

稻鱼系统中田鱼对资源的利用及对水稻生长的影响

张 剑¹ 胡亮亮¹ 任伟征¹ 郭 梁¹ 吴敏芳² 唐建军¹ 陈 欣^{1*}

(¹浙江大学生命科学院, 杭州 310058; ²浙江省青田县农业局, 浙江青田 323900)

摘 要 稻田为鱼类等水产生物提供生境, 稻田养鱼在提高水稻产量的同时, 通过控制病虫害的暴发以及充分利用养分来降低化肥农药的使用. 但田鱼对稻田资源的摄食(浮游植物、杂草、浮萍、田螺)及利用后转化成养分对水稻生长发育的促进作用尚缺乏研究. 本研究设计了2个田间试验, 通过摄像观察稻鱼系统中田鱼的活动, 采用稳定性同位素分析田鱼对稻田资源的摄食, 并测定水稻的生长发育进程和水稻产量. 结果表明: 与鱼单养处理相比, 稻田养鱼显著地促进了田鱼的活动频率并扩大了田鱼的活动范围. 在稻鱼共作不投喂饲料处理下, 稻田中3类水生生物(浮萍、浮游植物、田螺)对田鱼食谱的贡献率分别为22.7%、34.8%和30.0%; 而投喂饲料处理下, 这3种水生生物对田鱼食谱的贡献率分别为8.9%、5.9%和1.6%, 饲料的贡献率为71.0%. 与水稻单作比较, 稻鱼共作处理显著增加水稻分蘖期和灌浆期的叶片氮含量, 延长分蘖期10~12 d, 并显著提高成穗率和产量. 表明稻鱼系统通过田鱼摄食稻田资源并转化为水稻可利用养分, 促进了水稻生长, 实现了水稻产量的提升.

关键词 鱼活动; 食谱分析; 分蘖动态; 产量结构; 叶片氮含量

Effects of fish on field resource utilization and rice growth in rice-fish coculture. ZHANG Jian¹, HU Liang-liang¹, REN Wei-zheng¹, GUO Liang¹, WU Min-fang², TANG Jian-jun¹, CHEN Xin^{1*} (¹College of Life Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China; ²Qingtian Bureau of Agriculture, Qingtian 323900, Zhejiang, China).

Abstract: Rice field can provide habitat for fish and other aquatic animals. Rice-fish coculture can increase rice yield and simultaneously reduce the use of chemicals through reducing rice pest occurrence and nutrient complementary use. However, how fish uses food sources (e.g. phytoplankton, weeds, duckweed, macro-algal and snail) from rice field, and whether the nutrients releasing from those food sources due to fish transforming can improve rice growth are still unknown. Here, we conducted two field experiments to address these questions. One was to investigate the pattern of fish activity in the field using the method of video recording. The other was to examine the utilization of field resources by fish using stable isotope technology. Rice growth and rice yield were also examined. Results showed that fish tended to be more active and significantly expanded the activity range in the rice-fish coculture compared to fish monoculture (fish not living together with rice plants). The contributions of 3 potential aquatic organisms (duckweed, phytoplankton and snail) to fish dietary were 22.7%, 34.8% and 30.0% respectively under rice-fish coculture without feed. Under the treatment with feed, however, the contributions of these 3 aquatic organisms to the fish dietary were 8.9%, 5.9% and 1.6% respectively. The feed contribution was 71.0%. Rice-fish coculture significantly increased the nitrogen concentration in rice leaves, prolonged tillering stage by 10-12 days and increased rice spike rate and yield. The results suggested that raising fish in paddy field may transform the nutrients contained in field resources to bioavailable for rice plants through fish feeding activity, which can improve rice growth and rice yield.

Key words: fish activity; diet analysis; tillering dynamics; yield components; leaf nitrogen concentration.

由于稻田浅水环境为水产养殖提供了良好的条件,在同一块土地上又产出额外的水产品,有效地利用了土地和淡水资源,因而稻鱼共作系统受到广泛关注,在水稻主产区具有较好的发展前景^[1].研究表明,除了获取稳定的水产品之外,稻鱼系统在减少化肥农药投入、控制面源污染的同时^[2-3],还可以保证水稻的稳产甚至增产^[4-6].这主要是由于水稻和鱼之间强烈的互惠效应实现的,水稻改善水体环境,提高了鱼的活动频率,增大了鱼的活动范围;鱼的活动促进稻田养分的循环利用以及对水稻病虫害和田间杂草的生物控制作用^[6-8].

鱼的活动是这一生态效应的首要驱动因素,鱼的活动强度和活动范围是二者发生互惠作用的基础条件.有研究表明,水稻的存在会促进鱼的活动强度^[6],但是鱼对稻田的利用范围以及各区域的活动强度还缺乏充足的数据.

大量研究认为,稻田水产养殖、特别是现代化的稻田种养技术(增加鱼苗投放密度和投喂鱼饲料)^[9-10],投入的饲料以及饲料的循环利用是保证水稻稳产、增产所需养分的来源^[1-2,9,11].饲料中的残饵容易被微生物分解形成水稻可直接利用的养分,被取食的饲料也会随着鱼排泄物的产生而增加对水稻营养的供应^[1-2].例如,鱼排泄物中的N有75%~85%以铵离子的形式存在,而铵离子是水稻主要的氮素摄入形式^[12],这就使得水稻能从饲料中获得容易利用的养分.然而,水稻田内还有丰富的水生生物^[13-15],这些水生生物直接利用稻田的养分来繁荣其种群,稻鱼系统中鱼可取食稻田内的多种水生生物^[6,16-18],减少了田间养分的损失,同时鱼取食的水生生物转化成可以被水稻利用的排泄物.因此,鱼的活动可以加强稻田内自然资源的转化,也能提供水稻生长所需的养分.但是,鱼取食水生生物的种类及其对鱼生长的贡献率,以及田鱼转化自然资源的这部分养分对水稻生长和产量的影响仍需要进一步研究.

稳定性碳、氮同位素(¹³C、¹⁵N)已广泛地运用于动物的食谱重建,为分析稻鱼系统内鱼对水生生物利用提供了有效途径.本研究通过摄像观察以及田间小区试验,并结合稳定性同位素技术,试图通过分析1)鱼在稻田内活动强度和活动范围,2)鱼在投喂和不投喂饲料情况下对稻田自然资源的利用状况,3)稻鱼系统中水稻生长动态和各生长阶段氮含量,以及水稻产量和产量构成因素,来阐明稻鱼互惠作用对自然资源的转化利用及其效应.

