

富营养化湖泊中鱼类对碳循环的影响机制

张依婷, 宁晓雨*

滁州学院智能建造与水利工程学院, 安徽 滁州

收稿日期: 2026年9月11日; 录用日期: 2026年10月12日; 发布日期: 2026年10月22日

摘要

富营养化背景下, 鱼类通过摄食、代谢排泄与底质扰动三条途径调控湖泊碳循环, 其协同与拮抗共同决定净效应。滤食性鱼类控藻抑制碳固定, 杂食性鱼类经营养级联改变碳的固定与传递, 排泄的碳、氮、磷协同促进浮游植物生长与微生物矿化, 再悬浮与生物灌溉改变沉积碳埋藏与温室气体产生并抑制产甲烷。三条途径的权重随营养状态偏移, 贫营养水体偏碳汇, 富营养水体偏碳源。净效应受营养盐负荷、群落结构与生物量、热力分层、沉积物性状及时间尺度共同调控, 并呈尺度依赖性。在此基础上构建了三类功能群影响组合的概念模型。针对效应分离、尺度扩展、过程量化与功能性状数据四方面不足, 提出了原位围栏与室内模拟互验、野外对比叠加长期观测、界面通量与电子受体剖面同步测定的研究路径, 为富营养化湖泊治理与碳汇提升提供依据。

关键词

富营养化, 鱼类扰动, 湖泊碳循环

Impact Mechanisms of Fish on Carbon Cycling in Eutrophic Lakes

Yiting Zhang, Xiaoyu Ning*

School of Intelligent Construction and Hydraulic Engineering, Chuzhou University, Chuzhou Anhui

Received: September 11, 2026; accepted: October 12, 2026; published: October 22, 2026

Abstract

Under eutrophic conditions, fish regulate lake carbon cycling through feeding, metabolic excretion and sediment disturbance, whose synergy and antagonism jointly determine the net effect. Filter-feeding fish suppress carbon fixation by grazing phytoplankton, omnivorous fish reshape carbon fixation and transfer through trophic cascades, the excretion of carbon, nitrogen and

*通讯作者。

文章引用: 张依婷, 宁晓雨. 富营养化湖泊中鱼类对碳循环的影响机制[J]. 环境保护前沿, 2026, 16(10): 1629-1635.
DOI: 10.12677/aep.2026.1610163

phosphorus synergistically promotes phytoplankton growth and microbial mineralization, and resuspension and bioirrigation alter sediment carbon burial and greenhouse gas production while suppressing methanogenesis. The weights of the three pathways shift with trophic state, oligotrophic waters tending towards carbon sinks and eutrophic waters towards carbon sources. The net effect is jointly regulated by nutrient loading, community structure and biomass, thermal regime, sediment properties and time scale, and is scale dependent. A conceptual model of the effect combinations of the three functional groups is developed accordingly. To address the deficiencies in effect separation, upscaling, process quantification and functional-trait data, a research framework is proposed that cross-validates in situ enclosures with laboratory simulations, combines field comparisons with long-term observations, and measures interfacial fluxes and electron acceptor profiles synchronously, providing a basis for eutrophic lake management and carbon sink enhancement.

Keywords

Eutrophication, Fish Bioturbation, Lake Carbon Cycling

Copyright © 2026 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

湖泊储存了全球陆地生态系统约 10% 的有机碳, 是连接陆地碳循环与全球碳循环的关键纽带[1] [2]。湖泊面积虽不足地球表面积的 2%, 却是温室气体排放的热点[3] [4]。富营养化是当前湖泊面临的主要环境问题[5] [6]。营养盐大量输入促使藻类暴发, 有机碳来源由陆源转向藻源, 降解加快且稳定性下降, 碳源与碳汇功能随之失衡[6] [7]。全球尺度研究表明, 富营养化将在未来进一步加剧甲烷排放, 并成为决定湖泊温室气体排放强度的关键因子[4] [5]。

