

乌梁素海鱼类群落结构特征及其与环境因子的关系*

姚禹佳^{1,2,3}, 毛志刚^{1,2**}, 谷孝鸿^{1,2}, 王奕杨^{1,2,3}, 曾庆飞^{1,2}, 陈辉辉^{1,2}, 兰海今⁴

(1: 中国科学院南京地理与湖泊研究所, 湖泊与环境国家重点实验室, 南京 210008)

(2: 中国科学院南京地理与湖泊研究所, 湖泊与流域水安全重点实验室, 南京 210008)

(3: 中国科学院大学, 北京 100049)

(4: 内蒙古自治区乌梁素海生态保护中心, 巴彦淖尔 051500)

摘要: 根据 2021 年周年野外调查数据与渔业捕捞历史资料, 本文分析了乌梁素海湖区的鱼类群落结构变化特征及其与主要环境因子的关系。与历史资料相比, 乌梁素海鱼类群落结构已经发生较大变化, 表现为土著鱼类减少, 优势种组成改变, 鱼类群落结构呈现小型化。根据鱼类群落在湖中的分布特征, 本研究将乌梁素海分为西部、东部和南部 3 个湖区。单因子相似性分析和相似性百分比分析结果显示, 不同湖区间鱼类群落组成存在显著差异, 两两湖区之间的平均差异性均在 70% 以上, 且这种差异性主要由鲫、麦穗鱼和鲤造成。多样性的分析结果表明, 全湖及各湖区鱼类群落的多样性指数较低 ($H' < 2$), 整体表现为一般水平, 且 3 个湖区的鱼类生物多样性指数呈现为: 西部湖区 > 东部湖区 > 南部湖区。此外, Mantel test 分析和典型相关分析表明, 浊度和叶绿素 a 是目前影响乌梁素海鱼类群落结构的主要环境因子。各湖区间鱼类种群和多样性的差别在一定程度上反映出鱼类群落结构与湖泊环境特征相适应的特点。通过讨论鱼类群落结构变化及其空间分布特征, 本文从不同角度对乌梁素海未来渔业管理规划提出可参考方向: 1) 重视禁渔休渔政策和人工增殖放流在乌梁素海的重要意义; 2) 充分利用鱼类群落与环境特征间的关系, 尽可能通过改善鱼类群落结构促进水体营养物质循环。

关键词: 渔业资源小型化; 优势种; 生物多样性; 环境因子; 多元统计分析; 乌梁素海

Fish community structure in Lake Wuliangsuhai and its relationship with major environmental factors*

Yao Yujia^{1,2,3}, Mao Zhigang^{1,2**}, Gu Xiaohong^{1,2}, Wang Yiyang^{1,2,3}, Zeng Qingfei^{1,2}, Chen Huihui^{1,2} & Lan Haijin⁴

(1: State Key Laboratory of Lake Science and Environment, Nanjing Institute of Geography and Limnology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, P.R.China)

(2: Key Laboratory of Lake and Watershed Science for Water Security, Nanjing Institute of Geography and Limnology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, P.R.China)

(3: University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, P.R.China)

(4: Wuliangsuhai Ecological Protection Center, Inner Mongolia Autonomous Region, Bayannur 051500, P.R.China)

Abstract: Utilizing data obtained from three surveys conducted in 2021 and historical records pertinent to fisheries, this study scrutinized the alterations in the fish community structure within Lake Wuliangsuhai and elucidated its correlation with key environmental factors. Comparative scrutiny with historical data unveiled substantial shifts in the fish community structure in Lake Wuliangsuhai, typified by a decline in indigenous species, alterations in dominant species composition, and a discernible trend toward individual fish miniaturization. According to the distribution characteristics of fish communities, the lake was divided into three lake ar-

* 2023-10-07 收稿; 2024-03-06 收修改稿。

内蒙古自治区科技成果转化专项资金项目(2021CG0013)、江苏省水利厅科技重大技术攻关项目(2021003)、国家自然科学基金项目(32071575)和湖泊与流域水安全重点实验室项目(Grant No. NKL2023-KP02)联合资助。

** 通信作者; E-mail: zgmao@niglas.ac.cn。

east; western, eastern and southern. ANOSIM and SIMPER results showed significant differences in fish community composition between the lake regions. The mean difference was more than 70% and was mainly attributed to *Carassius auratus*, *Pseudorasbora parva* and *Cyprinus carpio*. The results of biodiversity analysis showed that the diversity index of fish communities in the whole lake and each lake area was low ($H' < 2$). Mantel test analysis and CCA underscored turbidity and chlorophyll-*a* as key environmental factors influencing the fish community structure in the lake. The differences in fish communities and biodiversity among lake areas reflect the adaptation of fish community structure to the environmental characteristics of the lake. This paper proposes a reference direction for future fisheries management planning in the lake from different perspectives: 1) the policy of fishing ban and stocking, 2) make full use of the relationship between the fish community and environmental characteristics.

Keywords: Miniaturization of fish resources; dominant species; biodiversity; environmental variable; multivariate analysis; Lake Wuliangsu

乌梁素海是中国八大淡水湖之一,位于内蒙古巴盟乌拉特前旗境内,是黄河改道形成的河迹湖^[1]。湖区总面积 300 km²,平均水深 1.7 m,是黄河流域最大的湖泊湿地,也是亚洲十分重要的湿地系统生物多样性保护区^[2]。多年以来随着工农业不断发展,乌梁素海水体污染严重,水草逐年疯长扩散,富营养化和沼泽化进程加快,鱼类资源结构也遭到了破坏^[3]。与 1980s 的调查资料相比^[4],目前湖区中的一些洄游性土著鱼类如瓦氏雅罗鱼(*Leuciscus waleckii*)、青鱼(*Myloparingodon piceus*)等减少或消失^[2,5]。鱼类群落结构和生物多样性特征明显改变,淡水渔业基地功能逐渐退化,影响了乌梁素海生态系统功能的发挥^[6]。

据资料记载,乌梁素海鱼类资源调查的相关工作较少,2002 年以前记录在册的调查工作仅 3 次^[5]。调查内容主要是鱼类种属的记录及区系特征的分析^[5,7],此外就是关于渔业养殖方面的研究^[8]。近年来,关于乌梁素海鱼类资源的研究内容有所扩展,主要集中在对湖泊的生物治理^[6,9]以及研究生态系统结构和功能的变化^[2],但鱼类群落结构和多样性特征仅在陶黎等^[5]的研究中有所涉及。鱼类群落结构的变化可以反映出人类活动及水域环境的变化,从而指示湖泊功能和渔业资源的发展情况,使人们能及时对生态系统的变化作出响应,因此合理的湖泊鱼类群落结构是湖泊生态系统维持健康的重要条件之一^[10]。本研究采用丝网、地笼组合方法对乌梁素海鱼类群落结构和多样性的空间分布特征进行调查,并分析影响其变化的环境因子,以为乌梁素海鱼类资源恢复和湖泊生态系统的恢复提供科学依据。

