

# 大鳍鱮对4种沉水植物的选择性摄食

马路生<sup>1,2</sup>, 夏曼莉<sup>3</sup>, 于谨磊<sup>1</sup>, 关保华<sup>1,2</sup>, 陈非洲<sup>1,2</sup>, 刘正文<sup>1,2,3</sup>

(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, 江苏 南京 210008;

2. 中国科学院大学中丹中心, 北京 101400;

3. 暨南大学生态学系与水生生物研究中心, 广东 广州 510632)

**摘要:**有关杂食性鱼类对沉水植物的影响研究目前多集中在个体较大的种类(如鲤、鲫),对小型个体研究较少,小型杂食性鱼类主要以沉水植物为食,其对不同沉水植物的选择性摄食目前尚不清楚。通过受控实验研究了大鳍鱮(*Acheilognathus macropterus*)对4种沉水植物轮叶黑藻(*Hydrilla verticillata*)、密刺苦草(*Vallisneria denseserrulata*)、金鱼藻(*Ceratophyllum demersum*)和穗花狐尾藻(*Myriophyllum spicatum*)的选择性摄食,分析大鳍鱮对这些沉水植物生长的影响。结果显示:(1)大鳍鱮显著增加了水体营养盐浓度,降低了水体pH值;(2)大鳍鱮对穗花狐尾藻和金鱼藻具有较强的选择性,2种植物占鱼类肠含物的比例分别为75%和17%,大鳍鱮对密刺苦草的牧食较少(8%),内含物中未出现轮叶黑藻;(3)大鳍鱮显著抑制了穗花狐尾藻和金鱼藻的相对生长率(RGR),而对轮叶黑藻和密刺苦草的RGR有促进作用。研究表明,大鳍鱮对不同沉水植物有明显的摄食选择性,其摄食活动可显著降低沉水植物的生物量。大鳍鱮或者其他小型杂食性鱼类(如麦穗鱼和鲮等)可能会通过选择性摄食沉水植物的途径影响其群落结构和生物量,严重时可能会影响湖泊生态系统结构的稳定性。在湖泊管理与生态修复中,需要关注此类小型杂食性鱼类的种群规模,将其控制在较低生物量水平。

**关键词:**大鳍鱮;轮叶黑藻;密刺苦草;穗花狐尾藻;金鱼藻;摄食选择性

**中图分类号:**Q148 **文献标志码:**A **文章编号:**1674-3075(2022)03-0113-08

沉水植物是湖泊生态系统重要的生产者和构建者,可通过生物和非生物作用维持湖泊的清水稳态,如抑制沉积物再悬浮(Scheffer et al, 1994; Horppila & Nurminen, 2003)、控制浮游植物生物量(Timms & Moss, 1984)和维持较高的生物多样性(Dugan & Dugan, 1990; Moss, 2000)。在浅水富营养化湖泊修复中,目前运用沉水植物修复已成为生态修复的重要手段,并已广泛应用于我国热带、亚热带湖泊修复(Yu et al, 2016a; Gao et al, 2017; Liu et al, 2018)。密刺苦草(*Vallisneria denseserrulata*)、轮叶黑藻(*Hydrilla verticillata*)、金鱼藻(*Ceratophyllum demersum*)和穗花狐尾藻(*Myriophyllum spicatum*)常被作为主要的沉水植物群落恢复对象(Yu et al, 2016a; Liu et al, 2018)。在沉

水植物群落重建后,杂食性鱼类往往恢复较快(Gao et al, 2014; Yu et al, 2016a)。Yu等(2016b)研究发现,在五里湖生态修复区中,大鳍鱮(*Acheilognathus macropterus*)等小型杂食性鱼类可成为群落优势种。

杂食性鱼类是指可从至少2个营养级获取食物的鱼类,而多数杂食性鱼类以水生植物为食(González-Bergonzoni et al, 2012),并可显著抑制沉水植物生长(Gu et al, 2016)、降低沉水植物生物量(Chambers, 1987)以及改变沉水植物群落结构(Yu et al, 2016b);此外,杂食性鱼类还可通过影响水环境间接影响沉水植物。例如,杂食性鱼类通过增加水体营养盐浓度,引起浮游植物生物量升高,进而导致水下光照强度下降,最终影响沉水植物生长(Chambers, 1987; Hussner et al, 2010; Liu et al, 2018);通过捕食浮游动物,削弱对浮游植物的控制力,从而导致浮游植物生物量上升,对沉水植物造成影响(Jepesen et al, 2003; He et al, 2018);通过扰动沉积物引起再悬浮导致水体透明度降低,影响沉水植物生长等(Shin-Ichiro et al, 2009; 饶伟民, 2014)。目前,有关杂食性鱼类对沉水植物影响的研究多集中在个体较大的种类,如鲤(Manatunge et al, 2000)和鲫(Yates & Peckol, 1993; Yamanaka, 2007; 王晓平等, 2016);而对小型杂食性鱼类的关注较少。在生态修复后的湖泊中,沉水植物是小型杂食性鱼类的

