

秀丽白虾 (*Exopalaemon modestus*) 对亚热带湖库春夏季水体营养水平和浮游生物群落的影响——基于微宇宙模拟实验*

宁晓雨¹, 张磊^{1,2}, 陈坤全², 韩财安³, 李启升², 李宽意^{2,4}, 何虎^{2**}, 赵璧影⁵

(1: 滁州学院土木与建筑工程学院, 滁州 239000)

(2: 中国科学院南京地理与湖泊研究所, 南京 210008)

(3: 江西生物科技职业学院, 南昌 330200)

(4: 中国科学院大学中丹学院, 北京 100049)

(5: 江苏大学国际基因组学研究中心, 镇江 212013)

摘要: 秀丽白虾 (*Exopalaemon modestus*) 是我国大型淡水湖库的重要经济渔获对象, 也是水体中浮游动物的捕食者之一。以往的研究从渔业的角度揭示了秀丽白虾的生物学特征与食性, 但少有研究探讨秀丽白虾这一无脊椎动物捕食者对春、夏季浮游生物群落的影响。本研究设计了一个单因素户外微宇宙实验, 比较了春季—初夏 (4—6 月) 时期, 有无秀丽白虾条件下水体氮、磷浓度以及浮游生物生物量和群落结构的变化。结果表明: 1) 秀丽白虾的存在显著降低了春季水体总氮 (TN) 浓度, 增加了水体总磷 (TP) 浓度, 降低了水体 TN:TP 比值; 2) 秀丽白虾的捕食减少了大型枝角类 *Daphnia pulex* 和浮游动物总生物量, *D. pulex* 在浮游动物群落中的优势度被轮虫取代, 浮游动物群落趋于小型化; 3) 秀丽白虾显著增加了春季水体叶绿素 *a* 浓度, 但对浮游植物群落结构的影响不明显。研究表明在大型湖库中, 秀丽白虾等无脊椎动物捕食者可能是影响浮游生物群落变化的因素之一, 在春季浮游生物研究中应予以关注。

关键词: 秀丽白虾; 营养盐; 浮游动物; 浮游植物; 微宇宙实验

Effects of *Exopalaemon modestus* on nutrient levels and plankton communities in spring and Summer subtropical lakes and reservoirs: A microcosm experiment*

Ning Xiaoyu¹, Zhang Lei^{1,2}, Chen Kunquan², Han Cai'an³, Li Qisheng², Li Kuanyi^{2,4}, He Hu^{2**} & Zhao Biying⁵

(1: School of Civil Engineering and Architecture, Chuzhou University, Chuzhou 239000, P.R.China)

(2: Nanjing Institute of Geography and Limnology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, P.R.China)

(3: Jiangxi Biotech Vocational College, Nanchang 330200, P.R.China)

(4: Sino-Danish College, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, P.R.China)

(5: International Genome Center, Jiangsu University, Zhenjiang 212013, P.R.China)

Abstract: Shrimp (*Exopalaemon modestus*) is one of the most important aquatic products and zooplankton predators in large fresh-water lakes and reservoirs in subtropical China. Previous studies have revealed the biological characteristics and diets of *E. modestus*, while few studies studied the influences of this invertebrate predator on plankton dynamics in spring-summer. Here, we designed an outdoor microcosm experiment to compare the difference of nutrient levels and plankton communities under contrast shrimp scenarios (shrimp absent/present). The results showed that: 1) *E. modestus* significantly reduced total nitrogen (TN) concentrations, while increased total phosphorus (TP) concentrations and thereby caused a decline in TN:TP ratios in spring. 2) The predation of *E. modestus* in spring significantly reduced the biomass of large-sized cladoceran-*Daphnia pulex* and the total plank-

* 2021-05-30 收稿; 2021-08-02 收修改稿。

国家自然科学基金项目 (31930074, 31971473, 31800386)、滁州学院大学生创新创业训练项目 (2021cxsl425)、安徽省重点研究与开发计划项目 (202004i07020010) 和中国博士后科学基金项目 (2019M651721) 联合资助。

** 通信作者; E-mail: hehu@niglas.ac.cn.

ton biomass. Meanwhile, *D. pulex* dominance in the zooplankton community was replaced by rotifers when *E. modestus* were present, which caused a decline in zooplankton size; 3) *E. modestus* significantly elevated chlorophyll-*a* concentrations, while no significant effect of *E. modestus* on phytoplankton community structure was observed. Our study suggests that in large lake and reservoir ecosystems, invertebrate predators such as *E. modestus* may affect plankton succession. Thus, more attention should be paid to spring plankton studies.