鱼类作为湖泊生态系统的最高营养级类群, 通过摄食、代谢排泄与底质扰动, 在水体碳固定、有机碳矿化与温室气体排放等环节发挥调控作用, 其影响贯穿食物网与沉积物两个维度。然而, 现有研究多局限于单一物种与室内模拟, 群落尺度的定量研究与长期野外验证仍然缺乏, 三条途径之间的相互作用亦不清楚。本文系统梳理鱼类调控湖泊碳循环的途径与机制, 重点解析三条途径的协同与拮抗及其净效应, 并展望效应分离与尺度扩展的后续研究路径。

2. 湖泊碳循环与富营养化的关系

富营养化通过三条路径打破湖泊碳循环平衡[8] [9]。其一, 改变有机碳来源。藻源有机碳分子结构简单、活性高, 易被微生物快速分解, 周转速率显著快于植物源有机碳。姚昕等的研究显示, 藻源性溶解物质在 2 d 内即可降解约 70%, 而草源性溶解物质的降解周期通常为 10 d 左右甚至更长[10]。张润雨等发现, 藻类生物质组的 CO₂ 累积排放量为大型水生植物生物质组的 1.4~1.6 倍[11]。其二, 改变碳的转化过程。表层水体藻类光合作用增强, 深层水体与沉积物厌氧环境加剧, 有机碳厌氧分解加快, CO₂ 和 CH₄ 的产生与排放潜力显著增加[4]。其三, 影响碳的埋藏效率。藻类残体沉降后易被微生物快速分解, 难以形成稳定埋藏, 沉积物再悬浮加剧进一步降低碳埋藏效率。汪旋等研究显示, 蓝藻残体易降解组分被快速分解, 仅少量难降解组分进入沉积物, 藻源碳的长期埋藏潜力较低[12]。总体来看, 富营养化程度与湖泊碳排放通量呈正相关, 太湖、巢湖等富营养化湖泊已成为区域重要的温室气体排放源[7]。

3. 鱼类对湖泊碳循环的调控方式

鱼类通过摄食、代谢排泄与底质扰动三条途径调控湖泊碳循环。

3.1. 鱼类摄食调控初级生产

鱼类通过摄食调控浮游生物群落结构, 进而影响光合固碳总量与碳固定效率, 其作用经下行效应与上行效应两条路径实现。

下行效应路径是指鱼类经牧食自上而下改变藻类现存量, 其包含方向相反的两个环节。滤食性鱼类(如鲢 *Hypophthalmichthys molitrix*、鳙 *Aristichthys nobilis*)直接摄食藻类, 降低浮游植物生物量与固碳总量。杂食性与滤食性鱼类摄食浮游动物, 削弱浮游动物对藻类的牧食压力, 间接促进藻类生长, 形成营养级联效应。杨姣姣等在洱海的原位围栏实验表明, 鲢、鳙对微囊藻削减效果显著, 8月浮游植物削减率达64%, 但放养同时使枝角类生物量由0.09 mg/L降至0.01 mg/L [13]。可见同一次放养既直接压低藻类现存量, 又削弱浮游动物对藻类的下行控制, 下行效应对固碳总量的净方向取决于两个环节的相对强度。

上行效应路径是指鱼类排泄物释放氮、磷等营养盐, 自下而上刺激藻类光合固碳。陶昆等对长江中下游湖泊10种常见鱼类的研究表明, 鱼类氮排泄率为0.15~16.24 mg/h, 磷排泄率为0.01~5.73 mg/h, 浮游生物食性鱼类的单位体重排泄率更高[14]。排泄的溶解性氮磷在富营养化湖泊中可超过流域外源输入[15], 小体型鱼类的单位体重排泄率则更高。养分供给的改变还会调整初级生产力在浮游植物与周丛藻类之间的分配, 在营养盐添加条件下浮游植物的净生产力显著提高。两条路径的强弱随营养状态切换。寡营养条件下下行效应占主导, 可能抑制碳固定。富营养条件下排泄的养分输入可抵消甚至超过摄食的压制, 碳的归宿由食物网传递转向沉积物积累。

