

## 长江上游(江津段)鱼类群落营养结构与生态位特征\*

杨婷越<sup>1,2</sup>, 叶少文<sup>1,2\*\*</sup>, 李茂华<sup>1,2</sup>, 邓华堂<sup>3</sup>, 段辛斌<sup>3</sup>, 姜伟<sup>1,2</sup>

(1: 中国长江三峡集团有限公司中华鲟研究所, 三峡工程鱼类资源保护湖北省重点实验室, 宜昌 443100)

(2: 中国长江三峡集团有限公司, 长江经济带生态环境国家工程研究中心, 武汉 430010)

(3: 中国水产科学研究院长江水产研究所, 武汉 430223)

**摘要:** 为探究长江上游珍稀特有鱼类国家级自然保护区江津江段鱼类群落营养生态学特征, 于 2024 年丰水期和枯水期, 利用碳 ( $\delta^{13}\text{C}$ )、氮 ( $\delta^{15}\text{N}$ ) 稳定同位素技术, 对该江段 42 种鱼类共 246 尾样本进行了分析。结果显示: (1) 从整个鱼类群落水平来看,  $\delta^{13}\text{C}$  值的范围为-28.76‰至-19.05‰, 在丰水期和枯水期间无显著差异, 而  $\delta^{15}\text{N}$  值的范围为 3.73‰至 13.01‰, 存在显著的季节性差异, 反映了清晰的营养级分化; (2) 江津江段鱼类群落营养级跨度为 1.17–3.82, 平均值为  $2.37\pm 0.45$ , 呈现出多层次的营养关系; (3) 群落营养结构存在显著的水文期差异, 枯水期整体  $\delta^{15}\text{N}$  值及主要摄食功能群的营养级水平均显著高于丰水期; (4) 以标准椭圆面积衡量的群落营养生态位宽度在丰水期大于枯水期, 表明食物资源利用格局具有水文期差异。研究为理解长江上游珍稀特有鱼类国家级自然保护区鱼类群落的食物网结构、水文期动态及其资源利用策略提供了重要视角, 也为该区域的鱼类多样性保护和生态系统管理提供了科学依据。

**关键词:** 稳定同位素; 营养结构; 食物网; 生态位; 鱼类群落; 长江上游

## Study on Trophic Structure and Niche of the Fish Community in the Jiangjin Section of the Upper Yangtze River

Yang Tingyue<sup>1,2</sup>, Ye Shaowen<sup>1,2\*\*</sup>, Li Maohua<sup>1,2</sup>, Deng Huatang<sup>3</sup>, Duan Xinbin<sup>3</sup> & Jiang Wei<sup>1,2</sup>

(1: Chinese Sturgeon Research Institute of China Three Gorges Corporation, Hubei Key Laboratory of Three Gorges Project for Fish Resource Conservation, Yichang, 443100, P.R.China)

(2: National Engineering Research Center for the Eco-Environment of the Yangtze River Economic Belt, China Three Gorges Corporation, Wuhan 430010, P.R.China)

(3: Yangtze River Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Wuhan 430223, P.R.China)

**Abstract:** To elucidate the trophic ecological characteristics of the fish community in the Jiangjin section of the National Nature Reserve for Rare and Endemic Fishes in the Upper Yangtze River, this study employed stable isotope analysis (SIA) of carbon ( $\delta^{13}\text{C}$ ) and nitrogen ( $\delta^{15}\text{N}$ ) to analyze 246 individuals across 42 fish species during the flood and dry seasons of 2024. The results showed that: (1) At the fish community level,  $\delta^{13}\text{C}$  values ranged from -28.76‰ to -19.05‰, with no significant difference between the flood and dry seasons; in contrast,  $\delta^{15}\text{N}$  values varied from 3.73‰ to 13.01‰, displaying significant seasonal differences that reflected clear trophic differentiation. (2) The trophic level (TL) of the fish community ranged from 1.17 to 3.82,

\* 2025-09-01 收稿; 2026-03-27 收修改稿。

中国长江三峡集团有限公司项目(NBZZ202300927)、国家自然科学基金项目(32072983)联合资助。

\*\* 通信作者; E-mail: ye\_shaowen@ctg.com.cn。

with a mean value of  $2.37 \pm 0.45$ , indicating multi-level trophic relationships within the community. (3) Significant seasonal hydrological variations were observed in the community trophic structure, where the overall  $\delta^{15}\text{N}$  values and the trophic levels of major feeding guilds were significantly higher in the dry season than in the flood season ( $P < 0.05$ ). (4) The community trophic niche width, quantified by the Standard Ellipse Area (SEAc), was significantly larger in the flood season than in the dry season, suggesting that food resource utilization patterns differed with seasonal hydrological changes. This study provides critical insights into the food web structure, seasonal hydrological dynamics, and resource utilization strategies of the fish community in this protected area, thereby offering a scientific basis for the conservation of fish biodiversity and the management of the ecosystem in the region.

**Keywords:** Stable isotope; Trophic structure; Food web; Niche; Fish community; Upper Yangtze River

在河流生态系统中，鱼类群落的营养结构与生态位是决定其功能角色的关键，解析这些生态学特征，对于理解食物网能量流动、物质循环以及评估群落对环境变化的响应至关重要。以往对此类问题的研究主要依赖于胃含物分析，但该方法存在无法识别深度消化食物以及仅反映短期摄食信息等局限性<sup>[1, 2]</sup>。稳定同位素分析技术则有效弥补了上述不足，通过测定生物组织中碳 ( $\delta^{13}\text{C}$ ) 和氮 ( $\delta^{15}\text{N}$ ) 稳定同位素比值，以有效地示踪其基础碳源并判定营养级<sup>[3]</sup>。结合生态位理论和相关统计模型，该技术可量化群落内物种的营养生态位宽度与重叠程度，为探究资源分配格局和种间关系提供量化依据<sup>[4]</sup>。

长江上游是全球淡水生物多样性的热点区域，其独特的生态环境孕育了丰富的特有鱼类资源。近年来，长江上游不同水域的鱼类营养生态位研究取得显著进展，尤其在揭示鱼类对水库环境的适应性方面。未受大坝阻隔的赤水河鱼类群落展现与自然水文节律紧密耦联的营养动态<sup>[5]</sup>，而对大型水利工程三峡水库库区干、支流的研究表明，水库蓄水和人工水位调控显著改变了鱼类食物来源和营养生态位结构<sup>[6-7]</sup>。三峡水库蓄水后，库区食物网营养级长度增加，内源性营养物质（如固着藻类和POM）的贡献显著提升<sup>[6-8]</sup>；但在丰水期，随着水位变动，陆源碳源成为了能量基础的重要补充来源<sup>[7]</sup>，且干流水域食物链相较于支流更长、营养结构更稳定<sup>[9]</sup>。此外，鱼类在营养生态位上展现出对环境变化的快速适应策略。面对水坝建设导致的资源可用性和生境结构改变，鱼类能够通过摄食行为可塑性适应新的食物资源格局，表现出显著的食性分化与生态位分离<sup>[10-11]</sup>。这种营养结构的动态变化与水位波动及大坝阻隔密切相关，越靠近大坝或受水位调控影响剧烈的区域，其营养级和生态位的季节波动越显著<sup>[12-13]</sup>。综上所述，现有研究多聚焦在水利工程对库区典型干支流鱼类营养生态位的影响机制。然而，对于兼受上游梯级水库下泄与三峡水库回水顶托双重影响的“过渡性水域”，其鱼类群落如何通过营养关系和资源利用策略来响应复杂的水文周期变化，目前仍需进一步研究。

江津江段位于长江上游珍稀特有鱼类国家级自然保护区的核心腹地，地理位置特殊，是连接上游自然江段与三峡库区之间的重要生态廊道<sup>[4]</sup>。受上游梯级水库下泄流量调节和三峡水库回水顶托双重影响的过渡性水域，该江段的水文情势发生显著变化，已有研究记录了该江段鱼类群落组成和数量的动态趋势<sup>[14, 15]</sup>，但其群落内部的功能性适应，如营养关系和资源利用策略在不同水文期的调整变化，尚缺乏深入的定量研究。有鉴于此，本研究对江津江段的鱼类群落进行了丰水期和枯水期的现场采样，运用 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 稳定同位素分析技术，旨在分析该江段鱼类群落的基本营养结构与生态位特征，并描述其水文性动态，为理解该关键保护区鱼类的资源利用格局和制定养护策略提供科学依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区域概况

研究区域位于长江干流重庆市江津江段，地处长江上游珍稀特有鱼类国家级自然保护区（图1）。该江段上游为向家坝等大型梯级水库的坝下江段，下游与三峡水库变动回水区相接。受上游水库调节影响，其水文情势表现为洪峰削减、枯水期流量增加和水位变幅减小等特点<sup>[15]</sup>，但仍保留了季节性的水温和流量变化以及自然流水生境。丰水期上游来水逐渐增加，江段整体流量增大、流速加快。沿岸消落带被淹没，水体与沿岸带的连通性增强，为鱼类引入了大量陆源有机质碎片，并提供了丰富的栖息和觅食场所。枯水期

