

水位波动背景下洪泽湖 6 种底层鱼类的营养生态位特征¹

罗思¹, 周尚荣¹, 周俊杰¹, 金诗语^{1**}, 屈霄^{2,3,4}, 葛超¹, 石智宁², 王泽鑫¹, 张振¹,
FAMUREW A Janet A¹

(1: 淮阴工学院生命科学与食品工程学院, 淮安 223003)

(2: 中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072)

(3: 海南大学海洋生物与水产学学院, 海口 570228)

(4: 海南省热带水生生物技术重点实验室, 海口 570228)

摘要: 为探究水位波动背景下调蓄湖泊鱼类的营养生态位特征, 本研究以洪泽湖为研究区域, 通过碳、氮稳定同位素技术, 分析了鲤(*Cyprinus carpio*)、光泽黄颡鱼(*Pelteobagrus nitidus*)、花鲢(*Hemibarbus maculatus*)、黄颡鱼(*Pelteobagrus fulvidraco*)、蛇鮈(*Saurogobio dabryi*)和似刺鲃(*Paracanthobrama guichenoti*) 6 种常见底层鱼类在低水位期(7月)和高水位期(11月)的营养级、营养生态位宽度、生态位重叠和主要食物来源。研究发现, 6 种底层鱼类的营养级均值介于 2.43~3.65 之间, 处于中营养级水平, 但 $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ 二维空间分布、营养级及资源利用特征在不同水位期和物种间存在显著差异。6 种底层鱼类在两个水位期呈现差异化的营养生态位特征。其中, 蛇鮈和似刺鲃的营养生态位在高水位期大幅扩张, 呈现营养扩散; 光泽黄颡鱼和黄颡鱼的营养生态位在高水位期整体缩减, 呈现营养压缩; 而花鲢在两个水位期的营养生态位相对稳定, 呈现营养位移。生态位重叠分析显示, 低水位期底层鱼类的生态位重叠高度不对称, 潜在种间竞争较强; 而在高水位期, 生态位重叠趋于对称, 竞争压力有所缓解。这些研究结果表明, 水位波动通过改变生境条件与食物资源格局, 显著影响了洪泽湖底层鱼类的营养生态位结构及其种间关系。本研究为认识调蓄湖泊水位波动背景下鱼类资源利用与共存机制提供了重要依据, 并可为水位调控下湖泊鱼类资源保护提供科学参考。

关键词: 水位波动; 浅水湖泊; 底层鱼类; 营养生态位; 稳定性同位素分析

Trophic niche characteristics of six benthic fish species in Hongze Lake under water level fluctuations

LUO Si¹, ZHOU Shang-Rong¹, ZHOU Jun-Jie¹, JIN Shi-Yu¹, QU Xiao^{2,3,4}, GE Chao¹, SHI Zhining², Wang Zexin¹,
ZHANG Zhen¹, FAMUREWA Janet A¹

(1: School of Life Science and Food Engineering, Huaiyin Institute of Technology, Huai'an 223003, P.R.China)

(2: Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072, P.R.China)

(3: School of Marine Biology and Fisheries, Hainan University, Haikou 570228, P.R.China)

(4: Hainan Provincial Key Laboratory of Tropical Aquatic Biotechnology, Haikou, Hainan 570228, P.R.China)

Abstract: Abstract: To investigate the trophic niche characteristics of fish in regulated lakes under water level fluctuations, Hongze Lake was selected as the study area. Carbon and nitrogen stable isotope techniques were employed to analyze the trophic levels, trophic niche widths, niche overlap, and major food sources of six common benthic fish species—*Cyprinus carpio*, *Pelteobagrus nitidus*, *Hemibarbus maculatus*, *Pelteobagrus fulvidraco*, *Saurogobio dabryi*, and *Paracanthobrama guichenoti*—during the low-water period (July) and the high-water period (November). The results indicated that the average trophic levels of all six benthic fish species ranged from 2.43 to 3.65, classifying them as mid-trophic level organisms. However, significant interspecific and inter-period (between water-level periods) differences were observed in their $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ spatial distributions, trophic levels, and resource use patterns. Distinct trophic niche characteristics were exhibited by the six fish species across the two periods. Specifically, the trophic niches of *S. dabryi* and *P. guichenoti* expanded significantly during the high-water period, indicating trophic niche expansion; the trophic niches of *P. nitidus* and *P. fulvidraco* contracted overall, showing trophic niche compression; whereas *H. maculatus* maintained relatively stable trophic niche widths between the two periods but displayed trophic niche shifts. Niche overlap analysis revealed that trophic niche overlap among benthic fishes was highly asymmetric during the low-water period, implying stronger potential

¹ 2025-12-24 收稿; 2026-01-17 收修改稿。

国家自然科学基金(52100218; 32201439)、江苏省农业自主创新项目(CX(23)3130)、江苏省“双创博士”计划((2020)31032号)、2025年江苏省研究生实践创新计划项目(SJCX25_2175)联合资助。

**通讯作者: E-mail: shiyujin@hyit.edu.cn

interspecific competition, while niche overlap became more symmetric during the high-water period, indicating a reduction in competitive pressure. These findings suggest that water level fluctuations, by altering habitat conditions and food resource patterns, exert a significant impact on the trophic niche structure and interspecific relationships of benthic fishes in Lake Hongze. This study provides valuable insights into fish resource use and coexistence mechanisms under water level fluctuations, and offers scientific guidance for the conservation of fish resources in regulated lakes.

