肥的围隔中,在夏季浮游植物增长期,有两个主要原因导致浮游动物不能有效控制藻类种群:①“下层(undergrowth)”的小型可食性藻类很快被大型或丝状的“冠层状(canopy)”种类所取代,后者因为



能抵抗浮游动物的牧食,从而在浮游动物的牧食压力下能建立致密的种群(Gliwicz 1975, Porter 1977);②大型的滤食性种类数量下降或被控制藻类效率低(因其滤食率较低、食谱较窄)的小型种类所取代。

另一种情况是,在一些富营养水体, *Daphnia* 能与蓝藻水华共存,但不能控制蓝藻水华。如在武汉东湖的 1980~1983 年间,每年夏季都有相当数量的隆线蚤 *Daphnia carinata* (最高达 65 个/L),但是,每年夏季蓝藻水华仍大量爆发,蓝藻(微囊藻 *Microcystis* + 鱼腥藻 *Anabaena* + 颤藻 *Oscillatoria*)生物量(湿重)最高的月份在 I 站超过 50mg/L,在 II 站接近 50mg/L(黄祥飞 1990,王建 1990, Xie and Liu 2001)。

长期以来,丝状蓝藻与其说是浮游动物的充分的食物来源因而能被浮游动物有效控制或者还不如说它们是干扰源因而是浮游植物中不可食部分的疑问一直没有一个定论(Gliwicz 1990a)。肠含物分析显示,大型 *Daphnia* 能摄取长达数百微米的丝状蓝藻(Bogatova 1965, Infante 1973, Holm and Shapiro 1984, Dawidowicz 1990),另一方面,实验研究也显示 *Daphnia* 能消费相当的丝状蓝藻(Sorokin 1968, Lynch 1980, Holm et al. 1983, Knisely and Geller 1986, Dawidowicz et al. 1988, Fulton 1988)。

造成关于丝状蓝藻对牧食性浮游动物的营养价值及大型 *Daphnia* 在自然环境中能否有效控制丝状蓝藻的密度的看法相互矛盾的主要原因有:①有些蓝藻的菌株可能对 *Daphnia* 有毒;②在各种野外和室内条件下,蓝藻的群体大小、丝状体形状及生理状况可能不同;③在各种野外和室内条件下, *Daphnia* 所经历的蓝藻菌丝或大型群体的浓度可能不同(Gliwicz 1990a)。关于③已有的研究表明,群体或丝状蓝藻对浮游动物的影响不仅与蓝藻的浓度有关,而且与其他可食性藻类的浓度也有密切关系。

用含丝状蓝藻(颤藻 *Oscillatoria*、鞘丝藻 *Lyngbya*、束丝藻 *Aphanizomenon*)的湖水饲养大型蚤 *Daphnia magna* 的实验研究表明,当丝状蓝藻浓度低时, *D. magna* 的繁殖不受影响,而随着丝状蓝藻浓度的增高, *D. magna* 的繁殖率显著下降,最后在丝状蓝藻菌丝体浓度达 80 000 个/ml 时 *D. magna* 停止繁殖(Dawidowicz et al. 1988)。Gliwicz(1990b)的实验研究表明,丝状蓝藻(水华束丝藻 *Aphanizomenon flos-aquae*)的存在阻碍 4 种 *Daphnia*(僧帽蚤 *D. cucullata*、透明蚤 *D. hyalina*、*D. pulicaria* 和大型蚤 *D. magna*)对绿藻类的珊藻 *Scenedesmus*(碳浓度 0.5mg/L)的摄食,束丝藻对 *Daphnia* 体长生长率的影响随着束丝藻菌丝体浓度(540~67 000 个/ml 或碳浓度 0.2~50mg/L)的增高而加重,在高浓度时 *Daphnia* 体长生长率为负值,而且,体型较大的种类(*D. magna*、*D. pulicaria*)较体型较小的种类(*D. hyalina*、*D. cucullata*)受影响更重,表现在体型较大的种类仅需较低临界浓度的束丝藻便停止生长。这同时表明丝状蓝藻的增加选择性地有利于小型浮游动物,也为选择性捕食导致夏季浮游动物从大型种类转变为小型种类占优势的学说提供了另一种解释(Gliwicz 1977)。丝状蓝藻对

*Daphnia* 的负面影响主要是严重地妨碍 *Daphnia* 的滤食过程, 因为 *Daphnia* 被迫不停地清除其食物凹槽 (food groove) (Lefevre 1950, Burns 1968a, Gliwicz 1980)。不光束丝藻, 另一些丝状蓝藻如鞘丝藻和鱼腥藻 (Arnold 1971, Webster and Peters 1978, Gliwicz and Siedlar 1980) 甚至大型的甲藻如角甲藻 *Ceratium* (Xie et al. 1998) 对 *Daphnia* 的滤食过程也有同样的妨碍效应。这样, 被 *Daphnia* 已经收集到的食物最终又因其后腹部 (postabdominal) 清除不可食藻类的排斥行为而丢掉, 这将导致摄食率的下降和能量消耗的增加, 这种效应在耗能大的高温季节将会更为放大 (Gliwicz 1990a, Voigt and Hülsmann 2001)。

与丝状蓝藻对浮游动物影响的研究相比, 关于形成群体的微囊藻对浮游动物影响的研究则要少得多。Chen 和 Xie (2003) 报道, 当用培养的斜生栅藻 (*Scenedesmus obliquus*) (浓度: 1mg/L) 和采自鱼池的群体大小为 64 ~ 112 $\mu$ m (用浮游生物网过滤) 的铜绿微囊藻 (*Microcystis aeruginosa*) (浓度: 0、10、50、100mg/L) 的混合物来饲养隆线蚤 *Daphnia carinata* 时, *D. carinata* 的种群增长率在铜绿微囊藻浓度为 10mg/L 时最大, 而当铜绿微囊藻浓度增加到 50mg/L 和 100mg/L 时则显著降低 (与 0 和 10mg/L 相比), 而对其他 3 种小型枝角类 (微型裸腹蚤 *Moina micrura*、短尾秀体蚤 *Diaphanosoma brachyurum* 和角突网纹蚤 *Ceriodaphnia cornuta*) 产生负面影响的临界浓度均为 10mg/L, 这与 Gliwicz (1990b) 关于丝状蓝藻对 4 种不同体型大小的 *Daphnia* 的体长生长速率的影响结果正好相反。当然, Chen 和 Xie (2003) 的实验并未涉及 > 112 $\mu$ m 的微囊藻的群体。Chen 和 Xie (2003) 发现, 固定 64 ~ 112 $\mu$ m 的铜绿微囊藻浓度 (50mg/L), 当添加的斜生栅藻的浓度从 0.1mg/L 增加到 5mg/L 时, 隆线蚤和其他 3 种枝角类的种群增长率均显著增加, 即可食性藻类的增加可降低群体微囊藻对枝角类的负面影响。

## 五、对生物操纵的批评

生物操纵概念提出的初期, 人们对生物操纵在水质管理领域带来有希望的效果充满着乐观的情绪, 但是, 即使在最早期的论文中, 关于通过生物操纵来改善水质存在的一些典型问题 (如蓝藻控制、长期稳定性) 也是很明显的, 事情并不像当初想像的那样简单, 常常是喜忧参半, 既有成功也有失败 (Kasprzak 1995)。食物网操纵的成功率平均大约只有 60% (Hansson et al. 1998, Drenner and Hambright 1999, Mehner et al. 2002)。生物操纵的失败可能由于每个下行效应总伴随着一个相反的上行效应, 从而形成了一个由多样的结构及难以控制的非线性的过程构成的复杂的系统 (Miller and Kerfoot 1987, Kasprzak 1995) 或上行和下行效应常常难以分离 (McQueen 1990)。

后来人们开始认识到, 为了解决复杂而昂贵的富营养化问题而提出的生物操纵即不简单, 也不便宜, 相反, 生物操纵实验带给整个生态系统非常复杂的扰动, 远远还不能称之为水质管理的一种日常的方法; 如果我们不将生物操纵当成黑箱

“black box”去处理,就必须由一群有良好的实验室装置及野外采集工具装备的有经验的科学界去精心地一步一步地去实施,而且再度贫营养化(re-oligotrophication)过程可以需要数年(特别在高度富营养化的出现分层的湖泊),故需要较长时期的努力,也就需要相应的耗费;因此,生物操纵再也不能认为是湖泊恢复的一种便宜的办法(Kasprzak 1995)。

Wetzel(2000)对生物操纵进行了强烈的批评。他认为通过所谓的“生物操纵”对藻类组成及生物量分布的改变不能称之为“富营养化的生物控制”,尽管有些人认为如此(如 Carpenter et al. 1995, Hansson et al. 1998),他对“生物操纵”有效性提出了强烈的质疑,其理由是:①这种对较高营养级生物摄食模式的操纵对富营养化控制来说,仅仅具有短期的治疗性价值,因为营养盐(特别是磷)只是从湖泊的一个营养库暂时地转移到了另一个营养库,而这些营养盐的一部分肯定将再循环及被后续的光合生产再利用;②浮游植物及相伴的敞水区微生物的补偿能力是成倍增加的、多样的和快速反应的,在维持潜在生产力可持续的营养盐条件下,对生态系统如此简单的扰动将不会长时间持续下去;③大量研究表明,大型浮游动物的牧食可暂时性地导致藻类生物量的下降,却常常导致超微藻(在微型生物环中有更快的生长和循环速率)和不能被浮游动物有效牧食的蓝藻水华的急速增加。他认为,伴随将来更精细的监控和调控计划,这种“生物操纵”将会是一种有用(虽然昂贵)的使富营养化的效果最小化的治疗手段,但它并不是解决或控制富营养化。

对生物操纵的有效性持怀疑或否定态度的大多数学者都认为浮游动物无法有效而持久地控制大型藻类,特别是那些形成水华的丝状或群体蓝藻,而在夏季,这些大型蓝藻却常常在富营养-超富营养湖泊中形成严重的表面水华。

可能考虑到蓝藻和 *Daphnia* 在自然环境中复杂的相互关系及 *Daphnia* 无法有效控制丝状和群体蓝藻的致命弱点, Gliwicz(1990a)对生物操纵提出了更窄的适用条件:如果大型的 *Daphnia* 在季节的初始密度很高并保持不受食浮游生物鱼类的影响,就有可能在蓝藻达到影响 *Daphnia* 的临界浓度之前抑制蓝藻水华种群的建立,富营养湖泊的春季清水期正是这一现象的自然的第一步,第二步应该通过阻止鱼类向远岸(offshore)方向转移或防止当年幼鱼(young-fish-of-the-year)孵化的方式来将高密度的 *Daphnia* 维持到夏末;这样,还是存在将富营养湖泊的清水期延长数月的可能性的。