1 研究区域与研究方法

1.1 研究地概况

本研究在浙江省青田县仁庄镇浙江大学“青田稻田养鱼系统”试验基地(28°02' N, 120°14' E)进行.青田县位于浙江省东南部,瓯江中下游,地属亚热带季风气候,年平均气温 18.3 °C,年均日照 1712~1825 h,降水量 1400~2100 mm.稻田属洪积性泥沙田,耕层厚度约 20 cm,土壤类型为砂壤土,容重约 1.12 g·cm⁻³,土壤呈弱酸性.全县稻田面积 6200 hm²,其中 85%为稻田养鱼模式.

1.2 田鱼在稻田活动情况监测

试验在 2013 年进行,为随机区组设计,设置 2 个处理,分别为稻鱼共作(rice-fish coculture, RF)和鱼单作(fish monoculture, FM),每个处理 3 次重复.试验小区为 6.5 m×10 m,由水泥砖围隔而成.水泥砖深入地下 20 cm,高出地面 50 cm,能较有效地隔离各小区之间水体和养分的互通,并防止小区内田鱼的逃逸.小区实现单排单灌.

试验水稻品种为‘中浙优 1 号’,鱼种为瓯江彩鲤(*Cyprinus carpio* var. *color*),俗称“青田田鱼”.水稻于 5 月 20 日播种,6 月 21 日移栽.水稻种植密度为 30 cm×30 cm,移栽时基本苗已经产生 4~5 个分蘖,遵从当地生产习惯,移栽时每穴 1 个基本苗.移栽前一天施复合肥(N:P:K=14:2:7) 600 kg·hm⁻²^[11].水稻移栽 5 d 后向所有小区(RF 和 FM)内投放鱼苗,为了便于摄像观察,使用规格较大的冬片(75±3 g),密度为 30 尾·区⁻¹.每天 5:00 定时投喂田鱼饲料,所用饲料由青田农业局提供(含氮量为 5.4%).日投喂量约为田鱼体质量的 2%.试验期间的田间管理方式参照杨星星等^[19].

选取 6 块均匀分布在小区内的样方(1.5 m×1.5 m)用以观察田鱼行为(图 1).在水稻分蘖中期内的 3 个晴天,每个样方使用一台摄像机(SONY DCR SX21E)记录一天中 4 个时间段内的田鱼活动情况(6:00—7:00、9:00—10:00、10:00—11:00 和 15:00—16:00).根据前期的观察,这 4 个时间段可以反映田鱼一天中主要的活动状况^[6].通过观察录像,记录每个时间段内田鱼进入样方内的频率(条数·min⁻¹).前期的观察还表明,田鱼在 1 h 之内的活动频率比较均匀,我们进一步将每个时间段细分为 4 个 15 min,通过多次观察统计,我们发现 15 min 之内田鱼的活动频率很均匀.因此,本试验在各个 15 min 中随机选取一个完整的 5 min 来观察,这样

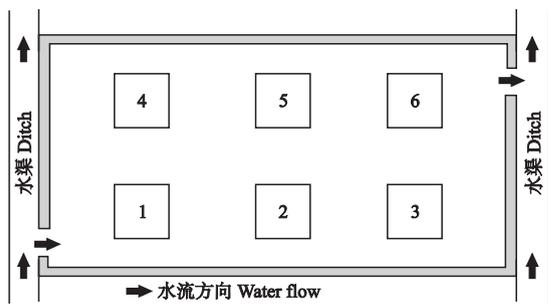


图 1 试验小区内录像观察样方分布

Fig.1 Locations of quadrats for video recording in each field plot.

样方 1 靠近入水口, 样方 6 靠近出水口 Quadrat 1 was close to water inlet and quadrat 6 was close to water outlet.

既具有代表性又减少了工作量. 稻鱼共作处理 (RF) 和鱼单养处理 (FM) 相应的样方内的田鱼活动频率使用 SPSS 20 软件进行 t 检验分析.

1.3 田鱼对稻田资源的利用

本试验在 2014 年进行, 为随机区组设计, 设置 3 个处理, 分别为水稻单作 (rice monoculture, RM), 稻鱼共作投喂饲料 (rice-fish coculture with feed, RFf) 和稻鱼共作不投喂饲料 (rice-fish coculture without feed, RFn), 每处理设 3 次重复. 试验小区、水稻品种、鱼种和田间管理操作如上所述.

6 月 21 日移栽, 水稻移栽 5 d 后向稻鱼共作处理 (RFf 和 RFn) 小区投放鱼苗, 本试验通过测定田鱼和稻田内水生生物体内自然丰度的稳定性同位素 $\delta^{13}\text{C}$ 与 $\delta^{15}\text{N}$ 的值来构建田鱼食谱, 以分析田鱼对稻田资源的利用, 由于需要田鱼在有限的生长周期内尽可能多地更新自身肌肉组织, 因此投放规格较小 (22 ± 3 g) 的鱼苗进行试验, 且投放密度较低 (每小区 21 尾). RFf 所用田鱼饲料同 1.2. 9 月 29 日收获水稻和田鱼.

6 月 27 日开始每隔 3 d 在每个小区的进水口和另一侧的出水口连续取 10 株水稻, 定点定期统计分蘖数. 对水稻的生长发育进行物候观察和记录, 以群体达到最大分蘖数作为水稻分蘖终止期, 群体中 50% 的个体拔节、孕穗、抽穗和灌浆时分别作为拔节期 (elongation stage, ES)、孕穗期 (booting stage, BS)、抽穗期 (heading stage, HS) 和灌浆期 (milking stage, MS). 人为将每一田块平均划分成 3 个亚区, 在拔节期、抽穗期和灌浆期分别在每个亚区内随机剪取 6 株不同水稻的一片剑叶. 同一亚区内的叶片混合为一个子样, $105\text{ }^{\circ}\text{C}$ 杀青 15 min, $50\text{ }^{\circ}\text{C}$ 烘干研磨后用凯氏定氮法测定氮含量^[20]. 以常规方法测定理论产量和产量构成因素.

