

衡水湖鱼类群落及多样性的时空差异以及与水环境因子的关系*

陈浩东^{1,2}, 张韩³, 付适¹, 林镇美¹, 刘成¹, 陈开宁¹, 张余广⁴, 毛志刚¹, 梅雪英³, 刘正文^{1,2,5}, 于谨磊^{1,2**}

(1: 中国科学院南京地理与湖泊研究所, 南京 210008)

(2: 中国科学院大学中丹学院, 北京 100049)

(3: 安徽农业大学, 合肥 230036)

(4: 河北衡水湖国家级自然保护区管理委员会, 衡水 673499)

(5: 暨南大学, 广州 510632)

摘要: 于2021年调查了河北衡水湖大、小两个湖区的鱼类群落结构、多样性, 分析了其时空差异及与环境因子之间的关系。研究共记录到29种鱼类, 隶属15科27属, 以鲤科鱼类为主, 占渔获物重量的98%; 鲢(*Hemiculter leucisculus*)、鲫(*Carassius carassius*)、鲢(*Hypophthalmichthys molitrix*)和似鳊(*Pseudobrama simoni*)是衡水湖的优势种。大湖区鱼类的多样性指数、均匀度指数、丰富度指数不存在显著的时空差异。置换多因素方差分析显示大湖区鱼类群落结构存在显著的季节差异, 其平均相似性百分比差异性超过40%; 大、小湖区空间上的差异性为41%。丰度-生物量曲线图表明: 大湖区的鱼类群落落在不同季节均受到干扰, 其中秋季受的干扰较弱; 小湖区的鱼类群落仅在春、夏季受到干扰, 而在秋季未受干扰。大湖区鱼类群落与环境因子之间的冗余分析表明: 水中总磷浓度是鱼类群落结构变化最重要的解释因子(解释度为36%); 总磷、亚硝酸盐氮、透明度和总氮是影响衡水湖大湖区鱼类群落结构的主要环境因子。衡水湖的鱼类群落以小型杂食性鱼类(如鲢、鲫、似鳊等)为主, 肉食性鱼类数量较少, 鱼类小型化趋势明显。因此, 从水质改善与生态修复的角度, 在控制外源污染输入的同时, 需调控衡水湖的鱼类群落结构, 以增强肉食性对衡水湖生态系统的下行调控作用, 削弱杂食性鱼类和浮游动物食性鱼类对水质潜在的负面作用, 达到改善水质的目标。

关键词: 温带湖泊; 鱼类调控; 生态修复; 富营养化; 鱼类群落结构

Spatiotemporal patterns of fish communities and diversity in Lake Hengshui and their relationships with water environmental factors*

Chen Haodong^{1,2}, Zhang Han³, Fu Shi¹, Lin Zhenmei¹, Liu Cheng¹, Chen Kaining¹, Zhang Yuguang⁴, Mao Zhigang¹, Mei Xueying³, Liu Zhengwen^{1,2,5} & Yu Jinlei^{1,2**}

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

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

(3: Anhui Agricultural University, Hefei 230036, P.R.China)

(4: Hebei Hengshui Lake National Nature Reserve Management Committee, Hengshui 673499, P.R.China)

(5: Jinan University, Guangzhou 510632, P.R.China)

Abstract: Community structure and diversity of fish exhibit a strong correlation with environmental variables. We studied the spatial and temporal patterns of the fish community structure and diversity in both the small and main lake regions of Lake Hengshui throughout 2021. The relationships between fish community structure and environmental factors were analyzed. A total of 29 fish species across 15 families and 27 genera were recorded in Lake Hengshui. Cyprinid species contributed 98% to the total catch by weight. The dominant fish species in Lake Hengshui were *Hemiculter leucisculus*, *Carassius carassius*, *Hypophthalmichthys molitrix* and

* 2023-12-22 收稿; 2024-03-01 收修改稿。

国家自然科学基金项目(42277067)和国家重点研发计划项目(2023YFC3208705)联合资助。

** 通信作者; E-mail: jlyu@niglas.ac.cn; qxxmxy@163.com。

Pseudobrama simoni. There were no seasonal and spatial variations in Shannon-Wiener diversity index, Pielou's evenness index and Margalef's species richness index of fishes in the main region of the lake. However, permutational multivariate analysis highlighted significant temporal variations in fish community structure in the main lake region. Similarity percentage analysis revealed an average seasonal difference over 40% in fish communities of the main lake, the spatial difference of fish community structure between the main lake and small lake regions was 41%. The abundance-biomass curve indicated that fish communities in the main lake region was largely disturbed in all sampling seasons. In the small lake region, these disturbances were only observed in spring and summer, while not in autumn. Redundancy analysis indicated that the epilimnetic total phosphorus of the main lake explained most of fish community changes (36%). Total phosphorus, nitrite, secchi depth and total nitrogen were also the main contributors which influencing the fish community structure of the main lake. The fish community structure of Lake Hengshui is dominated by small omnivorous fish, such as *H. leucisculus*, *C. carassius* and *P. simoni*, while the abundance of piscivorous fish is relatively low. Therefore, in the context of enhancing water quality and ecological restoration, after the reduction of external nutrient loads, it is important to manipulate the fish community structure of Lake Hengshui. This involves strengthening the top-down effect by carnivorous fish, mitigating the potential adverse impacts of omnivorous fish and planktivorous fish on water quality, ultimately working towards the objective of improving water quality.

Keywords: Temperate lakes; fish regulation; ecological restoration; eutrophication; fish community structure

鱼类是湖泊生态系统的重要组成部分,通过上行(bottom-up effects)和下行效应(top-down effects)影响湖泊生态系统的结构与功能^[1]。不同摄食功能群的鱼类对湖泊生态系统的影响不同,例如浮游动物食性鱼类通过摄食浮游动物^[2],削弱了浮游动物对浮游植物的牧食压力,导致浮游植物生物量升高。底栖鱼类通过扰动沉积物,引起水中悬浮物增多和透明度下降,并且加速沉积物中的营养盐释放,造成上覆水中的氮、磷营养盐浓度升高,从而促进浮游植物的生长^[3]。肉食性鱼类可控制其他食性鱼类的生物量。当肉食性鱼类生物量较高时,可通过下行效应有效增强浮游动物对浮游植物生物量的控制,降低浮游植物的生物量^[4]。因此,鱼类群落结构调控是有效降低湖泊藻类水华风险、改善湖泊水质的重要途径之一。此外,鱼类还是评价生物完整性^[5-6]、反映水体受干扰程度^[7]的主要指标之一。

鱼类的物种组成和群落结构与水环境因子具有较高的相关性,反映了湖泊的水质状况,也是鱼类群落结构调控的主要内容。在我国的长江中下游湖泊, Yu 等^[8]分析了 36 个湖泊的鱼类群落与水环境因子的关系,发现随着湖泊叶绿素 *a* 浓度升高,渔获物的丰度和生物量上升,肉食性鱼类的比例下降,杂食性鱼类的比例升高。在漏湖^[9],刀鲚(*Coilia nasus*)和黄颡鱼(*Pelteobagrus fulvidraco*)在水温较高时,密度较大;而鳊(*Hemiculter leucisculus*)、鳙(*Hypophthalmichthys nobilis*)、光泽黄颡鱼(*Pelteobagrus nitidus*)则喜低温;黄颡鱼和鲤(*Cyprinus carpio*)易出现在总磷(TP)浓度高的水域;贝氏鳊(*Hemiculter bleekeri*)、翘嘴鲌(*Culter alburnus*)分布在 TP 浓度低、水质较好的区域。在云南高原湖泊,周兴安等^[10]发现洱海中鱼类的空间分布取决于水深、溶解氧和湖泊营养状况,从而造成沿岸带和敞水区鱼类群落结构出现显著差异。在国外, Mehner 等^[11]对德国 67 个湖泊的鱼类群落结构研究发现,随着叶绿素 *a* 浓度的升高,小型鲈(*Perca fluviatilis*)、梅花鲈(*Gymnocephalus cernua*)和欧鳊(*Abramis brama*)的相对丰度显著升高。Olin 等^[12]通过对芬兰南部的 36 个湖泊研究发现,鲤科鱼的数量与湖泊 TP 浓度呈正相关,并且 TP 浓度越高,鱼类的总渔获量也越高。