水位相对较低，水深变浅，水流流速减缓，两岸的消落带生境大面积裸露，水生空间收缩至主河道内，底栖及水生植被的淹没面积较低。这种自然丰、枯季节生境交替，影响着该水域的食物资源分布与鱼类的摄食情况。本研究两个采样江段设置在江津主城区，三峡水库175m水位蓄水运行回水区的上游，在主流水域附近布设10个常规采样点用于网具作业。其中5个采样点（S1-S5）江岸平直，两岸边水流较缓，其余5个采样点（S6-S10）位于五举沱中码头迴流沱湾处。

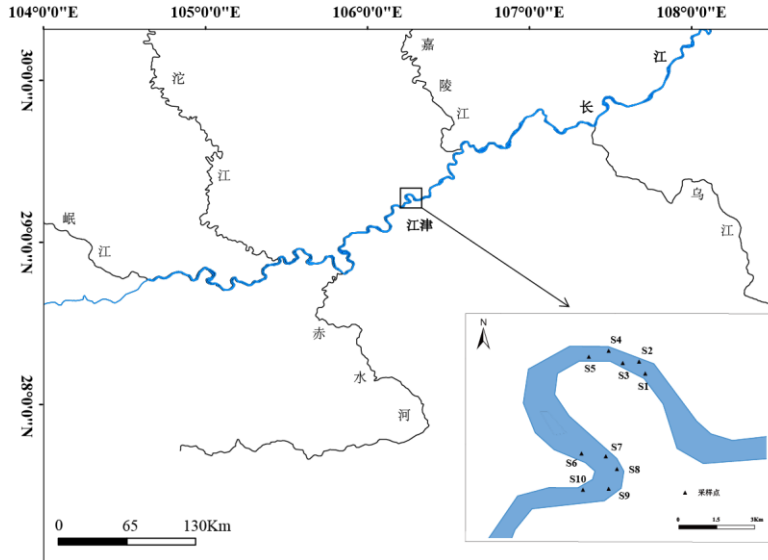


图1 研究区域及采样点分布示意图

Fig.1 Schematic map of the study area and sampling sites

## 1.2 样品采集与处理

现场采样于2024年5月（丰水期）和12月（枯水期）两个代表性水文时期开展。鱼类样品主要通过统一规格的多网目复合刺网（网目2a=2.0, 6.0, 10.0, 14.0 cm；网高2.6 m，每个规格网长50 m，一套总长200 m）和地笼（网目1 cm，长36 m，高45 cm，高33 cm）采集。为保证采样强度的一致性，每个采样点使用1套多网目复合刺网，1个地笼进行调查，每次采样持续12 h（下网时间为17:00-19:00，收网时间为次日5:00-7:00），两种网具的作业时间保持一致。所有采样活动均办理了科研特许捕捞证。

现场对所有捕获的鱼类进行种类鉴定、生物学测量和组织取样。物种鉴定依据相关鱼类分类学文献及国际鱼类数据库FishBase<sup>[16-18]</sup>。逐尾测量全长（精确至1 mm）和体重（精确至0.1 g）。为避免个体发育造成的差异，根据各物种的捕获量，尽量选取5-10尾成鱼个体用于稳定同位素分析，并优先保证优势种和代表性物种的样本量，不足5尾的物种则全部取样。迅速解剖，从鱼体背部中段（鳞下）取约2-5 g白色肌肉组织，去除骨刺。该部位肌肉生长稳定且脂类含量相对较低，能较好地反映鱼类近几个月至半年的同化营养信息<sup>[19-23]</sup>。肌肉样品经去离子水冲洗后，置于预先标记的冻存管中，低温冷冻保存。

食物网基线动物的采集使用D型手抄网，用清水冲洗并挑选活动范围较小的初级消费者底栖螺类，暂养1天排空胃含物，取其足部肌肉作为基线样品<sup>[24-26]</sup>，本研究选取采集到的铜锈环棱螺作为基线动物。螺类作为初级消费者，以藻类和碎屑等基底资源为食，其同位素值能较好地代表生态系统中碳和氮同位素的基准水平，为更准确估算食物链中较高消费者的营养位置提供依据<sup>[27]</sup>。所有采集的肌肉样品低温冷冻保存带回实验室后，置于60°C烘箱中烘干48 h以上至恒重。随后，使用珠磨式组织研磨器（MiniBe-adbeater-16）将干燥样品研磨成均质粉末，分装于洁净的冻存管中，干燥保存待测。

## 1.3 数据分析

### 1.3.1 稳定同位素分析

将研磨后的均质粉状肌肉样品用超微量托盘天平称取300-500 $\mu$ g，放置于锡杯中。由于肌肉组织的样本脂质含量较低，本研究未进行去脂质处理<sup>[19-22]</sup>。样品的碳、氮稳定同位素值通过元素

分析仪 (Flash 2000 HT, Thermo Fisher Scientific) 与同位素比值质谱仪 (Delta V Advantage, Thermo Fisher Scientific) 联用测定。稳定同位素比值以千分差符号  $\delta$  (‰) 表示, 计算公式如下:

$$\delta X(\text{‰}) = \left( \frac{R_{\text{sample}}}{R_{\text{standard}}} - 1 \right) \times 1000 \quad (1)$$

式中, X 代表  $^{13}\text{C}$  或  $^{15}\text{N}$ ;  $R_{\text{sample}}$  和  $R_{\text{standard}}$  分别指样品和标准物质中重、轻同位素的丰度比 ( $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  或  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ )。

碳稳定同位素比值以 Vienna Pee Dee Belemnite (V-PDB) 为标准, 氮稳定同位素比值则以大气  $\text{N}_2$  为标准 [28-30]。分析过程中, 通过在每 10 个样品序列中穿插 USGS40 标准物质进行结果校正。 $\delta^{13}\text{C}$  和  $\delta^{15}\text{N}$  的分析精度分别为  $\pm 0.1\text{‰}$ 、 $\pm 0.15\text{‰}$ 。

1.3.2 营养级计算 鱼类的营养级 (Trophic Level, TL) 根据消费者与基线生物之间  $\delta^{15}\text{N}$  值的差异进行计算, 公式如下:

$$TL = \left( \frac{\delta^{15}\text{N}_{\text{fish}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{baseline}}}{3.4} \right) + 2 \quad (2)$$

式中, TL 为计算所得的营养级;  $\delta^{15}\text{N}_{\text{fish}}$  为鱼类肌肉组织的  $\delta^{15}\text{N}$  值;  $\delta^{15}\text{N}_{\text{baseline}}$  为基准线生物的  $\delta^{15}\text{N}$  均值 [31]。本研究选用活动范围相对较小、生命周期较长的初级消费者铜锈环棱螺 (*Bellamyia aeruginosa*) 的足部肌肉作为营养传递的基准线 (Baseline)。公式中, 3.4 为相邻营养级间的  $\delta^{15}\text{N}$  富集因子; 2 为该基准线生物 (初级消费者) 的营养级。

结合《四川鱼类志》、《中国动物志·硬骨鱼纲·鲤形目(中卷)》、《中国动物志·硬骨鱼纲·鲤形目(下卷)》等已发表的鱼类生物学研究相关文献及国际鱼类数据库 FishBase [16-18], 将采集到的鱼类划分为 4 个摄食功能群, 分别为 1) 杂食性 (Omnivore) - 摄食动物性饵料 (如摇蚊幼虫等) 和植物性饵料 (如沉水植物等); 2) 肉食性 (Piscivore) - 以小鱼、虾、水生昆虫等为食; 3) 草食性 (Herbivore) - 摄食水生维管束植物; 4) 浮游生物食性 (Planktivore) - 以浮游动物和浮游植物为食 [32-33]。

1.3.3 营养生态位分析 采用 Layman 等提出的同位素生态位量化指标, 在  $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$  双坐标空间中分析鱼类群落的营养结构 [34]。主要指标包括:

(1)  $\delta^{15}\text{N}$  值范围 (Nitrogen Range, NR) 和  $\delta^{13}\text{C}$  值范围 (Carbon Range, CR): 分别代表群落内食物链的最大长度和基础食物来源的多样性。

(2) 凸多边形总面积 (Total Area, TA): 衡量群落占据的同位素生态位总空间大小。

(3) 平均离心距离 (Mean Distance to Centroid, CD): 反映群落内物种在生态位空间中分布的离散程度, 值越大表示营养多样性越高。

(4) 平均最近距离 (Mean Nearest Neighbor Distance, MNND) 及其标准差 (Standard Deviation of Nearest Neighbor Distance, SDNND): 衡量物种间的平均生态位间距和分布均匀性, 值越大通常意味着较低的种间营养重叠。