在鱼苗放养 20 d, 整个系统处于稳定状态后, 开始对稻鱼共作系统 (RFf 与 RFn) 田间自然资源进行多次采样. 采样样品包括: 青萍 (*Lemna minor*)、紫萍 (*Lemna polyrhiza*)、水绵、满江红 (*Azolla imbricate*)、浮游植物、田螺 (*Procambarus clarkia*) 和水蚯蚓 (*Limnodrilus hoffmeisteri*)、水生植物等所有田鱼可能取食到的自然资源. 取样时, 对于青萍、紫萍、水绵、满江红、浮游植物等遍布整个田块的水生植物, 在每个稻鱼共作小区内采用 5 点取样法, 混合后作为一个样本. 对于田螺和水蚯蚓则是对每个共作处理小区的整个田块进行搜索和采集, 田螺取样每个小区不少于 10 个, 水蚯蚓不少于 15 g, 混合后作为一个样品. 水生植物样品先经过鉴定分类, 除浮游植物采集全株外, 其他浮叶、沉水及挺水植物均采集茎叶, 水绵取自水稻基部, 田间剪取水稻基部茎叶, 在小水流下反复冲洗干净, 然后用刀片轻轻刮取长在稻基部茎叶上的水绵于玻璃器皿中, 植物样品用清水缓慢冲洗多次, 晾干, $105\text{ }^{\circ}\text{C}$ 杀青 15 min, 在 $50\text{ }^{\circ}\text{C}$ 下烘干 48 h 以上. 用取水器取田面水 (0~30 cm) 经 13 号浮游动物网 (网孔 0.112 mm) 过滤, 盛放在聚乙烯瓶中, $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ 保存, 转运至实验室后, 用封口膜将瓶口封住, 在膜上钻孔, 放进冷冻干燥机冷冻干燥 72 h 以上, 干燥后将瓶中的浮游植物和颗粒有机质 (POM) 转存在离心管中. 水蚯蚓和田螺采集自稻田表层土 (0~15 cm). 为避免近期摄入的食物对样品同位素分析产生影响, 所有动物样品收集后在清水中暂养 48 h, 待其排净肠道内容物, 清洗后 $50\text{ }^{\circ}\text{C}$ 烘干 48 h 以上 (田螺用镊子将外壳去掉), 保存于离心管中, 动物样品均为多个个体的混合样. 鱼饲料 $50\text{ }^{\circ}\text{C}$ 烘干 48 h 以上, 保存在塑封袋中.

试验持续时间为 95 d, 为排除鱼苗本底对最终样品的稳定性同位素的影响, 在投放鱼苗时随机取样作为本底值, $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ 储存. 水稻收获后每小区随机取 5 尾鱼样品, $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ 储存. 运回实验室后, 将鱼苗本底和鱼样品体表清理干净, 每条鱼作为一个样本, 取背部白肉, $50\text{ }^{\circ}\text{C}$ 烘干 48 h 以上, 保存在离心管中用于测定.

所有样品使用球磨机 (RETSCH MM 400, 上海) 研磨, 研磨后每个样品平均分为两份, 一份直接用于 ^{15}N 测定, 一份经过去脂处理 (三氯甲烷和甲醇 2:1 混合溶液) 后烘干研磨保存, 用于 ^{13}C 测定. ^{13}C 、 ^{15}N 稳定性同位素的测定采用 Thermo Fisher Delta V Advantage 同位素质谱仪, 每个样品重复测定 3 次.

1.4 数据处理

稳定性同位素(^{13}C 、 ^{15}N)技术是研究生态系统中食物网结构的有效技术。 $\delta^{13}\text{C}$ 值常用来分析消费者食物来源, $\delta^{15}\text{N}$ 值常用来确定生物在食物网中的营养位置^[15]。使用贝叶斯分析(stable isotope Bayesian ellipses in R, SIBER)计算田鱼稳定性同位素椭圆生态位,采用线性混合模型(linear mixing model)构建田鱼的食谱以及各个食物来源对食谱的贡献率,以上分析都在R软件的分析包SIAR中进行^[21]。本研究在食谱重建分析中,瓯江彩鲤的分馏系数采用通过整合分析得到的分馏系数 $\Delta^{13}\text{C} = 0.7857$ 、 $\Delta^{15}\text{N} = 2.3242$ ^[22]。收获时,尽管使用规格较小和密度较低的鱼苗,但是鱼苗的肌肉仍不能完全转化,因此不能排除鱼苗对鱼稳定性同位素的影响,所以在食谱重建中首先将鱼苗作为一个食物组分计算在内,在减去鱼苗的贡献率后重新计算各个食物的贡献率。

本试验所得数据采用SPSS 22.0软件进行统计分析。鱼产量、稻产量、产量构成因素、分蘖数、成穗率、分蘖期和孕穗期天数、叶片总氮含量均使用一般线性模型(general linear model)进行单因素方差分析。其中,对不同调查日期的分蘖数分别进行单独的方差分析,同一试验小区3个亚区的叶片总氮含量取平均值后进行方差分析。采用LSD法进行不同处理间的多重比较。

2 结果与分析

2.1 田鱼田间活动

从图2可以看出,在4个观察时段内,RF处理田鱼的总活动频率都显著高于FM处理($P < 0.05$)。RF处理中田鱼的分布比FM处理更均匀,每个样方内都有田鱼活动,在远离入水口的3、4、5、6样方内,共作处理田鱼的出现频率显著高于单作($P < 0.05$)。FM处理中田鱼活动集中在入水口处(样方1和2),除了9:00—10:00这个时间段之外,其他3个时间段FM处理中田鱼活动频率显著高于RF处理($P < 0.05$)。

2.2 田鱼食谱来源

表1给出了田鱼主要食物来源和田鱼肌肉的碳、氮含量,稻鱼共作投喂饲料(RFf)和不投喂饲料(RFn)两种处理下田鱼肌肉C、N含量没有显著性差异($C: P = 0.991$; $N: P = 0.667$),但两种处理下田块内的水生生物中浮游植物的C、N含量最低(表1)。不同处理下田鱼肌肉的稳定性同位素值($\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$)之间差异显著($P < 0.001$)。根据SIBER分析,椭圆生态位已经分离,表明两种处理下田鱼的食谱有了分化(图3)。