Keywords: Water level fluctuations; shallow lakes; benthic fish; trophic niche; stable isotope analysis

水位波动是浅水湖泊生态系统结构与功能变化的核心驱动因子之一^[1, 2], 对于维持湖泊生态系统的动态平衡至关重要^[3]。然而, 为了满足防洪、供水、灌溉和航运等需求, 许多浅水湖泊的水位受到了严格调控^[4], 导致其年内水位涨落幅度、持续时间及发生时序等发生改变, 湖泊生境格局与生态过程也随之改变。洪泽湖作为我国第四大淡水湖泊, 承担着淮河水系防洪调蓄和南水北调东线输水的重要功能。自 20 世纪 50 年代开始实施水位管理以来, 特别是南水北调东线工程建成通水后, 其水位波动呈现出明确的调蓄特征^[5, 6]。尽管如此, 关于水位波动背景下洪泽湖鱼类营养生态位格局的研究仍相对缺乏。

水位波动能够通过调节可利用的摄食生境^[7, 8]和饵料资源的组成与丰度^[9], 影响鱼类的营养结构和营养生态位特征。在洪泛平原生态系统中, 杂食性鱼类在高水位期倾向于营养生态位扩大和生态位重叠增加^[10]^[9], 而在低水位期表现为摄食多样性下降和生态位重叠降低^[11], 与资源竞争理论 (Resources Competition Theory) 的预期相符^[12-14]。肉食性鱼类在不同水位期的营养生态位特征则与最优摄食理论 (Optimal Foraging Theory) 较为相符^[15, 16]。不过, 鱼类对水位波动的摄食响应并不完全符合上述理论预测。Correa & Winemiller^[17]发现, 亚马逊流域以水果为食的鱼类在高水位期间的营养生态位特征符合最优摄食理论的预测, 但在水位下降后营养生态位并未呈现一致的扩张或收缩。Azevedo 等^[18]则发现, 2 种肉食性鱼类在低水位期呈现明显的生态位扩展, 但在各个水位期均未重叠。可见, 鱼类对水位波动的摄食响应模式具有显著的多样性, 其营养生态位特征可能因物种功能类型、资源可利用性及生境条件而异。

鲤 (*Cyprinus carpio*)、花鲢 (*Hemibarbus maculatus*)、蛇鮈 (*Saurogobio dabryi*)、似刺鲃 (*Paracanthobrama guichenoti*)、黄颡鱼 (*Pelteobagrus fulvidraco*)、光泽黄颡鱼 (*Pelteobagrus nitidus*) 是洪泽湖较为常见的底层鱼类^[19]。其中, 鲤、花鲢、蛇鮈和似刺鲃是典型的杂食性鱼类, 而黄颡鱼和光泽黄颡鱼是肉食性鱼类。食性分析结果显示, 6 种底层鱼类的食物组成存在不同程度的重叠^[20-25], 彼此之间可能存在复杂的种间竞争关系。在当前水位波动背景下, 洪泽湖低水位期虽然温度高、生产力高、饵料资源可能被浓缩, 但水域面积和空间大幅缩减、水体交换频繁^[26, 27]; 而高水位期栖息空间虽然大幅增加, 但冬季温度低、生产力较低、饵料资源可能因调蓄而被稀释。不同食性类型的底层鱼类可能在这种水位波动背景下呈现不同的营养生态位特征。

基于此, 本研究利用稳定同位素技术, 分析了洪泽湖 6 种底层鱼类在低水位期与高水位期的营养级、营养生态位宽度与生态位重叠特征, 以及主要食物的碳源贡献, 旨在揭示水位波动背景下底层鱼类的营养生态位特征及其差异化响应模式, 为浅水湖泊鱼类资源保护与水位调控提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域与采样时间

根据洪泽湖的形态特征与水体交换情况, 本研究将洪泽湖划分为东、南、西、北 4 个湖区, 每个湖区设置 3 个采样点, 共计 12 个采样点 (图 1)。根据洪泽湖的年内水位波动特征, 于 2023 年 7 月 (蒋坝水位: 12.50 m; 水深: 1.91~2.23 m) 和 2023 年 11 月 (蒋坝水位: 13.50 m; 水深: 2.82~3.35 m) 开展了 2 次同位素样本采集。

1.2 样本采集与测定

在征得洪泽湖渔业管理委员会办公室的批准与许可下, 采用拖网 (网口宽: 13.0 m; 网口高: 2.8 m; 网长: 17 m; 网目: 1.5 cm)、地笼 (长: 10 m; 宽: 30 cm; 高 20 cm; 网目: 0.3 cm)、三层 3 指刺网 (长: 36 m; 高: 1.5 m; 内网网目: 6 cm) 和三层 5 指沉网 (长: 100 m; 高: 2 m; 内网网目: 10 cm), 在拟定采样点位开展鱼类样本采集。鱼类样本捕获离水后立即测量体长 (精确度 ± 1 mm) 和体重 (精确度 ± 0.01 g)。然后, 从鱼体背部取 2~3 g 白肌, 用去离子水冲洗后装入提前用 10% 盐酸预处理且反复清洗过后的样品管 (5 mL) 中。在采集目标鱼类肌肉样本的同时, 参照徐军等^[28]的采样方法, 在四个湖区采集悬浮颗粒有机物 (Particulate organic matter, POM)、浮游动物、沉水植物、沉积物有机质 (Sedimentary organic matter, SOM)、底栖动物、螺类、虾类、小型鱼类等食物资源的稳定性同位素样本。将各采样点位的表、底层 1 L 混合水样, 经 250 μ m 的浮游生物网过滤, 然后用 450 $^{\circ}$ C 烘烤 4 h 的 Whatman GF/F 玻璃纤维膜和真空抽滤泵抽滤, 以获取 POM 样品。沉水植物主要包括菹草 (*Potamogeton crispus*)、伊乐藻 (*Elodea nuttallii*)、狐尾藻 (*Myriophyllum spicatum*)、和金鱼藻 (*Ceratophyllum demersum*)。SOM 样品采用彼德森采泥器抓取表层底泥, 经 500 目筛网过滤所得。底栖动物用彼德森采泥器采集表层底泥, 经分样筛原位手动分拣, 用去离子