(5) 标准椭圆面积 (Standard Ellipse Area corrected, SEAc): 经样本校正后, 用于衡量群落或特定种群的核心营养生态位宽度。

以上指标的计算和数据处理均在 R 4.3.2 软件的“SIBER”包中完成 [35]。营养级图谱绘制使用 Origin 2021 软件。

1.3.4 统计分析采用 Shapiro-Wilk 检验对  $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$  及营养级数据进行正态性检验。对于服从正态分布的数据, 采用单因素方差分析 (One-way ANOVA) 检验整个鱼类群落水平下,  $\delta^{15}\text{N}$  值在丰水期及枯水期间的差异、肉食性鱼类的  $\delta^{15}\text{N}$  值及营养级在丰水期及枯水期间的差异。对于其余不服从正态分布的数据, 则采用 Kruskal-Wallis 非参数检验进行分析。所有统计检验的显著性水平均设定为  $\alpha = 0.05$ 。所有分析均在 R 4.3.2 软件中完成。

## 2 结果

### 2.1 鱼类 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值特征

本研究在江津江段共调查到鱼类 969 尾, 隶属于 4 目 11 科 48 种。其中丰水期调查到鱼类 505 尾, 隶属于 4

目9科35种；枯水期调查到鱼类464尾，隶属于4目7科31种。丰、枯水期共采集鱼类同位素样品246尾，隶属于5目6科42种，包括8种长江上游特鱼类、1种外来鱼类以及该江段的主要优势种。所有物种的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 的分析结果见表1。

从整体上看，所有鱼类的 $\delta^{13}\text{C}$ 值范围为-28.76‰（红鳍原鲃*Cultrichthys erythropterus*）至-19.05‰（胭脂鱼*Myxocyprinus asiaticus*）， $\delta^{15}\text{N}$ 值范围为3.73‰（泥鳅*Misgurnus anguillicaudatus*）至13.01‰（黑尾近红鲃*Ancherythroculter nigrocauda*）。其中，大鳍鱮（*Acheilognathus macropterus*）的平均 $\delta^{13}\text{C}$ 值最高，黑尾近红鲃的平均 $\delta^{15}\text{N}$ 值最高；红鳍原鲃的平均 $\delta^{13}\text{C}$ 值最低，泥鳅的平均 $\delta^{15}\text{N}$ 值最低。

在水文节律尺度上，丰水期鱼类的 $\delta^{13}\text{C}$ 值范围为-28.76‰（红鳍原鲃）至-19.05‰（胭脂鱼）， $\delta^{15}\text{N}$ 值范围为3.73‰（泥鳅）至12.61‰（铜鱼*Coreius heterodon*）。枯水期鱼类的 $\delta^{13}\text{C}$ 值范围为-28.37‰（瓢鱼*Pseudolaubuca sinensis*）至-19.41‰（黄尾鲴*Xenocypris davidi*）， $\delta^{15}\text{N}$ 值范围为5.02‰（鲫*Carassius auratus*）至14.47‰（黑尾近红鲃）。

从整个鱼类群落水平来看，非参数检验结果表明， $\delta^{13}\text{C}$ 值在丰水期和枯水期间无显著差异（ $P=0.872$ ,  $df=246$ ），而单因素方差分析结果显示， $\delta^{15}\text{N}$ 值则存在显著的季节性差异，表现为枯水期极显著高于丰水期（ $P=0.001$ ,  $df=246$ ）。在不同摄食功能群层面，水文期的变化格局有所不同（图2）。对于杂食性鱼类，非参数检验结果表明，其 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值在枯水期均极显著高于丰水期（分别为  $P=0.047$ ,  $df=145$ ;  $P=0.001$ ,  $df=145$ ）。对于肉食性鱼类，结果表明，其 $\delta^{13}\text{C}$ 值未表现出显著的水文期差异（非参数检验： $P=0.201$ ,  $df=84$ ），但 $\delta^{15}\text{N}$ 值同样在枯水期极显著高于丰水期（单因素方差分析： $P=0.001$ ,  $df=84$ ）。

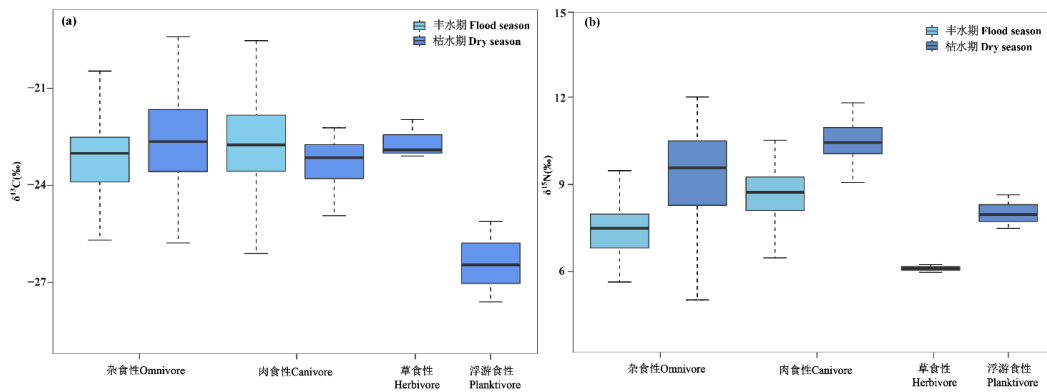


图2 不同摄食功能群鱼类 (a)  $\delta^{13}\text{C}$  和 (b)  $\delta^{15}\text{N}$  值的比较

Fig.2 Comparison of (a)  $\delta^{13}\text{C}$  and (b)  $\delta^{15}\text{N}$  values among different feeding guilds

## 2.2 鱼类群落营养级特征

江津江段鱼类群落的营养级 (TL) 范围为 $1.17 \pm 0.00$ （泥鳅*Misgurnus anguillicaudatus*）至 $3.82 \pm 0.32$ （黑尾近红鲃*Ancherythroculter nigrocauda*），整体平均值为 $2.37 \pm 0.45$ 。在季节动态上（图3），丰水期鱼类营养级范围为 $1.17 \pm 0.00$ （泥鳅）至 $3.68 \pm 0.62$ （铜鱼*Coreius heterodon*），平均值为 $2.38 \pm 0.50$ ；枯水期鱼类营养级范围为 $1.32 \pm 0.53$ （鲫*Carassius auratus*）至 $3.82 \pm 0.32$ （黑尾近红鲃），平均值为 $2.36 \pm 0.41$ 。

进一步对两个季节均出现的物种进行分析发现，不同物种的营养级表现出明显的季节性策略差异。其中，大部分杂食性和肉食性鱼类在枯水期的营养级高于丰水期，例如瓢鱼、银鲃、光泽黄颡鱼、黄尾鲴及翘嘴鲃的平均营养级在枯水期分别上升了0.48、0.43、0.35、0.23和0.13。然而，广布种鲫却呈现出相反的趋势，其平均营养级从丰水期的 $2.70 \pm 0.54$ 下降至枯水期的 $1.53 \pm 0.53$ 。瓦氏黄颡鱼则表现出较强的摄食稳定性，季节间平均营养级波动较小（变化幅度  $< 0.1$ ）。

非参数检验结果表明，从整个鱼类群落来看，丰水期与枯水期的平均营养级无显著差异（ $P=0.262$ ,  $df=246$ ；图4）。然而，在不同摄食功能群层面，营养级存在显著的水文期变化（图4）。具体表现为，杂食性鱼类和肉食性鱼类的营养级在枯水期均显著高于丰水期（分别为非参数检验： $P=0.037$ ,  $df=145$ ；单因素方差分析： $P=0.003$ ,  $df=84$ ）。

表1 丰水期与枯水期江津江段42种鱼类的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值

Tab.1 The  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values of 42 fish species in the Jiangjin section during the flood and dry seasons