对田鱼食谱的分析表明(图4),RFf处理下饲料对田鱼食谱的贡献率达到71%(95%CI:42.5%~

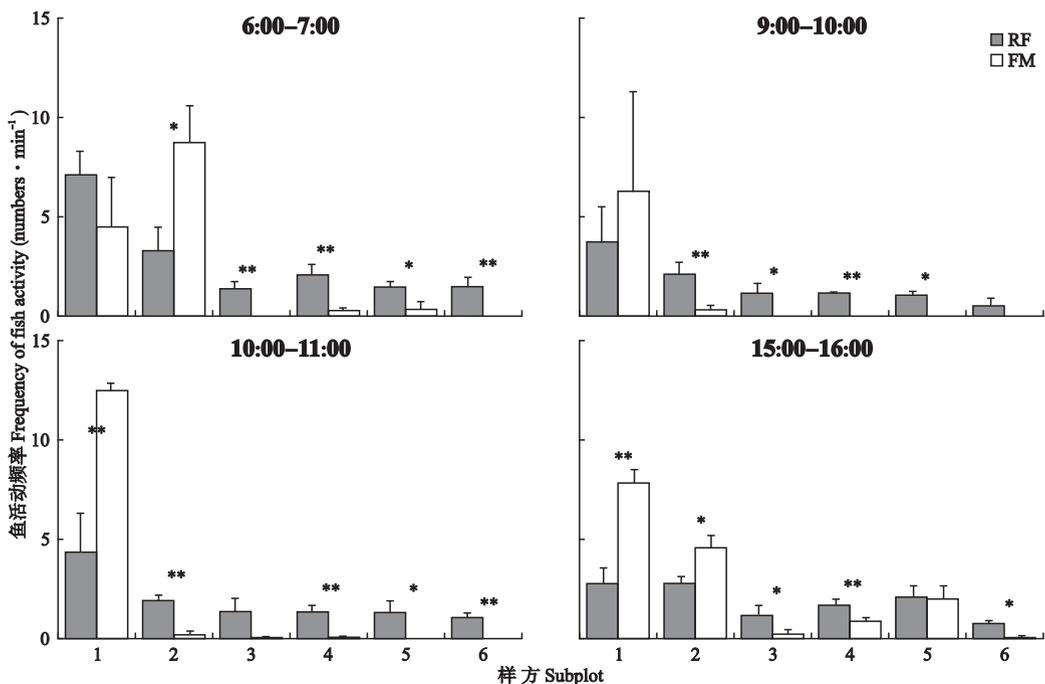


图2 稻鱼共作(RF)与鱼单作(FM)处理田鱼的活动频率

Fig.2 Frequencies of fish activity under rice-fish coculture (RF) and fish monoculture (FM).

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$.

表 1 鱼肌肉和食物资源的碳、氮含量
Table 1 Contents of nitrogen and carbon in fish muscles and food sources

	氮 Nitrogen (%)		碳 Carbon (%)	
	均值 Mean	标准差 SD	均值 Mean	标准差 SD
鱼肌肉 Fish muscle (RfF)	15.0	0.52	43.7	0.98
鱼肌肉 Fish muscle (RfN)	14.9	0.38	43.7	0.57
鱼苗 Fry	14.3	0.24	44.7	0.82
饲料 Feed	5.9	0.08	38.2	0.28
田螺 Snail	8.0	1.11	31.1	4.11
青萍 <i>Lemna polyrhiza</i>	2.3	0.07	38.7	1.86
紫萍 <i>Lemna minor</i>	2.5	0.84	38.9	2.01
浮游植物 Phytoplankton	0.8	0.06	13.6	3.18

RfF: 稻鱼共作投喂饲料 Rice-fish coculture with feed; RfN: 稻鱼共作不投喂饲料 Rice-fish coculture without feed.

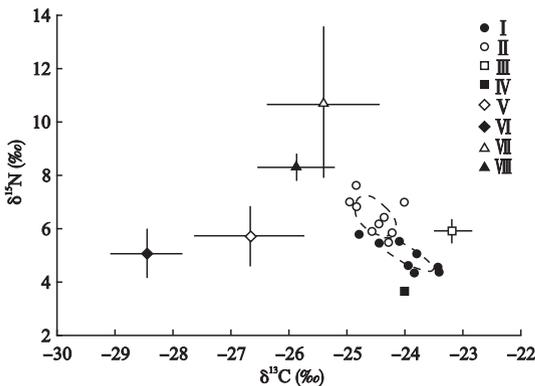


图 3 稻鱼共作处理中水生生物和田鱼的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ (‰) 值
Fig.3 Values of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ (‰) of aquatic organisms and fish in rice-fish coculture system.

I: 田鱼 Fish (RfF); II: 田鱼 Fish (RfN); III: 鱼苗 Fry; IV: 饲料 Feed; V: 青萍 *Lemna minor*; VI: 紫萍 *Lemna polyrhiza*; VII: 浮游植物 Phytoplankton; VIII: 田螺 Snail. 椭圆为基于 SIBER 分析的生态位宽度, 误差线是标准差 Ellipses are niche widths based on SIBER, and bars indicated standard deviations.

85.9%), 稻田中的其他食物(水生生物)的贡献率为 29% (95% CI: 14.1%~57.5%), 其中浮萍类(包括青萍和紫萍)为主, 占 8.9% (95% CI: 0.6%~28.4%), 浮游植物和田螺分别占 5.9% (95% CI: 0~37.0%) 和 1.6% (95% CI: 0~16.0%, 图 5). RfN 处理中田鱼取食的水生生物主要是浮萍类, 贡献率为 22.7% (95% CI: 4.6%~56.3%); 浮游植物和田螺的贡献率分别为 34.8% (95% CI: 0.7%~72.7%) 和 30.0% (95% CI: 0.7%~67.3%).