水清洗并暂养 4 h 后分类装入样品管 (5 mL) 中；另一方面采用耙子从湖底耙取河蚬 (*Corbicula fluminea*) 和褶纹冠蚌 (*Cristaria plicata*) 等贝类，取其腹足肌肉作为同位素样本。螺类、虾类、小型鱼类均从采样点投放的地笼渔获物中分拣。其中，螺类为铜锈环棱螺 (*Bellamya aeruginosa*)，取其腹足作为稳定性同位素样本；虾类则包括秀丽白虾 (*Exopalaemon modestus*) 和日本沼虾 (*Macrobrachium nipponense*)，取其尾部肌肉作为稳定性同位素样本；小型鱼类主要包括子陵吻虾虎鱼 (*Rhinogobius giurinus*)、棒花鱼 (*Abbottina rivularis*)、兴凯鲮 (*Acheilognathus chankaensis*) 等，取其背部白肌作为稳定性同位素样本。所有样本采集后均置于 -20℃ 冰箱暂存，然后带回实验室在 60℃ 下烘干 48 h 至恒重，取出后密封保存在 -20℃ 冰箱中备用。

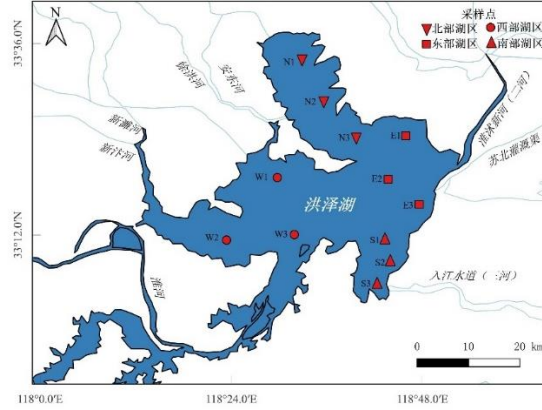


图 1 洪泽湖及采样点分布图
Fig. 1 Sketch map of Hongze Lake and the distribution of sampling sites

检测分析时，使用高通量组织研磨仪 (Bionoon-48F, Bionoon, 中国上海) 将烘干的同位素样本研磨成细粉。随后，称取 300–500 μg 处理后的样品，装入 4 mm×6 mm 锡杯并包埋。对于玻璃纤维滤膜过滤所得样本，则先将滤膜上的样品小心刮取下来，再进行研磨和包埋。将包埋好的锡杯送入 Delta V Advantage 同位素质谱仪 (Thermo Fisher Scientific, Germany) 进行碳氮稳定同位素测定，为保证仪器稳定和结果的准确性，使用国际标准物质为 IAEA-USGS40 和 IAEA-USGS41 对每批次样品进行校正。所有稳定同位素样本均在中国科学院水生生物研究所分析测试中心完成检测分析。 $\delta^{15}\text{N}$ (‰) 和 $\delta^{13}\text{C}$ (‰) 计算公式如下：

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

式中， X 代表 ^{13}C 或 ^{15}N ； R_{sample} 为样本的同位素比值； R_{standard} 为标准物质的同位素比值， $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 标准分别为美洲拟箭石 (Vienna Pee Dee Belemnite) 和 N_2 。

1.3 营养级计算

使用 R 语言 tRophicPosition 分析包^[29]对 6 种底栖性鱼类的营养级 (Trophic position, TP) 进行贝叶斯估计。模型同时考虑个体变异性、营养级分馏因子 (Trophic Discrimination Factors, TDF)、基线值和消费者的采样误差，从而得到 TP 的后验分布。其中，消费者、基线以及 TDF 的稳定性同位素值均被建模为随机变量，其均值设定先验正态分布，标准差则设定先验均匀分布。最终，各鱼类的营养级通过以下两个公式进行建模计算。本研究采用双基线模型进行 TP 估算^[30]，计算公式如下：

$$\delta^{13}\text{C}_c = \delta^{13}\text{C}_{b1}\alpha + \delta^{13}\text{C}_{b2}(1 - \alpha) \quad (2)$$

$$\delta^{15}\text{N}_c = \Delta N(TP + \lambda) + \alpha(\delta^{15}\text{N}_{b1} + \delta^{15}\text{N}_{b2}) - \delta^{15}\text{N}_{b2} \quad (3)$$

其中， $\delta^{15}\text{N}_c$ 、 $\delta^{13}\text{C}_c$ 代表消费者的 $\delta^{15}\text{N}$ 和 $\delta^{13}\text{C}$ ， $\delta^{15}\text{N}_{b1}$ 、 $\delta^{15}\text{N}_{b2}$ 、 $\delta^{13}\text{C}_{b1}$ 、 $\delta^{13}\text{C}_{b2}$ 分别代表基线 1 和基线 2 的 $\delta^{15}\text{N}$ 和 $\delta^{13}\text{C}$ ， α 代表消费者从基线 1 获取的氮的比例^[31]：

$$\alpha = \frac{\left[(\delta^{13}\text{C}_{b2} - \frac{\delta^{13}\text{C}_c + \Delta C}{TP - \lambda}) \right]}{\delta^{13}\text{C}_{b2} + \delta^{13}\text{C}_{b1}} \quad (4)$$

1.4 营养生态位及其重叠分析

为了稳健地评估物种核心营养生态位，采用 SIBER 包计算了校正后的标准椭圆面积 (Standard Ellipse Area corrected, SEAc) 和贝叶斯标准椭圆面积 (Standard Ellipse Area of Bayesian estimation, SEAb)^[31]。其中，SEAc 对小样本情况下标准椭圆面积的偏差进行校正，以获得更稳健的核心位域估计，以便于不同物种间的比较；SEAb 是使用马尔可夫链蒙特卡罗 (MCMC) 模拟估算贝叶斯标准椭圆面积，提供核心生态位的估计值及其不确定性，可用于物种间的统计比较。