3.2. 代谢与排泄加速碳周转

鱼类通过呼吸代谢与排泄向水体释放碳、氮、磷, 加速有机碳的矿化与循环。呼吸将有机碳转化为CO₂排入水体, 构成湖泊碳排放的组成部分。排泄物中的溶解性有机碳生物可利用性更高, 易被微生物快速分解, 相当于把惰性碳转化为活性碳[15]。碳、氮、磷的协同释放对微生物活性的刺激远超单一碳添加。肖新宗等的室内实验表明, 鲢与黄尾鲴的摄食与排泄使高锰酸盐指数较初始值增加2.82~3.00倍[16]。鱼类排泄还可支持浮游植物磷需求的可观比例, 其贡献随季节与生物量而变化[17]。排泄属上行(bottom-up)调控, 与3.1节摄食的下行(top-down)调控相互区别, 二者构成对碳循环的双向调控。

碎屑食性鱼类可通过摄食排泄物使沉积量减少49.48% [15], 从反面印证碳、氮、磷的协同输入是驱动微生物分解的关键。千岛湖鲢粪便的封闭培养实验显示, 粪便与沉积物互作显著提高可溶性有机碳与硫酸盐含量、促进产甲烷菌增殖, 使CO₂与CH₄通量在第15天达到峰值[18]。

代谢与排泄的效应随营养状态发生方向性改变。寡营养水体中鱼类生物量低, 直接排泄供给的养分相对浮游植物需求微不足道, 鱼类主要经捕食浮游动物而间接削弱其排泄供给。Johnson等对北极寡营养湖泊的研究显示, 有鱼湖泊的浮游动物生物量比无鱼湖泊低约80%, 而浮游动物排泄可供浮游植物氮需求的19%~130%与磷需求的37%~200% [19]。富营养水体中鱼类生物量与单位体重排泄率同步升高, 排泄所支撑的初级生产占比由18%升至51%, 排泄由次要通道上升为主导通道[20]。因此同一过程在寡营养水体表现为经由食物网的间接抑制, 在富营养水体表现为经由养分供给的直接促进。

3.3. 扰动底泥促进碳释放

底栖性鱼类(如鲤、鲫)与部分杂食性鱼类通过摄食、挖掘与尾部扇动扰动沉积物, 影响沉积碳的再悬浮、矿化与释放。吴红飞等的室外模拟试验发现, 鲫鱼扰动使无沉水植物条件下悬浮物浓度增加85.93

mg/L, 沉积物再悬浮速率达 145.18 g/(m²·d) [21]。挖掘破坏表层结构, 使埋藏的颗粒有机碳重新进入水柱, 这是再悬浮的根本原因。

底栖鱼类挖掘形成临时通道, 增加沉积物 - 水界面的水体交换, 这一过程称为生物灌溉。生物灌溉将含氧水带入沉积物深层, 改变氧化还原电位与微生物代谢活性[22]。扰动对两种温室气体的路径不同。再悬浮颗粒物与溶解氧接触而促进好氧矿化, 加速 CO₂ 产生。扰动同时破坏表层氧化层, 使深层甲烷绕过氧化层以气泡形式释放[4]。

扰动也可能抑制产甲烷。刘洪达等的室内模拟实验发现, 鲤(*Cyprinus carpio*)的生物扰动使底质产甲烷速率从 36.15 mg/(m²·d)降至 28.37 mg/(m²·d) (P < 0.05) [23], 机制在于氧化还原电位升高与有机质底物减少, 同时产甲烷菌群共生网络复杂度下降。综合作用下, 沉积有机碳埋藏效率显著下降, 削弱湖泊的碳汇功能。野外研究显示了更复杂的长期效应。对 18 个浅水湖泊的对比分析发现, 鲤鱼入侵湖泊的甲烷排放显著低于无鲤湖泊, 原因是生物扰动降低了沉积物磷与有机质含量[24]; 但沉积物质量与长期碳埋藏能力随之退化[25], 表明扰动的温室气体效应具有尺度依赖性。