2.3 水稻的生长发育

图 6 表明, 水稻分蘖前期, RfN 与 RM 分蘖数保

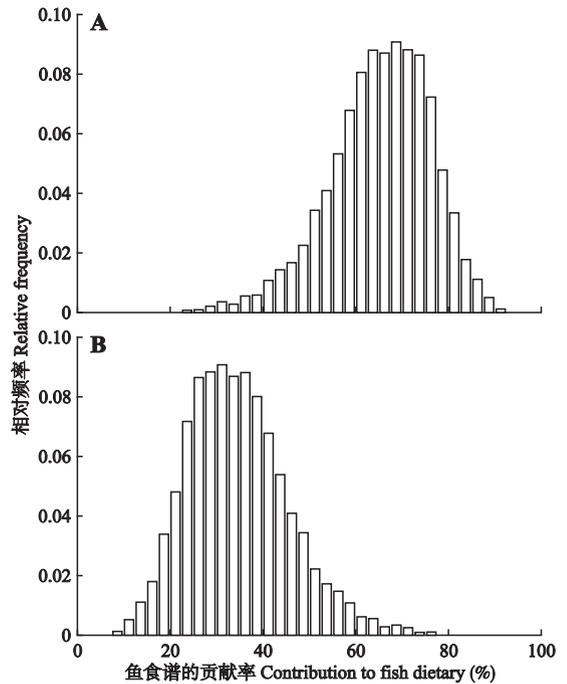


图 4 稻鱼共作投喂饲料处理(RfF)中饲料(A)和水生生物(B)对田鱼食谱贡献率的相对频率

Fig.4 Relative frequency of contributions of commercial feed (A) and aquatic organisms (B) to fish dietary in rice-fish coculture with commercial feed(RfF).

持同步, 而 RfF 分蘖数高于 RfN 与 RM; 分蘖盛期, RfF 分蘖数增加最快; RM 的分蘖期结束早于 RfF 与 RfN, 在 RM 分蘖期结束后, RfF 与 RfN 的分蘖数仍缓慢增加, RfN 分蘖数在分蘖后期逐步增加并接近 RfF; 在无效分蘖死亡阶段, RM 分蘖数减少量明显大于 RfF 与 RfN, 其中 RfN 变化很小. 到抽穗期, 稻鱼共作处理(RfF、RfN)分蘖数显著高于 RM; 成穗率稻鱼共作处理(RfF、RfN)都显著高于 RM, RfF 与 RfN 之间则没有显著性差异.

从图 7 可以看出, 与稻鱼共作处理(RfF 和 RfN)相比, RM 完熟期提前 2 d 结束, 分蘖期分别提前 9 和 13 d, 与共作处理差异显著; 孕穗期分别延长 7 和 11 d, 与共作处理差异显著. 与 RfF 相比, RfN 分蘖期推后 4 d 结束而孕穗期减少 4 d, 两者之间没有显著性差异.

2.4 水稻生长发育期叶片氮含量

图 8 显示, 3 种处理下水稻拔节期、抽穗期和灌浆期的水稻叶片氮含量有较大的差异. 拔节期与灌浆期 RM 显著低于 RfF 与 RfN, 抽穗期 RM 提升到与共作处理相同的水平, 而 RfN 与 RfF 在 3 个时期都没有显著性差异.

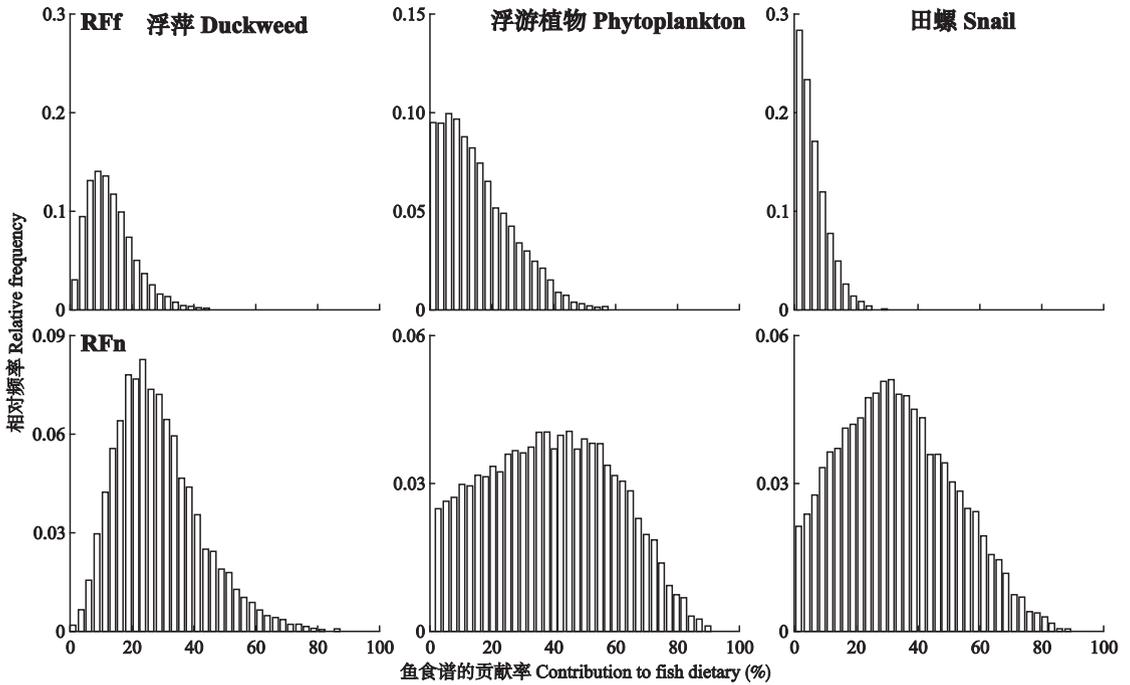


图5 稻鱼共作投喂饲料(RfF)处理与稻鱼共作不投喂饲料(RFn)处理中不同水生生物对田鱼食谱贡献率的相对频率
Fig.5 Relative frequency of contributions of natural food to fish dietary in rice-fish coculture with commercial feed (RfF) and without commercial feed (RfN).