为量化物种间生态位重叠及其不确定性,使用 nicheROVER 包^[32],在假设物种稳定性同位素数据服从多元正态分布的前提下,通过后验抽样估计每个物种生态位的均值向量和协方差矩阵,并计算物种对之间的概率性生态位重叠,以此从核心生态位宽度和物种间生态位重叠 2 个层面对洪泽湖 6 种底层鱼类的营养生态位特征进行全面、可靠的量化评估。

1.5 食源贡献分析

根据 6 种底层鱼类的食性,选取 POM、SOM、水生植物、浮游动物、摇蚊幼虫、水丝蚓、螺类、河蚬、蚌类、钩虾、虾类、小型鱼类等 12 种食物资源作为潜在食物来源。使用 R 语言 SIAR 分析包构建贝叶斯混合模型^[33],估算 12 种潜在食物资源对 6 种底层鱼类的食物贡献比例,其中 $\delta^{15}\text{N}$ 的营养富集度设为 3.4‰, $\delta^{13}\text{C}$ 营养富集度设为 0.4‰。

1.6 统计分析

本研究采用置换多元方差分析 (Permutation Multivariate Analysis of Variance, PERMANOVA) 检验不同水位期和物种在 $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ 二维空间的整体差异,同时对 6 种底层鱼类的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 单变量和体长体重数据分别进行 Kruskal-Wallis 检验,在此基础上进行 Mann-Whitney U 多重比较。所有数据分析与可视化均在 R 4.5.0 完成,显著性水平设定为 0.05。

2 结果

2.1 碳氮稳定同位素比值

本研究共检测分析了 144 尾目标鱼类的碳氮稳定性同位素比值,低水位期和高水位期各 72 尾(表 1)。同一鱼类的体长和体重在两个水位期之间不存在显著性差异 ($P > 0.05$)。PERMANOVA 分析结果显示,6 种底层鱼类的 $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ 二维空间在水位期之间和种间均存在显著差异 ($P < 0.05$),且交互作用显著 ($P = 0.003$)。其中,鲤与似刺鳊 ($P_{\text{adj}} = 0.015$)、花鲢与似刺鳊 ($P_{\text{adj}} = 0.015$)、黄颡鱼与似刺鳊 ($P_{\text{adj}} = 0.015$) 的 $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ 二维空间差异显著。在低水位期,花鲢的 $\delta^{13}\text{C}$ 值显著高于鲤、光泽黄颡鱼、黄颡鱼和似刺鳊 ($P < 0.05$),但与蛇鳊差异不显著 ($P = 0.2413$);鲤的 $\delta^{13}\text{C}$ 值仅与光泽黄颡鱼不显著 ($P = 0.7223$),显著低于其他鱼类 ($P < 0.05$);花鲢的 $\delta^{15}\text{N}$ 值显著低于鲤、光泽黄颡鱼、蛇鳊和似刺鳊 ($P < 0.05$),与黄颡鱼无显著差异 ($P = 0.3158$)。在高水位期,鲤的 $\delta^{13}\text{C}$ 值显著高于光泽黄颡鱼、黄颡鱼、蛇鳊和似刺鳊 ($P < 0.05$),与花鲢差异不显著 ($P = 0.1654$);光泽黄颡鱼 $\delta^{13}\text{C}$ 值最低,仅与黄颡鱼、蛇鳊和似刺鳊不显著 ($P > 0.05$);鲤的 $\delta^{15}\text{N}$ 值与花鲢无显著性差异 ($P = 0.2829$),但与其他 4 种底层鱼类均存在显著性差异 ($P < 0.05$)。

表 1 洪泽湖 6 种底层鱼类的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值及其营养级

Tab. 1 $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values and trophic positions of six benthic fish species in Hongze Lake

水位期	物种	样本量	平均体长 mm	平均体重 g	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	营养级
低水位期 (7月)	鲤	10	307.00	799.08	-26.34±0.28 ^c	16.73±0.26 ^a	3.23±0.24 ^b
	光泽黄颡鱼	12	135.50	34.80	-26.10±0.80 ^{bc}	17.63±3.11 ^a	3.65±0.45 ^b
	花鲢	14	162.00	83.80	-25.00±0.48 ^a	14.67±1.05 ^b	2.61±0.23 ^a
	黄颡鱼	12	147.44	59.17	-25.73±0.58 ^b	15.55±2.17 ^{ab}	2.94±0.43 ^{ab}
	蛇鳊	14	146.00	30.22	-25.47±0.61 ^{ab}	16.70±0.60 ^a	3.21±0.24 ^b
	似刺鳊	10	198.00	256.00	-25.72±0.38 ^b	17.28±0.50 ^a	3.40±0.26 ^b
高水位期 (11月)	鲤	16	355.57	1193.03	-25.53±1.04 ^a	15.04±1.45 ^c	2.43±0.15 ^a
	光泽黄颡鱼	12	121.00	26.25	-27.21±0.99 ^c	16.57±1.61 ^b	2.92±0.19 ^b
	花鲢	10	175.60	106.88	-26.14±0.75 ^{ab}	17.47±0.65 ^{bc}	3.15±0.16 ^b
	黄颡鱼	10	144.33	58.22	-26.50±0.99 ^{bc}	16.57±0.84 ^b	2.89±0.14 ^b
	蛇鳊	12	140.43	30.43	-26.89±0.85 ^{bc}	16.83±0.84 ^b	2.97±0.14 ^b
	似刺鳊	12	190.50	193.97	-26.72±1.77 ^{bc}	17.71±0.96 ^a	3.22±0.14 ^b

2.2 营养级

洪泽湖 6 种底层鱼类均占据中营养级位置(表 1),但物种之间存在显著差异 ($P < 0.05$)。在低水位期,6 种底层鱼类的营养级均值介于 2.61~3.65 之间,其中花鲢的营养级最低,显著性低于鲤、光泽黄颡鱼、蛇鳊和似刺鳊 ($P < 0.05$),但与黄颡鱼差异不显著 ($P > 0.05$);在高水位期,6 种底层鱼类的营养级均值介于 2.43~3.22 之间,其中鲤的营养级显著低于所有鱼类 ($P < 0.05$)。除了黄颡鱼在两个水位期的营养级变化并不明显外,鲤、光泽黄颡鱼、蛇鳊和似刺鳊在高水位期的营养级均值相对于低水位期分别下降了 0.80、0.73、0.24、0.18,而花鲢的营养级均值则在高水位期上升了 0.54,呈现与其他物种相反的趋势。