收稿日期:2020-10-20 修回日期:2022-03-31

基金项目:国家重点研发计划课题(2017YFA0605201);国家自然科学基金(41877415)。

作者简介:马路生,1995年,男,硕士研究生,研究方向为鱼类生态学。E-mail: malusheng18@mails.ucas.ac.cn

通信作者:于谨磊,1984年,男,博士,副研究员,主要从事鱼类生态与湖泊食物网调控研究。E-mail: jlyu@niglas.ac.cn;刘正文,1963年,男,博士,研究员,主要从事湖泊生态系统科学与生态修复研究。E-mail: zliu@niglas.ac.cn

主要食物(Yu et al,2016c),但其对不同沉水植物的选择性尚不清楚。

大鳍鲮是鲤科鲮亚科鱼类中的一种,属于小型杂食性鱼类,在我国分布广泛(陈宜瑜,1998)。本文通过受控实验,研究了大鳍鲮对轮叶黑藻、密刺苦草、金鱼藻和穗花狐尾藻生长的影响,旨在揭示大鳍鲮对 4 种沉水植物的摄食选择性,为浅水湖泊生态修复与管理提供参考。

## 1 研究方法

### 1.1 实验材料

密刺苦草、轮叶黑藻、金鱼藻和穗花狐尾藻均来自东山镇池塘,用蒸馏水洗刷,除去植株上的沉积物和附着物。大鳍鲮采自太湖,选择体长 9~10 cm 的健壮个体,在 500 L 的桶中进行为期 14 d 的驯化和清肠处理。实验用水采自东山镇池塘,用抽水泵采中下层的湖水,经 64  $\mu\text{m}$  纱网过滤后存储于 500 L 实验桶内,用于沉水植物和鱼类的培养。

### 1.2 实验设置

本实验于 2019 年 12 月在太湖湖泊生态系统研究站-东山站的实验室内进行。实验装置为透明的有机玻璃圆柱桶(高 30 cm、内直径 15 cm、容积 5 L)。实验期间,实验系统均摆放在在室内实验平台上,采用实验室照明系统(由 7 盏 LED 灯盘组成,每个 LED 灯盘由 3 根功率 15W 的 LED 灯管组成)控制 12 h 的光照时长,水表面光照强度为  $(9.4\pm 0.6)$   $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 。为了维持水温稳定,实验室的空调系统(设定最高温度)在实验期间保持运转,期间温度在 15.1~15.9 $^{\circ}\text{C}$ 。实验共持续 11 d。

本研究分为对照组和鱼类组 2 个处理组,每个处理组设置 3 个重复。实验开始前,将每个试验系统加入 4 L 提前准备的实验用水。然后向对照组中加入  $(0.4\pm 0.02)$  g 轮叶黑藻、 $(1.3\pm 0.02)$  g 密刺苦草、 $(2.5\pm 0.1)$  g 金鱼藻和  $(2.1\pm 0.05)$  g 穗花狐尾藻各 1 株,每株植物的底部吊附一小块碎石以保持植物的垂直状态。在鱼类处理组中,除了添加与对照组生物量接近的沉水植物之外,还添加 1 尾全长  $(12.2\pm 0.3)$  cm、体重  $(18.9\pm 1.3)$  g 的大鳍鲮,折合放养密度 4.7  $\text{kg}/\text{m}^3$ 。

### 1.3 样品采集与测定

实验开始前,收集储存于大桶内的水样,其理化指标作为每个试验系统的初始值。实验结束时,使用虹吸法自上而下收集水样。本实验测定的指标包括水体总氮(TN)、总溶解氮(TDN)、氨态氮(AN)、总磷(TP)、总溶解磷(TDP)、溶解活性磷(SRP)和叶绿素 a

(Chl-a)浓度,测定方法参考《湖泊富营养化调查规范》(金相灿和屠清瑛,1990);此外,每天测定水体的 pH 值(pH-100,力辰科技)和温度。

在实验开始和结束时,分别测定每株植物的湿重,通过以下公式计算每种沉水植物的相对生长率(Poorter & Eric,2007)

$$\text{RGR} = 1000 \times \ln(W_f/W_i)/W_i/t \quad (1)$$

式中:RGR为沉水植物的相对生长率  $[(\text{mg}/(\text{g}\cdot\text{d}))]$ ,  $W_f$ 和  $W_i$ 分别是结束和初始时每种植物的湿重(g); $t$ 是实验持续时间(d)。

大鳍鲮的 RGR 计算方法也同式(1), $W_f$ 和  $W_i$ 分别是大鳍鲮实验结束和开始时的湿重(g)。

实验结束后,用解剖刀取大鳍鲮的肠道,取单位面积小样在显微镜下观察肠道内含物组成,通过 3 次不同取样得到的结果,估算整体肠道内含物中每种植物所占的体积百分比,分析方法参照《湖泊富营养化调查规范》(金相灿和屠清瑛,1990)。