衡水湖是华北平原第二大淡水湖泊,河北省重要的湿地和鸟类自然保护区,其生境组成独特,生物多样性丰富。目前,有关衡水湖鱼类群落结构和多样性的时空变化特征以及鱼类群落与水环境因子关系的研究还相对匮乏。历史多次调查发现衡水湖以杂食性鱼类为主,肉食性鱼类较少^[13],增殖放流引入的鲢、鳙等^[14],可能改变了衡水湖原有的鱼类群落结构。现有研究多关注底层鱼类^[15]、单个物种^[16-17]和渔业资源^[18]等方面,均未从鱼类群落结构角度提出与水生态修复相关的衡水湖鱼类群落结构调控建议,这在一定程度上制约了衡水湖旅游业、渔业的可持续发展和水生态修复工作的开展。本研究基于 2021 年春季(4月)、夏季(7月)、秋季(9月)的衡水湖鱼类群落结构和水环境数据,分析了鱼类群落结构特征、鱼类物种多样性的时空变化及其与水环境因子的关系,以期对衡水湖鱼类群落结构调控及水生态修复提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况和采样点设置

衡水湖(37°31'39"~37°42'18"N, 115°27'45"~115°42'6"E), 面积 75 km², 平均水深 1.5~2.0 m, 最大水深 3.5 m, 水源补给主要靠不定期的黄河引水, 一条从南桥闸向东北方向延伸至魏屯镇王口村的湖堤, 把湖面划分为大湖区和小湖区, 堤北为大湖, 堤南为小湖, 两湖之间互不流通, 小湖面积仅有 10.1 km²[19]。

本研究在衡水湖设置了 6 个调查点位, 由于大湖区面积大, 从沿岸带到湖心区依次设置 4 个采样点(S1~S4), 小湖区面积较小且靠近岸边, 故只设置 2 个采样点(S5 和 S6)。2021 年 4 月(春季)、7 月(夏季)和 9 月(秋季), 分别对 6 个点位的鱼类群落结构和水质开展调查(图 1)。由于衡水湖在冬季存在冰封期, 不同区域的冰层厚薄不一, 水上作业风险较高, 禁止一切冬季水上活动, 因此无法进行冬季鱼类调查任务。

1.2 调查方法

本次调查采取以现场捕捞为主, 以文献资料查阅、生产调查和市场走访为辅的方法收集衡水湖鱼类种类及其群落结构特征数据。现场捕捞采用复合多网目刺网采集鱼类, 该网由 8 种不同网目的刺网组成, 每种刺网的网目大小分别为 5、10、15、20、25、30、35 和 40 mm; 不同规格的网均长 10 m、高 1.5 m, 按照网目大小顺序首尾相接, 形成一条网高 1.5 m、总长 80 m 的多网目刺网。其中, 5~15 mm 网目的刺网为浮网, 主要针对中上层的小型鱼类; 20~40 mm 网目的刺网为 3 层沉网(外层网片网目 10 cm), 主要针对中下层鱼类[8]。

鱼类相关的鉴定、名称、拉丁名及生态类型主要参考《中国鱼类检索系统》等[20-21], 并在实时更新的国际鱼类数据库 FishBase 中核定鱼类的拉丁名[22]。根据鱼类的摄食习性将鱼划分为肉食性、杂食性、植食性、浮游动物食性。肉食性鱼类以鱼、虾为食; 杂食性鱼类至少从两个不同营养级上获得食物; 植食性鱼类指摄食高等植物的鱼类; 浮游动物食性鱼类指仅摄食浮游动物的鱼类[21]。同时按照在湖泊中主要活动的水层, 又可分为中上层、中下层和底层鱼类。

采集鱼类样品时, 同步采集水样, 分析各采样点的水体理化指标: 其中现场测定水温、水深、pH、电导率、溶解氧(DO)、氧化还原电位(ORP)和透明度; 水中总氮(TN)、总磷(TP)、亚硝态氮(NO₂-N)、叶绿素 *a* (Chl. *a*)、高锰酸盐指数(COD_{Mn})、悬浮物(TSS)等指标的测定参考《水和废水监测分析方法》[23]。

1.3 数据处理与分析

1.3.1 单位努力渔获量 单位努力渔获量(CPUE)是用于衡量渔业或其他捕捞活动效率的指标。它通常是指通过某一类型网具在单位时间内所捕获的鱼类总数量或总质量[24]。计算公式为:

$$CPUE = \frac{C}{E} \quad (1)$$

式中, *C* 为渔获量(质量或数量), *E* 为捕捞努力的时间。利用刺网捕获鱼类的数量和质量可以分别计算单位努力渔获量数量(NPUE)和单位努力渔获物质量(BPUE), 用于下文的计算和分析。

1.3.2 鱼类优势度 鱼类优势种采用 Pinkas 相对重要性指数(IRI)进行评估[25], 计算公式为:

$$IRI = (N\% + B\%) \times FO\% \quad (2)$$

式中, *N%* 为某物种的数量占总数量的比例; *B%* 为某物种的质量占总质量的比例; *FO%* 为该物种在调查中出现的点位数占总调查点位数的比例。IRI ≥ 1000 的物种为绝对优势种, 100 ≤ IRI < 1000 的为重要种, 10 ≤ IRI < 100 的为常见种, 1 ≤ IRI < 10 的为一般种, IRI < 1 的为罕见种[26]。

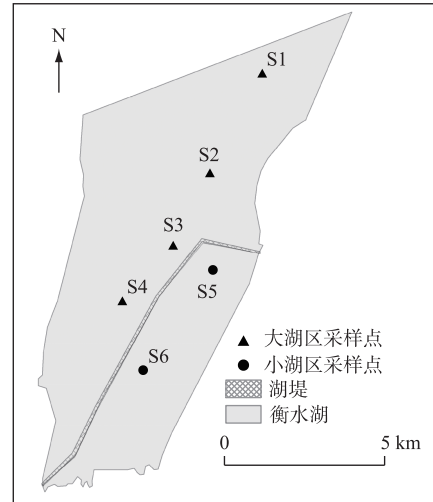


图 1 衡水湖鱼类和水质调查点位分布
Fig.1 Distribution of the sampling sites for fish community and water quality in Lake Hengshui