2.3 营养生态位宽度

洪泽湖 6 种底层鱼类在两个水位期呈现不同的营养生态位格局 (图 2)。在低水位期, 洪泽湖 6 种底层鱼类 $\delta^{15}\text{N}$ 变幅较大、 $\delta^{13}\text{C}$ 变幅较小; 而在高水位期, 洪泽湖 6 种底层鱼类 $\delta^{13}\text{C}$ 变幅较大、 $\delta^{15}\text{N}$ 变幅较小。在低水位期, 光泽黄颡鱼的 SEAc 和 SEAb 值最大, 鲤的 SEAc 和 SEAb 值最小; 而在高水位期, 似刺鳊鮰的 SEAc 和 SEAb 值最大, 花鲢的 SEAc 和 SEAb 值最小 (图 3)。相比之下, 鲤、蛇鮰和似刺鳊鮰的营养生态位在高水位期大幅扩张, 营养生态位宽度高于低水位期; 光泽黄颡鱼和黄颡鱼的营养生态位在高水位期整体收缩, 营养生态位宽度低于低水位期; 而花鲢在两个水位期的营养生态位整体相对稳定。相对而言, 光泽黄颡鱼在两个水位期均具有较大的 SEAc 和 SEAb 值。

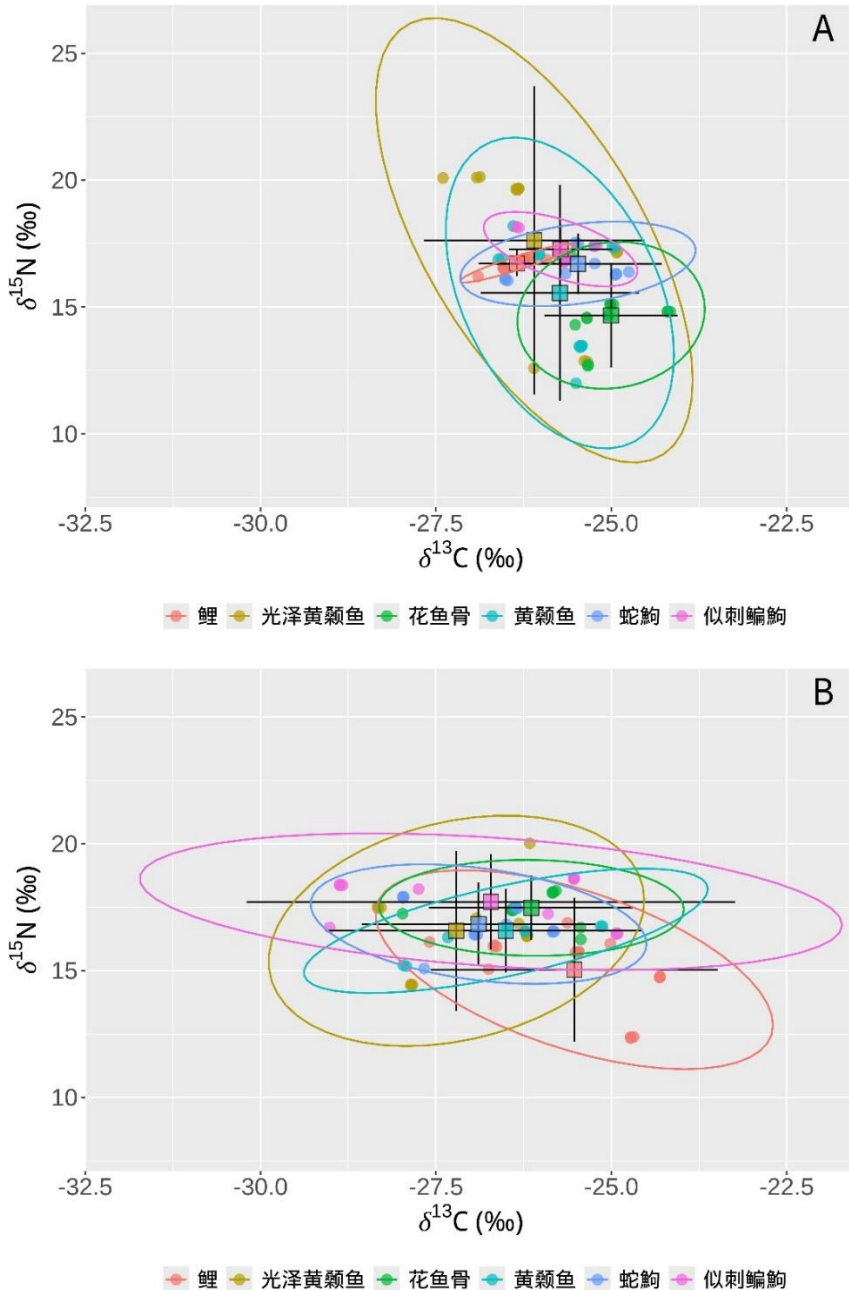


图 2 洪泽湖 6 种底层鱼类在低水位期 (A) 和高水位期 (B) 的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 及其校正的标准椭圆面积 (SEAc, $\%^{2}$)
 Fig. 2 Individual $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values with the corresponding standard ellipse area corrected (SEAc, $\%^{2}$)
 for six benthic fish species in Hongze Lake during low-water period (A) and high-water period (B)