### 1.4 数据处理

通过单因素方差分析方法(One-way ANOVA),探究大鳍鲮对水体营养盐浓度、沉水植物生物量、沉水植物 RGR 的影响,比较大鳍鲮肠道内含物中不同沉水植物所占的比例。利用重复测量方差分析(Repeated measures of ANOVA),比较对照组和鱼类组间 pH 值的差异。为探究大鳍鲮的直接摄食行为与沉水植物生物量变化的关系,对实验前后 4 种沉水植物的变化量和 大鳍鲮肠道组分变化量(进行过清肠处理,认为实验前肠道各植物占比为 0)进行 Pearson 相关性分析。在所有的数据分析过程中,当数据不满足正态分布时,进行  $\log_{10}$  转换,所有数据均在 Excel 2003、SPSS16.0、Origin Pro 2019 进行整理、统计分析和绘图。

## 2 结果

### 2.1 大鳍鲮对水体营养盐和叶绿素 a 的影响

实验结束时,鱼类组的 TN、TDN、AN、TP、TDP 和 SRP 浓度均显著高于对照组(表 1,图 1)。对照组和鱼类组的 Chl-a 浓度均值分别为 1.91  $\mu\text{g}/\text{L}$  和 1.95  $\mu\text{g}/\text{L}$ , 两处理组间的 Chl-a 浓度不存在显著差异。

### 2.2 大鳍鲮对 pH 的影响

鱼类组的 pH 值随时间变化显著(rmANOVA,  $F=208, P=0.0002$ ),实验开始第 1 天的 pH 值显著下降(rmANOVA,  $F=2782.7, P<0.0001$ ) (图 2)。实验期间,鱼类组的平均 pH 为  $(7.3\pm 1.0)$ ,对照组的 pH 为  $(8.1\pm 0.4)$ 。鱼类组的水体 pH 值显著低于对照组(rmANOVA,  $F=25.8, P=0.008$ )。

表1 大鳍鲷对水体营养盐和叶绿素a浓度影响的单因素方差分析

Tab.1 ANOVA on the effects of *A. macropterus* on nutrients and Chl-a concentration of the water

因变量	df	F	P
总氮(TN)	1	93.8	0.001
溶解性总氮(TDN)	1	36.7	0.004
氨氮(AN)	1	60.2	0.001
总磷(TP)	1	224.3	0.0001
溶解性总磷(TDP)	1	2640.3	<0.0001
可溶性活性磷(SRP)	1	69.3	0.001
叶绿素a(Chl-a)	1	0.008	0.900

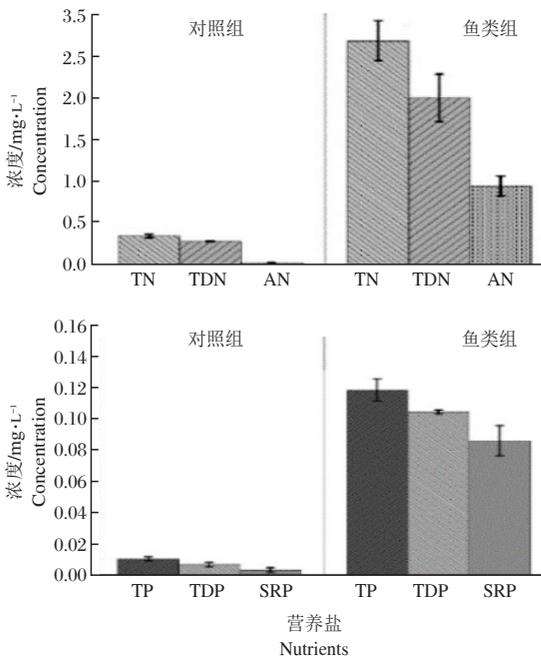


图1 实验结束时各处理组水体营养盐浓度

Fig.1 Nutrient concentrations in each treatment at the end of the experiment

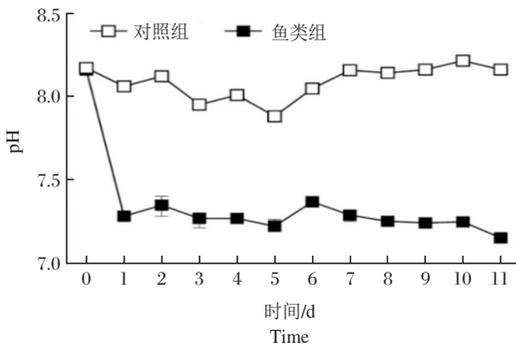


图2 实验期间各处理组的pH变化

Fig.2 Daily pH values for each treatment

## 2.3 大鳍鲷对沉水植物生长和生物量的影响

大鳍鲷对不同沉水植物的相对生长率(RGR)和生物量影响不同。实验结束时,鱼类组的轮叶黑藻和密刺苦草RGR比对照组高,但差异不显著(表2);而鱼类组的金鱼藻和穗花狐尾藻RGR则显著低于对照组(图3)。

单因素方差分析表明,实验结束时鱼类组的轮叶黑藻和密刺苦草生物量与对照组无显著差异,而金鱼藻和穗花狐尾藻的生物量均显著低于对照组;此外,鱼类组沉水植物的总生物量显著低于对照组(表2)。

表2 大鳍鲷对4种沉水植物相对生长率、生物量影响的单因素方差分析

Tab.2 ANOVA of the effects of *A. macropterus* on the relative growth rate (RGR) and biomass of each submerged macrophyte