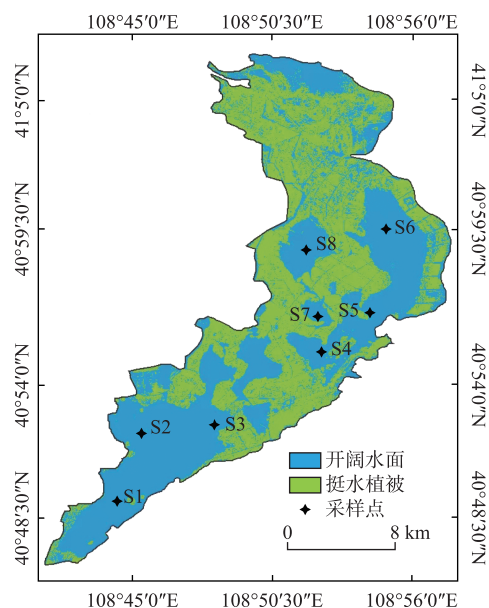


图 1 乌梁素海鱼类调查点位分布

Fig.1 Distribution of fish survey sites in Lake Wuliangsu

1 材料与方法

1.1 采样点布设及采样时间

依据《湖泊调查技术规程》和《生物多样性观测技术导则 内陆水域鱼类》(HJ 710.7—2014) 指导,结合采样需求和乌梁素海环境特征布设采样点位并确定采样时间。乌梁素海不同湖区之间环境特征差异明显,南部湖区水草覆盖度相对其他湖区较低,而藻类浓度较高;东部湖区为自然保护区,水质较好,但水草过于茂盛,沼泽化堆积现象严重;西部总排干入湖口水域,水体悬浮颗粒物浓度高,透明度较低^[9,11];北部湖区目前被大面积的芦苇占据,仅剩零星的浅水滩地,水深极浅约 20 cm,采样船无法深入,故本次调查中未设置调查点位。为了比较乌梁素海不同湖区的鱼类群落结构特征,将湖区依据上述环境的空间特征划分为南部、东部和西部 3 个大的区域,并在全湖共设置 8 个采样点位(图 1)。其中,S1~S3 位于南部水面开阔水域,S4~S7 位于沼泽化湖区,S8 则位于入湖河口。本次调查的采样时间设置为 2021 年 4、7 和 11 月,其中因 12 月一次年 3 月为乌梁素海冰封期,未能开展冬季采样工作。

1.2 调查方法

本次生物资源调查依据《生物多样性观测技术导则 内陆水域鱼类》(HJ 710.7—2014)指导进行。鱼类样本采集使用丝网、地笼组合法。丝网分别用浮子和铅坠设置在水面上层和下层,丝网孔径为 1~10 cm,长度为 300 m。同时,采用长虾笼捕获底栖小型鱼类,长虾笼长度为 30 m,网孔孔径为 1 cm,直径为 25 cm。丝网和长虾笼在水体隔夜放置 12 h 后收起,将两种网具内的所有样品合并,作为每次取样的捕获量。鱼类捕获量用单位时间捕捞努力量(CPUE,以密度计的单位为 ind./h;以生物量计的单位为 g/h)表示。鱼类样品采集后,用体积分数为 8% 的甲醛溶液保存,带回实验室鉴定种类,并测量全长(cm)、体长(cm)、数量(尾)、质量(g)。相关的鉴定、生态类型划分以及鱼类拉丁文学名参考相关文献^[12]。此外,在各采样点采集鱼类样品时,同步打捞水草,估算其生物量(Aqu-v);使用塞氏盘测定透明度(SD);使用 YSI 设备测量氧化还原电位(ORP)、溶解氧(DO)、电导率(EC)、浊度(Turbidity)、pH 等水质参数。其余水质指标——叶绿素 *a* (Chl.*a*)、总氮(TN)、总磷(TP)、磷酸盐($\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$)、氨氮($\text{NH}_3\text{-N}$)、氮氧化物的总氮($\text{NO}_x\text{-N}$)、化学需氧量(COD)、总溶解固体(TDS)、盐度(Sal)则将水样妥善保存后带回实验室进行测定,具体测定方法参见相关文献^[13]。

1.3 分析方法

鱼类群落多样性采用 Margalef 物种丰富度指数(D)、Shannon-Wiener 多样性指数(H')和 Pielou 均匀度指数(J')进行评估^[14],所用到的计算公式为:

$$D = (S - 1) / \ln N \quad (1)$$

$$H' = - \sum_{i=1}^S P_i \ln P_i \quad (2)$$

$$J' = H' / \ln S \quad (3)$$

式中, S 为种类数; N 为总尾数; P_i 为第 i 种鱼所占的比例(以数量(尾)计算的 H' 记为 H'_n ,此时 P_i 表示第 i 种鱼的数量所占鱼类样本总数量的比例;以质量(g)计算的 H' 记为 H'_w ,此时 P_i 表示第 i 种鱼的质量所占鱼类样本总质量的比例)。

鱼类群落优势种的组成采用 Pinkas 的相对重要性指数(IRI)计算^[15]:

$$IRI = (N\% + W\%) \times F\% \quad (4)$$

式中, $N\%$ 为某一种类的数量(尾)百分比, $W\%$ 为某一种类的质量(g)百分比, $F\%$ 为某一种类出现的点位数占总调查点位数的百分比。通常将 $IRI \geq 1000$ 的种类定义为优势种, $100 \leq IRI < 1000$ 的种类定义为重要种,二者合称为重要鱼种成分^[16],本研究中主要分析优势种。

此外,为了直观地呈现乌梁素海鱼类密度和生物量在空间上的分布及其变化特征,本文应用 ArcGIS 10.8 将鱼类的密度和生物量数据关联至研究区图的对应点位,绘制鱼类资源结构的饼图。为了确定湖区划分的可靠性,采用主坐标分析(PCoA)和相似性分析(ANOSIM)检验湖区间的差异性,采用 Kruskal-Wallis 检验(K-W)分析季节性差异,并利用相似性百分比分析(SIMPER)计算鱼类群落对上述差异性的贡献度。最后,采用 Mantel test 分析与典型相关分析(CCA)对环境因子与鱼类群落间相关性进行分析。上述分析均基于 R 4.1.1 完成,数据的统计分析则采用 SPSS 25 软件完成。

2 结果与分析

2.1 鱼类组成及空间分布

2.1.1 鱼类群落结构 2021 年在乌梁素海湖区共采集到鱼类 23 种,隶属 4 目 7 科 19 属(表 1)。其中鲤科鱼类 16 种,占调查物种总数的 69.6%;其次为虾虎鱼科(2 种),占总数的 8.7%;鳅科、鲇科、胡瓜鱼科、塘鳢鱼科、月鳢科各 1 种,分别占总数的 4.3%。乌梁素海湖区鱼类按其栖息环境和洄游方式可分为洄游性和定居性鱼类两种。本年度采集鱼类中江湖半洄游性鱼类仅 3 种,均来自人工放流或养殖的草鱼(*Ctenopharyngodon idella*)、鳊(*Hypophthalmichthys nobilis*)、鲢(*Hypophthalmichthys molitrix*),占总数量的 13.0%,占总质量的 6.1%;其余均为湖泊定居性鱼类,共 20 种,占总数的 87.0%,这些鱼类均能在湖区水域内自繁,在乌梁素海湖区占有明显优势。此外,按照食性类型又可将所采集鱼类划分为肉食性、草食性、杂食性、底栖生物食性和浮游生物食性 5 类。其中,乌鳢(*Channa argus*)这类以鱼、虾为主要食物的肉食性鱼类