物种	摄食功能群	丰水期				枯水期			
		$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	体长(mm)	样本量	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	体长(mm)	样本量
		平均值±标准差	平均值±标准差	平均值±标准差		平均值±标准差	平均值±标准差	平均值±标准差	
厚颌鲂 <i>Megalobrama pellegrini</i> *	杂食性 Omnivore	8.14±1.41	-23.71±0.60	243.34±68.50	3	9.88±0.23	-23.53±0.24	326.52±30.00	6
团头鲂 <i>Megalobrama amblycephala</i> #	草食性 Herbivore	-	-	-	-	6.11±0.11	-22.67±0.50	181.00±24.17	3
红鳍原鲃 <i>Cultrichthys erythropterus</i>	肉食性 Canivore	10.29±1.46	-28.02±0.74	161.50±23.50	2	-	-	-	-
翘嘴鲃 <i>Culter alburnus</i>	肉食性 Canivore	9.02±0.21	-23.38±0.40	175.50±42.50	2	10.85±0.33	-23.38±0.64	193.00±93.38	4
蒙古鲃 <i>Culter mongolicus</i>	肉食性 Canivore	8.73±0.40	-22.66±0.66	181.75±23.29	4	-	-	-	-
达氏鲃 <i>Culter dabryi</i>	肉食性 Canivore	9.34±0.56	-23.25±0.96	262.77±68.16	6	-	-	-	-
黑尾近红鲃 <i>Ancherythroculter nigrocauda</i> *	杂食性 Omnivore	-	-	-	-	13.01±1.09	-23.91±0.41	251.30±16.53	3
鳅 <i>Hemiculter leucisculus</i>	杂食性 Omnivore	7.57±1.17	-22.23±0.93	107.70±29.91	10	-	-	-	-
贝氏鳅 <i>Hemiculter bleekeri</i>	杂食性 Omnivore	-	-	-	-	10.12±1.06	-21.55±0.93	122.60±0.74	10
张氏鳅 <i>Hemiculter tchangi</i> *	杂食性 Omnivore	-	-	-	-	6.65±0.17	-23.08±0.09	159.00±22.5	2
飘鱼 <i>Pseudolanbua engraulis</i>	杂食性 Omnivore	7.85±0.63	-23.05±0.54	203.20±58.57	10	10.89±0.69	-24.49±1.94	176.80±21.35	10
黄尾鲮 <i>Xenocypris davidi</i>	杂食性 Omnivore	6.53±0.03	-21.54±0.46	312.50±2.50	2	8.68±1.07	-22.21±1.66	312.90±121.64	8
似鲮 <i>Pseudobrama simoni</i>	杂食性 Omnivore	7.51	-21.31	266.00	1	-	-	-	-
鲢 <i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	浮游生物食性 Planktivore	-	-	-	-	8.05±0.48	-26.41±1.02	356.76±13.71	3
银鲃 <i>Squalidus argentatus</i>	杂食性 Omnivore	7.35±0.57	-23.19±0.50	104.60±20.15	10	10.21±0.66	-22.74±0.32	105.62±11.10	4
蛇鲃 <i>Saurogobio dabryi</i>	杂食性 Omnivore	8.11±0.50	-23.74±0.92	147.00±22.21	5	9.97±0.69	-22.16±0.67	133.20±17.72	10
斑点蛇鲃 <i>Saurogobio punctatus</i>	杂食性 Omnivore	-	-	-	-	10.04±0.80	-22.28±1.08	146.90±7.51	10
圆筒吻鲃 <i>Rhinogobio cylindricus</i> *	杂食性 Omnivore	6.85	-25.71	298.00	1	-	-	-	-
乐山小鰾鲃 <i>Microphysogobio kiatingensis</i>	肉食性 Canivore	8.61±0.32	-20.90±0.61	69.40±3.53	5	-	-	-	-
华鲮 <i>Sarcocheilichthys sinensis</i>	杂食性 Omnivore	-	-	-	-	10.14	-24	81.00	1
黑鳍鲮 <i>Sarcocheilichthys nigripinnis</i>	杂食性 Omnivore	6.82	-22.93	94.00	1	-	-	-	-
圆口铜鱼 <i>Coreius guichenoti</i> *	肉食性 Canivore	7.30±0.12	-23.25±0.32	229.00±24.50	2	-	-	-	-

铜鱼 <i>Coreius heterodon</i>	肉食性 Canivore	10.50±2.11	-26.66±1.62	405.00±35.00	2	-	-	-	-
岩原鲤 <i>Procypris rabaudi</i> *	杂食性 Omnivore	7.78±1.10	-24.20±1.02	209.75±50.65	4	-	-	-	-
鲤 <i>Cyprinus carpio</i>	杂食性 Omnivore	6.58±0.46	-24.03±1.57	370.00±95.28	4	-	-	-	-
鲫 <i>Carassius auratus</i>	杂食性 Omnivore	9.29±1.83	-22.90±0.90	162.63±44.97	8	6.67±1.80	-23.86±1.18	164.20±38.96	10
大鳍鱮 <i>Acheilognathus macropterus</i>	杂食性 Omnivore	-	-	-	-	7.22±0.79	-20.70±0.70	72.60±7.31	8
中华倒刺鲃 <i>Spinibarbus sinensis</i>	杂食性 Omnivore	6.23±1.18	-23.16±1.22	201.34±30.58	3	8.37	-22.81	132.00	1
长薄鳅 <i>Leptobotia elongate</i> *	肉食性 Canivore	10.13	-21.89	178.00	1	-	-	-	-
泥鳅 <i>Misgurnus anguillicaudatus</i>	杂食性 Omnivore	3.73	-22.84	103.00	1	-	-	-	-
大鳞副泥鳅 <i>Paramisgurnus dabryanus</i>	杂食性 Omnivore	4.55	-20.47	140.00	1	-	-	-	-
胭脂鱼 <i>Myxocyprinus asiaticus</i>	肉食性 Canivore	7.48±0.59	-21.11±1.24	418.13±406.61	4	-	-	-	-
麦瑞加拉鲢 <i>Cirrhinus mrigala</i> #	杂食性 Omnivore	6.5	-21.05	104.00	1	-	-	-	-
光泽黄颡鱼 <i>Pelteobagrus nitidus</i>	肉食性 Canivore	7.85±0.84	-24.47±1.76	116.33±13.32	9	10.44±0.66	-24.15±1.30	120.00±7.39	10
瓦氏黄颡鱼 <i>Pelteobagrus vachelli</i>	肉食性 Canivore	8.32±1.42	-23.49±1.56	205.00±64.84	10	9.97±0.40	-22.87±0.33	168.60±39.41	10
粗唇鲃 <i>Leiocassis crassilabris</i>	肉食性 Canivore	-	-	-	-	10.84±0.43	-22.64±0.36	127.00±32.42	4
大鳍鲃 <i>Hemibagrus macropterus</i>	肉食性 Canivore	9.26	-22.66	190.00	1	-	-	-	-
拟缘鳅 <i>Liobagrus marginatoides</i>	肉食性 Canivore	8.04±0.58	-23.69±0.85	59.00±2.16	3	-	-	-	-
大眼鳊 <i>Siniperca kneri</i>	肉食性 Canivore	9.98±0.57	-23.16±0.42	135.00±13.00	2	12.44	-23.28	274.00	1
斑鳊 <i>Siniperca scherzeri</i>	肉食性 Canivore	9.6	-22.35	265.00	1	-	-	-	-
子陵吻虾虎 <i>Rhinogobius giurinus</i>	肉食性 Canivore	9.16±0.41	-20.80±1.10	70.20±9.11	5	-	-	-	-
长江鲟 <i>Acipenser dabryanus</i> *	肉食性 Canivore	9.13±0.28	-21.00±0.64	410.50±18.24	4	-	-	-	-

\*表示长江上游特有鱼类；#表示外来鱼类；-表示该种类在该季节没有采集到标本

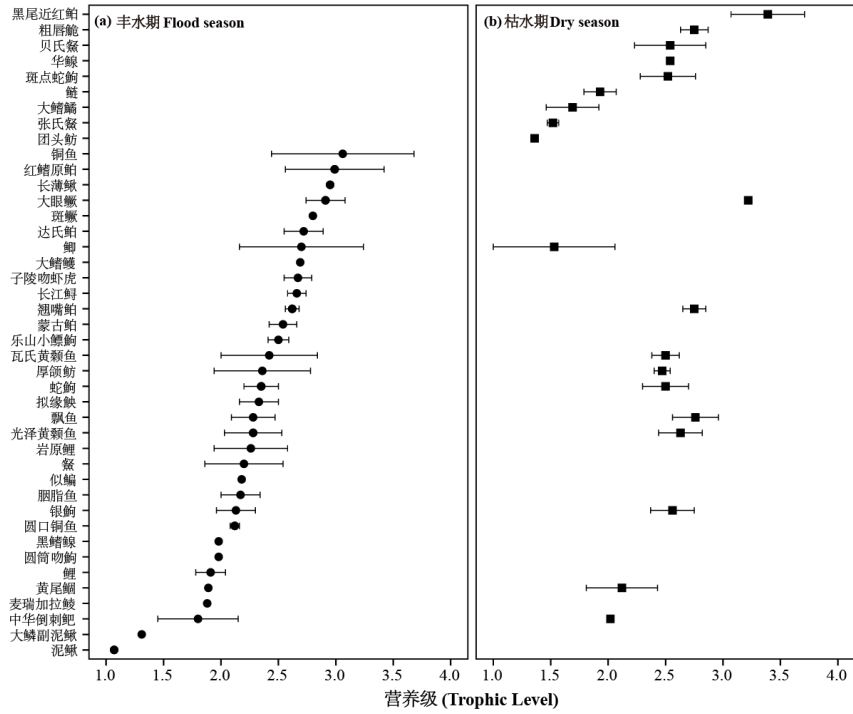


图 3 江津江段鱼类在 (a) 丰水期和 (b) 枯水期的营养级

Fig. 3 Trophic levels of fish in the Jiangjin section during the (a) flood and (b) dry seasons