1.3.3 鱼类多样性 采用 Shannon-Wiener 多样性指数 (H')、Margalef 丰富度指数 (D) 以及 Pielou 均匀度指数 (J) 来评估衡水湖的鱼类物种多样性^[27-28], 计算公式为:

$$H' = - \sum_{i=1}^S P_i \ln P_i \quad (3)$$

$$D = (S - 1) / \ln N \quad (4)$$

$$J = H' / \ln S \quad (5)$$

式中, S 为样本渔获物的总物种数; P_i 为样本渔获物中第 i 物种的个体数占样本渔获物总个体数的比例; N 为样本渔获物的总个体数。

此外, 基于质量数据计算得到质量多样性 (H_w'), 基于丰度数据计算得到丰度多样性 (H_n')^[28]。

1.3.4 群落稳定性与受干扰程度 利用丰度—生物量曲线 (abundance-biomass comparison, ABC) 描述鱼类群落稳定性和受干扰的程度^[29]; 当生物量曲线位于丰度曲线之上时, 参数 W 为正, 表明群落稳定; 当丰度曲线位于生物量曲线之上时, 参数 W 为负, 表明群落受到干扰。ABC 曲线计算公式为:

$$W = \frac{\sum (B_i - A_i)}{50(S - 1)} \quad (6)$$

式中, A_i 为样本渔获物中第 i 物种对应的丰度累计占比, %; B_i 为样本渔获物中第 i 物种对应的生物量累计占比, %; S 为样本渔获物的总物种数。

1.3.5 综合营养状态指数 综合营养状态指数 ($TLI(\Sigma)$) 用来评价水体的营养状况^[30], 公式为:

$$TLI(\Sigma) = \sum_{j=1}^m W_j \cdot TLI(j) \quad (7)$$

式中, $TLI(\Sigma)$ 表示综合营养状态指数; $TLI(j)$ 表示第 j 种参数的营养状态指数; W_j 为第 j 种参数的营养状态指数的相关权重。 $TLI(\Sigma) < 30$ 为贫营养; $30 \leq TLI(\Sigma) \leq 50$ 为中营养; $50 < TLI(\Sigma)$ 为富营养; $50 < TLI(\Sigma) \leq 60$ 为轻度富营养; $60 < TLI(\Sigma) \leq 70$ 为中度富营养; $70 < TLI(\Sigma)$ 为重度富营养。

1.3.6 统计分析 在 SPSS 26 中运用单因素方差检验 (one-way ANOVA) 对鱼类多样性在大湖区的时间上和大、小湖区空间上的差异性、大湖区水质在时间上的差异性、生物量多样性和丰度多样性在空间上的差异性进行检验, 若差异显著, 则进一步选择最小显著差异法 (LSD) 进行事后检验。所有数据均通过方差齐性检验。

在 PRIMER 6.0 软件中, 对鱼类丰度数据经过 $\lg(x + 1)$ 转换后, 运用置换多因素方差分析 (PERMANOVA) 检验大、小湖区鱼类群落结构是否存在时间上的差异。运用相似性百分比分析 (SIMPER) 方法解析鱼类群落结构在时间上的差异和大、小湖区之间群落结构上的空间差异^[31]。大、小湖区由堤岸隔开, 互不流通, 因而利用 SIMPER 分析对大、小湖区鱼类群落结构在空间上的差异进行分析。

通过 Canoco 5.0 对经过 $\lg(x + 1)$ 转化后的鱼类丰度数据与环境因子之间进行去趋势对应分析 (DCA), 根据分析结果中排序轴的长度选择分析模型: 当排序轴长度大于 4 时, 选择单峰模型 (CCA); 当排序轴长度小于 3 时, 选择线性模型 (RDA); 当排序轴长度介于 3~4 之间时, 两种模型均可^[32]。大湖区鱼类群落与环境因子的 DCA 分析结果显示, 4 个排序轴的长度均小于 3, 其中第 1 轴的长度为 1.7, 因而选用 RDA 分析方法分析衡水湖大湖区鱼类群落与环境因子之间的关系。

2 结果与分析

2.1 衡水湖鱼类组成及优势种

在 2021 年的 3 个季度调查中, 刺网共捕获鱼类 1464 尾, 总质量为 21184.9 g, 刺网捕捞和调查走访记录到的鱼类隶属于 15 科 27 属 29 种 (表 1); 其中鲤科鱼类占总尾数的 97%, 其余各科占 3%。与历史记载的 34 种鱼类相比 (表 1), 本研究未捕获到花鲢 (*Hemibarbus maculatus*)、黑鳍唇鲷 (*Chilogobio nigripinnis*)、红鳍原鲷 (*Chanodichthys erythropterus*) 等鱼类, 新捕获赤眼鲮 (*Squaliobarbus curriculus*)、似鲮 (*Toxabramis swinhonis*) 和翘嘴鲌 (*Culter alburnus*)。

根据实际调查走访和刺网捕捞, 本次共记录肉食性鱼类 9 种, 分别为翘嘴鲌、黄颡鱼 (*Tachysurus fulvidraco*)、鲶 (*Silurus asotus*)、黄鲢 (*Monopteras albus*)、乌鳢 (*Channa argus*)、圆尾斗鱼 (*Macropodus chinensis*)、小黄鲮鱼 (*Hypseleotris swinhonis*)、子陵吻虾虎鱼 (*Rhinogobius giurinus*) 和鳊 (*Siniperca chuatsi*); 杂食性鱼类 13

表 1 衡水湖历年调查鱼类组成
Tab.1 Composition of fish species in Lake Hengshui in different years

种类	2001— 2002 年 ^[33]	2003— 2006 年 ^[16,34]	2018 年 ^[15]	2020— 2021 年	本次 调查	生态 类型
鲤科 Cyprinidae						
鲤 <i>Cyprinus carpio</i>	+	+	+	+	+	O、L
鲫 <i>Carassius carassius</i>	+	+	+	+	+	O、L
麦穗鱼 <i>Pseudorasbora parva</i>	+	+	+	+	+	O、L
棒花鱼 <i>Abbottina rivularis</i>	+	+	+	+	+	O、D
赤眼鲮 <i>Squaliobarbus curriculus</i>					+	O、L
兴凯鲮 <i>Acheilognathus chankaensis</i>		+		+	+	O、L
大鳍鲮 <i>Acheilognathus macropterus</i>				+	+	O、L
蛇鲡 <i>Saurogobio dabryi</i>		+				O、L
中华鲮 <i>Rhodeus sinensis</i>		+		+	+	O、L
鲮 <i>Hemiculter leucisculus</i>	+	+		+	+	O、U
贝氏鲮 <i>Hemiculter bleekeri</i>	+	+				O、U
鲢 <i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	+	+		+	+	O、U
鳊 <i>Hypophthalmichthys nobilis</i>	+	+		+	+	O、U
花鲢 <i>Hemibarbus maculatus</i>	+	+				C、D
黑鳍唇鲡 <i>Chilogobio nigripinnis</i>		+				C、D
红鳍原鲃 <i>Chanodichthys erythropterus</i>	+	+	+	+		C、U
翘嘴鲃 <i>Culter alburnus</i>					+	C、U
似鲮 <i>Toxabramis swinhonis</i>				+	+	Z、U
团头鲂 <i>Megalobrama amblycephala</i>	+	+	+	+	+	H、L
鳊 <i>Parabramis pekinensis</i>	+	+		+	+	H、L
草鱼 <i>Ctenopharyngodon idellus</i>	+	+		+	+	H、L
似鳊 <i>Pseudobrama simoni</i>				+	+	H、L
鲈科 Cobitidae						
泥鳅 <i>Misgurnus anguillicaudatus</i>	+	+		+	+	O、D
大鳞副泥鳅 <i>Paramisgurnus dabryanus</i>	+	+		+	+	O、D
中华花鳅 <i>Cobitis sinensis</i>		+				O、D
鲿科 Bagridae						
黄颡鱼 <i>Tachysurus fulvidraco</i>	+	+	+	+	+	C、D
乌苏拟鲿 <i>Pseudobagrus ussuriensis</i>	+	+				O、D
鲇科 Siluridae						
鲇 <i>Silurus asotus</i>	+	+	+	+	+	C、D
合鳃鱼科 Synbranchidae						
黄鳝 <i>Monopteras albus</i>	+	+		+	+	C、D
鳊科 Channidae						
乌鳊 <i>Channa argus</i>	+	+		+	+	C、D
丝足鲈科 Osphronemidae						
圆尾斗鱼 <i>Macropodus chinensis</i>	+	+		+	+	C、L
塘鳢鱼科 Eleotridae						
小黄鲷鱼 <i>Hypseleotris swinhonis</i>	+	+		+	+	C、D
虾虎鱼科 Gobiidae						
青斑细棘虾虎鱼 <i>Acentrogobius viridipunctatus</i>	+	+				C、D
子陵吻虾虎鱼 <i>Rhinogobius giurinus</i>		+	+	+	+	C、D