Keywords: *Exopalaemon modestus*; nutrient; zooplankton; phytoplankton; mesocosm experiment

秀丽白虾(*Exopalaemon modestus*)隶属于长臂虾科(Palaemonidae)、白虾属(*Exopalaemon*),广泛分布于我国大型湖库,如太湖、洞庭湖、三峡水库等^[1-3]。秀丽白虾在这些湖泊中的产量和产值均较高,是主要经济渔获对象之一。例如,秀丽白虾是“太湖三白”之一,全湖白虾产量曾达到 2310.90 t^[2]。在鄱阳湖,秀丽白虾和日本沼虾占虾年总产量的 70% 以上^[4]。

秀丽白虾为一年生,寿命为 12~14 个月。太湖秀丽白虾大多于每年春季(4 月)抱卵,形成苗汛^[2],并且在 5—7 月的水体中具有较高的现存量^[1]。研究发现秀丽白虾为杂食性虾类,处于平游期的秀丽白虾主要以浮游植物和轮虫为饵,随着体型的增长,开始摄食枝角类和桡足类,也可摄食水生植物、碎屑、鱼卵和底栖动物等^[2,5],总体而言偏好于动物性饵料。对于亚热带地区湖库,春季浮游动物群落通常以大型枝角类—溞属(*Daphnia* spp.,后文简称 *Daphnia*)为优势种类^[6-7]。例如 Chen 等调查发现 2004 年 4 月中旬太湖梅梁湾 *Daphnia* 的密度达到了 50 ind./L^[7],杨丽丽等研究表明千岛湖透明溞(*D. hyalina*)通常在 3 月达到生物量高峰,在整个春季都保持着较高的密度^[8]。大量研究表明 *Daphnia* 对浮游植物的牧食是抑制浮游植物生长,维持湖泊春、夏季清水态的重要机制^[9-10]。在此期间,秀丽白虾等无脊椎动物捕食者的生长、繁殖和摄食活动可能会抑制浮游动物(特别是 *Daphnia*)生长,通过营养级联效应,进而影响浮游植物生长和水体营养盐循环^[11]。例如研究发现糠虾(mysid)通过捕食浮游动物,间接促进了温带湖泊的富营养化,而且对于加拿大安大略湖(Lake Ontario),在 5 月和 8 月,糠虾对浮游动物的摄食压力甚至要高于鱼类^[12-13]。

以往的研究从渔业的角度揭示了太湖、鄱阳湖、三峡水库等大型湖库秀丽白虾的种群动态、繁殖生物学特征与食性^[2,5],但是从食物网角度探讨秀丽白虾对生态系统影响的研究较少。本研究设计了一个微宇宙模拟实验,探讨我国亚热带湖库秀丽白虾对浮游动物、浮游植物群落以及水体营养水平的影响。

1 材料与方法

1.1 实验设置

该实验于中国科学院太湖湖泊生态系统研究站(位于无锡市太湖梅梁湾;31°24'13"N, 120°13'56"E)的湖岸平台上进行,实验于 2020 年 4 月 7 日开始,6 月 30 日结束,共计 84 d,秀丽白虾在此期间可以繁殖一代,并生长至成体阶段。实验设置为单因素,共 2 个处理组,分别为无虾的对照组(C)和白虾组(S)。每个处理组设置 6 个重复,共 12 个实验单元。实验桶为定购的 500 L 大型聚乙烯实验桶(桶高 97 cm,上直径为 90 cm,下直径为 78 cm)。实验开始前 1 个月,利用地笼在太湖梅梁湾捕获足量秀丽白虾,随后放入盛有湖水的大型聚乙烯桶中暂养。

实验开始前半个月,抽取太湖梅梁湾湖水,经过孔径 64 μm 的浮游生物网过滤后注入各实验桶中,每个实验桶中注入 480 L 湖水。随后每桶添加 100 只蚤状溞(*D. pulex*,后文简称 *Daphnia*),模拟大型枝角类占优势的春季浮游动物群落。蚤状溞的平均体长为 1.6 mm,添加的密度约为 0.2 ind./L,这个密度在春季太湖梅梁湾较为常见^[7, 14]。此外,每个桶放入 8 株仿真水草(株高 90 cm,形似水盾草 *Cabomba caroliniana*)模拟沉水植物。每个实验桶内的 8 株水草固定在 1 个共同的陶瓷底座(长 20 cm,宽 6 cm)上,底座放置在桶中间位置,每桶内沉水植物的覆盖度约为 35%。

经过半个月的培养,各个实验桶形成了以 *Daphnia* 为优势(生物量占比超过 90%)的浮游动物群落和以硅藻占优势(生物量占比超过 80%)的浮游植物群落,各实验桶浮游生物生物量和群落无明显差异,此时实验正式开始(2020 年 4 月 7 日)。挑选事先准备好的规格一致的虾添加到 6 个实验桶中,每桶添加 30 尾,其中包括 18 尾雌体((0.5±0.15) g/尾)和 12 尾雄体((0.16±0.08) g/尾),雌雄比为 1.5,参照三峡水库秀丽白虾的年均性比^[3]。雌虾比雄虾具有更大的个体,符合自然水体中秀丽白虾的雌雄异形现象^[3]。秀丽白虾的初

始密度约为 22 g/m², 与 2015 年太湖渔获物的年捕获量(21.7 g/m²)相当^[15]. 实验期间每个实验桶添加营养盐(P: 5 μg/(L·d); N: 130 μg/(L·d))模拟湖泊外源负荷.