但是,正是高度富营养的湖泊恰恰更需要控制过量繁殖的藻类特别是水华蓝藻,而在那些本来营养水平就(较)低的湖泊中浮游植物的量已经较低,比起富营养湖泊中需要控制藻类的需求自然也低得多。因此,生物操纵不能仅仅是“锦上添花”,还需起到“雪中送炭”之作用。

## 六、非经典生物操纵的提出及其原理

基于①世界各地报道的大多数生物操纵的失败(DeMelo et al. 1992)及大量的浮游动物无法有效控制富营养湖泊中的蓝藻水华的事实;②在武汉东湖面积达28km<sup>2</sup>的湖区中通过控制凶猛鱼类及放养滤食性鱼类完全消除蓝藻水华达16年之久的成功实践;③在东湖利用原位围隔进行的一系列的用鲢、鳙控制蓝藻水华的实验研究的结果,刘建康和谢平(1999)与Xie和Liu(2001)提出了通过控制凶猛鱼类及放养食浮游生物的滤食性鱼类(鲢、鳙)来直接牧食蓝藻水华的生物操纵,并称之为非经典的生物操纵(non-traditional biomanipulation)(图8-5),而将在北美和欧洲广泛采用的通过放养凶猛鱼类或通过直接捕杀或毒杀的方式来控制食浮游生物鱼类,借此壮大浮游动物种群来遏制藻类的生物操纵称为经典的生物操纵(traditional biomanipulation)(图8-6)。值得注意的是,非经典生物操纵所依靠的放养对象,正好是经典生物操纵论者要求捕除或毒杀的对象!Xie和Liu(2001)认为,经典的生物操纵在那些营养盐富集不多、藻类由小型种类组成的湖泊中也许有效,而在那些藻类趋向大型、有时浮游动物又为小型的超富营养湖泊中则可能难以奏效。

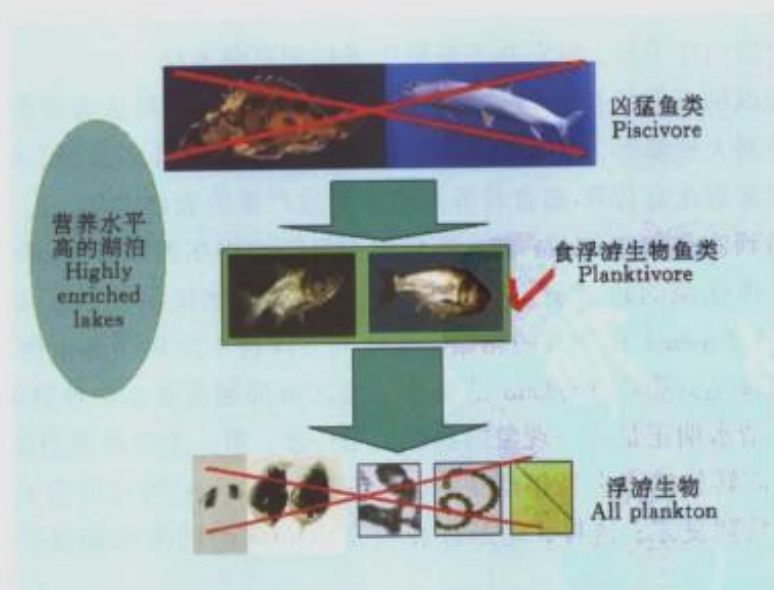


图8-5 利用滤食性鲢、鳙控制蓝藻水华的非经典生物操纵理论的示意图  
(引自 Xie and Liu 2001)

Fig.8-5 Conceptual diagram of the non-traditional biomanipulation by using filter-feeding silver and bighead carp to counteract cyanobacteria blooms(Cited from Xie and Liu 2001)

Xie和Liu(2001)将非经典生物操纵的核心目标定位在控制蓝藻水华,因为蓝藻水华的控制具有重要的实践意义:众所周知,蓝藻水华是发生范围最广、引起问题最大的淡水藻类水华,是水体富营养化的重要表征之一(图8-7);由于蓝藻水华在



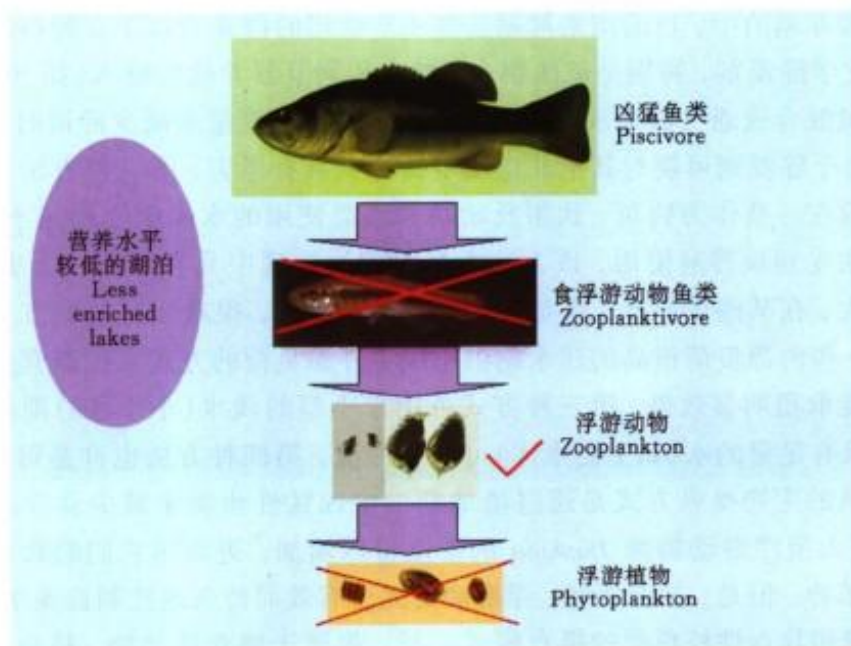


图 8-6 控制藻类水华的经典生物操纵理论的示意图(引自 Xie and Liu 2001)

Fig.8-6 Conceptual diagram of traditional biomanipulation for the control of algal blooms(Cited from Xie and Liu 2001)

水体表面的大量堆积及能产生藻毒素，而危及水质、渔业资源、动物及人类的健康，并严重影响旅游水体的水上运动及景观价值(Codd 1995, Dawson 1998, Carmichael 2001, Paerl et al. 2001, Landsberg 2002); 蓝藻水华所产生的毒素被认为与人类的肝癌及死亡有关(Yu 1995, Pouria et al. 1998)。



图 8-7 滇池(上图,摄于 2002 年 5 月 20 日)和太湖(下图,摄于 2002 年 8 月 20 日)的蓝藻水华

Fig. 8-7 Surface blooms of cyanobacteria in the Dianchi Lake (upper,the photos were taken on May 20,2002) and the Taihu Lake (lower,the photos were taken on August 20, 2002)

在富营养湖泊中,目前用来抑制蓝藻水华常用的措施有以下几种(Paerl et al. 2001):①化学除藻剂,特别是硫酸铜;②减少和调节营养盐的输入(如 N:P 比);③通过机械混合或通气破坏垂直分层;④增加湖水的流量来减少滞留时间;⑤生物控制。由于除藻剂可能对其他非作用生物种类具有毒害,第一种方法在较大的生态系统或在一些作为钓鱼、饮用及动物和人类使用的水体中使用是不现实的。第二种方法受到最普遍使用,该方法本身在湖泊管理中具有最长的历史;然而,它耗资巨大,在某些情况下,营养盐输入是非点源的,很难用有效的方式来取得成功;在一些内源负荷很高的浅水湖泊用减少外源负荷的方式来控制营养盐往往长时间不能取得明显效果。第三种方式可用于小型的浅水(小于 5m)湖泊生态系统中。如果有足量的水(如上游水库)可用于冲流,第四种方法也许是可行的。第五种即经典的生物操纵方式是通过增加湖泊中凶猛性鱼类来减少食浮游动物鱼类,这使得大型浮游动物像 *Daphnia* 的丰度得以增加,进而用它们的牧食压力来减少浮游植物,但是,如前所述,浮游动物无法有效而持久地控制蓝藻水华。

鲢、鳙和牧食性枝角类的摄食模式一样,都属于滤食性动物。枝角类中,除捕食性的透明薄皮蚤 *Leptodora*、大眼蚤 *Polyphemus* 和尾突蚤 *Bythotrephes* 外,其他类群其胸肢特化为滤食器官,利用构成滤器的刚毛摄食(蒋燮治和堵南山 1979)。而鲢、鳙则利用由鳃耙、鳃耙网、腭皱和鳃耙管构成的滤食器官滤食(刘焕亮等 1992, 1993)。枝角类的滤食器官的结构如图 8-8 和图 8-9 所示,鲢、鳙的滤食器官的结构如图 8-11 所示。



图 8-8 大型蚤的第三胸肢的过滤梳的扫描电镜图(棒 = 200 $\mu\text{m}$ )  
(引自 Brendelberger and Geller 1985)

Fig. 8-8 Scanning electron photo of the filter comb of thoracopod III of *Daphnia magna* (bar = 200 $\mu\text{m}$ ) (Cited from Brendelberger and Geller 1985)

枝角类不主动地选择食物,而是通过被动过滤的方式来选择食物(Brendelberger and Geller 1985)。常见枝角类的滤食器官的刚毛侧毛(setulae)间距在数微米以下(Geller and Müller 1981):①细网孔滤食者仅为 0.24 ~ 0.64 $\mu\text{m}$ , 种类有短尾



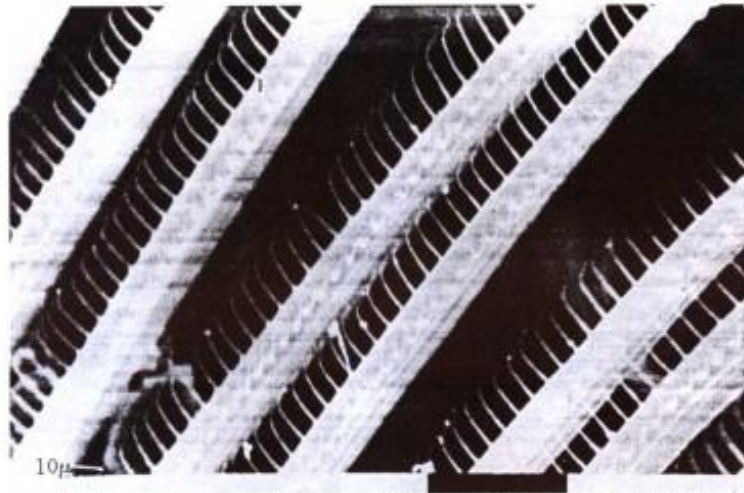


图 8-9 *Daphnia pulicaria* 的第 IV 过滤梳的刚毛和侧毛的扫描电镜图  
(棒 = 200 $\mu\text{m}$ ) (引自 Brendelberger and Geller 1985)