变量	种类	df	F	P
相对生长率	轮叶黑藻	1	6.7	0.06
	密刺苦草	1	0.2	0.70
	金鱼藻	1	89.7	0.0006
	穗花狐尾藻	1	142.5	0.0003
生物量	轮叶黑藻	1	1.8	0.30
	密刺苦草	1	0.03	0.80
	金鱼藻	1	41.2	0.0009
	穗花狐尾藻	1	126.4	0.0004
沉水植物总生物量		1	128.4	0.0003

## 2.4 大鳍鲷对沉水植物的摄食选择性

显微镜下观察到的大鳍鲷肠道内含物见图4。肠道内含物中4种沉水植物生物量占比如图5所示。生物量占比顺序依次为:穗花狐尾藻>金鱼藻>密刺苦草>轮叶黑藻(LSD,  $P<0.05$ )。

Pearson分析显示,穗花狐尾藻和金鱼藻的变化量和在大鳍鲷肠道内占比呈负相关,其中与穗花狐尾藻高度相关( $|r|>0.8$ ),与金鱼藻中度相关( $0.5\leq|r|<0.8$ );轮叶黑藻和密刺苦草相关性不明显。

## 3 讨论

### 3.1 大鳍鲷排泄物中的氨导致水体pH值上升

本研究中,大鳍鲷显著降低了水体pH值。首先,大鳍鲷产生的 $\text{CO}_2$ 以及消耗水体中的溶解氧都会使pH降低;其次,鱼类排泄物呈酸性,可引起水体pH下降(Chew et al,2003;Ip et al,2004),且水体中较高的氨浓度会导致鱼类死亡(Randall et al,1989)。尽管鱼类可主动排出体内的氨,但要额外消耗较多的能量(Randall & Wright,1989;Sheehan & Lewis,2011);因此,鱼类通过排泄酸性的排泄物来降低水体pH,削弱氨对鱼类的毒性(Chew et al,2003;Ip et al,2004)。

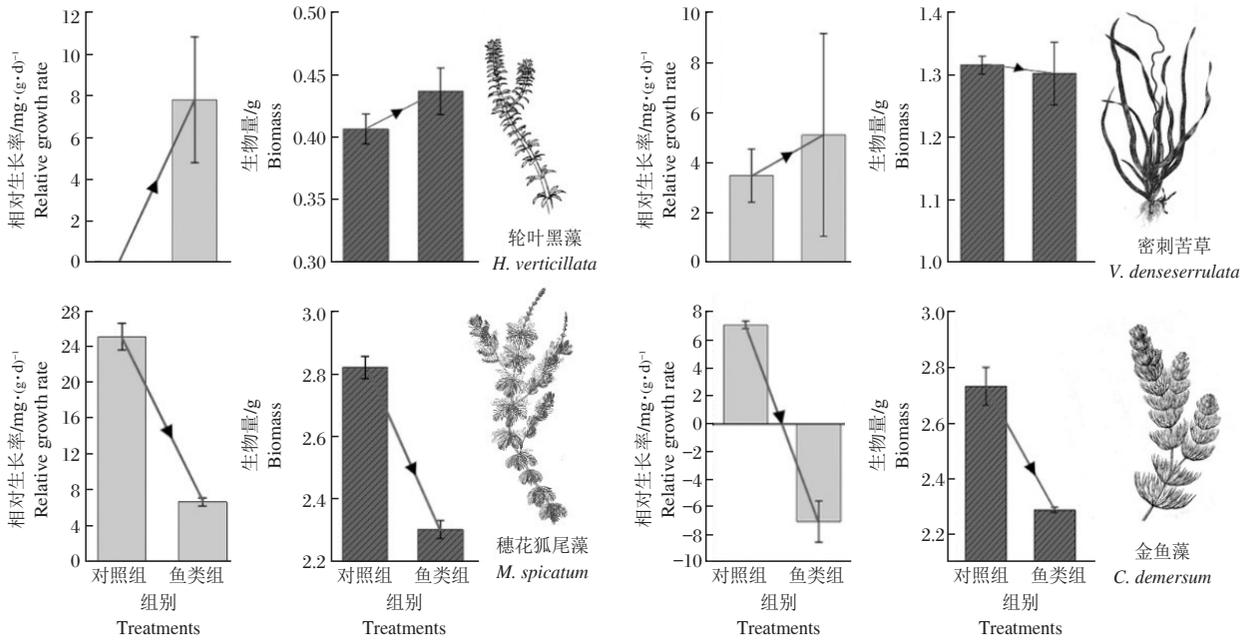


图 3 实验结束时对照组和鱼类组沉水植物的相对生长率和生物量比较

Fig.3 Comparison of the relative growth rates (RGRs) and wet biomass of the four submerged macrophytes with and without fish