生物灌溉对电子受体的垂向再分配是甲烷响应复杂化的根本原因。沉积物有机质的厌氧降解遵循热力学能级序列, O₂、NO₃⁻、锰铁氧化物与 SO₄²⁻依次充当电子受体, 产甲烷作用仅在其耗尽后启动[26]。生物灌溉将含氧上覆水泵入洞穴, 使 O₂ 渗透深度增加, 硝酸盐与硫酸盐还原界面下移, 从而在更大厚度内维持非产甲烷呼吸。这一过程从三方面抑制产甲烷。O₂ 与 NO₃⁻的再生把产甲烷菌压缩至更深的厌氧层。硫酸盐还原菌与产甲烷菌竞争乙酸与 H₂ 等共同底物。氧化还原电位抬升直接抑制 *mcrA* 功能基因丰度与种间互作[23]。因此扰动既通过破坏氧化层促进甲烷冒泡, 又通过生物灌溉抑制产甲烷, 实测通量的正负取决于扰动强度、有机质含量与硫酸盐供给的相对关系。

底质扰动的碳释放效应同样依赖营养状态。富营养水体沉积物有机质含量高、氧化层浅而产甲烷底物充足, 再悬浮不断把埋藏碳带回好氧层, 破坏氧化层又使甲烷以气泡形式逃逸, 两条通道共同抬升碳排放[4] [5]。Oliveira Junior 等的中宇宙实验显示, 鲤的扰动使 CH₄ 扩散与冒泡分别下降 33%与 67%, CO₂ 排放却因好氧分解增强而上升, 总温室气体排放反而增加[27]。贫营养水体底物有限, 生物灌溉的充氧更易压制产甲烷, 而好氧分解的增量有限, 扰动的净效应偏向抑制[22] [26]。

3.4. 三条途径的协同、拮抗与净效应

Table 1. Combinations of effects of fish with different feeding habits on the three regulatory pathways and their net effects
表 1. 不同食性鱼类在三条调控途径上的影响组合与净效应

功能群	摄食调控	代谢排泄	底质扰动	净效应倾向	关键调节因素
滤食性 (鲢、鳙)	直接控藻, 抑制固碳	粪便沉降促进矿化与产甲烷	直接作用弱	偏碳汇, 高生物量时偏碳源	放养密度与营养盐负荷
杂食性 (鲫等)	营养级联, 方向不定	氮磷协同输入, 促进固碳与矿化	中等强度再悬浮	方向不定	食物组成与营养盐负荷
底栖性 (鲤、鲫)	直接作用弱	输入沉积物, 促进矿化	强再悬浮与生物灌溉, 抑制产甲烷	偏碳源, 长期或降低排放	生物量、沉积物有机质与硫酸盐

注: 表中效应方向均相对碳排放而言, 促进碳排放为增强碳源功能。

三条途径并非独立叠加, 而是存在协同与拮抗。协同体现在碳的形态转化链条上, 摄食把颗粒藻碳转化为鱼类生物量与粪便颗粒, 排泄再将其转化为高活性溶解性有机碳与营养盐, 扰动则把沉降颗粒碳重新悬浮并暴露于好氧矿化, 三者依次缩短碳在系统内的停留时间[15] [17]。拮抗体现在方向相反的效应

上。滤食性鱼类摄食抑制碳固定, 其排泄又补充氮磷而促进固碳, 二者构成正负反馈环[14][15]。底栖性鱼类的扰动既破坏氧化层促进甲烷冒泡, 又通过生物灌溉抑制产甲烷[23][26]。这些拮抗使单一途径的外推结果失真, 必须置于同一框架内评估。

不同食性鱼类在三个维度上的影响组合差异显著, 见表1。滤食性鱼类以摄食途径为主, 抑制碳固定但促进碳周转。杂食性鱼类三条途径均衡, 效应方向随食物组成而变。底栖性鱼类以底质扰动为主, 显著降低碳埋藏效率[21][23]。三类功能群的组合决定群落层面的净效应方向, 其概念模型见图1。