续表 1

种类	2001— 2002 年 ^[33]	2003— 2006 年 ^[16,34]	2018 年 ^[15]	2020— 2021 年	本次 调查	生态 类型
鮡科 Sinipercaidae						
鮡 <i>Siniperca chuatsi</i>	+	+		+	+	C、U
大眼鮡 <i>Siniperca kneri</i>		+				C、U
慈鲷科 Cichlidae						
尼罗罗非鱼 <i>Oreochromis niloticus</i>	+	+		+		O、L
青鳉科 Adrianichthyidae						
青鳉 <i>Oryzias sinensis</i>	+	+		+		O、U
刺鲃科 Mastacembelidae						
中华刺鲃 <i>Sinobdella sinensis</i>	+	+		+		C、D
银鱼科 Salangidae						
大银鱼 <i>Protosalanx hyalocranius</i>				+	+	C、U
太湖新银鱼 <i>Neosalanx taihuensis</i>				+		C、U
鱮科 Hemiramphidae						
间下鱮 <i>Hyporhamphus intermedius</i>				+	+	C、U

C, 肉食性; O, 杂食性; H, 植食性; P, 浮游动物食性; U, 中上层; L, 中下层; D, 底层。

种, 分别为鲤 (*Cyprinus carpio*)、鲫 (*Carassius carassius*)、麦穗鱼 (*Pseudorasbora parva*)、棒花鱼 (*Abbottina rivularis*)、赤眼鳟、兴凯鲮 (*Acheilognathus chankaensis*)、大鳍鲮 (*Acheilognathus macropterus*)、中华鲮 (*Rhodeus sinensis*)、鳊 (*Hemiculter leucisculus*)、鲢 (*Hypophthalmichthys molitrix*)、鳙 (*Hypophthalmichthys nobilis*)、泥鳅 (*Misgurnus anguillicaudatus*)、大鳞副泥鳅 (*Paramisgurnus dabryanus*); 植食性鱼类 4 种, 分别为团头鲂 (*Megalobrama amblycephala*)、草鱼 (*Ctenopharyngodon idellus*)、鳊 (*Parabramis pekinensis*) 和似鳊 (*Pseudobrama simoni*); 浮游动物食性鱼类 3 种, 为似鲮、大银鱼 (*Protosalanx hyalocranius*) 和间下鱮 (*Hyporhamphus intermedius*)。

针对多目刺网捕获的鱼, 分析发现全湖绝对优势种 4 种: 鳊、鲫、鲢、似鳊; 重要种 4 种: 翘嘴鲌、黄颡鱼、麦穗鱼、鳙; 常见种 5 种: 大银鱼、草鱼、鲤、赤眼鳟、乌鳢; 一般物种仅似鲮 1 种 (表 2)。各采样点的优势物种略有不同, 其中 S1~S6 优势种分别为 1、2、2、2 和 3 种。鳊和鲫在所有的采样点中均有出现, 但仅鳊为各个采样点的共同优势种。

表 2 2021 年衡水湖各采样点及全湖鱼类相对重要性指数

Tab.2 Index of relative important of fish species in each sampling site and the whole lake of Lake Hengshui

种类	S1	S2	S3	S4	S5	S6	全湖
鳊	16588	9587	12712	14008	13163	11836	12391
鳙	—	105	—	182	—	—	115
鲢	—	3390	2296	4283	—	—	2086
麦穗鱼	122	—	—	—	294	427	257
似鳊	105	705	—	—	428	2166	1058
鲫	365	339	94	263	5074	5145	2964
鲤	424	—	—	—	—	—	32
赤眼鳟	—	44	—	—	—	—	18
大银鱼	25	26	—	162	53	32	89
似鲮	—	—	39	—	—	—	9
翘嘴鲌	158	706	—	43	270	262	591
黄颡鱼	—	490	—	—	—	50	275
乌鳢	—	—	—	—	11	—	10
草鱼	—	—	—	—	54	—	41

2.2 衡水湖鱼类群落结构特征

2.2.1 物种多样性 单因素方差分析显示,大湖区的多样性指数、丰富度指数和均匀度指数在时间上没有显著差异($P>0.05$),全湖区3种多样性指数在空间上也不存在显著差异($P>0.05$)。大湖区春、夏、秋季的3种多样性指数较低,均小于1,全湖6个采样点中也仅S2和S6的丰富度指数大于1(图2)。大湖区和小湖区的质量多样性指数在各采样点均显著大于丰度多样性指数($P<0.05$)。

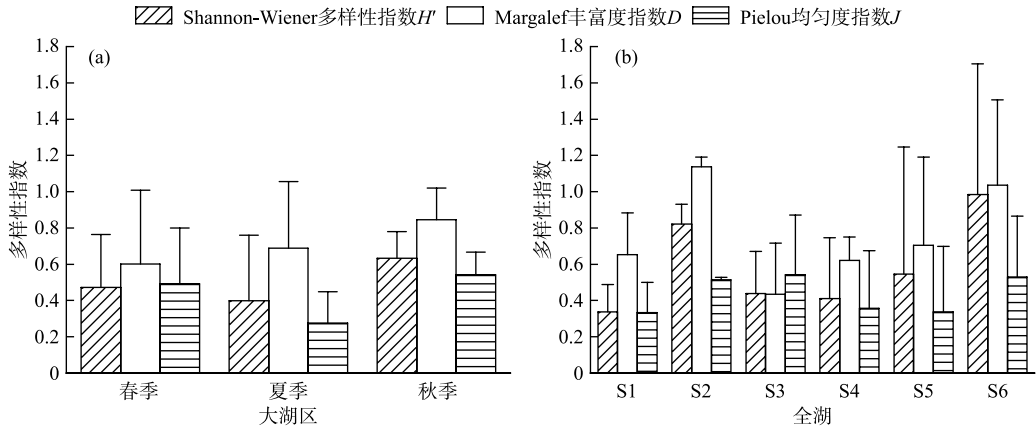


图2 衡水湖鱼类多样性指数(平均值±标准差)

Fig.2 Fish diversity index in Lake Hengshui (mean ± SD)