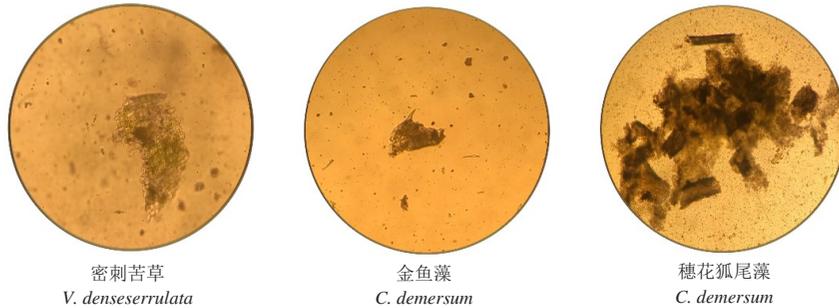


图 4 显微镜下观测的大鳍鱮肠道植物碎屑

Fig.4 Fragments of submerged macrophytes in fish gut viewed by microscope

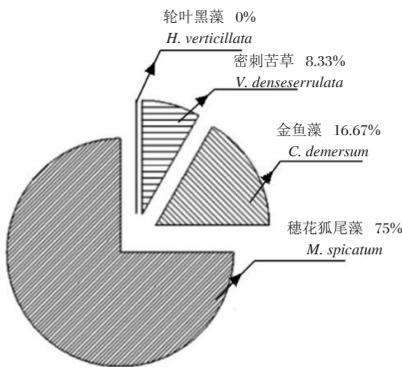


图 5 大鳍鱮肠道内含物中各植物生物量占比

Fig.5 Biomass proportion of each macrophyte in the fish gut

鱼类排泄物中也含有碱性的氨,但对 pH 影响更大的是排泄物中 H<sup>+</sup>和 CO<sub>2</sub>,因此排泄物整体上呈酸性 (Randall et al,1989;Ip & Chew,2010)。可见大鳍鱮对 pH 的影响,主要由于鱼类排泄物的酸性所致。

对照组和鱼类组中 pH 相差较大,且实验结束时鱼类组 AN 浓度远大于对照组。参照其他学者关于 AN 对沉水植物影响的研究 (Cao et al,2007;Zhou et al, 2017),本实验中鱼类组的 AN 浓度抑制了大部分沉水植物的生长。尽管部分沉水植物 (比如穗花狐尾藻) 能够缓解高浓度 AN 带来的负面影响,但相较于对照组,AN 给予鱼类组中沉水植物生长的正反馈远不及对照组中的植物。对于轮叶黑藻,由于没有鱼类牧食的干扰,对照组与鱼类组中 RGR 的比较是一个验证营养盐影响植物生长的很好案例。但鱼类组中黑藻的 RGR 大于对照组,这可能主要由于鱼类排泄物中含有多种营养盐,较高浓度的多种营养盐共同作用或许能抵消高浓度 AN 带来的负面影响。

### 3.2 大鳍鱮摄食沉水植物加快了营养盐循环

杂食性鱼类 (如鲫、鲤) 通过扰动沉积物和排泄营养盐等途径,可显著增加水体中的氮、磷等营养盐浓

度(Jana & Sahu,1993;Moody et al,2015);而小型杂食性大鳍鲃对沉积物的扰动作用较弱,主要通过排泄造成水体营养盐浓度升高(Yu et al,2020)。本研究中,大鳍鲃也显著增加了水体的营养盐浓度。实验结束时,鱼类组的沉水植物总生物量显著低于对照组,说明大鳍鲃通过摄食沉水植物,加速了氮、磷等营养盐物质循环速率,是引起水体氮、磷浓度升高的主因;此外,在自然水体中,大鳍鲃还可摄食浮游动物、附着藻类和底栖动物等,而本次实验系统未提供其他食物种类。已有研究表明,当杂食性鱼类只以水生植物为食时,将通过增加摄食量来维持自身的基本代谢(Dorenbosch & Bakker,2012)。因此,本实验中大鳍鲃需要摄食尽可能多的植物以维持其自身基本代谢,更加频繁的摄食意味着更高频率的代谢,从而维持水体营养盐浓度在较高的水平。

### 3.3 决定大鳍鲃选择性摄食的理化影响因子

一般而言,在一定的营养盐浓度范围内,沉水植物生长随营养盐浓度的升高而增加(谢贻发,2008;Moody et al,2015)。本研究中,即使鱼类组水中营养盐浓度显著高于对照组,穗花狐尾藻和金鱼藻的相对生长率仍显著低于对照组。这主要是由于大鳍鲃对穗花狐尾藻和金鱼藻的选择性摄食所致,鱼类肠道内含物中这两种食物的生物量百分比显著高于其他种类就很好地印证了这一点。

鱼类的口裂大小和植物的适口性都会影响其对水生植物的选择性摄食(Keast & Webb,1966;Dabrowski & Bardega,1984)。有研究表明,鱼类不喜食酚类物质含量高的水生植物(Lodge,1991;Dorenbosch & Bakker,2011);但沉水植物中的酚类物质浓度普遍较低(对比其他水生植物而言,尤其是挺水植物)(Smolders et al,2000),可能不是影响摄食者选择性摄食不同沉水植物的主要因素。而Yu等(2016c)研究发现,溱湖修复区中的草鱼主要以金鱼藻和苦草为食,而对穗花狐尾藻的摄食较少,这就导致了沉水植物群落从以苦草和金鱼藻为主转变为以穗花狐尾藻为优势。但Dorenbosch & Bakker(2011)研究认为,沉水植物中酚类物质的含量是影响鱼类选择性摄食的主要因素。参考李永科(2004)对各沉水植物酚类物质浓度的测量,本实验采用的4种沉水植物中穗花狐尾藻含量最高(104 mg/g),密刺苦草含量最低(11 mg/g)。本实验中,大鳍鲃反而对狐尾藻的摄食量最大,这显然与其他鱼类对植物的选择模式不同,也说明植物的酚类物质含量可能不是影响大鳍鲃选择摄食沉水植物的决定性因素。