Fig. 8-9 Scanning electron photo of the seta and setules of the filter comb IV of *Daphnia pulicaria* (bar = 200 $\mu\text{m}$ ) (Cited from Brendelberger and Geller 1985)

秀体蚤 *Diaphanosoma brachyurum*、圆形盘肠蚤 *Chydorus sphaericus*、方形网纹蚤 *Ceriodaphnia quadrangular*、僧帽蚤 *Daphnia cucullata* 和大型蚤 *D. magna*；②中等网孔滤食者为 1.0 ~ 1.6 $\mu\text{m}$ ，种类有 *Daphnia galeata*、*D. pulicaria*、透明蚤 *D. hyalina* 和筒弧象鼻蚤 *Bosmina coregoni*；③粗网孔滤食者滤食器官仅有小部分区域小于 2 $\mu\text{m}$ ，多数在 2 ~ 4.2 $\mu\text{m}$  之间，种类有 *Holopedium gibberum* 和晶莹仙达蚤 *Sida crystallina*。枝角类滤食食物颗粒的上限从小到盘肠蚤 *Chydorus* 和象鼻蚤 *Bosmina* 的 2 ~ 5 $\mu\text{m}$ ，到大型象鼻蚤 *Daphnia magna* 的 40 $\mu\text{m}$  (Burn 1968, Neill 1975, Gliwicz 1977, Geller and Müller 1981) (图 8-10)。

枝角类所能滤食的颗粒物大小的上限随枝角类体积大小而变化 (Burns 1968b)，可能被枝角类的滤食附肢 (filtering limb) 之间的距离及外壳裂缝 (carapace crevice) 的宽度所限制 (Gliwicz 1980, Gliwicz and Siedlar 1980)。虽然 2.5 ~ 3mm 的 *Daphnia magna* 个体在个别情况可摄取近 80 $\mu\text{m}$  大小的颗粒物，但其他种类的枝角类所能滤食的颗粒物的最大值不超过 45 $\mu\text{m}$  (Burn 1968)。另一类滤食性甲壳动物——哲水蚤则既有被动滤食，也能主动抓捕个别的颗粒物 (Richman and Rogers 1969, Frost 1972, Richman et al. 1980)，因此能利用直径为 4 ~ 100 $\mu\text{m}$  大小的颗粒物 (Poulet 1973, Hall et al. 1976)。

在鲢、鳙的个体发育中，其摄食方式可划分为三个阶段：6.4 ~ 7 ~ 14mm 为吞食阶段，15 ~ 29mm 为吞食向滤食转化阶段，30mm 以上为滤食阶段 (刘焕亮等 1992, 1993)。在滤食阶段的鲢、鳙以浮游植物、浮游动物及碎屑等微型食物为食，这一阶段的适口食物规格主要取决于鳃耙间距和侧突间距 (图 8-9)：全长 30mm 以上鲢的鳃耙间距为 8 ~ 20 $\mu\text{m}$ ，侧突间距为 15 ~ 33 $\mu\text{m}$ ，因此，可滤取的最小食物规格为 8 ~ 20 $\mu\text{m}$  × 15 ~ 33 $\mu\text{m}$ ；全长 30mm 以上鳙的鳃耙间距为 23.4 ~ 72.0 $\mu\text{m}$ ，侧突

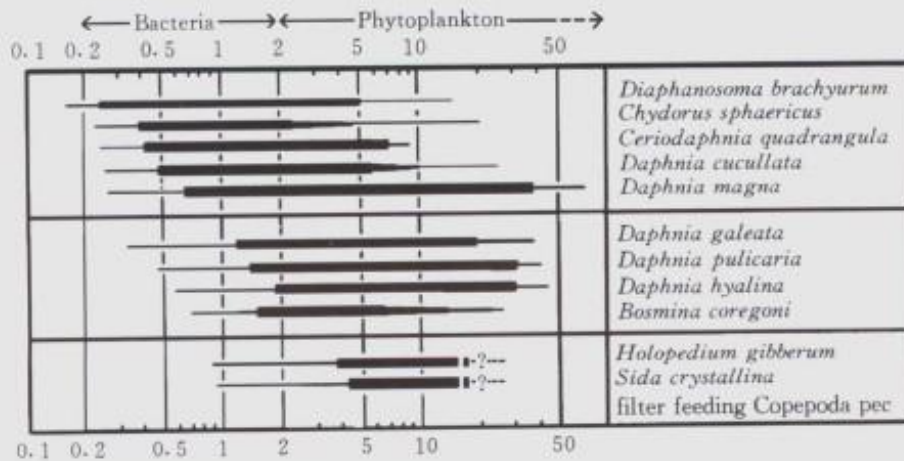


图 8-10 七种枝角类成体相对于食物大小的食谱范围：滤食效率高的范围用厚柱表示，在食谱二端滤食效率可能下降的过渡范围用细柱表示。种类按过滤网孔增加的序列排列(引自 Geller and Müller 1981)

Fig. 8-10 The food niches of adult animals in eleven cladoceran species as related to food size: the ranges of high filtering efficiency are indicated by thick bars, the transitional ranges of probably decreasing filtering efficiency at both ends of the species' food size spectra are shown by thin bars. The species are arranged in a series of increasing filter mesh-sizes (Cited from Geller and Müller 1981)

间距为  $29.8 \sim 55.8 \mu\text{m}$ ，因此，可滤取的最小食物规格为  $23.4 \sim 72.0 \mu\text{m} \times 29.8 \sim 55.8 \mu\text{m}$  (刘焕亮等 1992, 1993)。由于鳙的鳃耙间距等比鲢大，因此，实际滤食的食物规格比鲢大，譬如，Cremer 和 Smitherman (1980) 的肠含物分析表明，鳙滤食的颗粒物(浮游植物、浮游动物和碎屑)的大小范围为  $17 \sim 3000 \mu\text{m}$  (其中大部分浮游植物为  $50 \sim 100 \mu\text{m}$ )，鲢滤食的颗粒物(微型和大型浮游植物及碎屑)的大小范围为  $8 \sim 100 \mu\text{m}$  (其中大部分浮游植物为  $17 \sim 50 \mu\text{m}$ )。但是，另一方面因鲢、鳙口腔中被较长鳃耙所占据，影响了吞食更大型的食物(图 8-11)。



鲢 (Silver carp)

鳙 (Bighead carp)

图 8-11 鲢、鳙鳃耙的部分示意图, m: 鳃耙孔(过滤网眼)(引自 Spataru et al. 1983)

Fig. 8-11 Portions of the gill rakers of silver carp and bighead carp, m: inter-gill rakers space (filtering meshes) (Cited from Spataru et al. 1983)

综上所述，枝角类与鲢、鳙所摄食的浮游植物大小有很大差异：枝角类一般



只能滤取  $40\mu\text{m}$  以下的较小的浮游植物，而鲢、鳙则能滤食  $10\mu\text{m}$  至数个毫米的浮游植物(或群体)。而有些水华蓝藻(如微囊藻)能形成肉眼可见的达到数毫米的群体。而鲢、鳙由于有较大的鳃孔(相对与枝角类的滤食器官而言)，可有效地摄取形成水华的群体蓝藻，虽然一般不能有效降低  $10\sim 20\mu\text{m}$  以下的小型浮游植物(图 8-12)。这也就是说，在蓝藻水华爆发的富营养湖泊中，滤食性鱼类-鲢、鳙的大量存在虽然抑制浮游动物的发展，但能有效地控制大型蓝藻，从此种意义上看，鲢、鳙扮演着食大型有害蓝藻的超大型浮游动物的角色，即可称之为大型蓝藻的超级杀手！为使非经典的生物操纵具有明显的控制蓝藻的效果，鲢、鳙的摄食所消化利用的蓝藻量需高于蓝藻的增殖速率，其中，鲢、鳙对蓝藻的摄食利用率与蓝藻的种类组成和生理状况、鲢、鳙自身的发育阶段、其他可利用食物(如浮游动物)的相对丰度、水温等有密切关系，而蓝藻的增殖速率与光照、水温及水体的营养水平等有密切关系。每个水体都需寻找一个合适的能有效控制蓝藻水华的鲢、鳙生物量的临界阈值，如这一阈值在武汉东湖为  $50\text{g}/\text{m}^3$ ，即“一吨水一两鱼”(刘建康和谢平 1999, Xie and Liu 2001)。

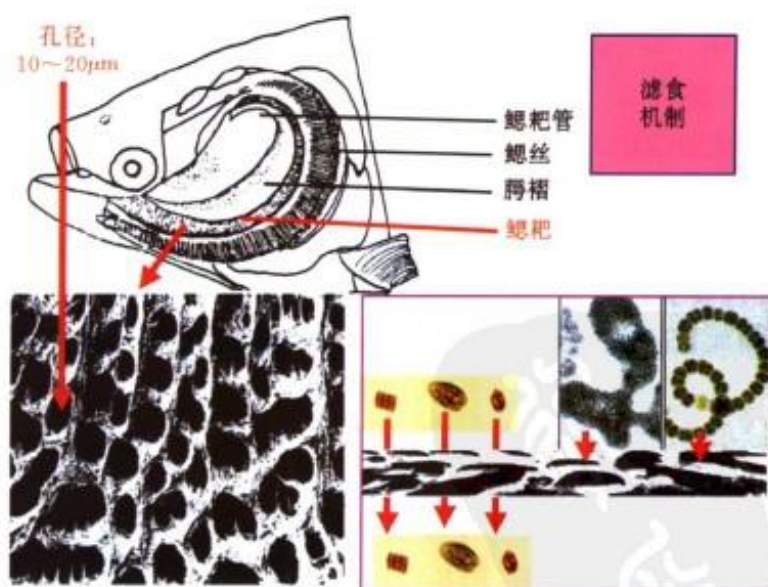


图 8-12 鲢的滤食器官及滤食藻类的示意图。小于鳃孔的藻类将漏掉，大于鳃孔的藻类如群体蓝藻将被截住，而被送进消化管  
 Fig.8-12 Diagram of the filtering apparatus of silver carp and the filtering process on algae. Algae smaller than the mesh size will pass through the gill rakers, whereas the algae (e.g., the colony-forming cyanobacteria) larger than the mesh size of the gill rakers will be retained and transported into the intestinal canals