2.2.2 群落结构特征 PERMANOVA 分析结果表明,大湖区鱼类群落结构在季节上存在显著差异($F=4.1, P<0.05$),而小湖区不存在季节上的差异性($F=1.5, P=0.4$)。对大湖区鱼类群落结构进行季节上的SIMPER分析,结果表明3个季节之间的平均差异性均在40%以上。春季与夏季的差异性主要来源于鳊、鲢、鲫、似鳊;春季和秋季的差异性主要来源于似鳊、大银鱼、鳊;夏季和秋季的差异性主要来源于鳊、鲢、鲫、翘嘴鲌(表3)。大、小湖区鱼类群落结构空间差异的SIMPER分析结果表明,大、小湖区平均差异性为41%,差异主要来自鲫、麦穗鱼和似鳊。

从大、小湖区3个季节鱼类的丰度和生物量曲线可以看出,大湖区3个季节的鱼类群落均受到了干扰($W<0$),其中春季受干扰最为严重,夏季次之,秋季最小(图3a,b,c)。而小湖区夏季受干扰最为严重,春季次之,秋季未受到干扰(图3d,e,f)。与大湖区相比,小湖区受干扰较小,对应季节的W值均小于大湖区。

2.2.3 鱼类群落与环境因子之间的关系 大湖区TN、TP、叶绿素a浓度和TLI(Σ)在不同季节之间均存在显著差异($P<0.05$)。其中,春季的TN浓度显著低于夏季和秋季,夏、秋季之间没有显著差异;夏季的TP浓度最高,春季与秋季之间没有显著差异;春季的叶绿素a浓度显著低于夏、秋季,夏季与秋季之间没有显著差异;春季的TLI(Σ)显著低于夏、秋季,而夏季与秋季之间的差异不显著;总体而言,春季的水质优于夏、秋季(表4)。

表3 鱼类群落结构差异的SIMPER分析结果
Tab.3 SIMPER analysis for difference of fish community structure

种类	贡献度/%			
	春季 vs 夏季	春季 vs 秋季	夏季 vs 秋季	大湖区 vs 小湖区
鳊	10.9	6.2	16.2	3.1
鲢	7.0	4.3	9.0	4.0
鲫	5.7	3.6	6.0	7.8
似鳊	5.7	7.6	3.2	5.5
翘嘴鲌	4.5	2.9	5.4	3.8
黄颡鱼	2.6	0	2.7	1.9
鳙	2.4	3.4	0	1.1
大银鱼	2.0	6.6	4.7	2.2
鲤	1.5	2.3	0	0.6
麦穗鱼	1.3	1.9	2.1	7.6
草鱼	0	0	0	1.1
乌鳢	0	0	0	1.1
似鲮	0	1.95	1.4	0.6
赤眼鳟	0	1.81	1.3	0.5
平均差异性/%	43.7	42.7	52.0	40.9

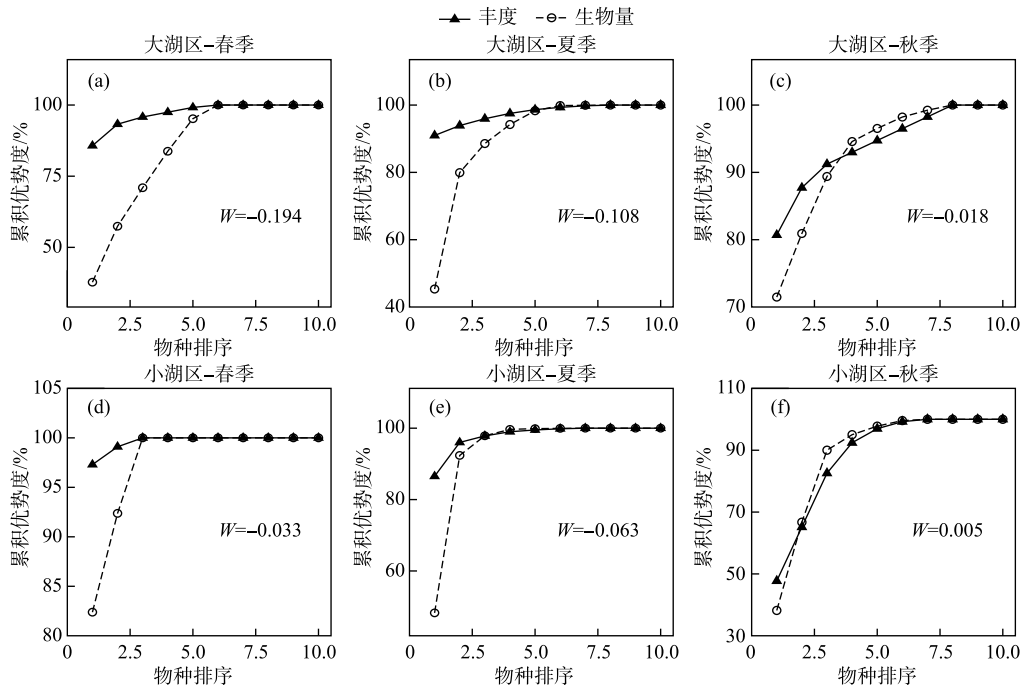


图 3 衡水湖大、小湖区不同季节鱼类群落丰度-生物量曲线

Fig.3 Abundance-biomass comparison curves of fish in both the main and the small lake regions of Lake Hengshui in different seasons

从 RDA 分析可以看出,两轴的解釋度分别为 43% 和 19%,影响鱼类群落结构的主要环境因子是 TP、NO₂-N、透明度和 TN,解釋度分别为 36%、16%、11% 和 9%;叶绿素 a、TSS、水深、COD_{mn} 的解釋度均低于 5%。鳊、鲫主要受到水中 TP 的正向影响;鲢受水中 TP 的正向影响较大,鳙受 TP 影响较小;翘嘴鲌与透明度呈正相关、与水深呈负相关;赤眼鳟、鲤、似鲮、大银鱼均与 TP、透明度呈负相关关系,与 COD_{mn} 和水深的正相关性较强;似鳊、黄颡鱼与 TP 和 TN 呈正相关关系;麦穗鱼的投影曲线与第 2 轴平行,与 TP 相关性不强,主要受 COD_{mn} 的负向影响和 NO₂-N、水深的正向影响(图 4)。

表 4 衡水湖水质

Tab.4 Water quality status of Lake Hengshui

季节	指标	S1	S2	S3	S4	S5	S6
春季	TN/(mg/L)	1.04	1.02	1.03	1.13	1.53	1.68
	TP/(mg/L)	0.10	0.10	0.09	0.09	0.12	0.18
	Chl.a/(μg/L)	12.29	8.36	12.37	16.89	18.80	23.82
	TLI(Σ)	57.22	52.74	55.70	56.46	61.09	64.55
夏季	TN/(mg/L)	1.56	1.81	1.56	1.72	3.01	3.14
	TP/(mg/L)	0.17	0.23	0.16	0.19	0.23	0.29
	Chl.a/(μg/L)	26.09	30.06	36.54	27.96	43.83	99.22
	TLI(Σ)	62.63	64.32	63.34	62.89	69.28	72.72
秋季	TN/(mg/L)	1.54	1.62	1.64	1.77	3.00	2.66
	TP/(mg/L)	0.10	0.10	0.10	0.10	0.24	0.22
	Chl.a/(μg/L)	13.78	66.80	53.39	23.46	11.32	6.95
	TLI(Σ)	60.46	66.99	66.28	64.38	65.54	62.58