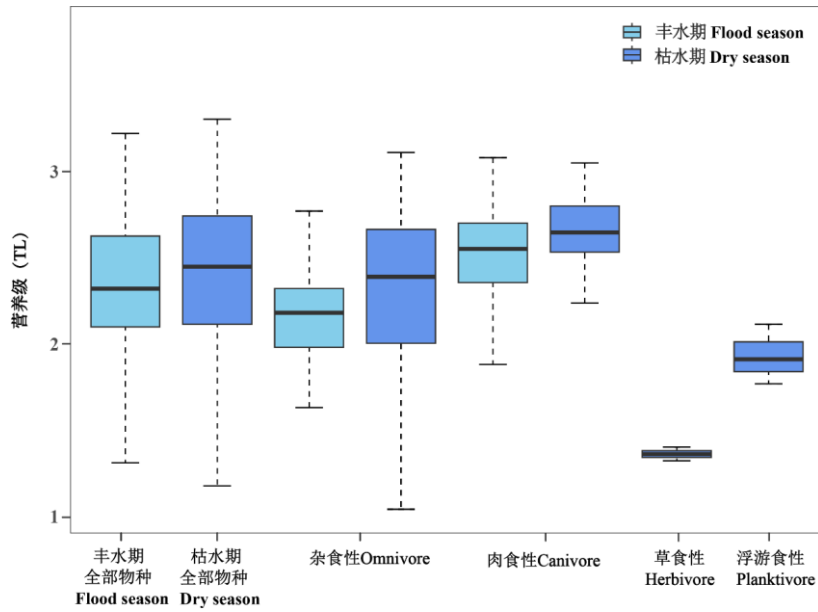


图 4 不同摄食功能群鱼类营养级的季节性比较

Fig. 4 Seasonal comparison of trophic levels among different feeding guilds

### 2.3 鱼类群落营养生态位特征

群落水平的营养生态位指标 (表2) 分析显示, 江津江段鱼类群落的营养生态位表现出一定的季节性特征。丰水期的碳同位素范围 (CR, Carbon Range)、凸多边形总面积 (TA, Total Area) 和标准椭圆面积 (SEAc, Standard Ellipse Area corrected) 均大于枯水期, 表明在丰水期, 鱼类群落利用了更多样化的基础食物来源, 并占据了更广阔的同位素总生态位与核心生态位空间。

平均离心距离 (CD, Mean Distance to Centroid) 在枯水期高于丰水期, 表明物种在营养生态位空间中的分布在枯水期更为离散。氮同位素范围 (NR, Nitrogen Range) 同样在枯水期高于丰水期, 反映了枯水期更长的食物链。而平均最邻近距离 (MNND, Mean Nearest Neighbor Distance) 和最邻近距离标准差 (SDNND, Standard Deviation of Nearest Neighbor Distance) 在两水文期间的数值相近, 表明物种间的平均生态位间距及其均匀性无明显水文期变化。

表2 江津江段鱼类群落及各摄食功能群在不同季节的营养生态位指标

Tab.2 Trophic niche indicators for the fish community and its feeding guilds in Jiangjin during the flood and dry seasons

指标	鱼类群落		杂食性		肉食性		草食性		浮游生物食性	
	丰水期	枯水期	丰水期	枯水期	丰水期	枯水期	丰水期	枯水期	丰水期	枯水期
R	8.88	9.45	8.68	7.04	6.82	5.38	—	0.27	—	1.17
CR	9.71	8.96	6.16	8.96	9.71	4.23	—	1.14	—	2.5
TA	60.2	51.62	29.33	41.76	39.74	12.06	—	0.14	—	1.19
CD	1.84	2.03	1.49	2.06	1.95	1.19	—	0.48	—	1.08
MNND	0.31	0.32	0.35	0.35	0.40	0.39	—	0.54	—	1.56
SDNND	0.31	0.33	0.33	0.30	0.31	0.39	—	0.36	—	0.07
SEAc	9.19	8.93	5.35 (4.09-6.73)	9.00 (7.05-10.86)	8.18 (6.32-10.08)	3.54 (2.48-4.86)	—	0.57 (0.51-6.29)	—	4.30 (0.95-9.52)

—: 表示该类群在该季节未采集到样本进行分析; 括号中的数值为 95% Bayesian 标准椭圆面积。

同位素空间分布图(图5)直观地展示了水文期差异。丰水期的数据分布范围更广,其总营养生态位(TA)和核心营养生态位(SEAc)均大于枯水期。两期的核心营养生态位之间存在一定程度的重叠,表明群落利用的核心资源具有部分相似性。

不同摄食功能群的营养生态位指标表现出一定的水文期变化(表2,图6)。丰水期采集的鱼类样品主要包括杂食性和肉食性两个功能群。其中,肉食性鱼类占据了最大的总生态位空间(TA=39.74)和核心生态位宽度(SEAc=8.18; CI: 6.32-10.08);杂食性鱼类的生态位则相对较窄(TA=29.33, SEAc=5.35; CI: 4.09-6.73),其碳同位素范围(CR=6.16)也略窄于肉食性鱼类(CR=9.71)。

枯水期采集的鱼类样品包括杂食性、肉食性、草食性和浮游生物食性四个功能群。与丰水期相比,杂食性鱼类的核心生态位宽度(SEAc)增大至9.00,而肉食性鱼类的生态位则显著收缩,其总生态位空间(TA)、核心生态位(SEAc)和碳同位素范围(CR)分别降至12.06、3.54和4.23。枯水期,草食性鱼类的核心生态位宽度最小(SEAc=0.57; CI: 4.09-6.73),浮游食性鱼类则占据了相对较宽的核心生态位(SEAc=4.30; CI: 0.95-9.52)。枯水期所有四个功能群的核心生态位表现出相对较明显的分离(图6b),表明各摄食功能群之间存在营养分化。

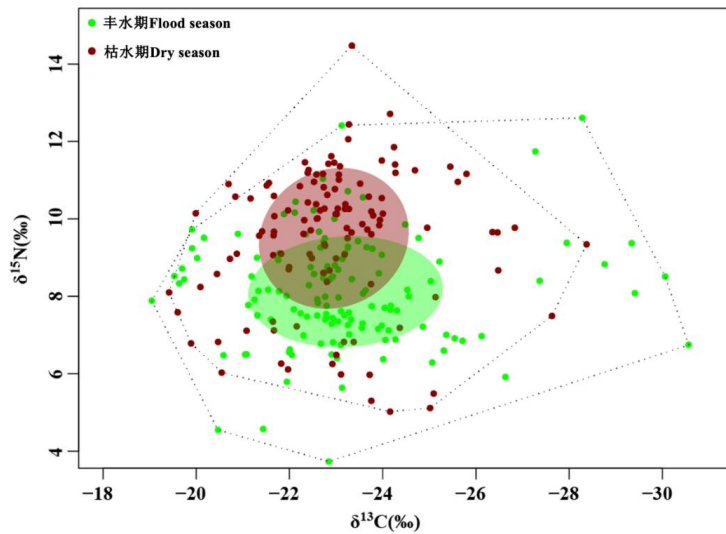


图 5 江津江段鱼类群落在丰水期和枯水期的同位素生态位分布

(散点代表单个鱼类样品,不同颜色区分季节。虚线多边形为该季节群落的总营养生态位空间(TA),  
实线椭圆为经样本量校正的核心营养生态位(SEAc))

Fig. 5 Distribution of the isotopic niche for the fish community in the Jiangjin section during the wet and dry seasons

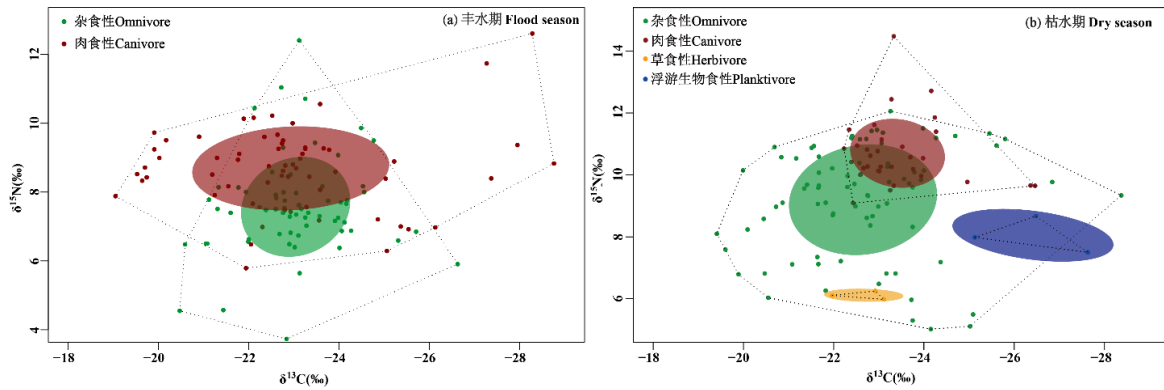


图 6 江津江段鱼类各摄食功能群在 (a) 丰水期和 (b) 枯水期的同位素生态位分布

Fig. 6 Distribution of isotopic niches for different fish feeding guilds in Jiangjin during the (a) flood and (b) dry seasons