1.2 采样与指标测定

实验期间,每 2 周(14 d)采集 1 次水样,采样时间为上午 8:00—9:00 之间. 采样时,先利用长竿将桶内的水混匀,避免仿真水草带来的空间异质性. 然后,利用柱状玻璃管(直径 6 cm,长 64 cm)采集 12 L 混合水样,取 2 L 水样带回实验室分析. 于实验室内测定总氮(TN)、总磷(TP)、总溶解氮(DTN)、总溶解磷(DTP)和叶绿素 *a* (Chl.*a*)浓度,测定方法依据《湖泊富营养化调查规范》^[16].

浮游动物每 4 周采集一次,将剩余的 10 L 混合水样经过 64 μm 浮游生物网过滤后,将浮游动物收集到 50 mL 小白瓶中,添加 2 mL 鲁哥试剂保存,显微镜下进行计数、鉴定,浮游动物生物量根据各种类的体长—体重关系进行换算^[17-18]. 实验结束时,另取 1 L 混合水样加入 10 mL 鲁哥试剂保存. 显微镜下对浮游植物进行鉴定计数,其生物量根据各类生物量经验值进行换算.

1.3 统计分析

所有作图以及统计分析均在 R 软件中进行^[19]. TN、TP、DTN、DTP 和 Chl.*a* 浓度以及 TN:TP、浮游动物总生物量、*Daphnia* 生物量等时间序列数据采用广义线性混合模型(GLMM)进行分析. GLMM 在“glmmTMB”包中进行^[20],模型构建时将白虾作为固定因子,时间作为随机因子,误差项服从高斯分布. 实验结束时 2 个处理组浮游植物和浮游动物各类群的优势度(生物量百分比)数据不满足正态分布,我们采用非参数 Kruskal-Wallis 检验(K-W 检验)进行比较,显著性水平为 $P<0.05$.

2 结果与分析

2.1 水体营养盐和叶绿素 *a* 浓度

实验期间 2 个处理组的 TN 浓度均呈现单峰变化趋势,在 6 月 2 日(第 56 天)达到最高(图 1a). 模型结果表明白虾组水体 TN 浓度显著低于对照组(表 1). 2 个处理组 TP 浓度在前 14 d 稳步下降,随后对照组平均 TP 浓度稳定在平均 0.04 mg/L 左右,而白虾组 TP 浓度急剧上升,实验结束时达到 0.07 mg/L,白虾组水体 TP 浓度显著高于对照组(表 1). 水体 DTN 浓度的时间变化趋势与 TN 类似(图 1c),秀丽白虾同样显著降低了水体 DTN 浓度(表 1). 与 TP 相反,白虾显著降低了水体的 DTP 浓度(图 1d; 表 1). 此外,白虾组水体 TN:TP 比值显著低于对照组(表 1;图 1e).

表 1 秀丽白虾对水体营养盐和浮游生物生物量影响的统计结果(基于广义线性混合模型 GLMM)

Tab.1 Effects of *E. modestus* on nutrient concentrations and plankton biomass based on GLMM

指标	系数	估计值	标准误	z-value	P
TN/(mg/L)	截距	3.723	0.298	12.504	<0.001
	白虾	-0.381	0.083	-4.579	<0.001
TP/(mg/L)	截距	0.038	0.003	13.118	<0.001
	白虾	0.023	0.008	2.786	0.005
TDN/(mg/L)	截距	3.587	0.330	10.858	<0.001
	白虾	-0.741	0.217	-3.416	<0.001
TDP/(mg/L)	截距	0.025	0.001	27.764	<0.001
	白虾	-0.003	0.001	-3.933	<0.001
TN:TP	截距	105.480	13.100	8.049	<0.001
	白虾	-39.630	14.100	-2.810	<0.001
叶绿素 <i>a</i> /(μg/L)	截距	5.881	12.108	0.486	0.627
	白虾	55.914	13.219	4.230	<0.001
浮游动物生物量/(μg/L)	截距	718.620	40.290	17.834	<0.001
	白虾	-267.960	48.960	-5.473	<0.001
蚤状溞生物量/(μg/L)	截距	549.190	91.480	6.003	<0.001
	白虾	-375.850	88.130	-4.264	<0.001