与经典生物操纵相比，非经典生物操纵具有如下优点：

(1) 具有持久性。利用经典生物操纵来依靠浮游动物(主要是大型枝角类)不仅无法控制水华蓝藻，就是对控制可食性藻类来说，也存在无法长期稳定地发挥作用的致命弱点，这是因为枝角类的生命周期短(夏季一般都在 1~2 月以内)、种

群更替快且无法控制及食谱相对较窄而导致期望的控藻关键种的种群无法长期稳定。而鲢、鳙可存活数年、种群可人为调控及食谱相对较宽，种群容易长期稳定。鲢、鳙稳定而持久地控制蓝藻水华已有成功的实践：在武汉东湖近 20km<sup>2</sup> 的主体湖区，通过控制凶猛鱼类及大量投放滤食性鲢、鳙的非经典生物操纵方式，成功地清除了曾经于 1970~1984 年间在东湖表面遍布全湖的严重的蓝藻表面水华达 16 年之久(Xie and Liu 2001)。在世界上，像在如此规模的湖泊，通过经典的生物操纵成功地清除了严重的蓝藻水华达 16 年之久的绝没有报道过。可以毫不夸张地说，只有通过运用非经典的生物操纵手段才可能达到这种持久的控制蓝藻的效果。

(2) 耐藻毒素性强。野外和室内实验均证明，鲢、鳙对蓝藻毒素有较强的耐性。20 世纪 80 年代中期，将在武汉东湖采集到的水华蓝藻，经过反复冻融或部分纯化后，用腹腔注射小白鼠的方法研究其毒性，发现铜绿微囊藻(干藻)对小白鼠的半致死量 LD<sub>50</sub> 为 100~370mg/kg，水华鱼腥藻(干藻)为 235mg/kg(何家菀等 1990)。而通过对采自武汉东湖的纯度超过 95% 的铜绿微囊藻进行放射性同位素 <sup>32</sup>P 的示踪研究表明，鲢、鳙均能摄食和消化吸收铜绿微囊藻的自然群体，投喂 96 小时时，实际吸收率达 49.6%(鲢)和 34.6%(鳙)(朱蕙和邓文瑾 1983)，东湖长期研究的结果表明，鲢、鳙将这些有毒的蓝藻从东湖中彻底清除了(Xie and Liu 2001)。水族箱实验表明，用从一池塘中采集的新鲜的有毒微囊藻(*Microcystis viridis*) [MC-RR 和 MC-LR 的含量分别为 268~580μg/g 和 110~292μg/g(干藻)] 喂养鲢，鲢的日摄取量达 1202~4807μg MC-RR 和 681~2726μg MC-LR/kg(湿重)，经过 80d 的实验鲢仍能存活，而且可能鲢对较毒的 MC-LR 有较活跃的降解机制并能阻止 MC-LR 穿过肠壁。

(3) 改善湖面景观。在温带和亚热带地区出现蓝藻水华的富营养湖泊中，特别是在夏秋季，蓝藻往往在湖泊表面大量堆积，并腐烂发臭，如 20 世纪 70 年代的武汉东湖即如此(饶钦止和张宗涉 1980)。特别是对像武汉东湖这样的城市湖泊来说，蓝藻水华的大量堆积和腐烂，难看又难闻，严重损坏湖泊的观光和水上运动价值等。在武汉东湖，非经典生物操纵方式的运用成功地清除了蓝藻水华，使东湖的表面景观得到明显改善(图 8-13)。

(4) 降低营养库存。在进行经典生物操纵的湖泊，如果不大量移走凶猛鱼类(在欧美，往往只有少量的娱乐性垂钓)或仅仅只是捕杀食浮游生物鱼类的话，就如 Wetzel(2000)所批评的那样，营养盐只是从湖泊的一个营养库暂时地转移到了另一个营养库，而这些营养盐的一部分肯定将再循环及被后续的光合生产再利用。与食物链顶端的凶猛鱼类相比，非经典生物操纵所依靠的对象——鲢、鳙处于食物链的较底层，具有生长速度快且捕捞容易等特点，通过捕捞可从系统中移走大量营养盐。如在武汉东湖，主要使用由机船拖动的大拉网进行捕捞作业，对鲢、鳙这样的较上层的鱼类捕捞效果好，虽然完成一次捕捞过程大约需要 3 个星期，但一网有时可起鱼 300 多吨(Liu 1984)。实际上，在武汉东湖，每年通过鲢、



图 8-13 非经典生物操纵成功前后东湖表面景观的比较  
 上图:20 世纪 80 年代中期东湖水果湖湾表面堆积的蓝藻水华  
 (立川贤一提供照片); 下图:2001 年蓝藻水华消失后的东湖水果湖湾的景色  
 Fig. 8-13 Comparison of the sights of the Donghu Lake before and after  
 the success of non-traditional biomanipulation  
 Upper: accumulation of surface blooms of cyanobacteria in the bay of Shuiguohu area  
 in mid-1980s (photo by K.Tatsukawa). Lower: sight of the same bay of the  
 Donghu Lake after the disappearance of cyanobacterial blooms

鳙的捕捞从系统中移出了相当数量的氮磷(图 8-14)。

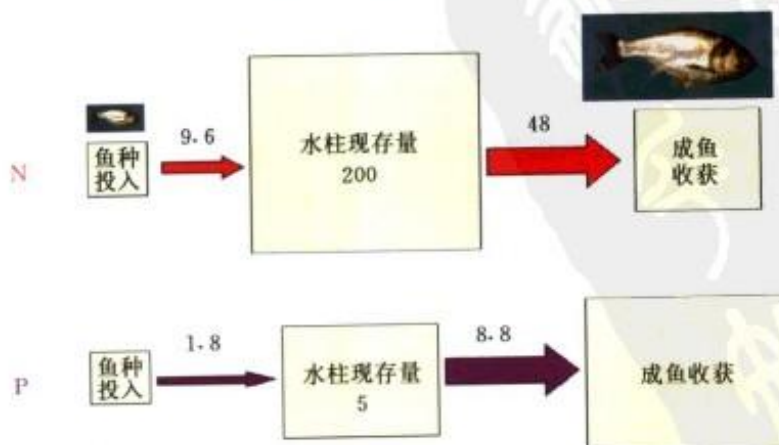


图 8-14 武汉东湖 20 世纪 90 年代末渔业氮磷年收支(单位:t)  
 Fig.8-14 Annual nitrogen and phosphorus budgets of fisheries in  
 the Donghu Lake in the late 1990s (unit: ton)



(5) 降低磷的内源负荷。武汉东湖湖水中总磷(TP)的长期变化显示, 20 世纪 80 年代初期随着蓝藻水华的不断发展, TP 达到最高值, 80 年代中期蓝藻水华消失后, TP 显著下降, 虽然与 80 年代初相比, 90 年代末磷的输入与滞留率还有轻微提高(图 8-15)。围隔实验研究的结果证实, 蓝藻水华的爆发诱导沉积物中磷的大量释放, 其机理可能是由于藻类光合作用的加强导致 pH 值的上升和(或)硝态氮( $\text{NO}_3\text{-N}$ )浓度的下降(Xie et al. 2003a, b)。也就是说, 在武汉东湖, 通过运用非经典生物操纵成功清除蓝藻水华后, 有效地降低了沉积物的内源负荷。

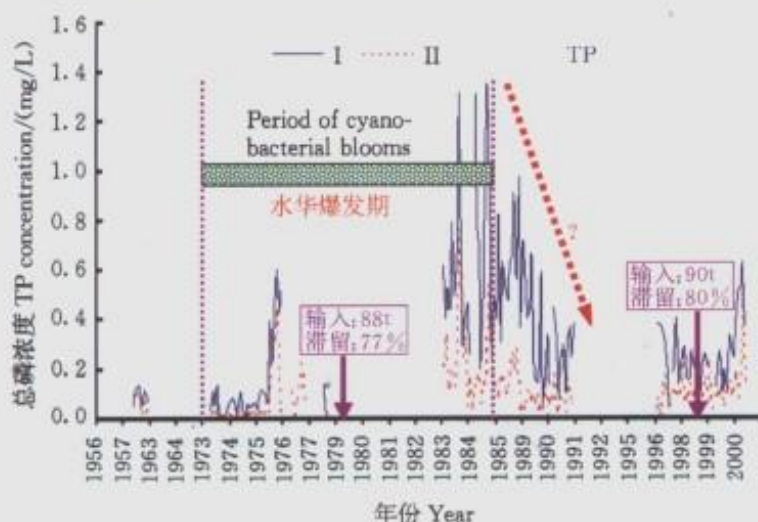


图 8-15 1957 ~ 2000 年间武汉东湖湖水中总磷的长期变化  
(修改自 Xie and Xie 2001)

Fig. 8-15 Long-term dynamics of phosphorus in the lake water of the Donghu Lake Wuhan, during 1957 - 2000 (Modified from Xie and Xie 2001)

(6) 种群可调控。鲢、鳙需在较长的河流(与长江等)中产卵才能繁殖后代, 在湖泊中无法自然产卵繁殖。因此, 在鲢、鳙非原产地的水域(封闭的湖泊和水库)中运用非经典生物操纵来控制蓝藻水华时, 如果停止鲢、鳙鱼苗的投入, 经过若干年的自然死亡或通过人为捕捞, 可彻底清除鲢、鳙。

(7) 太阳能驱动。非经典的生物操纵也几乎不需要额外的能量去作用, 因为太阳能是其主要的驱动力量。如果是在原产区使用, 相对于其他物理、化学方法来说, 对生态系统和环境是影响较小。还可以通过鱼类的收获, 提供鱼产品, 获得经济收益, 这对有消费鲢、鳙习惯的亚洲的发展中国家来说更为重要。

鲢、鳙是原产于东亚(主要是中国东部平原)的主要以浮游生物为食的滤食性鱼类, 已经广泛地被人工养殖(和其他鱼类混养)达数个世纪之久, 并自 20 世纪 60 年代以来被广泛引种到世界各地, 已经形成了一套十分成熟而且被广泛认可的繁养技术, 由于直接利用初级生产力(藻类), 产量很高, 在世界淡水渔业中占有重要地位。因此, 利用鲢、鳙来控制富营养-超富营养湖泊中的蓝藻水华及其相应的对人类健康构成巨大威胁的水华蓝藻的次生代谢产物-藻毒素这个世界性难题



有着广阔的前景。东湖的成功实践表明,这种非经典的生物操纵法可以作为控制蓝藻水华的综合措施中的一种重要的组成部分被应用,特别适合于那些暂时还无法有效地进行营养盐削减的富营养水体(常见于经济能力有限的发展中国家),也特别适合那些以游乐为主要功能的城市景观水体中蓝藻水华的控制。除武汉东湖外,在国内外其他地方也有用鲢、鳙控制湖泊中的蓝藻水华的较大规模的试验研究(图 8-16、图 8-17)。可以预见,未来的科学将会在控制富营养湖泊的蓝藻水华方面