2.5 水稻产量及产量结构和鱼产量

从表2可以看出,两个稻鱼共作处理(RfF和RfN)水稻的理论产量都显著高于水稻单作(RM),

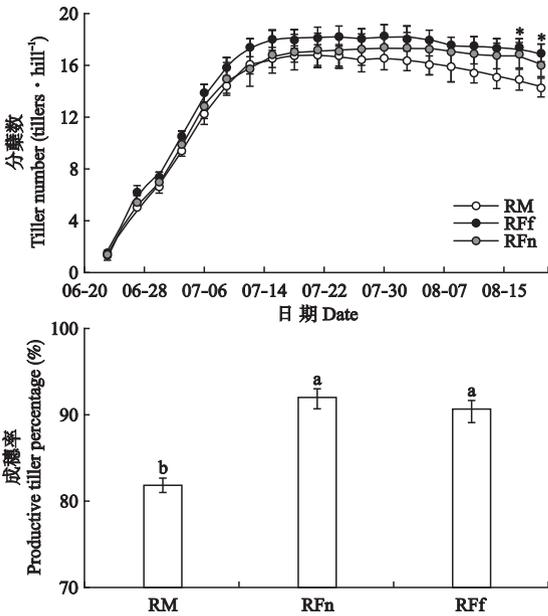


图6 不同处理水稻分蘖动态以及成穗率的比较
Fig.6 Comparison of tiller dynamic and productive tiller percentage among different treatments.

RM: 水稻单作 Rice monoculture; RfF: 稻鱼共作投喂饲料 Rice and fish with feed; RfN: 稻鱼共作不投喂饲料 Rice and fish without feed. 下同 The same below. *: 同一时期不同处理间差异显著 ($P < 0.05$) Significant differences among treatments at the same stage at 0.05 level.

而RfN与RfF之间的理论产量没有显著性差异; RfF与RfN有效穗数都显著高于RM, RM处理千粒重显著高于RfN与RfF, 两个共作处理组之间有效穗数与千粒重都没有显著性差异(有效穗数 $P = 0.334$; 千粒重 $P = 0.310$). 每穗颖花数以及结实率各

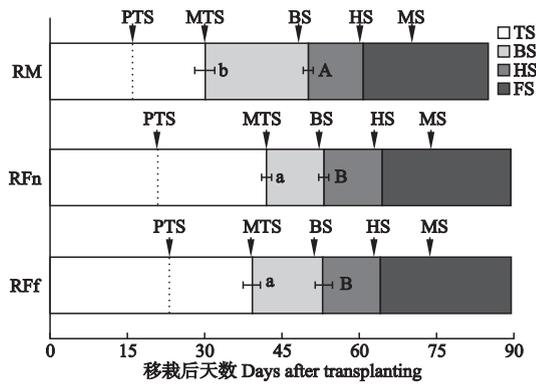


图7 不同处理水稻生长发育进程比较
Fig.7 Comparison of rice growth and development process among different treatments.

TS: 分蘖期 Tilling stage; PTS: 有效分蘖期 Productive tiller stage; MTS: 最高分蘖期 Maximum tillering stage; BS: 孕穗期(群体中50%的个体开始孕穗) Booting stage (50% of rice plants began booting); HS: 抽穗期(群体50%的个体开始抽穗) Heading stage (50% of rice plants began heading); FS: 灌浆期 Filling stage; MS: 乳熟期(群体50%的个体处于乳熟期) Milking stage (50% of rice plants under milking). 不同大写字母表示处理间孕穗期天数差异显著, 不同小写字母表示处理间分蘖期天数差异显著 ($P < 0.05$) Different capital letters indicated significant difference in the tillering stage duration among treatments and different lowercases indicated significant difference in the booting stage duration among treatments at 0.05 level.

表 2 不同处理水稻产量结构和鱼产量

Table 2 Fish productivity and composition factors of rice yield in different treatments

项目 Item	指标 Indicator	RM	RFf	RFn
水稻	稻谷产量 Grain yield ($t \cdot hm^{-2}$)	5.5±0.24b	6.3±0.27a	6.4±0.26a
Rice	有效穗 Effective panicles ($ind \cdot hill^{-1}$)	13.8±0.30b	17.5±1.63a	16.5±1.35a
	总颖花数 Total spikelets ($ind \cdot hill^{-1}$)	167.9±14.26a	151.5±6.16a	168.7±8.21a
	结实率 Seed setting rate (%)	89.2±1.72a	91.2±0.92a	90.3±2.87a
	千粒重 1000-grain mass (g)	23.9±0.51a	22.5±0.08b	22.9±0.02b
鱼	总产量 Gross yield ($t \cdot hm^{-2}$)	-	346.1±23.63a	164.3±42.00b
Fish	净产量 Net yield ($t \cdot hm^{-2}$)	-	278.3±22.50a	93.8±44.25b
	回捕率 Retrieval rate (%)	-	95.2±6.73a	90.5±6.73a

同列不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$) Different letters within the same column indicated significant difference among treatments at 0.05 level.

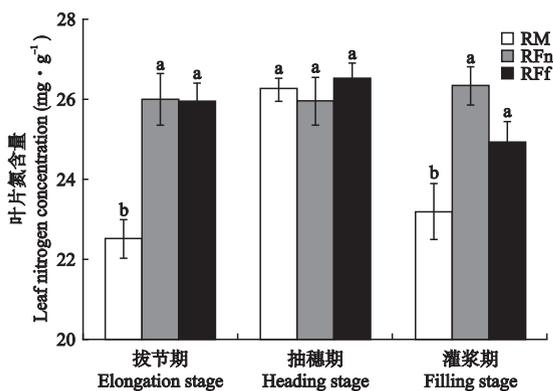


图 8 不同生长发育阶段水稻叶片氮含量

Fig. 8 Leaf nitrogen concentrations of rice at different growth stages.

同一时期不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$) Different letters in the same stage indicated significant difference among treatments at 0.05 level.