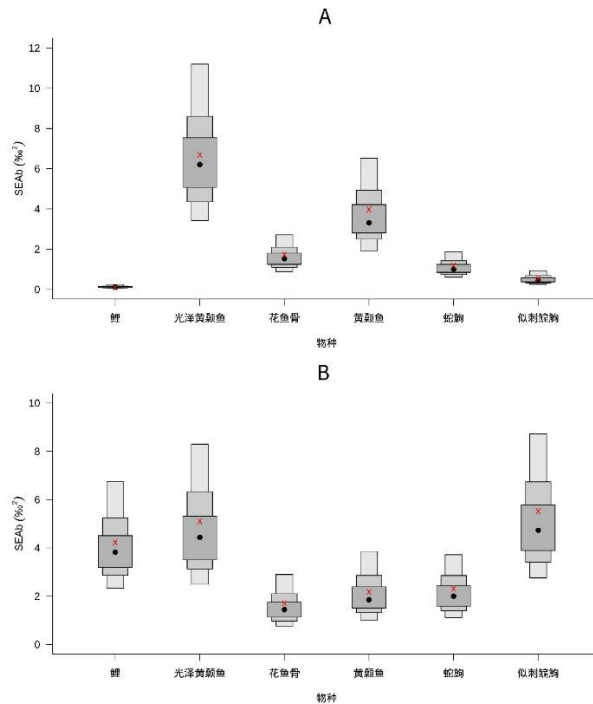


图3 洪泽湖6种底层鱼类(鲤、光泽黄颡鱼、花鲢、黄颡鱼、蛇鮈和似刺鲃)在低水位期(A)和高水位期(B)的贝叶斯标准椭圆面积(SEAb)的后验分布及其50%、75%和95%可信区间(红色叉号表示小样本修正的标准椭圆面积(SEAc),黑色圆点表示SEAb的众数)

Fig.3 The posterior distribution of the Bayesian-based Standard Ellipse Areas (SEAb) with 50%, 75%, and 95% credibility intervals for the six benthic fish species (*Cyprinus carpio*, *Pelteobagrus nitidus*, *Hemibarbus maculatus*, *Pelteobagrus fulvidraco*, *Saurogobio dabryi*, and *Paracanthobrama guichenoti*) in Hongze Lake during low-water periods and high-water periods. Crosses in red represent the area of the standard ellipse (SEAc), black dots represent the mode of SEAb.

2.4 营养生态位重叠

nicheROVER 分析结果显示,洪泽湖6种底层鱼类的生态位重叠呈现出明显的不对称性,并因水位期而异(图4)。在低水位期,生态位重叠总体差异大且高度不对称。鲤在光泽黄颡鱼、黄颡鱼和蛇鮈的生态位中的出现概率均值高达89%~99%,而其他物种在鲤生态位中的出现概率均值仅为0%~9%;光泽黄颡鱼在其他物种生态位中的出现概率均值整体较低(2%~68%),而其他物种在其生态位中的出现概率均值却普遍偏高(83%~100%);黄颡鱼在花鲢、蛇鮈和似刺鲃生态位中的出现概率均值分别为43%、34%和17%,而相应物种在其生态位中的出现概率均值则高达80%、84%和97%,差异约1.85~5.58倍。在高水位期,生态位重叠的不对称性减弱。鲤在其他5种底层鱼类生态位中的出现概率均值介于28%~46%之间,而其他物种在鲤生态位中的出现概率均值介于43%~80%之间;光泽黄颡鱼在其他鱼类生态位中的出现概率均值维持在35%~62%,而其他物种在其生态位中的出现概率均值为45%~94%。相比之下,花鲢和蛇鮈在高水位期的生态位重叠概率大幅增加。其中,花鲢在鲤生态位中的出现概率均值由低水位期的接近0%增至72%,增长近798倍;蛇鮈在鲤生态位中的出现概率均值由低水位期的6%不到增至接近80%,约为13.6倍。

2.5 食源贡献

洪泽湖6种底层鱼类在高、低水位期的食物利用格局差异明显(图5)。由表2可知,在低水位期,除花鲢外,其余5种底层鱼类均主要以动物性饵料为食物来源。其中,鲤主要以虾类、螺类、蚌类和水丝蚓为食物来源;蛇鮈和似刺鲃的食源贡献较为相似且相对集中,虾类、螺类和水丝蚓的食源贡献接近甚至超过了50%;光泽黄颡鱼与黄颡鱼的食源贡献较为相似且相对分散。在高水位期,花鲢、似刺鲃、蛇鮈和黄颡鱼主要以虾类、鱼类和螺类为食物来源,光泽黄颡鱼主要以钩虾、双壳类(河蚬和蚌类)和虾类为食物来源,鲤则主要以水生植物、SOM和浮游动物为食物来源。相比于低水位期,鲤在高水位期对SOM(10.30%)、水生植物(11.09%)和浮游动物(10.07%)的依赖显著增加;光泽黄颡鱼在高水位期对钩虾、双壳类(河蚬和蚌类)的摄食比例明显上升(10.14%~10.45%);花鲢从以SOM、水生植物、浮游动物为主转向以虾类、鱼类和螺类为主,三者贡献占比分别为25.15%、13.52%和10.17%,而SOM、水生植物、浮游动物降至较低水平(约4%);黄颡鱼在高水位期增加了对虾类(12.88%)与鱼类(10.96%)的利用;

蛇鮠和似刺鰻仍以螺类（10.89%和 10.44%）和虾类（14.44%和 22.56%）为主要食物来源，但对虾类的利用有所减弱，而对鱼类的利用有所增强（11.78%和 12.76%）。总体而言，鲤、蛇鮠、似刺鰻在低水位期的食源贡献相对更为集中；花鲮、黄颡鱼在高水位期的食源贡献相对更为集中；而光泽黄颡鱼在低水位期和高水位期的食源贡献均较为分散。