图 8-16 滇池生物控藻示范区(引自新华网云南频道,2003-03-22 <http://www.yn.xinhua.org>)  
 左上图显示厚达 5cm 的微囊藻水华,右上图显示中国科学院水生生物研究所的科研人员正在向示范区湖水中投放鲢、鳙鱼种,用以控制蓝藻,下两图表示漂在示范区水面的鱼粪(上图引自:周重要,2001 年 12 月 13 日, <http://www.people.com.cn>; 下图由作者摄于 2002 年 5 月 26 日)。该项研究耗资 2370 万元,于 2000 年 4 月启动,建成了一 6.1km<sup>2</sup> 的示范区,共投入鲢、鳙鱼种 200 多 t。当年投放的鱼种,最大的也只有 50~100g,2003 年夏季,这些鱼都长大了,最大的已达到了 3~4kg,现在鱼的总量已达到 700 多 t,与 3 年前相比,水中蓝藻生物量下降了约 2/3,氮磷等含量也大大降低,透明度大大提高;  
 科研人员解剖这些鱼后发现,鱼的肠胃里都是蓝藻

Fig. 8-16 Field trial of the biological control of cyanobacterial blooms in Lake Dianchi  
 (Cited from Yunnan News of Xinhuanet, 2003-03-22 <http://www.yn.xinhua.org>)

The upper left shows a 5cm-thick cyanobacterial surface bloom, the upper right shows that researchers from the Institute of Hydrobiology, CAS, are releasing fingerlings of silver carp and bighead for the control of the bloom, and the lower photos indicate that a lot of feces of the fishes are floating on the surface of the water (the upper photos are from Zhongyao Zhou, Dec. 13, 2001, <http://www.people.com.cn>; the lower photos were taken by the author on May 26, 2002). This project with a budget of 2.23 millions, started from April 2000, and built a huge enclosure of 6.1km<sup>2</sup>; a total of 200 tons of silver carp and bighead fingerlings were released into the enclosure; the fingerlings at stocking were less than 100g in weight, and now they grew to a maximum size of 4kg, and the total fish biomass reached more than 700 tons; after an experimental period of three years, biomass of cyanobacteria declined to 1/3, concentrations of nitrogen and phosphorus in the water decreased greatly, whereas transparency showed great increase, and the dissection of the fish by researchers shows that intestines of the fish were filled with cyanobacteria.



图 8-17 鲢被引入新西兰以控制藻类[引自 NIWA (National Institute of Water and Atmospheric Research) 2003]([http://www.niwa.cri.nz/rc/freshwater/fishatlas/species/silver\\_carp.htm](http://www.niwa.cri.nz/rc/freshwater/fishatlas/species/silver_carp.htm))  
野外试验表明,如果有足够量的鱼类存在,鲢在大多数情况下都能控制藻类水华。上图表示,在 Hawkes 湾的一个小湖泊中,用栅栏将其一分为二,仅在左边部分放养鱼类,可控制浮游植物生长  
Fig. 8-17 Silver carp were brought to New Zealand specifically for their potential to control the growth of phytoplankton[Cited from NIWA (National Institute of Water and Atmospheric Research) 2003]([http://www.niwa.cri.nz/rc/freshwater/fishatlas/species/silver\\_carp.htm](http://www.niwa.cri.nz/rc/freshwater/fishatlas/species/silver_carp.htm))  
Field trials showed that silver carp could control phytoplankton blooms at most times if enough fish were present. Silver carp, present only to the left of the barrier, were able to control phytoplankton growth at times in this small lake in Hawkes Bay

致力于有效地建立起一种和谐的、人与自然能更好地共生的循环/可再生型的生产系统。

## 参 考 文 献

- 曹文宣. 1992. 我国的淡水鱼类资源(第三章). 刘建康, 何碧梧. 中国淡水鱼类养殖学(第3版). 北京: 科学出版社, 30-64
- 陈少莲. 1982. 东湖放养鲢、鳙鱼种的食性分析. 水库渔业, 3:21-26
- 陈少莲, 华元渝, 朱志荣, 田玲. 1989. 鲢、鳙在天然条件下的摄食强度(II)武汉东湖鲢、鳙周年摄食强度的研究. 水生生物学报, 13:114-123
- 陈宜瑜. 1998. 中国动物志, 硬骨鱼纲, 鲤形目(中卷). 北京: 科学出版社
- 董双林. 1992. 鲢、鳙鱼摄食生物学的实验研究. 博士学位论文, 青岛海洋大学
- 何家莞, 何振荣, 俞敏娟. 1990. 蓝藻有毒“水华”种类组成及其毒素的分离体纯和鉴定. 刘建康. 东湖生态学研究(一). 北京: 科学出版社, 395-403
- 湖北省水生生物研究所鱼类研究室. 1976. 长江鱼类. 北京: 科学出版社
- 黄根田, 谢平. 1996. 武汉东湖鱼类群落结构的变化及其原因的分析. 水生生物学报, 20(增刊): 38-46
- 黄祥飞. 1990. 浮游动物. 刘建康. 东湖生态学研究(一). 北京: 科学出版社, 104-128
- 蒋燮治, 堵南山. 1979. 中国动物志-节肢动物门甲壳纲淡水枝角类. 北京: 科学出版社
- 立川贤一. 1984. 利根川水系的四大家鱼——为了定居的磨难的历史. 淡水鱼, 10:59-66(日语)
- 刘焕亮, 崔和, 李立萍, 孙长铭, 朱文慧. 1992. 鳙滤食器官胚后发育生物学的研究. 大连水产学院学报, 7:1-9
- 刘焕亮, 李梦河, 李立萍, 朱文慧. 1992. 鲢滤食器官胚后发育生物学的研究. 大连水产学院学报, 8:1-17
- 刘建康, 谢平. 1999. 揭开武汉东湖蓝藻水华消失之谜. 长江流域资源与环境, 3:312-319
- 李琪, 李德尚, 熊邦喜, 岳茂国, 张辉. 1993. 放养鲢鱼(*Hypophthalmichthys molitrix* C et V)对水库围隔浮游生物群落的影响. 生态学报, 13:30-37
- 李思忠, 方芳. 1990. 鲢、鳙、青草鱼地理分布的研究. 动物学报, 36:244-250
- 李重华, 谢洪高, 朱居宏, 顾逸凡. 1961. 池塘养鱼(第八章). 中国淡水养鱼经验总结委员会. 中国淡水鱼类养殖学. 北京: 科学出版社, 311-356
- 陆开宏, 晏维金, 苏尚安. 2002. 富营养水体治理与修复的环境生态工程——利用明矾浆和鱼类控制桥墩水库蓝藻水华. 环境科学学报, 22:732-737
- 倪达书. 1959. 草、青、鲢、鳙的饲养法. 太平洋西部渔业研究委员会第二次全体会议论文集, 北京: 科学出版社, 65-91
- 倪达书, 蒋燮治. 1954. 花鲢和白鲢的食料问题. 动物学报, 6:59-71
- 倪达书, 谭玉钧, 蒋一珪. 1992. 池塘养鱼(第八章). 刘建康, 何碧梧. 中国淡水鱼类养殖学(第3版). 北京: 科学出版社, 343-380
- 倪乐意. 1996. 武汉东湖水生植被结构和生物多样性的长期变化规律. 水生生物学报 20(增刊), 60-74
- 饶钦止, 章宗涉. 1980. 武汉东湖浮游植物的演变(1956-1975年)和富营养化问题. 水生生物学集刊, 7:1-17
- 石志中, 方德奎, 张卫. 1975. 白鲢等鱼种对螺旋鱼腥藻消化吸收的示踪实验报告. 水生生物学集刊, 5:497-502
- 石志中, 方德奎, 张卫. 1976. 白鲢鱼种对螺旋鱼腥藻摄食量和利用率的研究. 水生生物学集刊, 6:89-95
- 孙鸿烈. 1996. 青藏高原的形成演化. 上海: 上海科学技术出版社
- 唐汇娟. 2002. 武汉东湖浮游植物的生态学研究. 博士学位论文, 中国科学院水生生物研究所
- 谭玉钧, 欧阳海, 朱洁明, 谢洪高. 1992. 食用鱼的饲养(第八章). 张扬宗, 谭玉钧, 欧阳海. 中国池塘养鱼学. 北京: 科学出版社, 318-386
- 伍献文. 1964. 中国鲤科鱼类志(上卷). 上海: 上海科学技术出版社
- 伍献文, 饶钦止. 1961. 我国淡水渔业的历史(第二章). 中国淡水养鱼经验总结委员会. 中国淡水鱼类养殖学. 北京: 科学出版社, 343-380
- 伍献文, 饶钦止, 何碧梧. 1992. 我国淡水渔业的历史(第二章). 刘建康, 何碧梧. 中国淡水鱼类养殖学(第