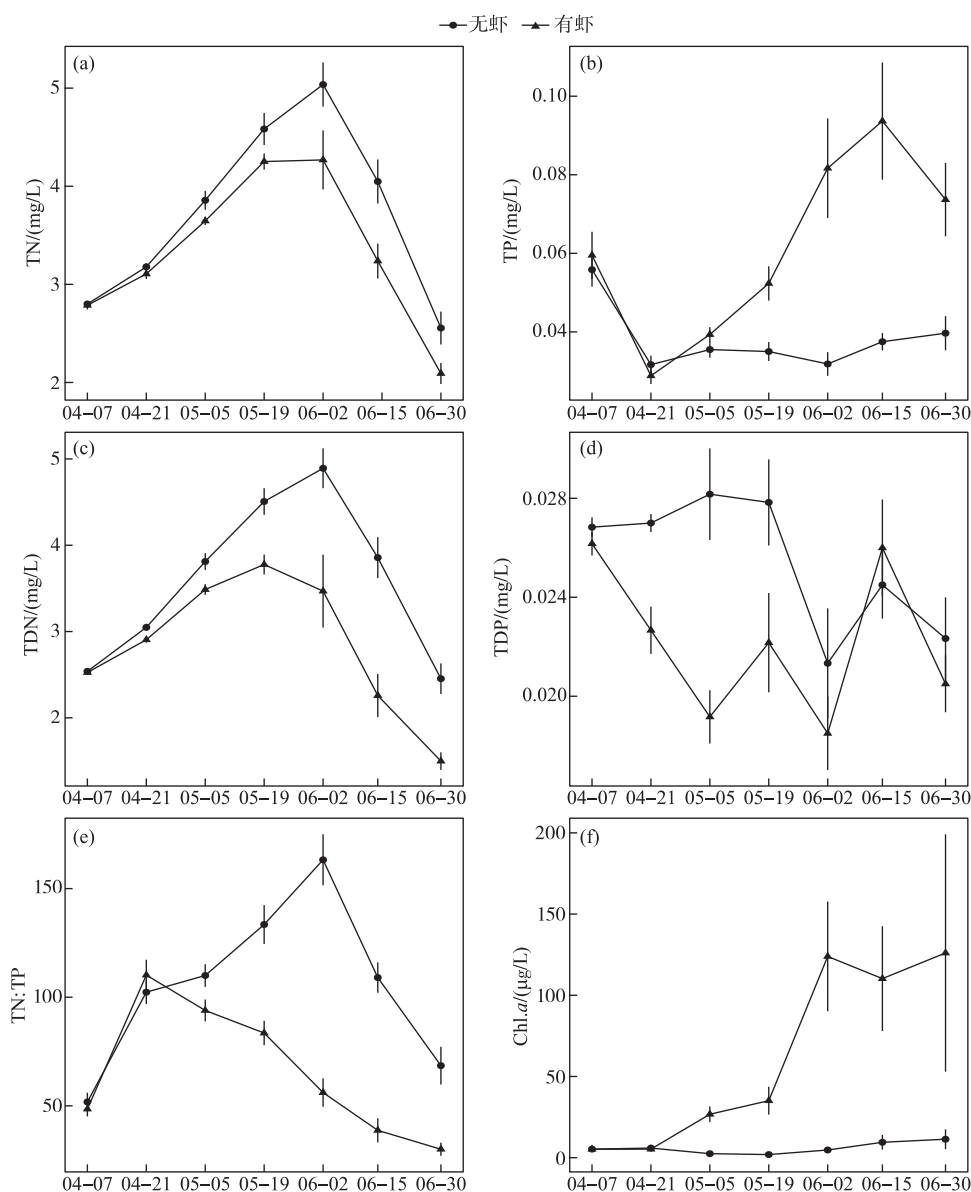


图1 实验期间2个处理组水体TN(a)、TP(b)、DTN(c)、DTP(d)、TN:TP(e)和Chl.a浓度(f)时间变化(平均值±标准误, $n=6$)

Fig.1 Temporal changes of TN(a), TP(b), DTN(c), DTP(d), TN:TP(e) and Chl.a(f) concentrations in the two treatments during the experiment (Mean \pm SE, $n=6$)

对照组 Chl.a 浓度一直维持在 $10 \mu\text{g/L}$ 左右,而白虾组水体 Chl.a 浓度随时间逐渐升高,6月2日后平均 Chl.a 浓度稳定在 $100 \mu\text{g/L}$ 以上(图1f). 统计分析表明白虾组 Chl.a 浓度显著高于对照组(表1).

2.2 浮游动物生物量

白虾组水体浮游动物总生物量随时间逐渐下降,对照组浮游动物生物量在春季(6月2日前)逐渐升高,随后小幅下降(图2a). 白虾组浮游动物生物量一直呈下降趋势(图2a),显著低于对照组(表1). 白虾组 *Daphnia* 生物量在实验开始后急剧下降,在后3次采样中均未检出(图2b). 相反,对照组 *Daphnia* 生物量在实验期间一直维持在较高水平(图2b). 统计分析表明白虾组 *Daphnia* 生物量显著低于对照组(表1).