净效应并非固定属性, 而是由五类因素共同决定。营养盐负荷决定上下行效应的相对权重[15]。群落结构与生物量决定三条途径的相对贡献, 底栖性鱼类占比升高通常使系统向碳源偏移[24][25]。水温与热力分层调控矿化速率与甲烷氧化效率[4]。沉积物性状决定扰动的可改造性, 高有机质、细颗粒的沉积物更为敏感[22][23]。时间尺度同样关键, 短期实验常捕捉到促进效应, 长期研究则显示底物耗竭后排放下降。因此净效应应表述为给定营养水平、群落结构与时间尺度下的条件性结果。

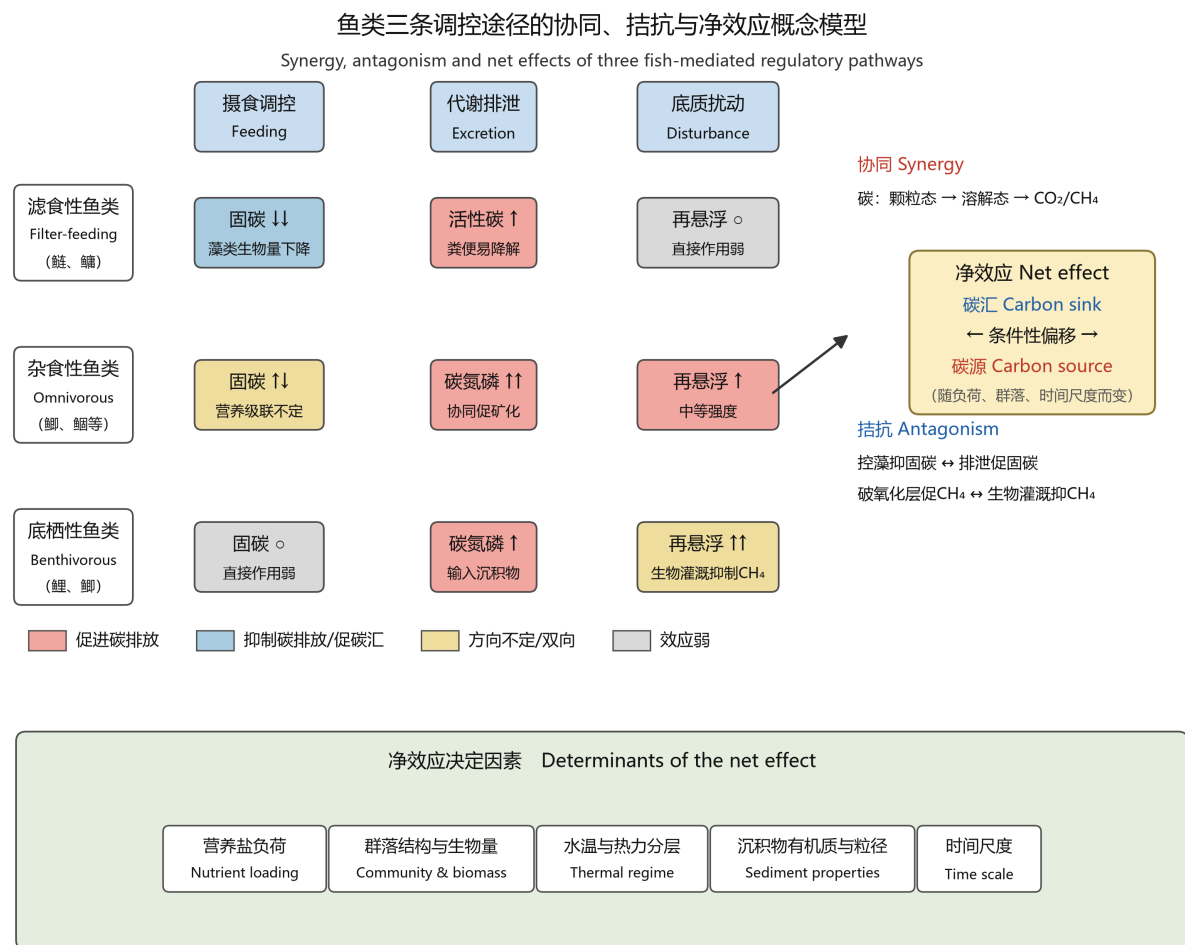


Figure 1. Conceptual model of the synergy, antagonism and net effects of three fish-mediated regulatory pathways
图1. 鱼类三条调控途径的协同、拮抗与净效应概念模型

4. 结论

鱼类通过摄食、代谢排泄与底质扰动三条途径调控富营养化湖泊的碳循环。摄食途径决定碳固定的强度与去向, 代谢排泄途径加速碳、氮、磷周转, 底质扰动途径改变沉积碳的埋藏与温室气体产生[14][15][23]。

三条途径相互耦合, 协同加速碳由颗粒态向活性态转化, 拮抗决定净效应的方向。

生物灌溉通过重塑 O_2 、 NO_3^- 、 SO_4^{2-} 等电子受体的垂向分布抑制产甲烷, 与扰动破坏氧化层促进甲烷冒泡的效应形成对抗, 这是甲烷排放响应复杂化的机制根源[23] [26]。鱼类对碳循环的净效应是条件性结果。营养盐负荷、群落结构与生物量、热力分层、沉积物性状及时间尺度共同决定源与汇的平衡。短期与长期研究结论的分歧正是这种条件性的体现, 鲤鱼入侵浅水湖泊既可在短期内促进沉积物碳释放, 也可能在底物耗竭后降低甲烷排放并削弱长期碳埋藏[24] [25]。