表 1 乌梁素海湖区鱼类种类组成
Tab.1 Composition of fish species in Lake Wuliangsuhai

种类	生态类型	调查时间					
		1960 年	1980 年	1983— 1984 年	2021 年		
					4 月	7 月	11 月
鲤科 Cyprinidae							
瓦氏雅罗鱼 <i>Leuciscus waleckii</i>	M、O	+	+	+			
蛇鮈 <i>Saurogobio dabryi</i>	S、DF						+
棒花鱼 <i>Abbottina rivularis</i>	S、O			+	+	+	+
麦穗鱼 <i>Pseudorasbora parva</i>	S、O		+	+	+	+	+
青鱼 <i>Mylopharyngodon piceus</i>	M、DF	+		+			
赤眼鲮 <i>Squaliobarbus curriculus</i>	S、O	+	+	+			
草鱼 <i>Ctenopharyngodon idella</i>	M、G	+	+	+	+		
鲫 <i>Carassius auratus</i>	S、O	+	+	+	+	+	+
鲤 <i>Cyprinus carpio</i>	S、O	+	+	+	+	+	+
鳊 <i>Hypophthalmichthys nobilis</i>	M、SF	+	+	+	+		
鲢 <i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	M、SF	+	+	+	+		
似鮈 <i>Pseudogobio guilinensis</i>	S、O		+	+			
中华鲮 <i>Rhodeus sinensis</i>	S、O		+	+	+	+	+
高体鲮 <i>Rhodeus ocellatus</i>	S、O				+		
鲮 <i>Hemiculter leucisculus</i>	S、O		+	+	+	+	+
贝氏鲮 <i>Hemiculter bleekeri</i>	S、O					+	
大鳍鱮 <i>Acheilognathus macropterus</i>	S、G				+	+	+
兴凯鱮 <i>Acanthorhodeus chankaensis</i>	S、G				+		+
团头鲂 <i>Megalobrama amblycephala</i>	S、G		+	+	+		
长春鳊 <i>Parabramis pekinensis</i>	S、O		+	+	+	+	
鳅科 Cobitidae							
泥鳅 <i>Misgurnus anguillicaudatus</i>	S、O	+	+	+	+		
中华花鳅 <i>Cobitis sinensis</i>	S、O	+		+			
达里湖高原鳅 <i>Triplophysa dalaica</i>	S、O	+	+	+			
董氏须鳅 <i>Barbatula toni</i>	S、O			+			
鲇科 Siluridae							
鲇 <i>Silurus asotus</i>	S、DF	+	+	+	+	+	+
胡瓜鱼科 Osmeridae							
池沼公鱼 <i>Hypomesus olidus</i>	S、SF				+	+	+
虾虎鱼科 Cobiidae							
波氏吻虾虎鱼 <i>Rhinogobius cliffordlpopei</i>	S、DF		+	+	+		
子陵吻虾虎鱼 <i>Rhinogobius giurinus</i>	S、DF				+	+	+
塘鳢鱼科 Eleotridae							
小黄鲷鱼 <i>Micropercops swinhonis</i>	S、SF		+	+	+	+	+
月鳢科 Channidae							
乌鳢 <i>Channa argus</i>	S、P				+		+
青鲈科 Oryziatidae							
青鲈 <i>Oryzias latipes</i>	S、SF			+			
鲮科 Bagridae							
黄颡鱼 <i>Pelteobagrus fulvidraco</i>	S、DF			+			

* M: 洄游性鱼类; S: 定居性鱼类; P: 鱼食性; O: 杂食性; DF: 底栖食性; SF: 浮游食性; G: 草食性。1983—1984 年调查数据参考文献[4], 1960 年和 1980 年鱼类调查数据参考文献[5]。

仅一种,占总数的4.3%;以小黄鲮鱼(*Micropercops swinhonis*)、池沼公鱼(*Hypomesus olidus*)等为代表的浮游食性鱼类,以鲇(*Silurus asotus*)、子陵吻虾虎鱼(*Rhinogobius giurinus*)等为代表的底栖食性鱼类以及以大鳍鲃(*Acheilognathus macropterus*)等为代表的草食性鱼类均为4种,各占总数的17.4%。而麦穗鱼(*Pseudorasbora parva*)、鲫(*Carassius auratus*)、鲤(*Cyprinus carpio*)等杂食性鱼类能吞食动植物食物,数量也最多,共10种,占总数的43.5%。

据文献记载,2000年以前在乌梁素海进行过3次资源调查,鉴定到鱼类12~24种,当时湖中可见如瓦氏雅罗鱼(*Leuciscus waleckii*)等洄游性土著鱼类^[5]。将1983—1984年对乌梁素海湖区的渔业资源调查与资料收集工作进行合计,发现共采集鱼类24种^[4],分别属于7科24属。2000—2002年的调查中,乌梁素海中仅调查到鱼类8~10种,分属2目3科^[1]。与以往的调查结果相比,本次采集到的乌梁素海鱼类物种数与20世纪末的水平相当,但鱼类种类结构已经发生明显变化(表1),主要体现在一些洄游性土著鱼类从捕捞群体中消失,如上述提及的瓦氏雅罗鱼等已多年未采集到,与此同时,人工投放的洄游性鱼类草鱼、鲢、鳙以及团头鲂(*Megalobrama amblycephala*)都未能形成较稳定的种群生物量^[2]。

2.1.2 鱼类群落密度与生物量的空间分布 在本年度的调查结果中,Kruskal-Wallis 检验(附图 I)显示,乌梁素海鱼类密度和生物量分布未表现出显著性季节差异($P>0.05$),但在空间上均显示出较为明显的变化(图2)。鱼类群落密度的空间分布总体表现为南部湖区最高、东部湖区最低(图2a)。其中,南部湖区主要分布有麦穗鱼、小黄鲮鱼和鲫,其密度占比分别为63.9%、26.4%和7.1%。东部湖区也主要为这3种鱼类,相比南部湖区,麦穗鱼占比下降(54.1%),小黄鲮鱼占比增加(38.2%),鲫占比较低(5.2%)。不同的是,除密度明显较高的上述3种鱼类外,南部湖区的池沼公鱼密度量占比为1.3%,东部湖区子陵吻虾虎鱼占比为1.2%。西部湖区与其他两个湖区相比,鱼类组成具有显著差异,物种组成也更丰富,湖区中具有较高密度占比的鱼类有麦穗鱼(44.2%)、大鳍鲃(28.1%)、中华鲮(15.2%)。生物量的空间分布总体也表现为南部湖区(原养殖湖区)最高,东、西部湖区则较低(图2b)。具体而言,各湖区中生物量占比高于5%的鱼类分别为:南部湖区生物量占比高于5%的鱼类为鲫(63.1%)、鲤(10.4%)、麦穗鱼(8.8%);东部湖区为鲫(45.0%)、鲇(15.1%)、麦穗鱼(13.3%)、鲤(11.6%)、乌鳢(6.8%);西部湖区为鲫(25.2%)、麦穗鱼