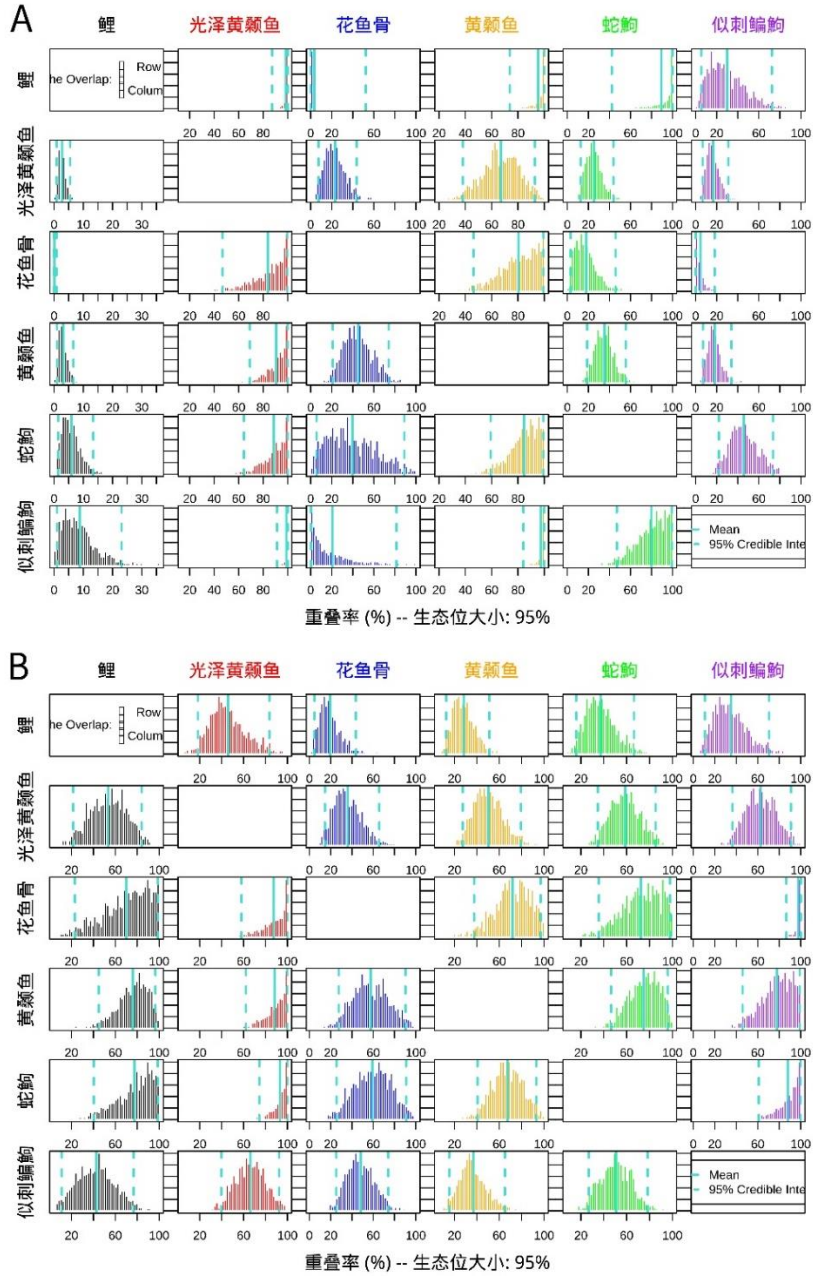


图4 洪泽湖6种底层鱼类在低水位期(A)和高水位期(B)95%核心生态位区域($\alpha=0.95$)的定向生态位重叠概率(%、均值及95%置信区间)的后验分布(实线表示重叠概率的均值,虚线表示95%置信区间;彩色图表示某一物种(行)的95%核心生态位区域被包含在另一物种(列)的核心生态位区域中的概率)

Fig 4. Posterior distribution of the directional niche overlap probabilities (%、mean and 95% credible interval) at a 95% core niche region ($\alpha = 0.95$) of the six benthic fish species during low- (A) and high- water (B) periods in Hongze lake. Solid lines represent mean overlap probabilities, while dashed lines indicate the 95% confidence intervals. Colorful plots indicate the probability that the 95% core niche region of a species (rows) is contained within that of another species (columns).

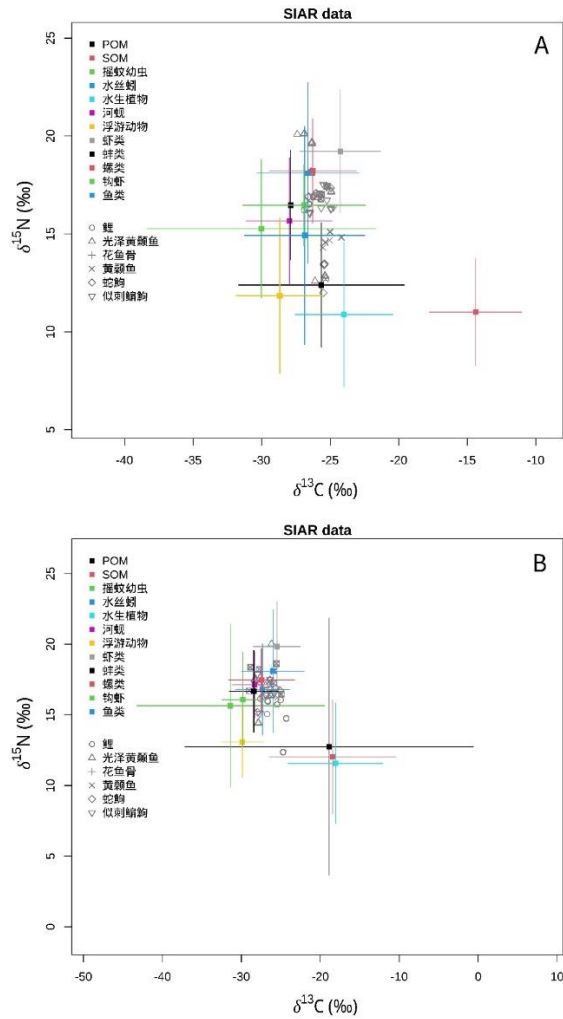


图5 洪泽湖低水位期 (A) 和高水位期 (B) 6 种底层鱼类及其潜在食物来源的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 分布图 (平均值 \pm 标准差)
 Fig 5. $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of six benthic fish species and their potential food sources in Hongze Lake during low-water (A) and high-water (B) periods (food-source values: mean \pm SD).