面向湖泊治理与“双碳”目标, 鱼类的调控潜力应纳入碳汇管理设计。通过优化放养组合与底栖性鱼类比例, 可在控藻与碳汇提升之间寻求平衡。这一管理路径的可行性, 取决于对净效应条件性的认识深度, 也取决于跨尺度观测与定量评估能力的支撑[28] [29]。

5. 展望

现有研究有四点局限。效应分离不足, 野外三条途径并存, 室内常以单物种高生物量放大扰动效应[21] [23]。尺度扩展困难, 模拟周期多在数周内, 难反映底物耗竭效应[24] [25]。过程量化薄弱, 生物灌溉与电子受体通量鲜有同步测定[22] [26]。功能性状数据缺失, 排泄率与体型的定量关系仅见于少数湖泊[14]。

上述手段各有短板。原位围栏可控食性与密度, 但边界削弱扰动、周期短[13]。室内模拟能控制扰动强度, 但高生物量设定偏离野外[16] [23]。封闭培养可追踪粪便与沉积物互作, 但缺失上覆水交换[18]。室外模拟可标定再悬浮速率, 但难以外推至整湖[21]。野外对比给出真实通量, 但缺乏过程控制[24] [25]。长期观测可捕捉年际变异, 但站点稀少[17]。

建议将上述手段纳入统一设计。效应分离可沿三条途径设置单因子处理, 以无底栖鱼类的围栏为基线, 并与室内强度梯度互为验证[13] [21] [23]。过程量化需同步测定界面通量与 O_2 、 NO_3^- 、 SO_4^{2-} 剖面, 区分产甲烷与硫酸盐还原[22] [26]。尺度扩展依赖层级化观测, 把生物灌溉速率参数化为生物量与性状的函数, 经野外对比与长期观测校验后外推[17] [24] [25], 使净效应可定量。