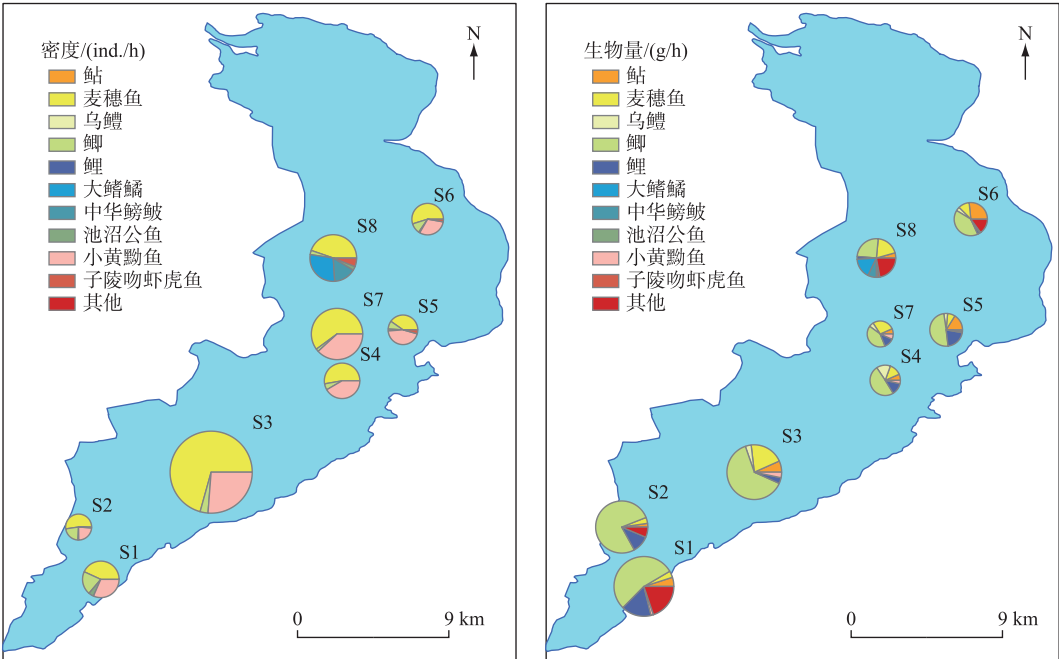


图2 乌梁素海鱼类种类密度与生物量的空间分布

Fig.2 Spatial distribution of fish density and biomass in Lake Wuliangsuhai

(19.1%)、大鳍鲷(16.8%)、草鱼(16.7%)、中华鲮(7.2%)。总体来看,乌梁素海目前的鱼类资源量主要集中在南部大湖区,并在全湖范围内形成了以小型鱼类为主的不合理的鱼类群落结构。具体表现为湖中全年占优势的鱼类为小型鱼类鲫,其生物量占比为 54.4%,排在第二位的麦穗鱼同样为小型鱼类,其生物量占比为 11.0%。其余鱼类生物量占比均不足 10%,其中又以鲤和鲂较多,生物量占比分别为 9.9% 和 7.3%。

2.1.3 鱼类群落结构的时空差异性检验 为了检验湖区间的差异性和点位分组的可信度,采用 PCoA 分析将 3 个湖区间的差异可视化。PCoA 图(图 3a)显示,乌梁素海南部、东部、西部湖区的置信矩形有显著偏差($P < 0.05$),这表明 3 个湖区鱼类组成具有明显差异。此外,ANOSIM 结果(图 3b)显示,组间的秩显著大于东部和南部湖区的秩,并且稍大于西部湖区的秩。同时,分析得到的 $R > 0$ 且 $P = 0.001 < 0.05$,表明分组是显著的。

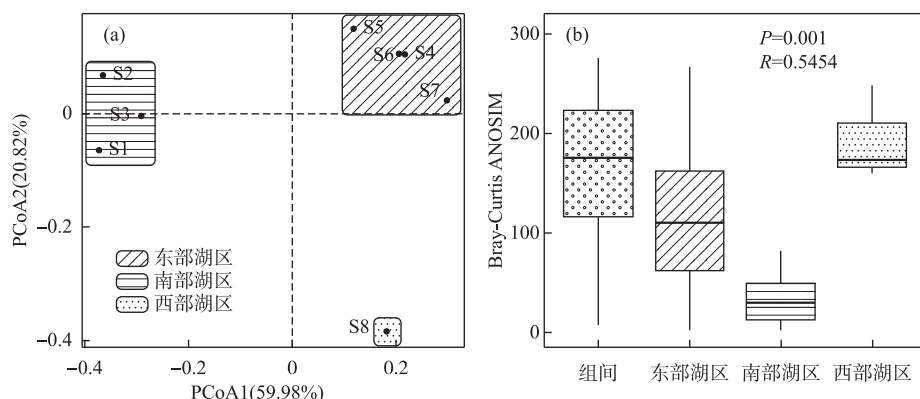


图 3 PCoA 分析得到的乌梁素海不同湖区平均鱼类质量的差异性结果(a);
ANOSIM 分析得到的乌梁素海不同湖区间差异与湖区内部差异性比较(b)

Fig.3 Differential results of average fish biomass in different lake regions of Lake Wuliangsuhai obtained from PCoA analysis (a); the comparison of differences between different lake regions in Lake Wuliangsuhai obtained from ANOSIM analysis (b)

进一步运用 SIMPER 计算不同鱼类对湖区间这种差异性的贡献度^[17]。分析结果(表 2)显示,3 个湖区间两两差异性较大,总贡献度均在 70% 以上。其中南部和东部湖区的差异性主要来自鲫(42.16%)、鲤(7.56%)、麦穗鱼(6.69%)和鲂(5.19%),南部和西部湖区的差异性主要来自鲫(40.55%)、麦穗鱼(8.39%)和鲤(7.00%),而鲫(17.46%)、麦穗鱼(11.01%)、草鱼(11.33%)和大鳍鲷(11.65%)则为东部和西部湖区的差异性做出了主要贡献。由此可见,鲫和麦穗鱼是造成湖区间差异最主要的两个物种。

2.2 鱼类优势种组成

按照 *IRI* 定义的优势种,全湖鱼类优势种有 4 种,优势度从高至低依次为麦穗鱼、鲫、小黄鲃、鲤(6899.8~1002.1)。具体到各湖区优势种的组成则有不同程度的变化。南部湖区优势种的种类、数量以及 *IRI* 值的排序均与全湖尺度一致;东部湖区的优势种较全湖新增了鲂,且鲂的优势度(*IRI*)高于鲤。西部湖区优势种组成较其他湖区以及全湖尺度都发生了较大的变化,具体为:该湖区符合优势种定义的 *IRI* 范围的鱼类有 5 种,从高至低依次为麦穗鱼、大鳍鲷、鲫、中华鲮和草鱼(6338.0~1669.8)。值得注意的是,全湖及各湖区鱼类优势种均为自繁种类,并以麦穗鱼、鲫等小型鱼类为主,大型鱼类则主要为鲤和鲂。除此之外,麦穗鱼在 3 个湖区和全湖尺度中均具有最高的 *IRI* 值,其次是鲫。全湖尺度上,麦穗鱼在数量上占绝对优势,占渔获物总数的 58.0%,其质量也达到了渔获物总质量的 11%;在质量上具有显著优势的是鲫,占总质量的 54.4%。因此,从优势种组成来看,乌梁素海呈现出典型的“渔业资源小型化”“鱼类优势种单一化”问题。