组之间都没有显著性差异。RFf 处理田鱼产量显著高于 RFn (总产量: $P = 0.003$; 净产量: $P = 0.003$), 而回捕率没有显著性差异。

3 讨 论

研究表明,与单养鱼的田块相比,水稻能改善浅水环境(水温、光照强度和水体氨浓度),提供躲避场所和食物,稻鱼共作系统内田鱼活动时间和活动频率都得到明显改善^[6]。本研究发现,两种处理下(RF 与 FM)田鱼活动的分布范围明显不同,在稻鱼系统中,田鱼的活动范围遍及整个田块(图 2)。觅食是田鱼活动的主要目的,活动范围的扩大有利于取食空间的拓宽^[23]。从稻田系统这个角度看,田间很多水生生物并不利于生产,而田鱼的取食活动是对稻田闲置资源有效利用的一种方式^[24]。

稳定性同位素食谱分析可以测定田鱼对稻田水生生物的取食利用^[15],食谱分析表明,稻鱼共作系

统中田鱼取食了 4 类水生生物(青萍、紫萍、浮游植物和田螺),其中浮游植物对田鱼的食物贡献率最高。田鱼取食的食物资源部分被同化利用^[18],部分以排泄物的形式归还稻田^[1],进而可能会被水稻利用,因而田鱼的存在可能使得水稻得到更多可利用的营养。养分的提高对水稻生长有显著的影响^[25]。本试验水稻单作产量低于大田生产,其主要原因是氮投入较低。本研究设计低水平的施肥处理(氮投入为 $84 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$, 低于大田生产水平),主要是为了避免施用化肥掩盖鱼转化养分对水稻生长和发育的影响。结果发现,在较低化肥氮投入的情况下,RFf(稻鱼系统有饲料投入)和 RFn(稻鱼系统无饲料投入)的水稻产量均高于水稻单作(RM),而 RFf 和 RFn 无显著差异,而由田鱼增加的养分对产量的影响是从水稻分蘖初期开始的。

水稻的分蘖对水稻产量的影响很大,直接影响水稻的有效穗数。叶片氮含量对于水稻分蘖以及成穗率起到关键作用,而叶片氮含量与稻田内可利用氮量有显著的正相关关系^[26]。Frei 等^[27]通过温室试验间断地测定了 3 次水稻分蘖数,发现稻鱼共作系统水稻分蘖高于水稻单作。本研究通过连续监测发现,分蘖前期 RFn 与 RM 没有差异,而 RFf 在饲料的投入下,分蘖速度快,产生的分蘖多。由于前期投放的鱼苗规格较小且密度较低,能转化的自然资源有限,对田块可利用氮的贡献不突出。食谱分析表明,RFf 处理的田鱼在收获时稳定性同位素 ^{13}C 和 ^{15}N 明显趋向于饲料。这是由于人工投喂饲料含氮量较高,适口性更好,田鱼可以投入较少的能量和时间取食饲料,对不易取食的田螺和氮含量低的浮游植物的利用会较少,只会少量取食在稻田内容易获取的浮萍。RFn 处理的田鱼会更充分地利用田间的自然资源,特别是对肉质蛋白(田螺 30%)的取食显著提

高.因此,随着田鱼生物量的提升,RF_n对自然资源的利用更充分,由田鱼转化更多的自然资源形成的养分可以供应水稻生长,RF_n处理的水稻分蘖期延长,并在分蘖末期逐步赶上RF_f的分蘖数.RM由于养分供应不足,分蘖盛期后分蘖数迅速降落,RF_n与RF_f则在田鱼供给养分的情况下,分蘖数在末期没有很大的波动,但与RF_f相比,RF_n分蘖动态曲线下降的更平缓,保障了最高的成穗率.这表明在低化肥氮投入的情况下,田鱼可以通过转化稻田内的自然资源支撑水稻在分蘖期对养分的需求.本试验田鱼产量低于大田水平,主要是由于鱼苗规格较小和密度较低,这是为了避免饲料投入过多引起水稻养分过剩.试验结果发现,在饲料投入较少的情况下,水稻无效分蘖已经增多.因此,在生产中追求田鱼高产而过多投入饲料,可能会引起水稻贪青和无效分蘖的生长,最终导致水稻产量受到影响.

此外,养分的供应对于孕穗期也有很大的影响,这个阶段由于水稻生长迅速(拔节、长叶、长根、长穗),干物质增长很快,因而需肥量也最多,对营养物质的吸收占总量的50%左右.本研究RM的分蘖期较稻鱼共作处理更早结束,拔节期(群体50%拔节)水稻叶片氮含量低.周毓瑜等^[28]指出,养分供应不充足时,水稻会抑制一部分分蘖生长并使这部分分蘖内光合作用产物的25.5%~36.1%输送至有效穗以保障生长.这与我们观测的结果相同,水稻单作整个孕穗期显著长于稻鱼共作处理,且这段时间内死亡的无效分蘖也显著高于稻鱼共作处理.水稻叶片氮含量不足,可能需较早停止分蘖期并需要一个更长的孕穗期来积蓄与转移无效分蘖内的养分,以供应幼穗的分化和发育,而稻鱼共作处理由于有充足的养分供应,可以延长分蘖期得到更多的分蘖数,并且在分蘖末期就已经开始了幼穗分化,减少无效分蘖死亡转移养分的时间,从而缩短整个孕穗期,因而能在生长发育阶段赶上单作处理,而不至于晚熟.通过一个长时间孕穗期的养分积累,在抽穗期水稻单作的总氮含量显著提升.

稻田养鱼会明显改变水稻的产量结构和氮素的流向^[3-4].稻鱼共作能够促进水稻增产的主要原因是提高了有效穗数.稻鱼共作投放和不投放饲料处理的水稻产量都显著高于水稻单作.在产量构成中,水稻单作下千粒重显著高于稻鱼共作处理,总颖花数和结实率各处理间没有差异.这可能是由于缺乏养分的水稻单作经历了一个较长的孕穗期,为有效穗的幼穗分化积蓄了充足的养分,保证了幼穗分化时

每穗总颖花数.灌浆期由于田鱼的作用,稻鱼共作处理的叶片氮浓度均显著高于水稻单作,使得光合作用转化的干物质能满足谷物灌浆期的需要,因此保证了90%以上的结实率.

4 结 论

本研究表明,在稻鱼系统中,水稻促进田鱼活动频率并扩大活动范围,使得田鱼利用更多稻田内闲置的自然资源(青萍、紫萍、浮游植物和田螺),这些资源部分转化为水稻可利用的养分,并通过延长分蘖期、减少无效分蘖等增加水稻的有效分蘖数和成穗率,在相同施肥水平下能显著提高水稻的产量.田鱼对饲料的依赖高,对饲料的偏好导致取食田间水生生物减少,不投喂饲料的田鱼会更充分地利用田间自然资源,转化的养分与饲料投入后对水稻的促进作用相当.