Dabrowski & Bardega(1984)研究发现,鱼类的口裂大小与体长呈线性关系,且口裂的大小会影响其摄食。个体较大的杂食性鱼类(比如鲤)能够摄食绝大多数沉水植物;而小型杂食性鱼类的口裂较小,这可能限制其对部分沉水植物的摄食。大鳍鲃的口裂较小,仅(0.9±0.1) cm,而密刺苦草的叶片较大,因此口裂大小可能是制约大鳍鲃对较大叶片沉水植物(如苦草等)摄食的主要因子。本研究中,大鳍鲃不喜食轮叶黑藻而摄食较多的穗花狐尾藻,但穗花狐尾藻的酚类物质含量却高于轮叶黑藻,这说明酚类物质含量不是影响大鳍鲃不摄食轮叶黑藻的主要因素。轮叶黑藻中较高的木质素和丹宁物质含量,可能是影响大鳍鲃对其摄食的主要因素,需开展进一步研究进行验证。

### 3.4 人为干预小型鱼类密度有助于湖泊生态修复

目前,人们对小型鱼类的重视度较低,容易忽略其对水生态系统的负面影响。因此,建议在浅水湖泊生态修复中,对大鳍鲃等(麦穗鱼、鲮等)小型杂食性鱼类的密度与生物量应给予足够重视,必要时采用人为干预手段将其生物量控制在较低水平,以削弱这些鱼类对水质和沉水植物群落结构可能产生的负面影响,这将有助于维持修复效果的长效运行。

## 4 结论

(1)大鳍鲃显著增加了水体营养盐浓度(TN、TP、TDN、TDP、AN和SRP),且显著降低了水体的pH值。

(2)大鳍鲃对穗花狐尾藻的选择性最高,其次为金鱼藻;实验结束时,鱼类组穗花狐尾藻和金鱼藻的相对生长率均显著低于对照组。

(3)大鳍鲃显著降低了4种沉水植物的总生物量,其主要通过显著降低金鱼藻和穗花狐尾藻生物量的途径实现。

志谢:感谢沈睿杰、陈粉兰对实验材料和实验过程提供的帮助。

### 参考文献

- 陈宜瑜,1998. 中国动物志:硬骨鱼纲:鲤形目(中) [M]. 北京:科学出版社.
- 金相灿,屠清琪,1990. 湖泊富营养化调查规范[M]. 北京:中国环境科学出版社.
- 李永科,2004. 沉水植物与牧食性螺类的关系研究[D]. 武汉:武汉大学.
- 饶伟民,2014. 不同大小罗非鱼对苦草和附着藻的影响及其对浅水富营养湖泊修复的意义[D]. 广州:暨南大学.