2.3 生物多样性指数

乌梁素海鱼类群落的 D' 、 H' 和 J' 在不同湖区间存在差异,尤以西部湖区与其他两湖区的差异最为显著

表 2 鱼类群落对乌梁素海各湖区间差异性的单因子相似性分析(SIMPER 分析)

Tab.2 Similarity percentage (SIMPER) of fish community composition in different regions of Lake Wuliangsuhai

种类	贡献度/%			<i>n</i>	均值
	南部湖区 vs 东部湖区	南部湖区 vs 西部湖区	东部湖区 vs 西部湖区		
鲫	42.16	40.55	17.46	3	33.39
麦穗鱼	6.69	8.39	11.01	3	8.70
鲤	7.56	7.00	4.43	3	6.33
草鱼	1.42	5.08	11.33	3	5.94
大鳍鲃	0.11	5.41	11.65	3	5.72
鲇	5.19	3.76	6.36	3	5.10
乌鳢	1.89	1.14	2.38	3	1.80
中华鲮	0.00	1.85	2.91	3	1.59
鳊	0.35	1.29	3.12	3	1.59
长春鳊	1.98	1.60	0.79	3	1.45
小黄鲮鱼	1.40	1.02	1.04	3	1.16
平均差异性	70.36	79.31	75.55		

(图 5)。3 个湖区的 D 变动幅度不大(1.7~1.8),但全湖的 D 值为 2.1,显著高于各湖区。本文中 H' 和 J' 均以质量(g)和数量(尾)两种方法计算,两种方式计算得到的 H' 和 J' 均表现为西部湖区最高,东部湖区次之,南部湖区最低。但西部湖区的 H_n' 和 H_w' 也仅为 1.4 和 2.0,均未超过 2.0。全湖的 H_n' 和 H_w' 分别为 1.2 和 1.7,南部和东部湖区的 H_n' 和 H_w' 则小于 1。参考多样性指数分级评价标准,全湖鱼类群落整体处于一般水平($1<H'\leq 2$),西部湖区鱼类多样性水平稍高于全湖平均水平,但仍处于一般水平。而南部和东部湖区的鱼类多样性水平则较低,仅处于贫乏水平($0<H'\leq 1$)。

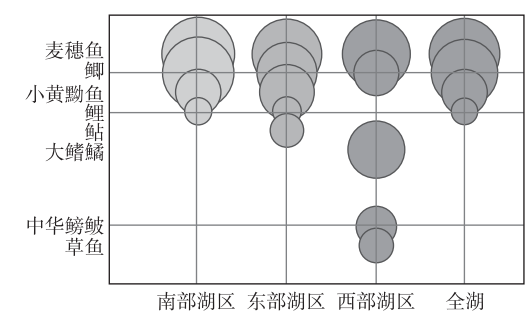


图 4 乌梁素海不同湖区及全湖鱼类优势种
(图中仅列出了湖区 $IRI\geq 1000$ 的鱼类)

Fig.4 Dominant fish species in different lake regions
and the whole lake in Lake Wuliangsuhai

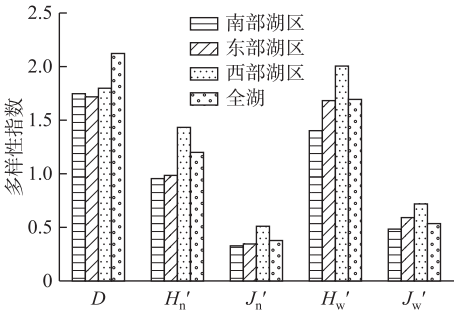


图 5 乌梁素海鱼类生物多样性指数空间变化

Fig.5 Spatial variation of fish biodiversity
index in Lake Wuliangsuhai

2.4 环境因子与鱼类群落的相关性

本次调查表明,乌梁素海南部湖区、东部湖区、西部湖区的叶绿素 a 浓度依次升高,在夏季尤为明显(分别为 8.0、13.9、25.2 $\mu\text{g/L}$);氮、磷营养盐在南部和西部湖区较高;浊度则表现为西部湖区(28.6 NTU)>南部湖区(8.7 NTU)>东部湖区(2.3 NTU)。环境因子的调查结果与各湖区实际表现出的环境特征基本符合。为了确定环境因子与鱼类群落间的相关性,本文进行了 Mantel test 分析(图 6a)。结果显示,浊度与鱼类群落之间的 $P<0.01$, $R\geq 0.4$,表明浊度与鱼类群落的变化具有较强的相关性;其次是叶绿素 a ,其与鱼类群落之间的 $P<0.05$, $0.2<R<0.4$,表明二者之间也具有一定的相关性。此外,分析结果也体现出浊度与 TDS 和叶绿素

a 之间呈正相关关系,与透明度和氮、磷营养盐之间则呈负相关关系(图 6a)。在 CCA 分析中也得到相似的结果,即浊度和叶绿素 a 是造成 3 个湖区鱼类群落结构差异的关键因子(图 6b)。此外,CCA 分析还指示了环境因子与不同湖区鱼类群落的关系。可以看到,浊度对 3 个湖区鱼类都有不同程度的影响,其中与西部湖区鱼类以正相关为主,与东部和南部湖区鱼类则以负相关为主。叶绿素 a 与东部和南部湖区的相关性较强,且呈现负相关关系。除了上述两个环境因子外,COD、TN 和 DO 在第 2 轴可以解释不同湖区鱼类群落变化 3.9% 的差异。

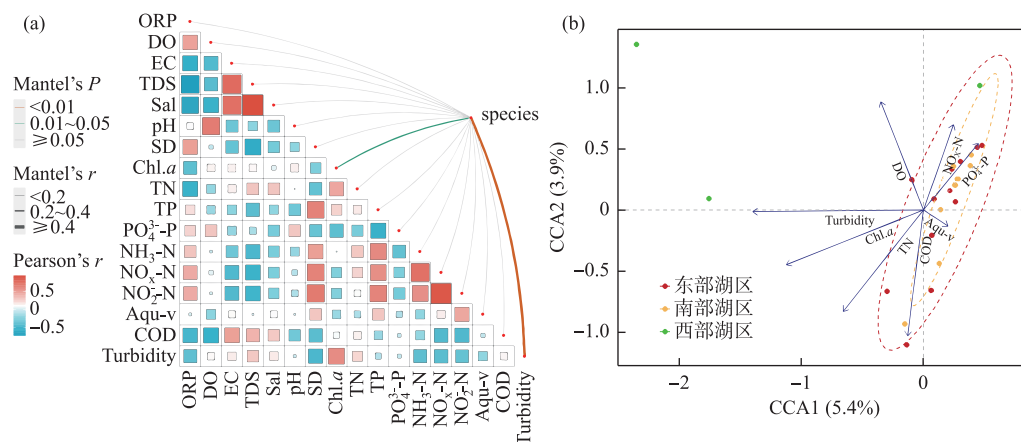


图 6 Mantel test 分析得到的乌梁素海主要环境因子间的相互关系以及鱼类群落与环境因子间的关系(a); CCA 分析得到的主要环境因子对不同湖区鱼类群落变化的影响强度(b)