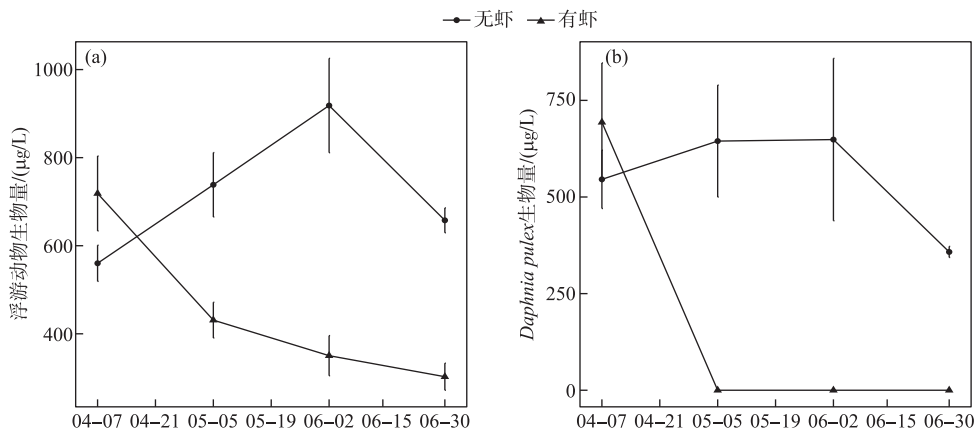


图2 实验期间2个处理组浮游动物(a)、*Daphnia pulex*(b)生物量时间变化(平均值±标准误, n=6)
Fig.2 Temporal changes of zooplankton(a) and *Daphnia pulex*(b) biomass in the two treatments during the experiment (Mean ± SE, n=6)

表2 秀丽白虾对浮游动物和浮游植物各类群优势度的影响(基于 Kruskal-Wallis 检验)
Tab.2 Effects of *E. modestus* on dominance of each zooplankton and phytoplankton group based on Kruskal-Wallis tests

		<i>c</i> ²	df	<i>P</i>
浮游动物各类群	蚤状溞	9.466	1	0.002
优势度/%	小型枝角类	0.231	1	0.631
	桡足类无节幼体	3.692	1	0.055
	桡足幼体及成体	0.923	1	0.337
	轮虫	7.410	1	0.007
浮游植物各门类	蓝藻门	3.188	1	0.074
优势度/%	硅藻门	3.578	1	0.058
	隐藻门	0.923	1	0.337
	绿藻门	0.641	1	0.423

2.3 浮游生物群落

实验结束时,秀丽白虾显著降低了 *Daphnia* 在浮游动物群落中的优势度(图 3a,表 2). 对照组 *Daphnia* 的生物量占比达到了 60% 以上,而白虾组未检出. 相反,秀丽白虾显著提高了轮虫(优势种 *Polyarthra trigla*、*Trichocerca* spp.、*Lecane* spp. 和 *Lepadella* sp.)在浮游动物群落中的优势度(图 3b). 秀丽白虾对小型枝角类(包括 *Alona* sp.、*Bosmina longirostris* 和 *Chydorus sphaericus*)和桡足类(包括 *Mesocyclops* sp.和 *Eucyclops serrulatus*)优势度的影响不显著(表 2).

实验结束时,2 个处理组浮游植物均以隐藻门(包括 *Cryptomonas* sp.)和绿藻门(优势种: *Scenedesmus quadricauda*、*Arthrodesmus* sp.、*Oedogoniaceae* sp.、*Pediastrum boryanum*、*Crucigenia*

quadrata、*Tetradion minimum*)为主. 秀丽白虾对浮游植物各门类的优势度的影响均不显著(图 3b,表 2).

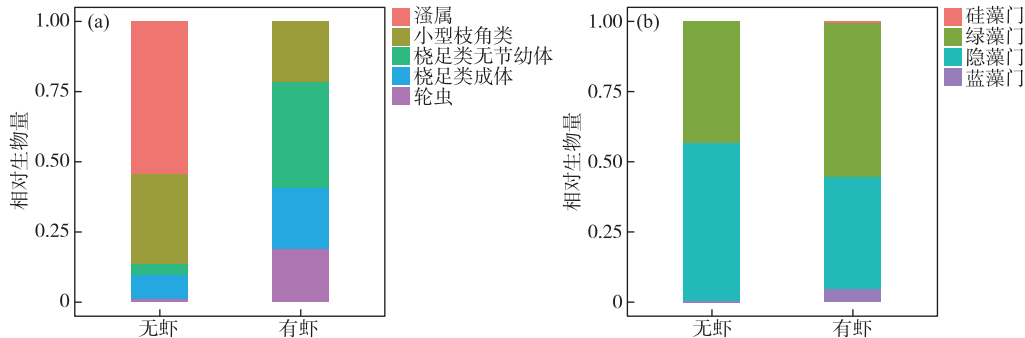


图3 实验结束时2个处理组浮游动物(a)和浮游植物(b)群落结构比较
Fig.3 Comparisons of zooplankton (a) and phytoplankton (b) community structures between both treatments at the end of the experiment