### 3 讨论

#### 3.1 江津江段鱼类群落的营养结构特征

本研究采用稳定同位素技术，系统分析了长江上游江津江段鱼类群落的营养结构与生态位。结果表明，该群落的营养级跨度较大（1.17–3.82），平均营养级为 $2.37 \pm 0.45$ ，形成了包含初级消费者至三、四级消费者的多层次营养结构。这一平均营养级与长江上游未受大坝阻隔的支流赤水河（ $TL \approx 2.84$ ）相比偏低<sup>[5, 36]</sup>，但与三峡库区其他受水库影响的支流（如大宁河， $TL \approx 2.49$ ）相近<sup>[10, 37]</sup>。这种介于自然河流与库区支流之间的营养结构特征，可能反映了江津作为过渡江段的独特性质：其群落结构可能已向以中低营养级鱼类（特别是杂食性鱼类）为主的格局演变，这与大型河流生态系统的普遍特征相符<sup>[14-15, 38]</sup>。

同种鱼类在不同水文季节间营养级的波动，反映了鱼类对水位节律波动的适应性摄食策略。本研究中，多数鱼类（如银鮡、鲃鱼等）在枯水期表现出更高的营养级，这与长江中下游通江湖泊及其他洪泛平原生态系统中的研究结果一致<sup>[39-40]</sup>，推测可能由于枯水期鱼类减少了营养级较低的植物等有机碎屑的摄食，转而更多利用内源底栖动物或藻类<sup>[40-41]</sup>。然而，鲫呈现出截然相反的趋势，体现了其作为广食性鱼类极强的营养生态位可塑性<sup>[42]</sup>。推测丰水期其可能利用了大量水陆淹没区的陆生昆虫、环节动物等高营养级饵料资源<sup>[43]</sup>，而在枯水期资源受限时，则转为摄食低营养级的有机碎屑或附着藻类以维持生存<sup>[42]</sup>。相比之下，瓦氏黄颡鱼的营养级在季节间相对稳定，表明其对特定的底栖无脊椎动物资源具有较强的专一性，受水文节律的直接影响较小。

此外，枯水期黑尾近红鲃的营养级最高，我们推测由于黑尾近红鲃是一种凶猛的以肉食性饵料为主的杂食性鱼类，已有的研究表明黑尾近红鲃的食物中既有一些小型鱼类，也包括虾类等无脊椎动物，同时肠道内还有一些水生植物和藻类，对于饵料的选择相对较为广泛<sup>[44]</sup>，导致其营养级相对较高。另一方面，捕捉到的其他凶猛肉食性鱼类个体较小，如翘嘴鲃平均体长193mm，而黑尾近红鲃平均体长相对较大为251.3mm，翘嘴鲃个体偏小，捕食能力相对较弱，使其营养级低于黑尾近红鲃。

$\delta^{13}C$ 值的范围（-28.76‰至-19.05‰）表明，该江段鱼类群落的能量主要来源于河流内源性碳源。在河流生态系统中，陆源有机质的 $\delta^{13}C$ 值被证实集中于-27‰至-25‰之间<sup>[45]</sup>，内源初级生产者的 $\delta^{13}C$ 值通常比陆源 $C_3$ 植物更高<sup>[46]</sup>。本研究鱼类 $\delta^{13}C$ 值的下限（-28.76‰）与此类外源碳信号值相近，表明部分鱼类利用了陆源碳。然而，多数鱼类的 $\delta^{13}C$ 值和鱼类 $\delta^{13}C$ 值的整体范围，特别是其上限（-19.05‰），已显著超出陆源 $C_3$ 植物的范围，这表明内源性碳源（如藻类等）是该江段鱼类群落能量的主要来源<sup>[46]</sup>。这一结果与长江上游其他江段的研究相似<sup>[6, 36, 47-48]</sup>。尽管整体上未显示出强烈的陆源碳输入信号，但不同物种间 $\delta^{13}C$ 值的显著差异（跨度约9.7‰）依然表明，它们在利用不同微生境的碳源方面存在分化，这是促进资源分配和维持群落内物种共存的重要基础<sup>[11]</sup>。

#### 3.2 营养生态位的季节性动态及其影响因素

鱼类群落营养生态位的水文期动态是本次研究的重要发现。丰水期，群落表现出更宽广的营养生态位，而在枯水期，群落整体的 $\delta^{15}N$ 值和营养级水平则显著升高。这种格局是鱼类群落对资源可利用性水文期波动的综合体现，反映了其在受调控水文情势下的功能性适应。

在丰水期（5月），较高的水温和光照是促进初级生产力提升的重要自然因素。水位升高，流量增加可能淹没部分

沿岸带<sup>[49-51]</sup>。水陆交错带的连通不仅引入了陆源有机质，也为底栖无脊椎动物的繁衍提供了更广阔的微生境。这种食物资源多样性和可及性的大幅提升，为鱼类群落提供了拓宽食谱的“机遇窗口”，从而在宏观上表现为更宽的同位素总生态位和核心营养生态位，这与经典的“洪水脉冲”理论部分吻合<sup>[52]</sup>。

而在枯水期（12月），低温是导致初级生产力和多数无脊椎动物丰度下降的主要环境因子<sup>[53]</sup>。沿岸生境裸露，陆源食物资源输入减少，此时，群落营养级的升高可能与鱼类的摄食策略调整有关。例如，部分杂食性鱼类可能转向摄食能量密度更高的动物性食物，同时，水位的降低也可能导致小型鱼类等猎物聚集，从而提高了肉食性鱼类对较高营养级猎物的捕食效率<sup>[54]</sup>。此外，也应注意到基线 $\delta^{15}\text{N}$ 值在不同水文期的变化可能也对此有贡献<sup>[55]</sup>，仍需进一步研究。

### 3.3 不同摄食功能群的适应性策略差异

不同摄食功能群对季节性环境变化的响应策略存在明显差异，这尤其体现在杂食性和肉食性两大主要功能群上。肉食性鱼类在枯水期表现出显著的生态位收缩（TA、SEAc和CR均急剧减小），表明在食物资源受限的水文期，它们的食性反而变得更为专一。枯水期水域面积收缩、小型鱼类等猎物聚集，这可能是一种优化觅食策略的体现：与其广泛搜寻多样性降低的猎物，不如集中捕食特定、相对丰富或易于捕获的猎物<sup>[56]</sup>。

与此相反，杂食性鱼类的核心生态位（SEAc）在枯水期反而有所扩张。这是一种典型的机会主义适应策略，推测当枯水期来临，浮游生物、水生昆虫等资源减少，它们可能会增加附着藻类、软体动物甚至小型饵料鱼类等食物资源的摄食，拓宽食谱以维持能量摄入<sup>[57-58]</sup>。这一发现凸显了杂食性鱼类在维持受扰动生态系统稳定性中的缓冲作用<sup>[59]</sup>。

在枯水期，杂食性与肉食性鱼类在 $\delta^{13}\text{C}$ 轴上表现出部分重叠（图6b）。这可能意味着，在食物匮乏的枯水期，尽管它们的营养级定位不同，但可能利用了某些共同的基础碳源（例如，肉食性鱼类捕食了同样取食附着藻类或碎屑的小鱼），这反映了枯水期食物网内资源利用的一种趋同性压力<sup>[60]</sup>。

### 3.4 研究局限性与保护管理建议

本研究基于一个年度两个季节的数据，分析了江津江段鱼类群落的营养生态位。需要指出的是，年际间的水文波动可能对群落营养动态产生影响，因此更长期的监测有助于验证本研究发现的季节性格局的稳定性。在方法学层面，本研究选用的基线生物（螺类）主要代表底栖食物链，未来研究若能纳入代表浮游食物链的基线生物（如滤食性蚌类），将能更全面地解析食物网结构<sup>[61]</sup>。为进一步提升对碳源解析的精度，未来可考虑引入氨基酸稳定同位素分析（CSIA-AA）等前沿技术<sup>[62]</sup>。

本研究的发现可为该区域的保护管理提供参考。首先，保护管理措施应具有季节性视角。丰水期是鱼类生长发育的关键期，应注重维持生境多样性；枯水期是鱼类面临生存压力的瓶颈期，应加强对深潭等关键越冬和避难所生境的保护。其次，应实施基于功能群的差异化保护。对于生态位相对固定的专食性鱼类，应重点保护其猎物资源；对于适应性强的杂食性鱼类，则应关注其种群动态。最后，本研究的结果显示了不同功能群间复杂的营养关系，这强调了对珍稀特有鱼类的保护，不仅要关注物种本身，更要维护其赖以生存的、结构完整、功能正常的食物网，实施基于生态系统整体观的保护策略。