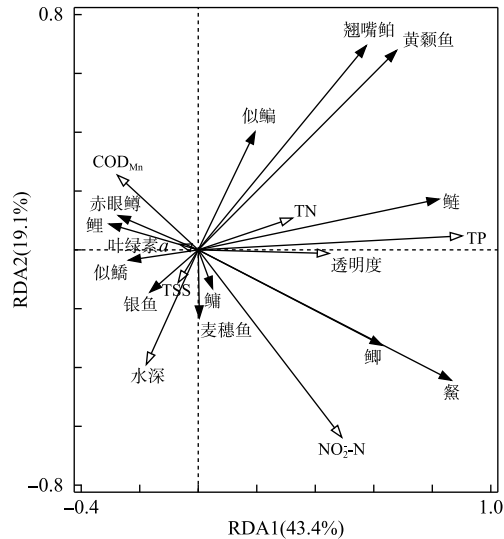


图4 衡水湖大湖区 RDA 分析结果

Fig.4 RDA graph of species and environment factors in the main lake region of Lake Hengshui

3 讨论

与历史调查到的 27 种鱼^[33]和 34 种鱼^[18]相比,此次调查未监测到红鳍原鲌、青鲌(*Oryzias sinensis*)、中华刺鲃(*Sinobdella sinensis*)等。多次调查结果均显示,鲤科鱼类是衡水湖的主要鱼类,这与在黄壁庄水库^[35]、白洋淀^[36]等的研究结论一致。本次调查共发现杂食性鱼类 13 种,是最主要的鱼类类型,其中包括人为投放的鲢、鳙;肉食性鱼类 9 种,刺网仅捕获翘嘴鲌、黄颡鱼和乌鳢,且数量较少。

衡水湖优势鱼类的生态类型为杂食性鱼类。杂食性鱼类可通过多种途径影响水质,例如,鳊和鲢作为衡水湖中的绝对优势种($IRI > 1000$),能直接捕食浮游动物,导致大型浮游动物的数量下降,对浮游植物生长的抑制作用减弱。此外,鲫会促进沉积物中营养盐的释放^[3],造成上覆水中的营养盐升高。衡水湖中的肉食性鱼类数量少,本次调查发现肉食性鱼类有 9 种,但刺网仅捕获翘嘴鲌、黄颡鱼和乌鳢,未能捕获历史记录中经常出现的红鳍原鲌。肉食性鱼类数量的下降,会导致其对浮游动物食性、杂食性鱼类群落数量的控制作用减弱。经典的生物操纵理论认为,投放大型肉食性鱼类可增强对杂食性和浮游动物食性鱼类的控制以及恢复大型浮游动物的数量,最终达到控制浮游植物生物量的目标^[37]。衡水湖中肉食性鱼类数量少,杂食性、浮游动物食性鱼类多,而这类鱼无法有效控制藻类生物量^[38-39]。为此,需要对衡水湖中的鱼类群落结构进行调整,降低鳊、鲫、鲢等杂食性鱼类的数量,增加肉食性鱼类数量,以增强浮游动物对浮游植物的下行控制力。

多样性指数、均匀度指数、丰富度指数是评价群落结构稳定性的重要指标,丰富度指数越高,物种分布越均匀,多样性指数和均匀度指数越高,群落也越稳定;反之,当环境遭到破坏,群落受到干扰,多样性指数、均匀度指数也就越低^[40]。本研究发现,衡水湖大湖区中的鱼类多样性指数不存在时间上的显著差异,尽管大湖区秋季鱼类多样性指数最高为 0.63,但仍远低于河北省白洋淀鱼类多样性指数平均值(1.63)^[36]。根据大、小湖区的 ABC 曲线,仅小湖区秋季 $W > 0$,其余季节的生物量曲线均位于丰度曲线下方,表明鱼类群落结构受到了干扰。其中大湖区春季和小湖区夏季受干扰最为严重,这可能是由于春季在大湖区进行增殖放流^[13-14],对大湖区的鱼类群落结构影响较大,而小湖区是人工养殖的活跃区域^[41],在夏季小湖区水质恶化严重,藻类大量暴发,从而可能影响鱼类群落结构。大、小湖区的鱼类丰度多样性指数在各采样点显著低于质量多样性指数,这是鱼类小型化的表现,在太湖中也出现了类似的情况^[28]。鱼类的小型化可能是过度捕捞造成的,衡水湖每年均有捕捞期^[42-43],持续捕捞会导致经济价值较高、处于高营养级的大型鱼类数量减少,

从而促使经济价值较低的小型鱼类数量增加^[44]。另外,可能由于水质恶化,水体不适宜大型鱼类的生存,导致大型鱼类消失^[45]。

衡水湖的鱼类群落结构存在显著的时空差异。大湖区 3 个季节间的平均差异性均超过 40%,大、小湖区之间的空间差异性也在 40%以上。鲃对大湖区鱼类群落结构季节性差异性的贡献度最高,鲃和鲫在湖中数量最多,其在不同季节的数量变化对季节之间的差异性影响强烈。鲃在夏季繁殖^[46],也可能是导致这种季节性差异形成的原因。大、小湖区鱼类群落结构空间上存在差异性,可能是由堤岸隔开而使水系不通、水环境和生境差异较大所致。这种由不同生境造成的差异性在太湖东太湖湖区中也有相似报道^[47]。

鱼类群落结构受环境因子的影响较大。衡水湖大湖区水质较差,属于富营养化水体($TLI(\Sigma) > 50$),春季水质好于夏季和秋季,这可能与春季气温低、降水少、外源输入污染较少有关。RDA 分析发现,TP、NO₂-N 和透明度是衡水湖大湖区鱼类群落结构的主要影响因子。近年来,衡水湖来水中氮、磷和悬浮物浓度较高,湖水水质进一步受到冲击^[48]。鲫耐受能力较强^[49],鲃能忍受不同营养水平环境^[8],所以鲫、鲃与 TN、TP 浓度的正相关性较强。在另一项研究中发现,鲃和鲫的数量随湖泊富营养化程度的升高而增加^[8]。翘嘴鲌与透明度之间呈正相关性,说明透明度越高的水域,翘嘴鲌的数量也越多,这主要是因为肉食性鱼类主要依靠视觉捕获猎物,较低的透明度将导致肉食性鱼类捕获猎物的成功率下降^[45]。鲢与 TP 浓度呈正相关,这是因为鲢滤食水中的浮游藻类,TP 浓度升高有利于藻类生长。本研究认为衡水湖水水质目前受到外源污染和鱼类群落结构不合理的负面影响,即外源污染的不断输入,肉食性鱼类数量较少,杂食性鱼类、浮游动物食性鱼类为主要鱼类类群,这将不利于衡水湖水质的恢复。因此,为恢复衡水湖水环境质量,衡水湖需要切断外源污染的输入,同时调整鱼类的群落结构组成。

4 结论

本研究共记录了衡水湖 29 种鱼类,隶属 15 科 27 属,鲤科鱼类最多,鲫、鲃为绝对优势种。空间上,大湖区鱼类物种多样性水平较低;时间上,以秋季最高,但时间和空间上无显著差异。鱼类群落结构在时间上差异显著;大、小湖区鱼类群落结构存在差异性,鱼类呈现小型化趋势。衡水湖鱼类群落全年都受到干扰,其中大湖区秋季所受干扰最弱,小湖区夏季所受干扰最强,秋季不受干扰,水环境 TP、NO₂-N、TN 和透明度是大湖区鱼类群落结构的主要影响因子。群落结构不合理,杂食性鱼类数量较多,肉食性鱼类数量较少,这不利于衡水湖水水质恢复。因此从水质改善与生态修复的角度,在控制外源污染输入的同时,需调控衡水湖的鱼类群落结构,以增强肉食性对衡水湖生态系统的下行调控作用,削弱杂食性鱼类和浮游动物食性鱼类对水质潜在的负面作用,达到改善水质的目标。