基金项目

大学生创新创业训练计划项目(2025CXXL144)。

参考文献

- [1] Tranvik, L.J., Downing, J.A., Cotner, J.B., Loiselle, S.A., Striegl, R.G., Ballatore, T.J., *et al.* (2009) Lakes and Reservoirs as Regulators of Carbon Cycling and Climate. *Limnology and Oceanography*, **54**, 2298-2314. https://doi.org/10.4319/lo.2009.54.6_part_2.2298
- [2] Cole, J.J., Prairie, Y.T., Caraco, N.F., McDowell, W.H., Tranvik, L.J., Striegl, R.G., *et al.* (2007) Plumbing the Global Carbon Cycle: Integrating Inland Waters into the Terrestrial Carbon Budget. *Ecosystems*, **10**, 172-185. <https://doi.org/10.1007/s10021-006-9013-8>
- [3] Bastviken, D., Tranvik, L.J., Downing, J.A., Crill, P.M. and Enrich-Prast, A. (2011) Freshwater Methane Emissions Offset the Continental Carbon Sink. *Science*, **331**, 50-50. <https://doi.org/10.1126/science.1196808>
- [4] DelSontro, T., Beaulieu, J.J. and Downing, J.A. (2018) Greenhouse Gas Emissions from Lakes and Impoundments: Upscaling in the Face of Global Change. *Limnology and Oceanography Letters*, **3**, 64-75. <https://doi.org/10.1002/lol2.10073>
- [5] Beaulieu, J.J., DelSontro, T. and Downing, J.A. (2019) Eutrophication Will Increase Methane Emissions from Lakes and Impoundments during the 21st Century. *Nature Communications*, **10**, Article No. 1375. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-09100-5>
- [6] Li, Y., Shang, J., Zhang, C., Zhang, W., Niu, L., Wang, L., *et al.* (2021) The Role of Freshwater Eutrophication in Greenhouse Gas Emissions: A Review. *Science of The Total Environment*, **768**, Article 144582. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.144582>
- [7] 马琦, 吕明权, 王馨平, 等. 丘陵山区不同富营养化塘库水体 CO_2 、 CH_4 排放特征[J]. 湖泊科学, 2025, 37(4): 1237-