3 讨论

本研究发现秀丽白虾对水体 N、P 浓度具有不同的影响,秀丽白虾的存在显著降低了水体 TN 浓度,但是提高了水体 TP 浓度,最终降低了水体 TN:TP 比(图 1)。这一点符合生态化学计量学的“消费者驱动的营养盐循环”理论,即消费者排泄的 N:P 比与消费者自身的 N:P 比呈负相关,因为高 N:P 比的消费者必须尽可能的摄取 N,同时排出 P 来满足其生长需求^[21]。本研究中未检测秀丽白虾的 N:P 比,但根据以往的研究,杂食性虾类(如沼虾 *Macrobrachium* spp.)的 N:P 摩尔比约为 20^[22],在摄食富 P 的食物(如 *Daphnia*, N:P ≈ 14)^[23]后会倾向于保留更多的 N 而排出 P,这可能是本研究中白虾组具有高 TP 浓度和低 TN:TP 比的主要原因(图 1)。同时,由于秀丽白虾自身摄取了较多的 N,导致了水体 TN 浓度的降低(图 1)。此外,除了排泄之外,白虾组水体较高的 TP 浓度也可能来自于该处理组较高的 P 循环速率,即浮游动物通过秀丽白虾捕食后,再迅速排泄出来,其身体的 P 能够很快转化成可利用的 P 而进入水体中。而对照组中浮游动物需死亡、分解后其身体 P 才能够再次进入水体 P 循环,导致了对照组大量的 P 沉降在水体底部,而水中的 P 相对较少。类似的,Elser 等在加拿大 227 湖的研究发现,该湖泊 *Daphnia* 丰度在实施生物操纵后明显升高,与此同时,水层 P 的沉降速率也显著增加^[24]。本研究中,秀丽白虾的排泄虽然显著提高了水体 TP 浓度,但是却降低了水体 DTP 浓度,这可能与白虾组较高的浮游植物生物量有关(图 1f),即白虾排泄的 P 很快被浮游植物利用,转换成了颗粒态营养盐。有调查表明,水体 Chl.a 浓度较高的水体中溶解性 P 在 P 库中的比例往往较低^[25-26]。

秀丽白虾除了影响水体营养盐循环,还显著影响了水体的食物网结构,表现为牧食者 *Daphnia* 和浮游动物总生物量降低(图 2a~b),同时生产者—浮游植物生物量增加(图 1f)。本研究结果与其他杂食性虾类(如糠虾 *Neomysis integer*)的研究结果一致^[12-13]。本研究中,*Daphnia* 和浮游动物总生物量的减少主要归因于秀丽白虾对浮游动物的捕食,这一点得到了以往太湖秀丽白虾的胃含物分析以及人工饲养实验的证实^[2]。此外,有研究表明某些杂食性虾类(如澳洲淡水虾 *Paratya australiensis*、多齿新米虾 *Neocaridina denticulata*)也能够摄食藻类^[27-28],从而通过与浮游动物竞争食物而降低浮游动物生物量。然而,本研究中白虾组浮游植物生物量要远远高于对照组(图 1f),说明白虾组浮游动物不可能受到食物的限制,所以资源竞争不可能是白虾组 *Daphnia* 以及浮游动物生物量减少的原因。

本研究中秀丽白虾显著提升了浮游植物的生物量,与 Ye 等的研究结果一致^[27]。其机理主要有两个方面:(1)秀丽白虾驱动的营养盐循环为浮游植物提供了更多的 P,同时缓解了浮游植物的 P 限制(图 1)。本研究中 2 个处理组水体 TN:TP 比均超过 15:1,表现为 P 限制^[29],秀丽白虾降低了水体 TN:TP 比,因此一定程度上缓解了 P 缺乏对浮游植物生长的影响;(2)秀丽白虾对浮游动物(尤其是 *Daphnia*)的捕食减弱了浮游动物对浮游植物的牧食压力,通过营养级联效应促进了浮游植物生长^[30]。其他研究同样也发现,多齿新米虾(*Neocaridina denticulata*)和一种对虾(*Penaeus setiferus*)分别通过排泄营养盐和捕食过程显著促进了浮游植物的生长^[27,31]。本研究证明在春、夏季,秀丽白虾能从上行(释放营养盐)和下行(减少浮游动物)两个方面有利于浮游植物生长。以往的研究发现虾类会影响浮游植物的群落结构,增加蓝藻的优势^[32],本研究也发现白虾组蓝藻的优势度高于对照组,但是统计上并不显著(图 3b; $P=0.074$, 表 2),这可能与本实验主要在温度相对较低的春季至初夏开展有关。

在热带和亚热带地区湖泊或水库,虾类在春夏季往往具有较高的丰度^[1-2]。春季同样是大型枝角类 *Daphnia* 的繁殖窗口,对于湖库清水态的维持具有重要意义^[9-10]。本研究发现秀丽白虾的摄食降低了 *Daphnia* 的生物量及其优势度(图 2~3),导致浮游动物群落趋于小型化,同时促进了浮游植物生长,这可能会不利于湖库清水态的维持^[9-10]。当然,秀丽白虾的生态效应与其密度有关,在自然湖库中,秀丽白虾的种群规模可能会受到其他捕食者(如鱼类)的限制,导致其种群密度要低于本实验(22 g/m^2)^[1],因此,评判秀丽白虾的生态效应还需要野外证据的支持。尽管如此,本研究表明秀丽白虾和鱼类一样,也可能是影响春夏季浮游动物、植物生物量和群落变化的影响因素之一。因此在大型湖库的浮游生物研究中,虾类等无脊椎动物捕食者的影响也应予以关注。