- 3版). 北京: 科学出版社, 9~38
- 谢从新. 1989. 池养鲢、鳙摄食习性的研究. 华中农业大学学报, 8:385~394
- 谢丽强, 谢平, 唐汇娟. 2001. 武汉东湖不同湖区底泥总磷含量及变化的研究. 水生生物学报, 25:305~310
- 王骥. 1990. 浮游植物的初级生产力. 刘建康. 东湖生态学研究(一). 北京: 科学出版社, 167~241
- 王建. 1990. 浮游植物. 刘建康. 东湖生态学研究(一). 北京: 科学出版社, 76~93
- 张水元, 刘衢霞, 黄耀桐. 1984. 武汉东湖营养物质氮、磷的主要来源. 海洋与湖沼, 15:203~213
- 张扬宗, 宫明山, 钟观运. 1992. 第一章绪论. 张扬宗, 谭玉钧, 欧阳海. 中国池塘养鱼学. 北京: 科学出版社, 1~6
- 钟麟, 李有广, 张松涛, 刘家照, 刘奋昌. 1965. 家鱼的生物学和人工繁殖. 北京: 科学出版社
- 朱蕙. 1982. 鱼类对藻类消化吸收的研究(I)白鲢对斜生栅藻的消化吸收. 水生生物学集刊, 7:547~550
- 朱蕙, 邓文瑾. 1983. 鱼类对藻类消化吸收的研究(II)鲢、鳙对微囊藻和裸藻的消化吸收. 鱼类学论文集, 3: 77~91
- 朱志荣, 林永泰, 方榕乐. 1976. 武昌东湖蒙古红鲮和翘嘴红鲮的食性及种群控制问题的研究. 水生生物学集刊, 6:36~52
- Andersson G, Berggren H, Cronberg G and Gelin C. 1978. Effect of planktivorous and benthivorous fish on organisms and water chemistry in eutrophic lakes. *Hydrobiologia*, 59: 9~15
- Antalfi A and Tolg I. 1975. The Herbivorous Fishes. Panstowowe Wydawnictwo Rolniczei Lesne, Warsaw, p.270 (in Polish). (Cited from Opuszynski and Shireman, 1995)
- Arnold D E. 1971. Ingestion, assimilation, survival, and reproduction of *Daphnia pulex* fed seven species of blue-green algae. *Limnol. Oceanogr.* 16:906~920
- Benndorf J, Roing W, Koop J and Neubauer I. 2002. Top-down control of phytoplankton: the role of time scale, lake depth and trophic state. *Freshwat Biol.*, 47: 2282~2295
- Benndorf J. 1995. Possibilities and limits for controlling eutrophication by biomanipulation. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.*, 80: 519~534
- Bitterlich G. 1985a. The nutrition of stomachless phytoplanktivorous fish in comparison with *Tilapia*. *Hydrobiologia*, 121: 173~179
- Bitterlich G. 1985b. Digestive processes in silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*) studied in vitro. *Aquaculture*, 50: 123~131
- Bitterlich G. 1985c. Digestive enzyme pattern of two stomachless filter feeders, silver carp, *Hypophthalmichthys molitrix* Val., and bighead carp, *Aristichthys nobilis* Rich. *J. Fish Biol.*, 27:103~112
- Bitterlich G and Gnaiger E. 1984. Phytoplanktivorous or omnivorous fish? Digestibility of zooplankton by silver carp, *Hypophthalmichthys molitrix*(Val.). *Aquaculture*, 40: 261~263
- Bogatova I. 1965. The food of daphnids and diatoms in ponds. *Trudy Vserossiyskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta prudova rybnovo khozyaistva, voprosy prudovogo rybovodstva* 13: 165~178(Cited in Gliwicz 1990)
- Böing W J, Wagner A, Voigt H, Deppe T and Benndorf J. 1998. Phytoplankton responses to grazing by *Daphnia galeata* in the biomanipulated Bautzen reservoir. *Hydrobiologia*, 389: 101~114
- Brendelberger H and Geller W. 1985. Variability of filter structures in eight *Daphnia* species: mesh sizes and filtering areas. *J. Plankton Res.*, 7: 473~486
- Brooks J L and Dodson S I. 1965. Predation, body size, and composition of plankton. *Science*, 150: 28~35
- Burke J S, Bayne D R and Rea H. 1986. Impact of silver and bighead carps on plankton communities of channel catfish ponds. *Aquaculture*, 55: 59~68
- Burn C W. 1968a. Direct observation of mechanisms regulating feeding behavior of *Daphnia* in lake water. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 53: 83~100
- Burn C W. 1968b. The relationship between body size of filter-feeding Cladocera and the maximum size of particle ingested. *Limnol. Oceanogr.*, 13: 675~678
- Caird J M. 1945. Algae growth greatly reduced after stocking pond with fish. *Water Works Engineering*, 98: 240
- Carmichael W W. 2001. Health effects of toxin-producing cyanobacteria: "the CyanoHABs". *Human Ecol. Risk Assess.*,

- 7; 1393 ~ 1407
- Carpenter S R, Christensen D L, Cole J J, Cottingham K L, He X, Hodgson J R, Kitchell J F, Knight S E, Pace M L, Post D M, Schindler D E and Voichick N. 1995. Biological control of eutrophication in lakes. *Environ. Sci. Technol.*, 29: 784 ~ 786
- Caulton M S. 1976. The importance of pre-digestive food preparation to *Tilapia rendalli* Boulanger when feeding on aquatic macrophytes. *Trans. Rhod. Sci. Assoc.*, 57: 22 ~ 28
- Chen F and Xie P. 2003. The effects of fresh and decomposed *Microcystis aeruginosa* on cladocerans from a subtropic Chinese lake. *J. Freshwat Ecol.*, 18:97 ~ 104
- Codd G A. 1995. Cyanobacterial toxins: occurrence, properties and biological significance. *Wat. Sci. Technol.*, 32:149 ~ 156
- Cremer M and Smitherman R O. 1980. Food habits and growth of silver and bighead carp in cages and ponds. *Aquaculture*, 20: 57 ~ 64
- Datta S and Jana B B. 1998. Control of bloom in a tropical lake: grazing efficiency of some herbivorous fishes. *J. Fish Biol.*, 53: 12 ~ 24
- Dawidowicz P. 1990. Effectiveness of phytoplankton control by large-bodied and small-bodied zooplankton. *Hydrobiologia* 200/201: 43 ~ 47
- Dawidowicz P, Gliwicz Z M and Gulati R D. 1988. Can *Daphnia* prevent a blue-green algal bloom in hypertrophic lakes? A laboratory test. *Limnologica (Berlin)* 19, 1:21 ~ 26
- Dawson R M. 1998. The toxicology of microcystins. *Toxicon*, 36: 953 ~ 962
- de Bernardi R and Giussani G. 1978. The effect of mass fish mortality on zooplankton structure and dynamics in a small Italian lake (Lago di Annone). *Verh. Int. Ver. Limnol.*, 20:1045 ~ 1048
- de Bernardi R and Giussani G. 1990. Are blue-green algae a suitable food for zooplankton? An overview. *Hydrobiologia*, 200/201: 29 ~ 41
- de Bernardi R, Giussani G and Lasso Pedretti E. 1982. Selective feeding of zooplankton with special reference to blue-green algae in enclosure experiment. Paper presented at: "Plankton Ecology Group Annual Meeting" Trondheim (Norway), 23 ~ 28 Aug. 1982 (Cited in de Bernardi and Giussani 1990)
- DeMelo R, France R and McQueen D J. 1992. Biomaniipulation: hit or myth? *Limnol. Oceanogr.*, 37: 192 ~ 207
- Domaizon I and Devaux J. 1999. Experimental study of the impacts of silver carp on plankton communities of eutrophic Villerest reservoir (France). *Aqu. Ecol.*, 33: 193 ~ 204
- Drenner R and Hambright K D. 1999. Review: biomanipulation of fish assemblages as a lake restoration technique. *Arch. Hydrobiol.*, 146: 129 ~ 165
- Drenner R and Hambright K D. 2002. Piscivores, trophic cascades, and lake management. *Sci World J.*, 2:284 ~ 307
- FAO. 1991. Fishery Statistics, Catches and Landing. *FAO Yearbook*, Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome
- FAO. 1993. Inland fisheries of Indo-Pacific countries. *FAO Fisheries Circular*, No. 794 FIRL/C794 (Rev.1), FAO, Rome
- FAO. 1995. Aquaculture Production 1984 ~ 1993. *FAO Fisheries Circular*, No. 815, FIDL/C 815 (Rev. 7), FAO, Rome
- FAO. 1997. Review of the State of World Aquaculture. *FAO Fisheries Circular*, No. 886 FIRL/C886 (Rev.1), FAO, Rome
- FAO. 2000. The State of World Fisheries and Aquaculture. *FAO Fisheries Department*, FAO, Rome
- Frost W B. 1972. Effects of size and concentration of food particles on the feeding behaviour of the marine planktonic copepod *Calanus pacificus*. *Limnol. Oceanogr.*, 17: 805 ~ 815
- Fulton III R S. 1988. Grazing on filamentous algae by herbivorous zooplankton. *Freshwat. Biol.*, 20: 263 ~ 271
- Geller W and Müller H. 1981. The filtration apparatus of Cladocera: filter mesh-sizes and their implications of food selectivity. *Oecologia*, 49: 316 ~ 321
- Gliwicz Z M. 1975. Effect of zooplankton grazing on photosynthetic activity and composition of phytoplankton. *Verh. Int.*



- Ver. Limnol., 19: 1490 ~ 1497
- Gliwicz Z M. 1977. Food size selection and seasonal succession of filter feeding zooplankton in an eutrophic lake. *Ekol. Pol.*, 25: 179 ~ 225
- Gliwicz Z M. 1980. Filtering rates, food size selection, and feeding rates in cladocerans—another aspect of inter-specific competition in filter-feeding zooplankton. In: Kerfoot W.C. (ed.) *Evolution and Ecology of Zooplankton Communities*. Hanover; University Press of New England, 282 ~ 291
- Gliwicz Z M. 1990a. Why do cladocerans fail to control algal blooms? *Hydrobiologia*, 200/201: 83 ~ 98
- Gliwicz Z M. 1990b. *Daphnia* growth at different concentrations of cyanobacteria filaments. *Arch Hydrobiol.*, 120: 51 ~ 65
- Gliwicz Z M and Lampert W. 1990. Food thresholds in *Daphnia* species in the absence and presence of blue-green filaments. *Ecology*, 71: 691 ~ 702
- Gliwicz Z M and Siedlar E. 1980. Food size limitation and algae intake with food collection in *Daphnia*. *Arch. Hydrobiol.*, 88: 155 ~ 177
- Gomier T, Giampietro M, Bukkens Sandra G F and Paoletti M. 1999. Environment and socioeconomic constraints to the development of freshwater fish aquaculture in China. *Critic. Rev. Plant Sci.*, 18: 357 ~ 371
- Gophen M. 1990. Biomanipulation: retrospective and future development. *Hydrobiologia*, 200/201: 1 ~ 11
- Hall D H, Threlkeld S T, Burns C W and Crowley P H. 1976. The size-efficiency hypothesis and the size structure of zooplankton communities. *Ann. Rev. Ecol. Sys.*, 7: 177 ~ 208
- Hansson L A, Annadotter H, Bergman E, Hamrin S F, Jeppesen E, Kairesalo T, Luokkanen E, Nilsson P A, Sondergaard M and Strand J. 1998. Biomanipulation as an application of food-chain theory: constraints, synthesis, and recommendations for temperate lakes. *Ecosystems*, 1: 558 ~ 574
- Herodek S, Tatrai I, Olah J and Voros L. 1989. Feeding experiments with silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix* Val.) fry. *Aquaculture*, 83: 331 ~ 344
- Hillbricht-Ilkowska A and Weglenska T. 1973. Experimentally increased fish stock in the pond type lake Warniak VII. Numbers, biomass and production of zooplankton. *Ekol. Pol.*, 33: 533 ~ 552
- Holm N P, Ganf G G and Shapiro J. 1983. Feeding and assimilation rates of *Daphnia pulex* fed *Aphanizomenon flos-aquae*. *Limnol. Oceanogr.*, 28: 677 ~ 687
- Holm N P and Shapiro J. 1984. An examination of lipid reserves and the nutritional status of *Daphnia pulex* fed *Aphanizomenon flos-aquae*. *Limnol. Oceanogr.*, 29: 1137 ~ 1140
- Horpilla J, Peltonen H, Malinen T, Luokkanen E and Kairesalo T. 1998. Top-down or bottom-up effects by fish: issues of concern in biomanipulation of lakes. *Restor. Ecol.*, 6: 20 ~ 28
- Hrbacek J, Dvorakova M, Korinek V and Prochazkova L. 1961. Demonstration of the effect of the fish stock on the species composition of zooplankton and the intensity of metabolism of the whole plankton assemblage. *Verh. Int. Ver. Theoret. Angew. Limnol.*, 14: 192 ~ 195
- Hung M S. 1994. *Fishes in Stamps*. Fisheries Administration Department of Agricultural and Forestry, Provincial Government of Taiwan Republic of China
- Hurlbert S H, Zedler J and Fairbanks D. 1972. Ecosystem alteration by mosquitofish (*Gambusia affinis*) predation. *Science*, 175: 639 ~ 641
- Infante A. 1973. Untersuchungen über die Ausnutzbarkeit verschiedener Algen durch das Zooplankton. *Arch. Hydrobiol.*, 42(suppl.): 340 ~ 405
- Iwata K. 1977. Morphological and physiological studies on the phytoplankton feeders of cyprinids. II. Developmental changes of assimilation efficiency in terms of carbon, estimated by using <sup>14</sup>C-labeled green algae in *Carassius auratus cuvieri*, *Hypophthalmichthys molitrix* and *C. auratus grandoculis*. *Jpn. J. Limnol.*, 38: 19 ~ 32 (in Japanese with English abstract)
- Januszko M. 1974. The effect of three species of phytophagous on algae development. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 21: 431 ~ 454
- Jeppesen E, Kristensen P, Jensen J P, Sondergaard M, Mortensen E and Lauridsen T. 1991. Recovery resilience following