致谢:本研究在采样过程及样品处理过程中得到了文帅龙的帮助,并且得到了河北衡水湖国家级自然保护区管理委员会的支持,在此一并表示感谢。

5 参考文献

- [1] Williams AE, Moss B, Eaton J. Fish induced macrophyte loss in shallow lakes: Top-down and bottom-up processes in mesocosm experiments. *Freshwater Biology*, 2002, **47**(11): 2216-2232. DOI: 10.1046/j.1365-2427.2002.00963.x.
- [2] Chen BH, Liu ZW. Effect of filter-feeding omnivorous fish on zooplankton community. *Ecological Science*, 2012, **31**(2): 161-166. [陈炳辉, 刘正文. 滤食杂食性鱼类放养对浮游动物群落结构的影响. *生态科学*, 2012, **31**(2): 161-166.]
- [3] He H, Hu E, Yu JL *et al.* Does turbidity induced by *Carassius carassius* limit phytoplankton growth? A mesocosm study. *Environmental Science and Pollution Research*, 2017, **24**(5): 5012-5018. DOI: 10.1007/s11356-016-8247-z.
- [4] Yu JL, Liu ZW, Li KY *et al.* Restoration of shallow lakes in subtropical and tropical China: Response of nutrients and water clarity to bio-manipulation by fish removal and submerged plant transplantation. *Water*, 2016, **8**(10): 438. DOI: 10.3390/w8100438.
- [5] Joy MK, Death RG. Predictive modelling of freshwater fish as a biomonitoring tool in New Zealand. *Freshwater Biology*, 2002, **47**(11): 2261-2275. DOI: 10.1046/j.1365-2427.2002.00954.x.
- [6] Karr JR. Assessment of biotic integrity using fish communities. *Fisheries*, 1981, **6**(6): 21-27. DOI: 10.1577/1548-8446(1981)0060021:AOBIUF>2.0.CO;2.
- [7] Feng SJ, Wang CF, Tan H *et al.* Investigation of fish resources in the reservoir area of Dongjing Hydropower station in Beipan River. *Journal of Hydroecology*, 2018, **39**(2): 70-76. DOI: 10.15928/j.1674-3075.2018.02.010. [冯三杰, 王从锋, 谭宏等. 北盘江董菁水电站

- 库区鱼类资源调查. 水生生态学杂志, 2018, **39**(2): 70-76.]
- [8] Yu JL, Zhen W, Kong LY *et al.* Changes in pelagic fish community composition, abundance, and biomass along a productivity gradient in subtropical lakes. *Water*, 2021, **13**(6): 858. DOI: 10.3390/w13060858.
- [9] Li JW, Xu DP, Li W *et al.* The spatiotemporal distribution of fish communities in Gehu Lake and its relationship with environmental factors. *Journal of Fisheries of China*, 2022, **46**(4): 546-556. DOI: 10.11964/jfc.20200812358. [李经纬, 徐东坡, 李巍等. 漏湖鱼类群落时空分布及其与环境因子的关系. 水产学报, 2022, **46**(4): 546-556.]
- [10] Zhou XA, Qiao YM, Wang S *et al.* Characteristics of fish assemblages associated with environmental factors in the Lake Erhai. *Chinese Journal of Ecology*, 2016, **35**(6): 1569-1577. DOI: 10.13292/j.1000-4890.201606.016. [周兴安, 乔永民, 王赛等. 洱海鱼类群落结构特征及其与环境因子关系. 生态学杂志, 2016, **35**(6): 1569-1577.]
- [11] Mehner T, Diekmann M, Brämick U *et al.* Composition of fish communities in German lakes as related to lake morphology, trophic state, shore structure and human-use intensity. *Freshwater Biology*, 2005, **50**(1): 70-85. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2004.01294.x.
- [12] Olin M, Rask M, Ruuhijärvi J *et al.* Fish community structure in mesotrophic and eutrophic lakes of southern Finland: The relative abundances of percids and cyprinids along a trophic gradient. *Journal of Fish Biology*, 2002, **60**(3): 593-612. DOI: 10.1111/j.1095-8649.2002.tb01687.x.
- [13] Xue JM, Wu SL. On the protection and utilization of fishery resources in Hengshui Lake. *Hebei Fisheries*, 2005, (5): 11-14, 48. DOI: 10.3969/j.issn.1004-6755.2005.05.005. [薛建民, 武圣来. 浅论衡水湖的渔业资源保护与利用. 河北渔业, 2005, (5): 11-14, 48.]
- [14] Huang JY. 500, 000 silver carp were released from Hengshui Lake. *Hebei Fisheries*, 2015, (5): 70. [黄金义. 衡水湖放流花白鲢50万尾. 河北渔业, 2015, (5): 70.]
- [15] Zhou XS, Meng XZ, Cui WY *et al.* Review on the investigation of fish resources in Hengshuihu Wetland and community structure analysis on demersal fish. *Environmental Ecology*, 2020, **2**(4): 46-50. [周绪申, 孟宪智, 崔文彦等. 衡水湖湿地鱼类资源调查回顾与常见底层鱼类群落结构现状浅析. 环境生态学, 2020, **2**(4): 46-50.]
- [16] Han JG. Study on biological characteristics and resources of *Pelteobagrus fulvidraco* in Hengshui Lake. *Hebei Fisheries*, 2006, (12): 44-45. DOI: 10.3969/j.issn.1004-6755.2006.12.022. [韩九皋. 衡水湖黄颡鱼的生物学特性及资源研究. 河北渔业, 2006, (12): 44-45.]
- [17] Yuan J, Cao YP, Xie S. Biological characteristics of crucian carp in Hengshui Lake. *Journal of Hebei University: Natural Science Edition*, 2004, **24**(3): 293-295, 297-298. DOI: 10.3969/j.issn.1000-1565.2004.03.018. [袁杰, 曹玉萍, 谢松. 衡水湖鲫鱼的生物学特性. 河北大学学报: 自然科学版, 2004, **24**(3): 293-295, 297-298.]
- [18] Han JG. Investigation of fish resources in Hengshui Lake. *Water Conservancy and Fishery*, 2007, (6): 68-70. DOI: 10.15928/j.1674-3075.2007.06.042. [韩九皋. 衡水湖鱼类资源调查. 水利渔业, 2007, (6): 68-70.]
- [19] Wang NS, Zhang MY, Cui LJ *et al.* Contamination and ecological risk assessment of mercury in Hengshuihu wetland, Hebei Province. *Environmental Science*, 2016, **37**(5): 1754-1762. DOI: 10.13227/j.hjxx.2016.05.020. [王乃姗, 张曼胤, 崔丽娟等. 河北衡水湖湿地汞污染现状及生态风险评价. 环境科学, 2016, **37**(5): 1754-1762.]
- [20] 成庆泰, 郑葆珊. 中国鱼类系统检索. 北京: 科学出版社, 1987.
- [21] Teixeira-de Mello F, Meerhoff M, Pekcan-hekim Z *et al.* Substantial differences in littoral fish community structure and dynamics in subtropical and temperate shallow lakes. *Freshwater Biology*, 2009, **54**(6): 1202-1215. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2009.02167.x.
- [22] Froese R, Pauly D. FishBase. World Wide Web Electronic Publication, 2014.
- [23] 国家环保局本书编委会. 水和废水监测分析方法. 北京: 中国环境科学出版社, 1989.
- [24] Lauridsen TL, Landkildehus F, Jeppesen E *et al.* A comparison of methods for calculating Catch Per Unit Effort (CPUE) of gill net catches in lakes. *Fisheries Research*, 2008, **93**(1/2): 204-211. DOI: 10.1016/j.fishres.2008.04.007.
- [25] Pinkas L, Oliphant M, Iverson I. Fish bulletin 152. Food habits of albacore, bluefin tuna, and bonito in California waters. Scripps Institution of Oceanography Library, 1970.
- [26] Wang XH, Du FY, Qiu YS *et al.* Variations of fish species diversity, faunal assemblage, and abundances in Daya Bay in 1980-2007. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2010, **21**(9): 2403-2410. DOI: 10.13287/j.1001-9332.2010.0350. [王雪辉, 杜飞雁, 邱永松等. 1980-2007年大亚湾鱼类物种多样性、区系特征和数量变化. 应用生态学报, 2010, **21**(9): 2403-2410.]
- [27] Gates CE, Ludwig JA, Reynolds JF *et al.* Statistical ecology, a primer on methods and computing. *Journal of Wildlife Management*, 1990, **54**(1): 197. DOI: 10.2307/3808926.
- [28] 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.]
- [29] Warwick RM. A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities. *Marine Biology*, 1986, **92**(4): 557-562. DOI: 10.1007/BF00392515.
- [30] Wang MC, Liu XQ, Zhang JH. Evaluate method and classification standard on lake eutrophication. *Environmental Monitoring in China*, 2002, (5): 47-49. DOI: 10.19316/j.issn.1002-6002.2002.05.023. [王明翠, 刘雪芹, 张建辉. 湖泊富营养化评价方法及分级标准.