参考文献

- [1] Hu LL, Ren WZ, Tang JJ, *et al.* The productivity of traditional rice-fish co-culture can be increased without increasing nitrogen loss to the environment. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2013, **177**: 28-34
- [2] Berg H. Rice monoculture and integrated rice-fish farming in the Mekong Delta, Vietnam: Economic and ecological considerations. *Ecological Economics*, 2002, **41**: 95-107
- [3] Oehme M, Frei M, Razzak MA, *et al.* Studies on nitrogen cycling under different nitrogen inputs in integrated rice-fish culture in Bangladesh. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 2007, **79**: 181-191
- [4] Vromant N, Duong LT, Ollevier F. Effect of fish on the yield and yield components of rice in integrated concurrent rice-fish systems. *Journal of Agricultural Science*, 2002, **138**: 63-71
- [5] Dwiyan E, Mendoza TC. Comparative productivity, profitability and efficiency of rice monoculture and rice-fish culture systems. *Journal of Sustainable Agriculture*, 2006, **29**: 145-166
- [6] Xie J, Hu LL, Tang JJ, *et al.* Ecological mechanisms underlying the sustainability of the agricultural heritage rice-fish coculture system. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, **108**: 1381-1387
- [7] Wang H (王 寒), Tang J-J (唐建军), Xie J (谢坚), *et al.* Controlling effects of multiple species co-existence on rice diseases pests and weeds in field ecosystem. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2007, **18**(5): 1132-1136 (in Chinese)
- [8] Wang Y, Frei M. Stressed food: The impact of abiotic environmental stresses on crop quality. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2011, **141**: 271-286
- [9] Ding W-H (丁伟华), Li N-N (李娜娜), Ren W-Z

- (任伟征), *et al.* Effects of improved traditional rice-fish system productivity on field water environment. *Chinese Journal of Eco-Agriculture* (中国生态农业学报), 2013, **21**(3): 308-314 (in Chinese)
- [10] Hu L-L (胡亮亮), Tang J-J (唐建军), Zhang J (张剑), *et al.* Development of rice-fish system: Today and tomorrow. *Chinese Journal of Eco-Agriculture* (中国生态农业学报), 2015, **23**(3): 268-275 (in Chinese)
- [11] Wu M-F (吴敏芳), Zhang J (张 剑), Chen X (陈欣), *et al.* Practical technology for improving rice-fish co-culture system. *Chinese Agricultural Science Bulletin* (中国农学通报), 2014, **30**(33): 51-55 (in Chinese)
- [12] Terjesen BF, Chadwick TD, Verreth JJA. Pathways for urea production during early life of an air-breathing teleost, the African catfish *Clarias gariepinus* Burchell. *Journal of Experimental Biology*, 2001, **204**: 2155-2165
- [13] d'Oultremont T, Gutierrez AP. A multitrophic model of a rice-fish agroecosystem. I. A tropical fishpond food web. *Ecological Modelling*, 2002, **156**: 123-142
- [14] Halwart M. Biodiversity and nutrition in rice-based aquatic ecosystems. *Journal of Food Composition and Analysis*, 2006, **19**: 747-751
- [15] Zhang D (张 丹), Min Q-W (闵庆文), Cheng S-K (成升魁), *et al.* Ecological studies on the food web structures and trophic relationships of multiple species coexistence in paddy fields using stable carbon and nitrogen isotopes. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2010, **30**(24): 6734-6742 (in Chinese)
- [16] Chapman G, Fernando CH. The diets and related aspects of feeding of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus* L) and common carp (*Cyprinus carpio* L) in lowland rice fields in northeast Thailand. *Aquaculture*, 1994, **123**: 281-307
- [17] Haroon AKY, Pittman KA. Rice-fish culture: Feeding, growth and yield of two size classes of *Puntius gonionotus* Bleeker and *Oreochromis* spp. in Bangladesh. *Aquaculture*, 1997, **154**: 261-281
- [18] Saikia SK, Das DN. Sustainable aquaculture: Agro-ecological role of periphyton in rice-fish farming. *Reviews in Aquaculture*, 2015, **7**: 172-186
- [19] Yang X-X (杨星星), Xie J (谢 坚), Chen X (陈欣), *et al.* Effects of different irrigation water depth on yield of rice and fish in rice-fish ecosystem. *Guizhou Agricultural Sciences* (贵州农业科学), 2010, **38**(2): 73-74 (in Chinese)
- [20] Li G-H (李刚华), Xue L-H (薛利红), You J (尤娟), *et al.* Spatial distribution of leaf N content and SPAD value and determination of the suitable leaf for N diagnosis in rice. *Scientia Agricultura Sinica* (中国农业科学), 2007, **40**(6): 1127-1134 (in Chinese)
- [21] Jackson AL, Inger R, Parnell AC, *et al.* Comparing isotopic niche widths among and within communities: SI-BER-Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology*, 2011, **80**: 595-602
- [22] Guo L (郭 梁), Sun C-P (孙翠萍), Ren W-Z (任伟征), *et al.* Meta-analysis of stable carbon and nitrogen isotopic enrichment factor for aquatic animals. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2016, **27**(2): 601-610 (in Chinese)
- [23] Larranaga N, Steingrímsson SÓ. Shelter availability alters diel activity and space use in a stream fish. *Behavioral Ecology*, 2015, **26**: 578-586
- [24] Sinhababu DP, Saha SS, Sahu PK. Performance of different fish species for controlling weeds in rainfed lowland rice field. *Biocontrol Science and Technology*, 2013, **23**: 1362-1372
- [25] Ren WZ, Hu LL, Zhang J, *et al.* Can positive interactions between cultivated species help to sustain modern agriculture. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2014, **12**: 507-514
- [26] Zhong XH, Peng SB, Sanico AL, *et al.* Quantifying the interactive effect of leaf nitrogen and leaf area on tillering of rice. *Journal of Plant Nutrition*, 2003, **26**: 1203-1222
- [27] Frei M, Becker K. A greenhouse experiment on growth and yield effects in integrated rice-fish culture. *Aquaculture*, 2005, **244**: 119-128
- [28] Zhou Y-H (周毓珩), Ma Y-F (马一凡). Rice Cropping. Shenyang: Liaoning Science & Technology Press, 1991: 34-35 (in Chinese)

作者简介 张 剑,男,1989年生,博士研究生.主要从事全球重要农业文化遗产生态学机理及其效应研究. E-mail: zhangjianlab@126.com

责任编辑 肖 红