## 4 结论

基于碳、氮稳定同位素技术，本研究阐明了长江上游珍稀特有鱼类国家级自然保护区江津江段鱼类群落营养结构。群落营养生态位分化，表现为以中低营养级（平均 $\text{TL}=2.37\pm 0.45$ ）为主多层次的营养关系，推测能量多依赖于内源性碳源（ $\delta^{13}\text{C}$ :  $-28.76\text{‰}\sim -19.05\text{‰}$ ）。群落营养生态位呈现显著水文期动态：丰水期生态位宽度较大，反映资源利用多样化；枯水期营养级显著升高且生态位收缩，表明摄食策略趋于集中。不同功能群响应策略各异，杂食性鱼类表现出生态位扩张的适应性，而肉食性鱼类则呈现专一化趋势，体现了群落在水文调控下的营养可塑性。

## 5 参考文献

- [1] Gannes L Z, O'Brien D M, del Rio C M. Stable isotopes in animal ecology: Assumptions, caveats, and a call for more laboratory experiments. *Ecology*, 1997, 78(4): 1271-1276. DOI:10.1890/0012-9658(1997)078[1271:SIHAEA]2.0.CO;2.
- [2] Li ZY, Jin XS, Zhuang ZM *et al.* Applications of stable isotope techniques in aquatic ecological studies. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(11): 3052-3060. [李忠义, 金显仕, 庄志猛等. 稳定同位素技术在水域生态系统研究中的应用. *生态学报*, 2005, 25(11): 3052-3060.]
- [3] Yi XF, Zhang XA. Application of stable isotopic approach in ecology. *Chinese Journal of Ecology*, 2005, (03): 306-314. [易现峰, 张晓爱. 稳定性同位素技术在生态学上的应用. *生态学杂志*, 2005, (03): 306-314.]
- [4] Newsome S D, Martinez del Rio C, Bearhop S *et al.* A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2007, 5(8): 429-

436. DOI:10.1890/060150.1.

- [5] Wang ZX, Wang CL, Lü HM *et al.* The trophic structure of fish assemblages in the Chishui river based on stable isotope analysis. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2025, 49(8): 0825-15. [王梓鑫, 王春伶, 吕海敏等. 基于碳氮稳定同位素技术的赤水河鱼类群落营养结构研究. 水生生物学报, 2025, 49(8): 0825-15.]
- [6] Li B, Wang ZI, Yang JP *et al.* The dynamic and seasonal variation of the fish food webs in the mainstream of Three Gorges Reservoir. *Journal of fisheries of China*, 2013, 37(07): 1015-1022. [李斌, 王志坚, 杨洁萍等. 三峡库区干流鱼类食物网动态及季节性变化. 水产学报, 2013, 37(07): 1015-1022.]
- [7] Li B, Xu DD, Wang ZJ *et al.* Stable isotope ( $^{13}\text{C}$  and  $^{15}\text{N}$ ) analysis of fish food web of the Xiaojiang Bay in Three Gorges Reservoir. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33(20): 6704-6711. [李斌, 徐丹丹, 王志坚等. 三峡库区小江库湾鱼类食物网的稳定 C、N 同位素分析. 生态学报, 2013, 33(20): 6704-6711.]
- [8] Shi F, Chen XJ, Yang Z *et al.* Determination of Fish Trophic Level in Xiaojiang River of Three Gorges Reservoir by Stable Carbon and Nitrogen Isotope Analysis. *Journal of Hydroecology*, 2016, 37(04): 70-77. [史方, 陈小娟, 杨志等. 三峡水库小江流域鱼类营养层次研究. 水生生态学杂志, 2016, 37(04): 70-77.]
- [9] Zhou Z, Huang YB, Wang BL *et al.* The analysis of food web structure in the area in front of the Three Gorges Dam using the stable isotope technology. *Ecological Science*, 2020, 39(5): 82 - 90. [周正, 黄宇波, 王斌梁等. 运用稳定同位素技术分析三峡坝前水域的食物网结构. 生态科学, 2020, 39(5): 82-90.]
- [10] Liao CS, Chen SB, Correa S B *et al.* Impoundment led to spatial trophic segregation of three closely related catfish species in the Three Gorges Reservoir, China. *Marine and Freshwater Research*, 2019, 71(5): 571-582. DOI:10.1071/MF19181.
- [11] 姚鸿伟. 长江干流食物网结构特征及鱼类营养位的研究[学位论文]. 武汉: 华中农业大学, 2023.]
- [12] Deng HT, Ba JW, Duan XB *et al.* The analysis of the trophic levels of the major fish species in the Daning river using stable isotope technology. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2015, 39(05): 893-901. [邓华堂, 巴家文, 段辛斌等. 运用稳定同位素技术分析大宁河主要鱼类营养层级. 水生生物学报, 2015, 39(05): 893-901.]
- [13] 何春. 基于碳、氮稳定同位素的三峡库区长江干流鱼类食物网营养结构研究[学位论文]. 重庆: 西南大学, 2021.
- [14] Tang C, Deng HT, Tian HW *et al.* Interannual variation of the community structure and diversity of rare and endemic fish in the upper reaches of the Yangtze River section from Yibin to Jiangjin. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2024, 31(11): 1273-1290. [唐成, 邓华堂, 田辉伍等. 长江上游宜宾至江津江段珍稀特有鱼类群落结构及多样性年际变化. 中国水产科学, 2024, 31(11): 1273-1290.]
- [15] Yang Z, Tang HY, Wan L *et al.* Inter-annual dynamics of fish community structure in the Jiangjin section of the upper Three Gorges Reservoir. *Chinese Journal of Ecology*, 2014, 33(6): 1565-1572. [杨志, 唐会元, 万力等. 三峡库区上游江津江段鱼类群落结构的年际变化. 生态学杂志, 2014, 33(6): 1565-1572.]
- [16] 丁瑞华. 四川鱼类志. 成都: 四川科学技术出版社, 1994: 276-278.
- [17] 陈宜瑜. 中国动物志·硬骨鱼纲·鲤形目 (中卷). 北京: 科学出版社, 1998: 46-444.
- [18] 乐佩琦. 中国动物志·硬骨鱼纲·鲤形目 (下卷). 北京: 科学出版社, 2000: 399-427.
- [19] Malek AJ, Collie J S, Taylor D L. Trophic structure of a coastal fish community determined with diet and stable isotope analyses. *Journal of Fish Biology*, 2016, 89(3): 1513-1536. DOI: 10.1111/jfb.13059.
- [20] Passi S, Cataudella S, Di Marco P *et al.* Fatty acid composition and antioxidant levels in muscle tissue of different Mediterranean marine species of fish and shellfish. *Journal of agricultural and food chemistry*, 2002, 50(25): 7314-7322. DOI: 10.1021/jf020451y.
- [21] Visentainer JV, Noffs MDA, de Oliveira Carvalho P *et al.* Lipid content and fatty acid composition of 15 marine fish species from the southeast coast of Brazil. *Journal of the American Oil Chemists' Society*, 2007, 84(6): 543-547. DOI: 10.1007/s11746-007-1070-4.
- [22] Kim SL, Casper DR, Galván-Magaña F *et al.* Carbon and nitrogen discrimination factors for elasmobranch soft tissues based on a long-term controlled feeding study. *Environmental Biology of Fishes*, 2012, 95: 37-52. DOI: 10.1007/s10641-011-9919-7.
- [23] Xu J, Wang YY, Wang K *et al.* Protocols for sample collection, pretreatment and preservation of aquatic organisms in stable isotope ecology. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2020, 44(05): 989-997. [徐军, 王玉玉, 王康等. 水域生态学中生物稳定同位素样品采集、处理与保存. 水生生物学报, 2020, 44(5): 989-997.]
- [24] Post DM. The long and short of food-chain length. *Trends in Ecology and Evolution*, 2002, 17(6): 269-277. DOI: 10.1016/S0169-5347(02)02455-2.