- 1248.
- [8] Huttunen, J.T., Alm, J., Liikanen, A., Juutinen, S., Larmola, T., Hammar, T., *et al.* (2003) Fluxes of Methane, Carbon Dioxide and Nitrous Oxide in Boreal Lakes and Potential Anthropogenic Effects on the Aquatic Greenhouse Gas Emissions. *Chemosphere*, **52**, 609-621. [https://doi.org/10.1016/s0045-6535\(03\)00243-1](https://doi.org/10.1016/s0045-6535(03)00243-1)
 - [9] 廖艺惠, 程晓琼, 郭修远, 等. 水体富营养化的影响因素及应对策略[J]. 江西化工, 2025, 41(3): 1-4.
 - [10] 姚昕, 张运林, 朱广伟, 等. 湖泊草、藻来源溶解性有机质及其微生物降解的差异[J]. 环境科学学报, 2014, 34(3): 688-694.
 - [11] 张润雨, 王家一, 朱琳, 等. 湖泊大型水生植物与藻类分解的碳排放对比研究[J]. 环境科学研究, 2025, 38(5): 1058-1066.
 - [12] 汪旋, 李致春, 李翔, 等. 蓝藻水华衰亡对沉积物碳库有机碳组分的影响[J]. 湖泊科学, 2020, 32(2): 346-356.
 - [13] 杨姣姣, 过龙根, 尹成杰, 等. 富营养化初期湖泊放养鲢(*Hypophthalmichthys molitrix*)、鳙(*Aristichthys nobilis*)控藻生态效果的初步评估[J]. 湖泊科学, 2019, 31(2): 386-396.
 - [14] 陶昆, 张雅涵, 王玥东, 等. 长江中下游湖泊 10 种常见鱼类氮磷排泄率特征及其影响因素[J]. 水生生物学报, 2025, 49(10): 102501.
 - [15] Vanni, M.J. (2002) Nutrient Cycling by Animals in Freshwater Ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**, 341-370. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150519>
 - [16] 肖新宗, 田娜娜, 邢明星, 等. 鲢鳙混养对水体环境的影响[J]. 生物资源, 2023, 45(2): 108-116.
 - [17] Sharitt, C.A., González, M.J., Williamson, T.J. and Vanni, M.J. (2021) Nutrient Excretion by Fish Supports a Variable but Significant Proportion of Lake Primary Productivity over 15 Years. *Ecology*, **102**, e3364. <https://doi.org/10.1002/ecy.3364>
 - [18] Li, Y., Che, X., Chen, H., Meng, Z., Li, X., Wang, X., *et al.* (2024) Effects of Filter-Feeding Fish Faeces on Microbial Driving Mechanism of Lake Sediment Carbon Transformation. *Science of The Total Environment*, **951**, Article 175594. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.175594>
 - [19] Johnson, C.R., Luecke, C., Whalen, S.C. and Evans, M.A. (2010) Direct and Indirect Effects of Fish on Pelagic Nitrogen and Phosphorus Availability in Oligotrophic Arctic Alaskan Lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **67**, 1635-1648. <https://doi.org/10.1139/f10-085>
 - [20] Vanni, M.J., Bowling, A.M., Dickman, E.M., Hale, R.S., Higgins, K.A., Horgan, M.J., *et al.* (2006) Nutrient Cycling by Fish Supports Relatively More Primary Production as Lake Productivity Increases. *Ecology*, **87**, 1696-1709. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1696:ncbfsr\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1696:ncbfsr]2.0.co;2)
 - [21] 吴红飞, 魏小飞, 关保华, 等. 沉水植物对鱼类扰动引起的沉积物再悬浮的影响[J]. 江苏农业科学, 2015, 43(4): 369-371.
 - [22] Kristensen, E., Penha-Lopes, G., Delefosse, M., Valdemarsen, T., Quintana, C. and Banta, G. (2012) What Is Bioturbation? The Need for a Precise Definition for Fauna in Aquatic Sciences. *Marine Ecology Progress Series*, **446**, 285-302. <https://doi.org/10.3354/meps09506>
 - [23] 刘洪达, 陈燕, 田照辉, 等. 鲤 *Cyprinus carpio* 生物扰动对养殖池塘底质甲烷生成的影响及其微生物学机制[J]. 海洋与湖沼, 2024, 55(6): 1541-1549.
 - [24] Rabaey, J.S., Huser, B.J., Bajer, P.G. and Downing, J.A. (2026) Altered Greenhouse Gas Emissions in Shallow Lakes Invaded by Common Carp (*Cyprinus carpio*). *Limnology and Oceanography Letters*, **11**, e70126. <https://doi.org/10.1002/lol2.70126>
 - [25] Rabaey, J.S., Huser, B.J. and Downing, J.A. (2026) Invasion of Common Carp (*Cyprinus carpio*) Reduces the Quality of Bottom Sediments in Shallow Lakes. *Water Research*, **292**, Article 125316. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2025.125316>
 - [26] Froelich, P.N., Klinkhammer, G.P., Bender, M.L., Luedtke, N.A., Heath, G.R., Cullen, D., *et al.* (1979) Early Oxidation of Organic Matter in Pelagic Sediments of the Eastern Equatorial Atlantic: Suboxic Diagenesis. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **43**, 1075-1090. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(79\)90095-4](https://doi.org/10.1016/0016-7037(79)90095-4)
 - [27] Oliveira Junior, E.S., Temmink, R.J.M., Buhler, B.F., Souza, R.M., Resende, N., Spanings, T., *et al.* (2019) Benthivorous Fish Bioturbation Reduces Methane Emissions, but Increases Total Greenhouse Gas Emissions. *Freshwater Biology*, **64**, 197-207. <https://doi.org/10.1111/fwb.13209>
 - [28] 胡鞍钢. 中国实现 2030 年前碳达峰目标及主要途径[J]. 北京工业大学学报(社会科学版), 2021, 21(3): 1-15.
 - [29] IPCC (2021) Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Cambridge University Press.