4 结论

对于大型枝角类 *Daphnia* 占优势的春夏季亚热带湖库,秀丽白虾的捕食:1)显著降低水体 TN 浓度,增加了水体 TP 浓度,降低了水体 TN:TP 比;2)减少了 *Daphnia* 和浮游动物总生物量,可能导致浮游动物群落趋于小型化;3)提高了水体 Chl.*a* 浓度,但对浮游植物群落结构影响不明显。

5 参考文献

- [1] Wen ZR, Zhang DW, Xie P *et al.* Seasonal dynamics in stock of the freshwater shrimps, *Exopalaemon modestus* and *Macrobrachium nipponense* in Meiliang and Gonghu bays, Lake Taihu. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 2011, **20**(9): 1035-1039. [温周瑞, 张大文, 谢平等. 太湖日本沼虾、秀丽白虾现存量的周年动态研究——以梅梁湾、贡湖湾为例. 长江流域资源与环境, 2011, **20**(9): 1035-1039.]
- [2] Shi WG, Yan XM, Bing, XW. Biology and feeding habit of *Palaemon modestus* (heller) in Taihu Lake. *J Lake Sci*, 1995, **7**(1): 69-76. DOI: 10.18307/1995.0110. [施炜钢, 严小梅, 邴旭文. 太湖秀丽白虾生物学与食性的研究. 湖泊科学, 1995, **7**(1): 69-76.]
- [3] Chen SB, Liao CS, Zhao XJ *et al.* The growth and the reproductive biology of *Expalaemon modestus* (Heller, 1862) (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae) in the Three Gorges Reservoir of China. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2015, **39**(5): 989-996. [陈思宝, 廖传松, 赵修江等. 三峡水库秀丽白虾生长与繁殖生物学特征研究. 水生生物学报, 2015, **39**(5): 989-996.]
- [4] Li CC, Li Y, Xie QM *et al.* A study on the maximum sustained yield of the macrura's shrimp in the Poyang Lake and its development, utilization. *Jiangxi Science*, 1990, **8**(4): 28-33. [李长春, 李云, 谢钦铭等. 鄱阳湖虾类资源最大持续产量及其开发利用的研究. 江西科学, 1990, **8**(4): 28-33.]
- [5] Wen ZR, Xie P. Studies on the feeding habits and sources of dietary carbon of *Macrobrachium nipponense* and *Exopalaemon modestus* in Taihu Lake. *Journal of Yangtze University*, **10**(29): 36-45. [温周瑞, 谢平. 太湖日本沼虾与秀丽白虾的食性与食物碳源分析. 长江大学学报: 自然科学版, 2013, **10**(29): 36-45.]
- [6] Havens KE, East TL, Marcus J *et al.* Dynamics of the exotic *Daphnia lumholtzi* and native macro-zooplankton in a sub-tropical chain-of-lakes in Florida, USA. *Freshwater Biology*, 2000, **45**(1): 21-32. DOI: 10.1046/j.1365-2427.2000.00614.x.
- [7] Chen F, Gulati RD, Li J *et al.* A comparison of the size distribution of the filamentous green alga *Ulothrix* in *Daphnia* guts and lake water from Lake Taihu, China. *Journal of Plankton Research*, 2011, **33**(8): 1274-1283. DOI: 10.1093/plankt/fbr029.
- [8] Yang LL, He GX, Hu ZJ *et al.* Community structure of zooplankton and its relation to environmental factors in the silver-carp-and-bighead-carp-dominated Qiandao Lake. *Journal of Fisheries of China*, 2013, **37**(6): 894-903. [杨丽丽, 何光喜, 胡忠军等. 鲢鳙占优势的千岛湖浮游动物群落结构特征及其与环境因子的相关性. 水产学报, 2013, **37**(6): 894-903.]
- [9] Lampert W, Fleckner W, Rai H *et al.* Phytoplankton control by grazing zooplankton: A study on the spring clear-water phase1. *Limnology and Oceanography*, 1986, **31**(3): 478-490. DOI: 10.4319/lo.1986.31.3.0478.
- [10] Sommer U, Adrian R, de Senerpont DL *et al.* Beyond the plankton ecology group (PEG) model: Mechanisms driving plankton succession. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2012, **43**(1): 429-448. DOI: 10.1146/annurev-eolsys-110411-160251.
- [11] Iglesias C, Mazzeo N, Meerhoff M *et al.* High predation is of key importance for dominance of small-bodied zooplankton in warm shallow lakes: Evidence from lakes, fish enclosures and surface sediments. *Hydrobiologia*, 2011, **667**(1): 133-147. DOI: 10.1007/s10750-011-0645-0.
- [12] Cooper SD, Goldman CR. Opossum shrimp (*Mysis relicta*) predation on zooplankton. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1980, **37**(6): 909-919. DOI: 10.1139/f80-120.
- [13] Gal G, Rudstam LG, Mills EL *et al.* Mysid and fish zooplanktivory in Lake Ontario: Quantification of direct and indirect effects. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2006, **63**(12): 2734-2747. DOI: 10.1139/f06-156.
- [14] Yang GJ, Qin BQ, Tang XM *et al.* Contrasting zooplankton communities of two bays of the large, shallow, eutrophic Lake