- a reduction in external phosphorus loading of shallow, eutrophic Danish lakes: duration, regulating factors and methods for overcoming resilience. *Memorie Dell' Istituto Italiano Di Idrobiologia Dott. Marco de Marchi*, 48: 127 ~ 148
- Kajak Z, Rybak J I, Spodniewska I and Godlewska-Lipowa W A. 1975. Influence of the planktonivorous fish *Hypophthalmichthys molitrix* (Val.) on the plankton and benthos of eutrophic lake. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 22: 301 ~ 310
- Kajak Z, Spodniewska I and Wisniewski R J. 1977. Studies on food selectivity of silver carp, *Hypophthalmichthys molitrix* (Val.). *Ekol. Pol.*, 25: 227 ~ 239
- Kasprzak P. 1995. Chapter 2. Objectives of biomanipulation. In: de Bernardi, R. and Giussani, G. (eds.) *Guidelines of Lake Management Volume 7 Biomanipulation in Lakes and Reservoirs Management*. pp: 15 ~ 32
- Kinsely K and Geller W. 1986. Selective feeding of four zooplankton species on natural lake phytoplankton. *Oecologia* (Berlin), 69: 86 ~ 94
- Kitchell J F. 1992. *Food Web Management: A Case Study of Lake Mendota, Wisconsin*. Springer
- Lafontaine N and McQueen D J. 1991. Contrasting trophic level interactions in Lake St. George and Haynes Lake (Ontario) Canada. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 48:356 ~ 363
- Lamarra V A. 1974. Digestive activities of carp as a major contributor to nutrient loading of lakes. In: Marshall K. E. (ed.) *xix Congress International Association of Limnology, Winnipeg, Canada, Aug. 22 ~ 29, 1974*. 238P, Freshwater Institute, Department of Environment
- Lammens E H R R, Gulati R D, Meijer M L and van Donk E. 1990. The first biomanipulation conference: a synthesis. *Hydrobiologia*, 200/201: 619 ~ 627
- Lampert W. 1978. Climatic conditions and planktonic interactions as factors controlling the regular succession of spring algal bloom and extremely clear water in Lake Constance. *Verh. Int. Ver. Limnol.*, 20:969 ~ 974
- Landsberg J H. 2002. The effects of harmful algal blooms on aquatic organisms. *Rev. Fisher. Sci.*, 10:113 ~ 390
- Laws E A and Weisburd R S J. 1990. Use of silver carp to control algal biomass in aquaculture ponds. *Prog. Fish-Cult.* 52:1 ~ 8
- Lefevre M. 1950. *Aphanizomenon gracile* Lem. Cyanophyte defavorable au zooplankton. *Ann. Stu. Cent. Hydrobiol.*, 3: 205 ~ 208
- Liu J K. 1984. Lakes of the middle and lower basins of the Chang Jiang (China). In *Lakes and Reservoirs*. Taub, F. B. (ed.) Elsevier, Amsterdam, 331 ~ 355
- Lynch M. 1980. *Aphanizomenon* blooms: alternate control and cultivation by *Daphnia pulex*. In: Kerfoot W. C. ed. *Evolution and Ecology of Zooplankton Communities*. University Press of New England, Hanover., 229 ~ 304
- Lynch M and Shapiro J. 1981. Predation, enrichment, and phytoplankton community structure. *Limnol. Oceanogr.*, 26: 86 ~ 102
- Mehner T, Benndorf J, Kasprzak P and Koschel R. 2002. Biomanipulation of lake ecosystems: successful applications and expanding complexity in the underlying science. *Freshwat. Ecol.* 47: 2453 ~ 2465
- Meijer M L, Raat A J P and Doef R W. 1989. Restoration by biomanipulation of Lake Bleiswijkse Zoom the Netherlands first results. *Hydrobiological Bulletin*, 23: 49 ~ 58
- Miller T E and Kerfoot W C. 1987. Redefining indirect effects. In: Kerfoot, W. C. and Sih, A. (eds.) *Predation-direct and indirect impacts on aquatic communities*. University Press, New England, Hanover and London. 33 ~ 37
- McQueen D J. 1990. Manipulating lake community structure. Where do we go from here? *Freshwat. Biol.*, 23: 613 ~ 620
- McQueen D J and Post J R. 1986. Enclosure experiments: the effects of planktivorous fish, p. 313 ~ 318. In: *Lake and Reservoir Management. V.2. Proc. 5th Int. Symp. Appl. Lake Watershed Manage(NALMS)*
- McQueen D J, Post J R and Mills E L. 1986. Trophic relationships in freshwater pelagic ecosystems. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43: 1571 ~ 1581
- Moriarty D J W, Darlington J P E C, Dunn I G, Moriarty C M and Tevlin M P. 1973. Quantitative estimation of the daily ingestion of phytoplankton by *Tilapia nilotica* and *Haplochromis nigripinnis* in Lake George, Uganda. *Proc. Roy. Soc. Lond.*, 184B: 299 ~ 319
- Neill W E. 1975. Resource partitioning by competing microcrustaceans in stable laboratory microecosystems. *Int. Ver. Theor. Angew. Limnol. Verh.*, 19: 2885 ~ 2890

- Northcote T G. 1988. Fish in the structure and function of freshwater ecosystems: a "top-down" view. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 45: 361 ~ 375
- Omer-Cooper J. 1947. The Armstrong college zoological expedition to Siwa Oasis, (Lybian Desert) 1935. General Report Proc. Egypt. Acad. Sci., 3: 1 ~ 53
- Opuszynski K. 1979. Silver carp, *Hypophthalmichthys molitrix* (Val.), in carp ponds. II. Rearing of fry. *Ekol. Pol.* 27: 93 ~ 116 (Cited from Opuszynski and Shireman, 1995)
- Opuszynski K. 1979. Silver carp, *Hypophthalmichthys molitrix* (Val.), in carp ponds. 3. Influence on ecosystem. *Ekol. Pol.*, 27: 117 ~ 133
- Opuszynski K. 1981. Comparison of the usefulness of the silver carp and the bighead as additional fish in carp ponds. *Aquaculture*, 25:223 ~ 233
- Opuszynski K, Shireman J V and Cichra C E. 1991. Food assimilation and filtering rate of bighead carp kept in cages, 220: 49 ~ 56
- Opuszynski K and Shireman J V. 1995. Food habits, feeding behaviour and impact of triploid bighead carp, *Hypophthalmichthys nobilis*, in experimental ponds. *J. Fish Biol.*, 42:517 ~ 530
- Opuszynski K and Shireman J V. 1995. Herbivorous Fishes - Culture and Use for Weed Management. CRC Press, Boca Raton Ann Arbor London Tokyo
- Pace M L. 1984. Zooplankton community structure, but not biomass, influences the phosphorus-chlorophyll a relationship. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 41: 1089 ~ 1096
- Paerl H W, Fulton R S, III Moisaner P H and Dyble J. 2001. Harmful freshwater algal blooms, with an emphasis on cyanobacteria. *Sci. World*, 1: 76 ~ 113
- Panov D A, Sorokin Yu and Motenkova L G. 1969. Experimental research in the feeding of the young bighead and silver carp. *Vop. Ikhtiol.*, 9:138 ~ 152
- Payne A I. 1978. Gut pH and digestive strategies in estuarine grey mullet (*Mugilidae*) and tilapia (*Cichlidae*). *J. Fish. Res. Board Can.*, 13: 627 ~ 629
- Persson L, Andersson G, Hamrin S F and Johansson L. 1988. Predator regulation and primary production along the productivity gradient of temperate lake ecosystems, P. 53 ~ 59. In: Carpenter S. (ed.) *Complex Interactions in Lake Communities*, Springer
- Porter K G. 1977. The plant-animal interface in freshwater ecosystems. *Am. Sci.*, 65: 159 ~ 170
- Poulet S A. 1973. Grazing of *Pseudocalanus minutus* on naturally occurring particulate matter. *Limnol. Oceanogr.*, 18: 564 ~ 573
- Pouria S, Andrade A D, Barbosa J, Cavalcanti R L, Barreto V T S, Ward C J, Preiser W, Poon G K, Neild G H and Codd G A. 1998. Fatal microcystin intoxication in haemodialysis unit in Caruaru, Brazil. *Lancet*, 352:21 ~ 26
- Qian Z. 1994. The Development of the Chinese Fisheries and Manpowering Aquaculture. China's Agriculture Press. 212 (in Chinese with English translation)
- Radke R and Kahl U. 2002. Effects of a filter-feeding fish [silver carp, *Hypophthalmichthys molitrix* (Val.)] on phyto- and zooplankton in a mesotrophic reservoir: results from an enclosure experiment. *Freshwat Biol.*, 47:2337 ~ 2344
- Richman S, Bohon S A and Robbins S E. 1980. Grazing interactions among freshwater calanoid copepods. In: Kerfoot W. C. (ed.) *Evolution and Ecology of Zooplankton Communities*. University Press of New England, Hanover, 219 ~ 233
- Richmans S and Rogers J N. 1969. The feeding of *Calanus helgolandicus* on the synchronously growing population of the marine diatom *Ditylium brightwelli*. *Limnol. Oceanogr.*, 14: 701 ~ 709
- Scheffer M. 1998. *Ecology of Shallow Lakes*. Chapman and Hall, London, 357
- Schindler D E. 1971. Food quality and zooplankton nutrition. *J. Anim. Ecol.*, 40: 589 ~ 595
- Shapiro J. 1990. Biomanipulation: the next phase - making it stable. *Hydrobiologia*, 200/201: 13 ~ 27
- Shapiro J, Forsberg B, Lamarra V, Lindmark G, Lynch M, Smeltzer E and Zoto G. 1982. Experiments and experiences in biomanipulation studies of biological ways to reduce algal abundance and eliminate bluegreens. U.S.E.P.A. Project Summary EPA-600/S3-82-096 Apr., 1982: 195 ~ 207
- Shapiro J, Lamarra V and Lynch M. 1975. Biomanipulation: an ecosystem approach to lake restoration. In: Brezonik, P.