- [25] Vander Zanden MJ, Rasmussen JB. Primary consumer  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  and the trophic position of aquatic consumers. *Ecology*, 1999, 80(4): 1395-1404. DOI:10.1890/0012-9658(1999)080[1395:PCCANA]2.0.CO;2.
- [26] Post DM, Pace ML, Hairston JrNG. Ecosystem size determines food-chain length in lakes. *Nature*, 2000, 405(6790): 1047-1049. DOI: 10.1038/35016565.
- [27] Abrantes KG, Barnett A, Bouillon S. Stable isotope-based community metrics as a tool to identify patterns in food web structure in east African estuaries. *Functional Ecology*, 2014, 28(2): 270-282. DOI: 10.1111/1365-2435.12155
- [28] Fry B. Using stable isotopes to monitor watershed influences on aquatic trophodynamics. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1999, 56(11): 2167-2171. DOI: 10.1139/f99-152.
- [29] Mendoza-Carranza M, Hoenighaus DJ, Garcia AM *et al.* Aquatic food webs in mangrove and seagrass habitats of Centla Wetland, a Biosphere Reserve in Southeastern Mexico. *Neotropical Ichthyology*, 2010, 8(1): 171-178. DOI: 10.1590/S1679-62252010000100020.
- [30] Riccialdelli L, Newsome SD, Fogel ML *et al.* Trophic interactions and food web structure of a subantarctic marine food web in the Beagle Channel: Bahía Lapataia, Argentina. *Polar Biology*, 2017, 40(4): 807-821. DOI: 10.1007/s00300-016-2007-x.
- [31] Vander Zanden MJ, Fetzer WW. Global patterns of aquatic food chain length. *Oikos*, 2007, 116(8): 1378-1388. DOI: 10.1111/j.0030-1299.2007.16036.x.
- [32] 郭延蜀, 孙治宇, 何兴恒等. 四川鱼类原色图志 (上册). 北京: 科学出版社, 2021: 95-210.
- [33] 郭延蜀, 孙治宇, 何兴恒等. 四川鱼类原色图志 (下册). 北京: 科学出版社, 2021: 293-354.
- [34] Layman CA, Arrington DA, Montaña CG *et al.* Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure?. *Ecology*, 2007, 88(1): 42-48. DOI: 10.1890/0012-9658(2007)88[42:csirpf]2.0.co;2.
- [35] Jackson A L, Inger R, Parnell A C *et al.* Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER-Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology*, 2011, 80(3): 595-602. DOI: 10.1111/j.1365-2656.2011.01806.x.
- [36] Qin Q, Zhang F, Liu F *et al.* Food Web Structure and Trophic Interactions Revealed by Stable Isotope Analysis in the Midstream of the Chishui River, a Tributary of the Yangtze River, China. *Water*, 2021; 13(2): 195. DOI: 10.3390/w13020195.
- [37] Ba JW, Deng HT, Duan XB *et al.* Trophic Level Analysis on Main Fish Species in the Middle Reaches of Yangtze River by  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  Analysis. *Chinese Journal of Zoology*, 2015, 50(04): 537-546. [巴家文, 邓华堂, 段辛斌等. 应用稳定性同位素( $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ )技术研究长江中游干流主要鱼类的营养级. *动物学杂志*, 2015, 50(04): 537-546.]
- [38] Xiong F, Liu YH, Duan XB *et al.* Community structure of fish and resources utilization in Jiangjin section of the upper Yangtze River. *Journal of Anhui University ( Natural Science Edition)*, 2014, 38(03): 94-102. [熊飞,刘红艳,段辛斌等. 长江上游江津江段鱼类群落结构及资源利用. *安徽大学学报(自然科学版)*, 2014, 38(03): 94-102.]
- [39] Zhang H, Wang YY, Xu J. Influence of Seasonal Water Level Fluctuations on Food Web Structure of a Large Floodplain Lake in China. *Sustainability*, 2023, 15(13): 10724. DOI: 10.3390/su151310724.
- [40] Que YF, Xie JY, Xu J *et al.* Ecological Influences of Water-Level Fluctuation on Food Web Network. *Water*, 2021, 13(17): 2371. DOI: 10.3390/w13172371.
- [41] Pingram MA, Collier KJ, Hamilton DP *et al.* Carbon Sources Supporting Large River Food Webs: A Review of Ecological Theories and Evidence from Stable Isotopes. *Freshwater Reviews*, 2012, 5(2): 85-103. DOI: 10.1608/FRJ-5.2.476.
- [42] Luo S, Wang ZX, Zhang SY *et al.* Formation of Adaptive Trophic Niches of Euryphagous Fish Species in Response to Off-Seasonal Water Level Regulation in Hongze Lake. *Animals*, 2024, 15(1): 59. DOI: 10.3390/ani15010059.
- [43] Liao CS, Wang JC, Correa SB *et al.* Artificial water level fluctuation modulates trophic niches of benthic fish assemblages in one of the world's largest reservoirs. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2023, 80(12): 1921-1934. DOI: 10.1139/cjfas-2023-0114.
- [44] 刘春池. 黑尾近红鲌生物学、种群动态和遗传多样性研究[学位论文]. 武汉: 中国科学院水生生物研究所, 2013.
- [45] Kendall C, Silva SR, Kelly VJ. Carbon and nitrogen isotopic compositions of particulate organic matter in four large river systems across the United States. *Hydrological Processes*, 2001, 15(7): 1301-1346. DOI:10.1002/hyp.216.
- [46] Finlay, JC. Stable-carbon-isotope ratios of river biota: implications for energy flow in lotic food webs. *Ecology*, 2001, 82(4): 1052-1064. DOI:10.1890/0012-9658(2001)082[1052:SCIROR]2.0.CO;2.
- [47] Zhang FB, Liu F, Qin Q *et al.* Diet composition and trophic guild structure of fish assemblage in headwaters of the Chishui River, a tributary of the upper Yangtze River, China. *Environmental Biology of Fishes*, 2018, 101: 1235-1248. DOI: 10.1007/s10641-018-0771-x.

- [48] 邓华堂. 三峡库区大宁河鱼类食物网的结构及能量流动研究[学位论文]. 重庆: 西南大学, 2015.
- [49] Wantzen K, de Arruda Machado F, Voss M *et al.* Seasonal isotopic shifts in fish of the Pantanal wetland, Brazil. *Aquatic Sciences*, 2002, 64, 239 - 251. DOI: 10.1007/PL00013196.
- [50] Junk WJ, da Cunha CN, Wantzen KM *et al.* Biodiversity and its conservation in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil. *Aquatic Sciences*, 2006, 68, 278 - 309. DOI: 10.1007/s00027-006-0851-4.
- [51] Roach KA, Winemiller KO, Layman CA *et al.* Consistent trophic patterns among fishes in lagoon and channel habitats of a tropical floodplain river: evidence from stable isotopes. *Acta Oecologia*, 2009, 35(4): 513-522. DOI: 10.1016/j.actao.2009.03.007.
- [52] Bayley PB. The flood pulse advantage and the restoration of river-floodplain systems. *Regulated Rivers: Research & Management*, 1991, 6(2): 75 - 86. DOI: 10.1002/rrr.3450060203.
- [53] Li YH, Ge G, Wang ML *et al.* Characteristics of primary productivity of Lake Poyang in wet and dry seasons and the correlations with environmental factors using the Vertically Generalized Production Model. *Journal of Lake Sciences*, 2016, 28(3): 575-582. [李艳红, 葛刚, 王茂林等. 垂直归纳模型下鄱阳湖丰、枯水期初级生产力特征及与环境因子相关性分析. 湖泊科学, 2016, 28(3): 575-582.]
- [54] Kreiling AK, O’Gorman EJ, Pálsson S *et al.* Seasonal variation in the invertebrate community and diet of a top fish predator in a thermally stable spring. *Hydrobiologia*, 2021, 848(3): 531-545. DOI: 10.1007/s10750-020-04409-5.
- [55] 王玉玉. 应用稳定同位素技术研究鄱阳湖食物网结构与功能[学位论文]. 北京: 中国科学院地理科学与资源研究所, 2011.
- [56] Bolnick DI, Svanbäck R, Fordyce JA *et al.* The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *The American Naturalist*, 2003, 161(1): 1-28. DOI: 10.1086/343878.
- [57] Sánchez-Hernández J, Amundsen P. Ecosystem type shapes trophic position and omnivory in fishes. *Fish and Fisheries*, 2018, 19(6): 1003-1015. DOI: 10.1111/faf.12308.
- [58] 马吉顺. 季节性水位波动对鄱阳湖食物网结构的影响研究[学位论文]. 武汉: 华中农业大学, 2024.
- [59] Mei XY, Razlutskiy V, Rudstam Lars G *et al.* Effects of omnivorous fish on benthic-pelagic habitats coupling in shallow aquatic ecosystems: A minireview. *Journal of Lake Sciences*, 2021, 33(3): 667-674. [梅雪英, Razlutskiy Vladimir, Rudstam Lars G 等. 杂食性鱼类对浅水水体底栖—浮游生境耦合作用的影响: 微综述. 湖泊科学, 2021, 33(3): 667 - 674.]
- [60] Layman CA, Quattrochi JP, Peyer CM *et al.* Niche width collapse in a resilient top predator following ecosystem fragmentation. *Ecology Letters*, 2007, 10(10): 937 - 944. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2007.01087.x.
- [61] Post DM. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology*, 2002, 83(3): 703 - 718. DOI: 10.1890/0012-9658(2002)083[0703:USITET]2.0.CO;2.
- [62] Bowes RE, Thorp JH. Consequences of employing amino acid vs. bulk-tissue, stable isotope analysis: a laboratory trophic position experiment. *Ecosphere*, 2015, 6(1): 1-12. DOI: 10.1890/ES14-00423.1.