Fig.6 Correlations between the major environmental factors in Lake Wuliangsu Hai obtained from Mantel test analysis, as well as the relationships between fish communities and environmental factors (a); the strength of the influence of major environmental factors on the variation of fish communities in different lake regions obtained from CCA analysis (b)

3 讨论

3.1 乌梁素海鱼类小型化问题与生物多样性

本次调查结果反映出乌梁素海鱼类群落结构存在问题,具体表现为:渔业资源衰退,鱼类优势种“单一化”与“小型化”趋势加剧,鱼类群落生物多样性偏低。

从渔业角度来看,自 1960 年国营渔场正式成立至今,乌梁素海经历了渔业、工农业的迅速发展。长期高强度过度捕捞、偷捕滥捕以及水质恶化是造成乌梁素海渔业资源衰退的重要原因之一。其中“过度捕捞”不仅会导致鱼类种群的繁殖不足以补充被捕捞的种群数量,还会导致鱼类群落结构变化,渔业生物食物联系单一甚至中断^[18]。并且以渔业生产为目的的捕捞常以经济价值较高、体型较大的鱼类为主^[19],捕捞强度过大的情况下,大中型经济鱼类逐渐衰退,其幼鱼种群数量增加,给原本作为被捕食者的小型鱼类创造了发展空间。一方面,稳定的生态系统中生物多样性更高,食物网结构更为复杂,系统中的能量和物质能够得到充分的循环与再循环^[13],而过度捕捞会使重要捕食者鱼类在食物网中的调控作用大幅下降,且食物链缩短,食物网简化,直接导致生态系统的稳定性下降;另一方面,小型鱼类较大中型鱼类具有更强的补偿调节能力,受到环境变化和捕捞的影响较小,捕捞中存在的这种不平衡会直接造成湖中小型鱼类逐渐成为优势种,而大中型鱼类生活空间被挤压,鱼类群落的多样性降低。调查结果也证明了这一点——目前乌梁素海湖鱼类群落多样性总体处于一般水平。此外,乌梁素海鱼类群落基于数量(尾)计算的多样性指数 H'_n 也明显小于基于质量(g)计算的 H'_m 。在鱼类“优势种单一化”和“小型化”的典型湖泊太湖中,以质量(g)和数量(尾)计算的 H' 也有类似的关系^[15]。这说明当前乌梁素海存在的鱼类小型化问题与物种多样性下降之间关

系密切,而造成这些问题的重要源头之一即人类过度捕捞,乌梁素海湖区休渔、禁渔政策的发展与完善势在必行。

禁渔一部分的原因是为了之后更好更多地捕捞,这也是目前国内长江及其他重要水域禁渔政策的初衷。此外,在实施禁渔的过程中,科学合理地捕捞也可以成为湖泊保护和资源调控的重要手段^[20]。资料显示,乌梁素海所处的巴彦淖尔市已经多年连续严格执行禁渔期、禁渔区制度,使水域生态环境得到了一定的恢复^[21]。本次调查结果显示,乌梁素海不同湖区的环境条件与生物资源分布特征迥异,“一刀切”式的禁捕退捕可能会导致部分湖区功能定位不准确、湖泊资源保护和恢复技术手段受限等问题。因此,需要进一步对乌梁素海不同类型湖区水体的渔业功能开展科学评估,厘清各湖区的生态服务价值与准确定位,明确湖泊渔业资源分区分类管理与利用的目标与策略,科学提出捕什么、捕多少、何时捕、如何捕,从“管住”到“管好”的各项措施要清晰明了。具体研究内容建议包括:比较灌区入湖口、沼泽化湖湾、多样性保护区等不同类型湖区渔业资源恢复特征的差异,从食物网下行调控强化与生态系统修复的角度,探索乌梁素海水域渔业资源分区分类保护的可行性,并结合渔业可持续利用评估与捕捞调控的管理研究,优化制定更具针对性的渔业资源保护与利用政策。

3.2 乌梁素海增殖放流现状与未来规划

对比历史数据^[1,4-5],乌梁素海的鱼类物种数量相对稳定,但在组成上已经发生了显著变化。人工放流的鱼类未能在湖中形成稳定的种群数量,土著鱼类减少或消失,且出现了历史上没有出现过的池沼公鱼。

随着渔业生产的扩大,乌梁素海自1958年开始施行人工放流,但放流的半洄游性鱼类草鱼、鲢、鳙并未形成稳定的增殖种群,原有的洄游性土著鱼类,如瓦氏雅罗鱼等也已经从捕捞群体中消失多年。乌梁素海本身具有总排干水渠通黄河,黄河涨时河水入湖,有利于洄游性鱼类的生长。但多年来,黄河下游因水土流失严重、湖洼排水造田等,黄河水量减少,乌梁素海湖体不断萎缩,抑制了湖中土著鱼类与黄河之间的交流,也是洄游性鱼类减少和消失的重要原因之一^[22]。为了缓解现状,内蒙古自治区自2008年起实施乌梁素海生态补水工程,但就近期调查结果来看,生态补水尚未使鱼类资源得到恢复^[23]。为了更好地恢复土著鱼类、缓解湖泊优势种“单一化”“小型化”趋势,配合补水政策制定合理增殖放流规划是必要的。规划增殖放流要从多角度进行思考:1)考虑到洄游性鱼类在湖泊中难以自繁,增殖放流须配合成熟的人工繁育技术,比如达里湖开展的瓦氏雅罗鱼放牧养殖模式——通过人工繁殖、苗种培育、大水面增殖、轮捕轮放生态捕捞等技术有效增加达里湖瓦氏雅罗鱼资源量,这对大水面土著鱼类的增殖与保护有一定借鉴意义^[24];2)由于湖中存在鲇、乌鳢等食仔鱼甚至小型鱼类,因此在放养鱼类时应提前做好规格配比方面的调查研究,或考虑以恢复鱼类资源为目的的围网养殖;3)值得注意的是,本次调查中所采集到的池沼公鱼为乌梁素海湖区典型的外来入侵种,它们原产地仅局限于东北的黑龙江、乌苏里江、图们江下游。由于池沼公鱼具有较高的出口创汇价值,乌梁素海中捕获的种群可能是由附近池塘养殖带入的。因此,乌梁素海的鱼类放流必须注重防控这些外来物种的入侵。

除上述内容外,实现洄游性土著鱼类资源恢复最重要的还是要保护其生活环境,要坚持生态补水工程,同时建设或补建过鱼设施,提高湖、河连通性,恢复乌梁素海湖中洄游鱼类的自繁。