- L. and Fox, J.L. (eds.) Proceedings of a Symposium on Water Quality Management through Biological Control. University of Florida, Gainesville, 85 ~ 89
- Shapiro J and Wright D I. 1984. Lake restoration by biomanipulation: Round Lake, Minnesota, the first two years. *Freshwat. Biol.*, 14: 371 ~ 383
- Shei P, Lin W, Wang S and Liu J. 1993. Plankton and seston structure in a shallow, eutrophic subtropical Chinese Lake. *Arch. Hydrobiol.*, 129: 199 ~ 220
- Smith D W. 1985. Biological control of extensive phytoplankton growth and the enhancement of aquaculture production. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 42:1940 ~ 1945
- Smith D W. 1989. The feeding selectivity of silver carp, *Hypophthalmichthys molitrix* Val. *J. Fish. Biol.*, 34: 819 ~ 828
- Smith R and Kalf J. 1983. Competition for phosphorus among co-occurring freshwater phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 28: 448 ~ 464
- Sommer U, Gliwicz Z M, Lampert W and Duncan A. 1986. The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. *Arch. Hydrobiol.*, 106: 433 ~ 471
- Spataru P. 1977. Gut contents of silver carp-*Hypophthalmichthys molitrix* (Val.) and some trophic relations to other fish species in a polyculture system. *Aquaculture*, 11:137 ~ 146
- Spataru P and Gophen M. 1985. Feeding behaviour of silver carp *Hypophthalmichthys molitrix* Val. and its impact on the food web in Lake Kinneret, Israel. *Hydrobiologia*, 120: 53 ~ 61
- Spataru P, Wohlfarth G W and Hulata G. 1983. Studies on the natural food of different fish species in intensively managed polyculture ponds. *Aquaculture*, 35: 283 ~ 298
- Starling F L R M. 1993. Control of eutrophication by silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*) in the tropical Paranao Reservoir (Brasilia, Brazil): a mesocosm experiment. *Hydrobiologia*, 257: 143 ~ 152
- Starling F L R M and Rocha A J A. 1990. Experimental study of the impacts of planktivorous fishes on plankton community and eutrophication of a tropical Brazilian reservoir. *Hydrobiologia*, 200/201: 581 ~ 591
- Straskraba M. 1965. The effect of fish on the number of invertebrate in ponds and streams. *Mitt. Int. Ver. Limnol.*, 13: 106 ~ 127
- Takamura N, Li J, Yang H Q, Zhu X B and Miura T. 1993. A novel approach to evaluate feeding by mixed cyprinid species in a Chinese integrated fish culture pond using measurements of chlorophyll derivatives and photosynthesis in gut contents. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 50:946 ~ 952
- Tang H and Xie P. 2000. Budgets and dynamics of nitrogen and phosphorus in a shallow, hypereutrophic lake in China. *J. Freshw. Ecol.*, 15: 505 ~ 514
- Tatsukawa K, Zhu Z R and Miura T. 1989. Acoustic estimation of fish populations. In: Miura, T. (ed.) *Donghu Lake—A Phytoplanktivorous Fishes Dominated Lake Ecosystem*. Otsu Hydrobiological Station, Kyoto University, Japan, 13 ~ 30
- Vanni M J, Luecke C, Kitchell J F and Magnuson J J. 1990. Food web effects on phytoplankton in Lake Mendota, Wisconsin, USA: effects of massive fish mortality. *Hydrobiologia*, 200/201: 329 ~ 336
- Voigt H and Hülsmann S. 2001. Do fast increasing food conditions promote the midsummer decline of *Daphnia galeata*. *Hydrobiologia*, 442: 253 ~ 259
- Vollenweider R A. 1968. The scientific basis of lake and stream eutrophication, with particular reference to phosphorus and nitrogen as eutrophication factors. Paris: OECD; Technical Report, DAS/CSI 68
- Webster K E and Peters R H. 1978. Some size-dependent inhibitions of larger cladoceran filters in filamentous suspensions. *Limnol. Oceanogr.*, 23: 1238 ~ 1245
- Welcomme R L. 1988. International introductions of inland aquatic species. *FAO Fish. Tech. Pap. No. 294*, 318
- Wetzel R G. 2000. *Freshwater ecology: changes, requirements, and future demands*. *Limnology*, 1:3 ~ 9
- Wohlfarth G. 1977. Israel, Chapter 24. In: E.E. Brown (Editor), *World Fish Farming: cultivation and Economics*. Avi Publishing Company, Inc, Westport, CT, 359 ~ 370
- Xie L and Xie P. 2001. Long-term (1956 ~ 1999) dynamics of phosphorus in a shallow, subtropical Chinese lake with possible effects of cyanobacterial blooms. *Wat. Res.*, 36: 343 ~ 349

- Xie L, Xie P, Li S, Tang H and Liu H. 2003a. The low TN:TP ratio, a cause or a result of *Microcystis* blooms? *Wat. Res.*, 37: 2073 ~ 2080
- Xie L, Xie P, Ozawa K, Honma T, Yokoyama A and Park H D. 2004. Dynamics of microcystins-LR and -RR in the phytoplanktivorous silver carp in a sub-chronic toxic experiment. *Environ. Pollut.* (in press)
- Xie L, Xie P and Tang H. 2003b. Enhancement of dissolved phosphorus release from sediment to lake water by *Microcystis* blooms - an enclosure experiment in a hyper-eutrophic, subtropical Chinese lake. *Environ. Pollut.*, 122:391 ~ 399
- Xie P. 1999. Gut contents of silver carp, *Hypophthalmichthys molitrix*, and the disruption of a centric diatom, *Cyclotella*, on passage through the esophagus and intestine. *Aquaculture*, 180: 295 ~ 305
- Xie P. 2001. Gut contents of bighead carp (*Aristichthys nobilis*) and the process and digestion of algal cells in the alimentary canal. *Aquaculture*, 195, 149 ~ 161
- Xie P, Huang X F and Takamura N. 2000. Changes of *Leptodora kindti* abundance (1957 ~ 1996) in a planktivorous fish-dominated subtropical Chinese lake (the Donghu). *Arch. Hydrobiol.*, 147: 351 ~ 372
- Xie P, Iwakuma T and Fujii K. 1998. Changes in the structure of a zooplankton community during a *Ceratium* (dinoflagellate) in a eutrophic fishless pond. *J. Plankton Res.*, 20:1663 ~ 1678
- Xie P and Liu J K. 1991a. Studies on the influence of planktivorous fishes (silver carp and bighead carp) on the phytoplankton community in a shallow eutrophic Chinese lake (Donghu Lake) using enclosure method. In: Liu, J. (ed) Annual Report of FEBL for 1990. International Academic Publishers, Beijing, 14 ~ 24
- Xie P and Liu J K. 1991b. Phytoplankton, especially diatoms, in the gut contents and feces of two planktivorous cyprinids—silver carp and bighead carp. In: Liu, J. (ed) Annual Report of FEBL for 1990. International Academic Publishers, Beijing, 31 ~ 38
- Xie P and Liu J. 1992. Studies on the influences of planktivorous fishes (silver carp and bighead carp) on the "water bloom" in a shallow, eutrophic Chinese lake (the Donghu Lake) using enclosure method. In Liu, J. (ed.) Annual Report of FEBL for 1991. International Academic Publishers, Beijing, 21 ~ 24
- Xie P and Liu J K. 2001. Practical success of biomanipulation using filter-feeding fish to control cyanobacteria blooms: a synthesis of decades of research and application in a subtropical hypereutrophic lake. *Sci., World*, 1:337 ~ 356
- Xie P, Wang S, Wang J, Liu X and Liu J. 1993. An enclosure experiment on the influence of three "domestic" carps, silver carp, bighead carp and grass carp, on the "water bloom" in a shallow, eutrophic Chinese (Lake Donghu). In: Liu, J. (ed.) Annual Report of FEBL for 1992. International Academic Publishers, Beijing, 13 ~ 20
- Xie P and Yang Y. 2000. Long-term changes of Copepoda community (1957 ~ 1996) in a subtropical Chinese lake stocked densely with planktivorous filter-feeding silver and bighead carps. *J. Plankton Res.*, 22: 1757 ~ 1778
- Yashouv A. 1970. *Hypophthalmichthys molitrix* (Val.)—silver carp in fish ponds of the Fish Culture Research Station at Dor. *Daig Umidgeh*, 5:12 ~ 25 (in Hebrew with English summary)
- Yashouv A. 1971. Interaction between the common carp (*Cyprinus carpio*) and the silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*) in fish ponds. *Bamidgeh*, 23: 85 ~ 92
- Yashouv A and Halevy A. 1972. Experimental studies of polyculture in 1971. *Bamidgeh*, 24: 31 ~ 39
- Yu S J. 1995. Primary prevention of hepatocellular carcinoma. *Journal of Gastroenterol. Hepatol.*, 10: 674 ~ 682
- Zaret T M and Paine R T. 1973. Species introduction in a tropical lake. *Science*, 182: 449 ~ 455
- Zawisza J and Ciepielewski W. 1973. Experimentally increased fish stock in the pond type lake Warniak. II. Changes of the autochthonous ichthyofauna due to the introduction of carp (*Cyprinus carpio* L.) and bream [*Abramis brama* (L.)]. *Ekol. Pol.*, 21: 423 ~ 444
- Zhong L. 1992. *Pond Fishery in China*. Pergamon Press, Oxford (Cited from Gomiero et al. 1999)