- 中国环境监测, 2002, (5): 47-49.]
- [31] Clarke KR. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 1993, **18**(1): 117-143. DOI: 10.1111/j.1442-9993.1993.tb00438.x.
- [32] Wu ZX, Zhang L, Zhang XM *et al.* Nekton community structure and its relationship with main environmental variables in Lidao artificial reef zones of Rongcheng. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, **32**(21): 6737-6746. DOI: 10.5846/stxb201109291433. [吴忠鑫, 张磊, 张秀梅等. 荣成俚岛人工鱼礁区游泳动物群落特征及其与主要环境因子的关系. *生态学报*, 2012, **32**(21): 6737-6746.]
- [33] Cao YP, Yuan J, Ma DD. Present condition of fish stocks in Hengshui Lake and its protection, utilization and development. *Journal of Hebei University: Natural Science Edition*, 2003, **23**(3): 293-297. DOI: 10.3969/j.issn.1000-1565.2003.03.015. [曹玉萍, 袁杰, 马丹丹. 衡水湖鱼类资源现状及其保护利用与发展. *河北大学学报(自然科学版)*, 2003, **23**(3): 293-297.]
- [34] Han JG, Ma HQ, Wang HJ. Preliminary studies on the aquatic animals diversity of Hengshui Lake. *Journal of Hengshui University*, 2006, **8**(1): 75-78. DOI: 10.3969/j.issn.1673-2065.2006.01.028. [韩九皋, 马惠钦, 王洪江. 衡水湖水生动物多样性研究初报. *衡水学院学报*, 2006, **8**(1): 75-78.]
- [35] Zhu HS. Fish composition and changes in Huangbizhuang Reservoir. *Hebei Fisheries*, 2019, (1): 45-47. DOI: 10.3969/j.issn.1004-6755.2019.01.012. [朱会苏. 黄壁庄水库鱼类构成及变化情况. *河北渔业*, 2019, (1): 45-47.]
- [36] Wang YX, Yang HL, Tan HM *et al.* Analysis of the relationship between fish community structure and environmental factors in Baiyangdian Lake. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2022, **31**(6): 1488-501. DOI: 10.12024/jsou.20211003581. [王银肖, 杨慧兰, 谭慧敏等. 白洋淀鱼类群落结构与环境因子关系分析. *上海海洋大学学报*, 2022, **31**(6): 1488-501.]
- [37] Jeppesen E, Søndergaard M, Lauridsen TL *et al.* Biomanipulation as a restoration tool to combat eutrophication. *Advances in Ecological Research*. Amsterdam: Elsevier, 2012: 411-488. DOI: 10.1016/b978-0-12-398315-2.00006-5.
- [38] Yu JL, Xia ML, Guan BH *et al.* Interactive effects of bitterling fish and mussel on the community structures of plankton and benthic macroinvertebrates. *J Lake Sci*, 2021, **33**(4): 1230-1240. DOI: 10.18307/2021.0423. [于谨磊, 夏曼莉, 关保华等. 鲮鱼与河蚌交互作用对浮游生物和底栖生物的影响分析. *湖泊科学*, 2021, **33**(4): 1230-1240.]
- [39] Mao ZG, Cao Y, Gu XH *et al.* Response of zooplankton to nutrient reduction and enhanced fish predation in a shallow eutrophic lake. *Ecological Applications*, 2023, **33**(1): e2750. DOI: 10.1002/eap.2750.
- [40] Zhang J, Chen YJ, Zhang R *et al.* Nekton species composition and biodiversity in Dongshan Bay during 2008 summer. *Journal of Applied Oceanography*, 2013, **32**(2): 222-230. [张静, 陈永俊, 张然等. 2008年夏季东山湾游泳动物种类的组成和多样性. *应用海洋学学报*, 2013, **32**(2): 222-230.]
- [41] Ding EF. Analysis of water environment characteristics of Hengshui Lake and countermeasures for improvement. *Ground Water*, 2015, **37**(4): 84-86. [丁二峰. 衡水湖水环境特征分析及改善对策. *地下水*, 2015, **37**(4): 84-86.]
- [42] Wu SL, Pei YH, Wei HB *et al.* Fishery economy and water environment in Hengshui Lake. *Hebei Fisheries*, 2009, (6): 7-9. DOI: 10.3969/j.issn.1004-6755.2009.06.004. [武胜来, 裴永华, 魏洪彪等. 衡水湖渔业经济与水环境. *河北渔业*, 2009, (6): 7-9.]
- [43] “京津冀最美湿地”河北衡水湖金秋开渔. *科学养鱼*, 2023, (10): 86-87.
- [44] Pauly D, Dalsgaard J *et al.* Fishing down marine food webs. *Science*, 1998, **279**(5352): 860-863. DOI: 10.1126/science.279.5352.860.
- [45] Ke ZX, Xie P, Guo LG *et al.* *In situ* study on the control of toxic *Microcystis* blooms using phytoplanktivorous fish in the subtropical Lake Taihu of China: A large fish pen experiment. *Aquaculture*, 2007, **265**(1/2/3/4): 127-138. DOI: 10.1016/j.aquaculture.2007.01.049.
- [46] 倪勇, 朱成. 太湖鱼类志. 上海: 上海科学技术出版社, 2005.
- [47] 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.]
- [48] Li XY. Health assessment and cause analysis of eutrophication status in Hengshui Lake wetland. *Journal of Hengshui University*, 2023, **25**(4): 1-6. DOI: 10.3969/j.issn.1673-2065.2023.04.001. [李秀莹. 衡水湖湿地营养化状况健康评估及原因分析. *衡水学院学报*, 2023, **25**(4): 1-6.]
- [49] Bozec Y, Ferraris J, Gascuel D *et al.* The trophic structure of coral reef fish assemblages: “trophic spectra” as indicators of human disturbances. *Journal of Research Oceanogr*, 2003, **28**: 15-20.