3.3 乌梁素海鱼类群落变化与生境特征的关系

乌梁素海不同湖区的环境特征差异明显,已有研究表明环境因子是对鱼类生物多样性产生影响的重要因素之一^[25]。因此,对环境因子与鱼类群落之间相关性进行分析有助于识别影响鱼类群落变化的关键环境要素。有研究表明,鱼类自身的生活史事件(洄游、繁殖、捕食等)也会对局域鱼类群落结构及其多样性产生影响^[26],即不同栖息地区域的鱼类物种的生态习性也有所不同,这种现象被称为“生境—共位群”格局^[27-28]。本次分析结果显示,不同湖区间的鱼类群落结构及优势种组成具有差异性(图3、4),而影响鱼类群落变化的主要环境因子是浊度和叶绿素 a (图6)。鱼类群落的这种分布与不同鱼类对各湖区环境特征的适应性相一致,具体表现为:1)西部湖区有洄游性的草鱼出现,该区位于入湖河口,入湖水量增大时,水体搅动增强,使水体悬浮颗粒物浓度升高,浊度也随之增大。而根据3.2节的讨论,水量增大有益于洄游性鱼类生长繁殖,因此反映出了浊度与西部湖区鱼类群落的正相关关系。2)南部湖区为敞水区,浮游生物资源丰富。鲤、鲫、麦穗鱼常出现于该湖区,其食物组成中相当重要的部分就是浮游生物^[12]。东部湖区则为草型湖

泊,前述3种鱼类会在水草丛生的浅水区产卵或使鱼卵黏附于水草茎上,因此在本年度的调查中,这3种鱼类又大量出现在水草茂盛的东部湖区附近。但南部湖区水草覆盖度相对其他湖区较低、藻类浓度较高,东部则沼泽化加重,反映在指标上为叶绿素 *a* 增加,这极不利于鱼类生存与繁殖,符合本研究中叶绿素 *a* 与东湖鱼类群落呈负相关的结果。

综上所述,环境因子确实对鱼类群落结构和多样性产生影响,而鱼类群落结构也会通过适应环境特征形成“生境—共位群”格局^[29-30]。为了恢复乌梁素海鱼类群落结构,要充分利用鱼类群落与环境特征间的关系,使放养鱼类能在湖泊中形成稳定的生物量。此外,要尽可能在改善鱼类群落结构的同时关注到湖泊水体环境修复,合理利用鱼类食性特征,通过下行效应促进水体营养物质循环,实现水体生态系统的自我调控和完善^[9]。比如,草食性鱼类的放养是很多湖泊水生植被减少的主要原因之一,因此草食性鱼类的放流应以湖泊水生植物不被破坏为前提,适度投放在水生植物比较茂盛且沼泽化趋势比较严重的湖区。此外,也可以因地制宜在乌梁素海使用滤食性鱼类控藻、杂食性鱼类摄食有机碎屑、凶猛肉食性鱼类控制小型鱼类过度繁殖等生物操纵手段。

本文重点讨论了环境因子对乌梁素海鱼类群落结构的影响,但环境因子的变化对单个鱼类种群也有重要影响。多年来,随着污染加重、捕捞策略变化,乌梁素海的环境也在变化。鱼类长期以来对栖息环境的适应是否已经造成种群内个体体重和年龄组成变化还不清楚,但种群平均体重降低,低龄鱼占比升高也是鱼类小型化的体现。未来可以开展对乌梁素海鱼类种群的内部结构研究,从更多维度来探讨乌梁素海鱼类小型化的原因,以期为解决这一问题寻找更全面的对策。

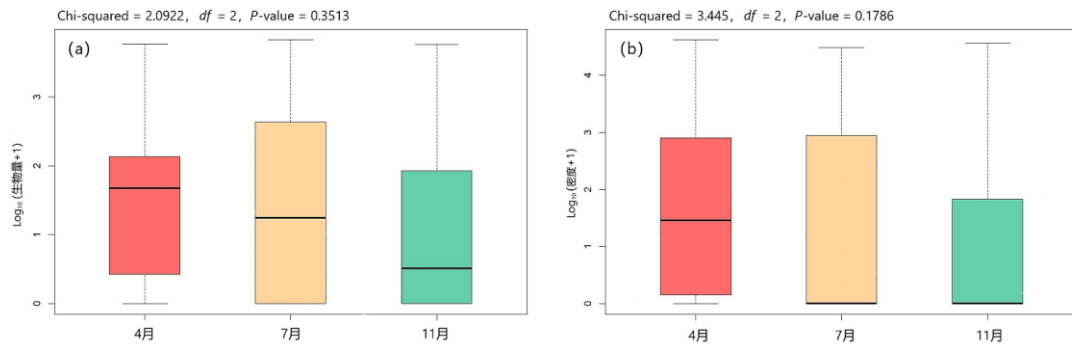
4 附录

附图 I 见电子版(DOI: 10.18307/2024.0532)。

5 参考文献

- [1] Yang B, Liu L, Zhang Q. Investigation of biological resources in Wuliangsu Lake and its utilization. *Industrial Innovation*, 2022, (14): 34-36. [杨波, 刘磊, 张强. 乌梁素海生物资源调查及其资源化利用研究. 产业创新研究, 2022, (14): 34-36.]
- [2] Kang ZW, Tong W, Wang YX *et al.* Trend analysis of Wuliangsu Lake ecosystem structure and function. *Northern Environment*, 2012, **24**(5): 74-78. [康志文, 童伟, 王云霞等. 乌梁素海生态系统结构与功能变化趋势分析. 北方环境, 2012, **24**(5): 74-78.]
- [3] Wang Jun. Study on Ecological Restoration Strategies of fish in Wuliangsu Lake. International Conference on Biomedicine and Engineering, 2011.
- [4] 《乌梁素海渔场志》编纂委员会. 乌梁素海渔场志. 呼和浩特: 内蒙古人民出版社, 1990.
- [5] Tao L, Ye JF, Li XX *et al.* Research on population variation of fish species in Wu Liang Shu Lake. *Inner Mongolia Environmental Protection*, 2002, **14**(3): 16-17. [陶黎, 叶俊峰, 李晓霞等. 乌梁素海鱼类种群变化的研究. 内蒙古环境保护, 2002, **14**(3): 16-17.]
- [6] Liao LM, Shi TX, Jiang CP *et al.* Experimental biological management of eutrophication in Lake Wuliangsu. *Journal of Inner Mongolia Agricultural University: Natural Science Edition*, 2013, **34**(3): 11-14. [缪丽梅, 石天喜, 姜翠萍等. 试论乌梁素海富营养化的生物治理. 内蒙古农业大学学报: 自然科学版, 2013, **34**(3): 11-14.]
- [7] He ZH. Fishery resource research on Yellow River system. *Journal of Dalian Fisheries University*, 1987, **2**(1): 63-66. [何志辉. 黄河水系渔业资源调查. 大连水产学院学报, 1987, **2**(1): 63-66.]
- [8] Cai SY, Shi T, Zhang JG *et al.* Research on water pollution and aquatic biology in Lake Wuliangsu. *Research of Environmental Sciences*, 1988, (4): 14-23. DOI: 10.13198/j.res.1988.04.16.caishy.003. [蔡士悦, 史艇, 张久根等. 乌梁素海水污染与水生生物学研究. 环境科学研究, 1988, (4): 14-23.]
- [9] Sun LD, Shen JZ, Ai TS *et al.* Effect of fish stocking on phytoplankton community structure in Wuliangsu Lake. *Journal of Guangdong Ocean University*, 2019, **39**(3): 87-95. DOI: 10.3969/j.issn.1673-9159.2019.03.012. [孙林丹, 沈建忠, 艾桃山等. 放养鱼类对乌梁素海浮游植物群落结构的影响. 广东海洋大学学报, 2019, **39**(3): 87-95.]
- [10] Scheffer M, Carpenter S, Foley JA *et al.* Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, 2001, **413**: 591-596. DOI: 10.1038/35098000.
- [11] Liu YH, Lu JP, Zhao SN *et al.* Based on the long time series of Lake Wuliangsu water environment change trend and ecological water replenishment and other key driving factors analysis (2011–2020). *J Lake Sci*, 2023, **35**(6): 1939-1948. DOI: 10.18307/2023.0621. [刘莹慧, 卢俊平, 赵胜男等. 基于长时间序列乌梁素海水环境变化趋势及生态补水等关键驱动因子分析(2011–2020年). 湖泊科学, 2023, **35**(6): 1939-1948.]
- [12] 倪勇, 朱成德. 太湖鱼类志. 上海: 上海科学技术出版社, 2005.