- 王晓平,王玉兵,杨桂军,等,2016. 不同鱼类对沉水植物生长的影响[J]. 湖泊科学, 28(6):1354–1360.
- 谢贻发,2008. 沉水植物与富营养湖泊水体、沉积物营养盐的相互作用研究[D]. 广州:暨南大学.
- Cao T, Xie P, Ni L, et al, 2007. The role of  $\text{NH}_4^+$  toxicity in the decline of the submersed macrophyte *Vallisneria spiralis* in lakes of the Yangtze River basin, China[J]. Marine and Freshwater Research, 58(6):581–587.
- Chambers P A, 1987. Light and nutrients in the control of aquatic plant community structure II. In situ observations[J]. The Journal of Ecology, 75(3):621–628.
- Chew S, Hong L, Wilson J, et al, 2003. Alkaline environmental pH has no effect on ammonia excretion in the mudskipper *Periophthalmodon schlosseri* but inhibits ammonia excretion in the related species *Boleophthalmus boddarti*[J]. Physiological and Biochemical Zoology, 76(2):204–214.
- Dabrowski K, Bardega R, 1984. Mouth size and predicted food size preferences of larvae of three cyprinid fish species[J]. Aquaculture, 40(1):41–46.
- Dorenbosch M, Bakker E S, 2012. Effects of contrasting omnivorous fish on submerged macrophyte biomass in temperate lakes: a mesocosm experiment[J]. Freshwater Biology, 57(7):1360–1372.
- Dorenbosch M, Bakker E S, 2011. Herbivory in omnivorous fishes: effect of plant secondary metabolites and prey stoichiometry[J]. Freshwater Biology, 56(9):1783–1797.
- Dugan P, Dugan P J, 1990. Wetland conservation: A review of current issues and required action[M]. IUCN.
- Gao H, Qian X, Wu H, et al, 2017. Combined effects of submerged macrophytes and aquatic animals on the restoration of a eutrophic water body—a case study of Gonghu Bay, Lake Taihu[J]. Ecological Engineering, 102(24):15–23.
- Gao J, Liu Z, Jeppesen E, 2014. Fish community assemblages changed but biomass remained similar after lake restoration by biomanipulation in a Chinese tropical eutrophic lake[J]. Hydrobiologia, 724(1):127–140.
- González-Bergonzoni I, Meerhoff M, Davidson T A, et al, 2012. Meta-analysis shows a consistent and strong latitudinal pattern in fish omnivory across ecosystems[J]. Ecosystems, 15(3):492–503.
- Gu J, Jin H, He H, et al, 2016. Effects of small-sized crucian carp (*Carassius carassius*) on the growth of submerged macrophytes: Implications for shallow lake restoration[J]. Ecological Engineering, 95:567–573.
- He H, Jin H, Jeppesen E, et al, 2018. Fish-mediated plankton responses to increased temperature in subtropical aquatic mesocosm ecosystems: Implications for lake management [J]. Water Research, 144:304–311.
- Horppila J, Nurminen L, 2003. Effects of submerged macrophytes on sediment resuspension and internal phosphorus loading in Lake Hiidenvesi (southern Finland)[J]. Water Research, 37(18):4468–4474.
- Hussner A, Hoelken H, Jahns P, 2010. Low light acclimated submerged freshwater plants show a pronounced sensitivity to increasing irradiances[J]. Aquatic Botany, 93(1):17–24.
- Ip A Y, Chew S F, 2010. Ammonia production, excretion, toxicity, and defense in fish: a review[J]. Frontiers in Physiology, 1(1):134.
- Ip Y K, Randall D J, Kok T K, et al, 2004. The giant mudskipper *Periophthalmodon schlosseri* facilitates active  $\text{NH}_4^+$  excretion by increasing acid excretion and decreasing  $\text{NH}_3$  permeability in the skin[J]. Journal of Experimental Biology, 207(5):787–801.
- Jana B B, Sahu S N, 1993. Relative performance of three bottom grazing fishes (*Cyprinus carpio*, *Cirrhinus mrigala*, *Heteropneustes fossilis*) in increasing the fertilizer value of phosphate rock[J]. Aquaculture, 115(1/2):19–29.
- Jeppesen E, Jensen J P, Jensen C, et al, 2003. The impact of nutrient state and lake depth on top-down control in the pelagic zone of lakes: a study of 466 lakes from the temperate zone to the arctic[J]. Ecosystems, 6(4):313–325.
- Keast A, Webb D, 1966. Mouth and body form relative to feeding ecology in the fish fauna of a small lake, Lake Opinicon, Ontario[J]. Journal of the Fisheries Board of Canada, 23(12):1845–1874.
- Liu Z, Hu J, Zhong P, et al, 2018. Successful restoration of a tropical shallow eutrophic lake: Strong bottom-up but weak top-down effects recorded[J]. Water Research, 146:88–97.
- Lodge D M, 1991. Herbivory on freshwater macrophytes[J]. Aquatic Botany, 41(1/3):195–224.
- Manatunge J, Asaeda T, Priyadarshana T, 2000. The influence of structural complexity on fish-zooplankton interactions: a study using artificial submerged macrophytes[J]. Environmental Biology of Fishes, 58(4):425–438.
- Moody E K, Corman J R, Elser J J, et al, 2015. Diet composition affects the rate and N:P ratio of fish excretion[J]. Freshwater Biology, 60(3):456–465.
- Moss B, 2000. Biodiversity in fresh waters – an issue of species preservation or system functioning[J]. Environmental Conservation, 27(1):1–4.
- Poorter H, Eric G, 2007. Ecological significance of inherent variation in relative growth rate and its components[M]. Functional Plant Ecology, CRC Press:67–100.
- Randall D, Wood C, Perry S, et al, 1989. Urea excretion as a strategy for survival in a fish living in a very alkaline environment[J]. Nature, 337:165–166.