- Taihu, China: Their relationship to environmental factors. *Journal of Great Lakes Research*, 2012, **38**(2): 299-308. DOI: 10.1016/j.jglr.2012.03.011.
- [15] Mao ZG, Gu XH, Cao Y *et al.* The role of top-down and bottom-up control for phytoplankton in a subtropical shallow eutrophic lake: Evidence based on long-term monitoring and modeling. *Ecosystems*, 2020, **23**(7): 1449-1463. DOI: 10.1007/s10021-020-00480-0.
- [16] Jin XC, Tu QY eds. The standard methods for observation and analysis in lake eutrophication, 2nd. Beijing: China Environmental Science Press, 1990.[金相灿, 屠清瑛. 湖泊富营养化调查规范: 第2版. 北京: 中国环境科学出版社, 1990.]
- [17] Dumont HJ, Velde I, Dumont S. The dry weight estimate of biomass in a selection of Cladocera, Copepoda and Rotifera from the plankton, periphyton and benthos of continental waters. *Oecologia*, 1975, **19**(1): 75-97. DOI: 10.1007/BF00377592.
- [18] Huang XF ed. Survey observation and analysis of lake ecology. Beijing: China Standards Press, 2000.[黄祥飞. 湖泊生态调查观测与分析. 北京: 中国标准出版社, 2000.]
- [19] R Core Team. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>. 2019.
- [20] Bolker BM, Brooks ME, Clark CJ *et al.* Generalized linear mixed models: A practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 2009, **24**(3): 127-135. DOI: 10.1016/j.tree.2008.10.008.
- [21] Elser JJ, Urabe J. The stoichiometry of consumer-driven nutrient recycling: Theory, observations, and consequences. *Ecology*, 1999, **80**(3): 735-751. DOI: 10.2307/177013.
- [22] Snyder MN, Small GE, Pringle CM. Diet-switching by omnivorous freshwater shrimp diminishes differences in nutrient recycling rates and body stoichiometry across a food quality gradient. *Freshwater Biology*, 2015, **60**(3): 526-536. DOI: 10.1111/fwb.12481.
- [23] Andersen T, Hessen DO. Carbon, nitrogen, and phosphorus content of freshwater zooplankton. *Limnology and Oceanography*, 1991, **36**(4): 807-814. DOI: 10.4319/lo.1991.36.4.0807.
- [24] Elser JJ, Sterner RW, Galford AE *et al.* Pelagic C:N:P stoichiometry in a eutrophied lake: Responses to a whole-lake food-web manipulation. *Ecosystems*, 2000, **3**(3): 293-307. DOI: 10.1007/s100210000027.
- [25] Zhu GW, Zou W, Guo CX *et al.* Long-term variations of phosphorus concentration and capacity in Lake Taihu, 2005–2018: Implications for future phosphorus reduction target management. *J Lake Sci*, 2020, **32**(1): 21-35. DOI: 10.18307/2020.0103.[朱广伟, 邹伟, 国超旋等. 太湖水体磷浓度与赋存量长期变化(2005—2018年)及其对未来磷控制目标管理的启示. 湖泊科学, 2020, **32**(1): 21-35.]
- [26] Mazumder A. Phosphorus-chlorophyll relationships under contrasting zooplankton community structure: Potential mechanisms. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1994, **51**(2): 401-407. DOI: 10.1139/f94-041.
- [27] Ye JL, Tang YL, Zhang XF *et al.* Omnivorous shrimp *Neocaridina denticulata* sinensis enhances the growth of submerged macrophyte *Vallisneria spiralis*. *Knowledge & Management of Aquatic Ecosystems*, 2019(420): 32. DOI: 10.1051/kmae/2019025.
- [28] Moulton TP, Souza ML, Brito EF *et al.* Strong interactions of *Paratya australiensis* (Decapoda: Atyidae) on periphyton in an Australian subtropical stream. *Marine Freshwater Research*, 2012, **63**(9): 834-844. DOI: 10.1071/MF12063.
- [29] Abell JM, Özkundakci D, Hamilton DP. Nitrogen and phosphorus limitation of phytoplankton growth in New Zealand lakes: Implications for eutrophication control. *Ecosystems*, 2010, **13**(7): 966-977. DOI: 10.1007/s10021-010-9367-9.
- [30] Polis GA, Sears ALW, Huxel GR *et al.* When is a trophic cascade a trophic cascade? *Trends in Ecology and Evolution*, 2000, **15**(11): 473-475. DOI: 10.1016/S0169-5347(00)01971-6.
- [31] Bruno JF, O'Connor MI. Cascading effects of predator diversity and omnivory in a marine food web. *Ecology Letters*, 2005, **8**(10): 1048-1056. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2005.00808.x.
- [32] Alonso-Rodríguez R, Páez-Osuna F. Nutrients, phytoplankton and harmful algal blooms in shrimp ponds: A review with special reference to the situation in the Gulf of California. *Aquaculture*, 2003, **219**(1/2/3/4): 317-336. DOI: 10.1016/S0044-8486(02)00509-4.