- [13] Yao YJ, Mao ZG, Gu XH *et al.* Influence of fishery management on trophic interactions and biomass fluxes in Lake Taihu based on a trophic mass-balance model exercise on a long-term data series. *Ecological Indicators*, 2024, **158**: 111343. DOI: 10.1016/j.ecolind.2023.111343.
- [14] Mao ZG, Gu XH, Gong ZJ *et al.* The structure of fish community and changes of fishery resources in Lake Hongze. *J Lake Sci*, 2019, **31**(4): 1109-1119. DOI: 10.18307/2019.0401. [毛志刚, 谷孝鸿, 龚志军等. 洪泽湖鱼类群落结构及其资源变化. 湖泊科学, 2019, **31**(4): 1109-1119.]
- [15] Mao ZG, Gu XH, Zeng QF *et al.* Community structure and diversity of fish in Lake Taihu. *Chinese Journal of Ecology*, 2011, **30**(12): 2836-2842. DOI: 10.13292/j.1000-4890.2011.0435. [毛志刚, 谷孝鸿, 曾庆飞等. 太湖鱼类群落结构及多样性. 生态学杂志, 2011, **30**(12): 2836-2842.]
- [16] Wang ZB, Zhang SL, Zhang DJ *et al.* Species composition and monthly changes of fish in Tianjin coastal waters from July to November in 2017. *Journal of Dalian Ocean University*, 2019, **34**(5): 733-738. [王泽斌, 张树林, 张达娟等. 天津近海鱼类月间种类组成及变化. 大连海洋大学学报, 2019, **34**(5): 733-738.]
- [17] Liu YS, Gu XK, Tang SK *et al.* Fish community structure and its relationship with main environmental variables in the East Taihu Lake. *Acta Ecologica Sinica*, 2021, **41**(2): 769-780. DOI: 10.5846/stxb202004130872. [刘燕山, 谷先坤, 唐晟凯等. 东太湖鱼类群落结构特征及其与环境因子的关系. 生态学报, 2021, **41**(2): 769-780.]
- [18] 李永祺, 唐学玺. 海洋恢复生态学. 青岛: 中国海洋大学出版社, 2016.
- [19] Pauly D, Dalsgaard J *et al.* Fishing down marine food webs. *Science*, 1998, **279**(5352): 860-863. DOI: 10.1126/science.279.5352.860.
- [20] Li LG, Wang S. China's fishing moratorium system has achieved full coverage. *Ecological Economy*, 2023, **39**(7): 9-12. [李亮国, 王赛. 我国休禁渔制度实现全覆盖. 生态经济, 2023, **39**(7): 9-12.]
- [21] 张文. 乌梁素海实施水生生物增殖放流工程. 巴彦淖尔日报(汉), 2010-08-07.
- [22] 李思忠. 黄河鱼类志. 青岛: 中国海洋大学出版社, 2017.
- [23] Lu J, Yang JS, Luo JH *et al.* Impacts of environmental factors and ecological hydration on the interannual changes of metaphytic blooms area in Lake Ulansuhai (1986-2021). *J Lake Sci*, 2023, **35**(6): 1881-1890. DOI: 10.18307/2023.0612. [芦津, 杨瑾晟, 罗菊花等. 环境因子及生态补水对乌梁素海“黄苔”年际暴发面积的影响(1986-2021年). 湖泊科学, 2023, **35**(6): 1881-1890.]
- [24] Zhao YJ, Bai YR, Wang BW *et al.* Construction of grazing and breeding model of *Yarrow vachelli* in Dali Lake. *China Fisheries*, 2023, (10): 49-50. [赵一杰, 白亚荣, 王宝文等. 达里湖瓦氏雅罗鱼放牧养殖模式构建. 中国水产, 2023, (10): 49-50.]
- [25] Zhang T, Zhuang P, Liu J *et al.* Species composition and biodiversity of fish community in Chongming Dongtan of Yangtze River estuary. *Chinese Journal of Ecology*, 2009, **28**(10): 2056-2062. DOI: 10.13292/j.1000-4890.2009.0287. [张涛, 庄平, 刘健等. 长江口崇明东滩鱼类群落组成和生物多样性. 生态学杂志, 2009, **28**(10): 2056-2062.]
- [26] Li QF, Yan YZ, Chu L *et al.* Spatial and temporal patterns of stream fish assemblages within Taihu Basin. *J Lake Sci*, 2016, **28**(6): 1371-1380. DOI: 10.18307/2016.0623. [李其芳, 严云志, 储玲等. 太湖流域河流鱼类群落的时空分布. 湖泊科学, 2016, **28**(6): 1371-1380.]
- [27] Schlosser IJ. Fish community structure and function along two habitat gradients in a headwater stream. *Ecological Monographs*, 1982, **52**(4): 395-414. DOI: 10.2307/2937352.
- [28] Zhu R, Si C, Chu L *et al.* The spatio-temporal distribution of fish population in the headwaters of the Qingyi River: A study based on the habitat patches. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2015, **39**(4): 686-694. DOI: 10.7541/2015.91. [朱仁, 司春, 储玲等. 基于栖息地斑块尺度的青弋江河源溪流鱼类群落的时空格局. 水生生物学报, 2015, **39**(4): 686-694.]
- [29] Cornwell WK, Ackerly DD. A trait-based test for habitat filtering: Convex hull volume. *Ecology*, 2006, **87**(6): 1465-1471. DOI: 10.1890/0012-9658(2006)87[1465:atthf]2.0.co;2.
- [30] Gu C, Jiang MT, Jiang ZG. Impacts of habitat filtering on taxonomic and functional composition of fish communities in Lake Caizi, lower reaches of the Yangtze River. *J Lake Sci*, 2020, **32**(1): 124-133. DOI: 10.18307/2020.0112. [古辰, 姜美彤, 蒋忠冠. 生境过滤作用对长江下游菜子湖鱼类物种和功能组成的影响. 湖泊科学, 2020, **32**(1): 124-133.]



附图I Kruskal-Wallis 检验 (K-W 检验) 结果: (a)全湖月份间鱼类种群生物量的差异性分析结果; (b)全湖月份间鱼类种群密度的差异性分析结果 (Chi-squared 为卡方值, df 为自由度)

Attached Fig.I Kruskal-Wallis test (K-W test) results: (a) the variability analysis results of fish community biomass among months across the lake; (b) the variability analysis results of fish community density among months in the southern lake region