- Randall D, Wright P, 1989. The interaction between carbon dioxide and ammonia excretion and water pH in fish[J]. *Canadian Journal of Zoology*, 67(12):2936–2942.
- Scheffer M, Van Den Berg M, Breukelaar A, et al, 1994. Vegetated areas with clear water in turbid shallow lakes[J]. *Aquatic Botany*, 49(2/3):193–196.
- Shin-Ichiro S M, Usio N, Takamura N, et al, 2009. Contrasting impacts of invasive engineers on freshwater ecosystems: an experiment and meta-analysis[J]. *Oecologia*, 158(4): 673–686.
- Sheehan R J, Lewis W M, 2011. Influence of pH and Ammonia Salts on Ammonia Toxicity and Water Balance in Young Channel Catfish[J]. *Taylor & Francis Group*, 115(6):891–899.
- Smolders A, Vergeer L, Van Der Velde G, et al, 2000. Phenolic contents of submerged, emergent and floating leaves of aquatic and semi-aquatic macrophyte species: why do they differ?[J]. *Oikos*, 91(2):307–310.
- Timms R, Moss B, 1984. Prevention of growth of potentially dense phytoplankton populations by zooplankton grazing, in the presence of zooplanktivorous fish, in a shallow wetland ecosystem[J]. *Limnology and Oceanography*, 29(3):472–486.
- Yamanaka H, 2007. Physiological evaluation of macrophyte zone as a habitat for the round crucian carp, *Carassius auratus grandoculis*[D]. Kyoto: Kyoto University.
- Yates J, Peckol P, 1993. Effects of nutrient availability and herbivory on polyphenolics in the seaweed *Fucus vesiculosus*[J]. *Ecology*, 74(6):1757–1766.
- Yu J, Liu Z, Li K, et al, 2016a. Restoration of shallow lakes in subtropical and tropical China: response of nutrients and water clarity to biomanipulation by fish removal and submerged plant transplantation[J]. *Water*, 8(10): 438.
- Yu J, Liu Z, He H, et al, 2016b. Submerged macrophytes facilitate dominance of omnivorous fish in a subtropical shallow lake: implications for lake restoration[J]. *Hydrobiologia*, 775(1): 97–107.
- Yu J, Zhen W, Guan B, et al, 2016c. Dominance of *Myriophyllum spicatum* in submerged macrophyte communities associated with grass carp[J]. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 417: 24.
- Yu J, Xia M, Kong M, et al, 2020. A small omnivorous bitterling fish (*Acheilognathus macropterus*) facilitates dominance of cyanobacteria, rotifers and *Limnodrilus* in an outdoor mesocosm experiment[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 27:23862–23870.
- Zhou Q, Gao J, Zhang R, et al, 2017. Ammonia stress on nitrogen metabolism in tolerant aquatic plant—*Myriophyllum aquaticum*[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 143:102–110.

(责任编辑 万月华)

## Feeding Preferences of *Acheilognathus macropterus* on Four Submerged Macrophytes

MA Lu-sheng<sup>1,2</sup>, XIA Man-li<sup>3</sup>, YU Jin-lei<sup>1</sup>, GUAN Bao-hua<sup>1,2</sup>, CHEN Fei-zhou<sup>1,2</sup>, LIU Zheng-wen<sup>1,2,3</sup>

- (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. Sino-Danish College, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 101400, P.R.China;
3. Institute of Hydrobiology and Department of Ecology, Jinan University, Guangzhou 510632, P.R. China)

**Abstract:** Studies on the effects of omnivorous fish on submerged macrophytes are mostly on large fish species such as *Cyprinus carpio* and *Carassius carassius*. However, submerged macrophytes are the primary food source of small omnivorous fish species, their feeding preference for different submerged macrophytes is not yet clear. In this investigation, *Acheilognathus macropterus*, a typical small fish species widely distributed in China, was selected for study. We conducted a controlled experiment to study the feeding preference of *A. macropterus* among four submerged macrophytes (*Vallisneria denseserrulata*, *Hydrilla verticillata*, *Ceratophyllum demersum* and *Myriophyllum spicatum*), and analyzed the effect of *A. macropterus* feeding on the growth of each macrophyte species. The objective was to provide reference for ecological restoration and management of shallow lakes. Two macrophyte groups were set for the experiment, one with no fish (control group) and the second with fish (treatment group). A single plant of each macrophyte species, with the same biomass was placed in each of two aquaria, and one *A. macropterus* of body length ( $12.2 \pm 0.3$ ) cm and body weight ( $18.9 \pm 1.3$ ) g was added to the treatment aquarium. Before and after the 11 day test, physicochemical parameters of the water were measured, and the pH and temperature of the water were measured each day. The gut content of *A. macropterus* was observed under the microscope after the test. Results show that (1) nutrient concentrations in the fish treatment were significantly higher than that in the control group and the pH was lower. (2) Gut content analysis showed that *A. macropterus* preferred *M. spicatum* and *C. demersum*, with the two species accounting for 75% and 17% of the gut contents, respectively. The fish fed less on *V. denseserrulata* (8%) and *H. verticillata* was not observed in the gut. (3) At the end of the experiment, the relative growth rate (RGR) of both *M. spicatum* and *C. demersum* were significantly reduced by *A. macropterus*, whereas the RGR of *H. verticillata* and *V. denseserrulata* were higher than in the control group, although the difference was not significant. To summarize, *A. macropterus* displayed an obvious feeding preference for *M. spicatum* and *C. demersum* and significantly reduced their RGRs. Furthermore, *A. macropterus* significantly increased the nutrient concentration in the aquarium and reduced the total macrophyte biomass, compared with the control. Therefore, *A. macropterus* and other small omnivorous fish species (e. g. *Pseudorasbora parva* and *Hemiculter leucisculus*) may reduce the biomass of submerged macrophytes and change the community structure via selective grazing, negatively affecting the water quality and stability of lake ecosystems. When plans for lake management and ecological restoration are being developed, the effect of small omnivorous fish is of concern and their biomass in the community should be controlled to a low level.

**Key words:** *Acheilognathus macropterus*; *Hydrilla verticillata*; *Vallisneria denseserrulata*; *Ceratophyllum demersum*; *Myriophyllum spicatum*; feeding preference