表 2 12 种潜在食物资源对 6 种底栖性鱼类的食物贡献率
 Tab. 2 Mean percentage contributions (95% credibility interval) of 12 potential food sources to the diets of six benthic fishes in Hongze Lake as analyzed using Bayesian stable isotope mixing model

水位期	物种	POM	SOM	水生植	浮游动	摇蚊幼	水丝蚓	螺类	河蚌	蚌类	钩虾	虾类	鱼类
低水位期	鲤	4.00	2.37	3.31	4.32	5.03	11.18	16.07	9.1	11.96	9.84	17.1	5.67
	光泽黄颡鱼	6.87	5.22	6.36	6.22	7.44	10.37	10.61	8.56	9.07	9.21	11.86	8.15
	花鲢	7.69	13.88	10.49	9.40	5.04	7.30	7.34	8.01	7.98	7.16	7.36	8.29
	黄颡鱼	7.19	8.10	7.85	7.85	6.54	9.08	9.28	8.67	8.98	8.41	9.73	8.25
	蛇鮈	3.99	6.20	3.69	3.17	3.95	11.77	14.76	6.75	8.22	8.60	23.18	5.67
高水位期	似刺鳊鮈	3.29	3.59	2.85	2.75	3.74	12.89	16.79	6.58	8.46	8.21	25.31	5.48
	鲤	6.77	10.3	11.09	10.07	7.09	8.08	7.75	7.97	8.2	8.54	6.63	7.46
	光泽黄颡鱼	3.74	4.06	3.82	8.76	9.35	9.57	10.04	10.32	10.14	10.45	10.13	9.56
	花鲢	3.35	4.07	3.99	3.52	4.00	8.81	10.17	9.34	7.82	6.21	25.15	13.52
	黄颡鱼	4.78	5.23	4.86	5.88	7.44	9.76	10.07	9.91	9.52	8.65	12.88	10.96
高水位期	蛇鮈	3.36	3.70	3.55	5.68	6.88	9.91	10.89	10.69	9.75	9.32	14.44	11.78
	似刺鳊鮈	3.53	2.92	2.75	3.81	6.81	8.99	10.44	9.75	8.56	7.08	22.56	12.76

3 讨论

3.1 6种底层鱼类的营养结构与资源利用特征

鲤、似刺鳊鮰、花鲮、蛇鮰、光泽黄颡鱼、黄颡鱼是洪泽湖重要的底层鱼类，对于维持洪泽湖水生态系统食物网结构与功能的稳定性具有重要作用。本研究发现，6种底层鱼类均占据中营养级位置，但其 $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ 二维空间存在显著的种间差异，说明它们在资源利用方面存在显著差异。尽管6种底层鱼类均为广食性鱼类，但存在明显的摄食选择偏好^[20-25]。这可能是6种底层鱼类 $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ 二维空间差异的重要原因。本研究发现，低水位期花鲮主要以植物性饵料为食，鲤主要以虾类、螺类、蚌类和水丝蚓为食，蛇鮰和似刺鳊鮰主要以虾类、螺类和水丝蚓为食，光泽黄颡鱼与黄颡鱼的食物来源相对分散；而高水位期花鲮、似刺鳊鮰、蛇鮰和黄颡鱼主要以虾类、鱼类和螺类为食，光泽黄颡鱼主要以钩虾、双壳类（河蚬和蚌类）和虾类为食，鲤则主要以水生植物、SOM和浮游动物为食。这种资源利用上的差异塑造了6种底层鱼类的营养结构。

值得注意的是，6种底层鱼类的 $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ 二维空间和营养级在两个水位期存在较大差异。这种时间尺度上的营养结构差异可能与各类食物资源的丰度和种间竞争密切相关^[15]。大量研究表明，洪泽湖的浮游植物、浮游动物、沉水植物、底栖动物的群落结构与资源量变化均具有明显的季节性^[34-39]。在低水位期，洪泽湖沉水植物和浮游植物的生物量相对较高^[34, 35]，但水域面积大幅缩减，底栖生物资源量随之下降，浮游动物生物量也易受水位调控影响^[39]；而在高水位期，洪泽湖水域面积大幅扩展且水位相对稳定，但沉水植物、浮游植物、浮游动物等饵料生物的生物量相对较低^[34-37, 39]。高、低水位期不同的资源格局使得6种底层鱼类在种间竞争作用下呈现不同的营养结构与资源利用特征。

Mcmeeans等^[40]研究发现，生活在热带河流-洪泛平原生态系统中的鱼类的营养级位置呈现较高的季节性变异，但营养级对洪水脉冲的反应存在较大的种间差异，并与其摄食行为密切相关。杂食性鱼类的营养级在水位波动明显的洪泛平原生态系统中通常变化较大^[40, 41]。在高水位期，杂食性鱼类倾向摄食更多的无脊椎动物和更少的植物性饵料，导致营养级上升^[40]。但也有部分物种在高水位会摄食更多植物性饵料，如镰石脂鲤（*Brycon falcatus*）在高水位期会摄食大量的水果和种子，因而表现营养级下降^[17]。本研究中，花鲮在低水位期和鲤在高水位期对POM、SOM、水生植物等基础食源的利用明显高于其他底层鱼类。这种食物利用特征也使得其营养级显著性低于其他底层鱼类。由于鲤和花鲮通常以水生昆虫、软体动物等动物性饵料为食^[21, 22]，过高的基础食源贡献也反映其在相应的水位期可能面临激烈的种间竞争。

3.2 6种底层鱼类营养生态位对水位波动的响应

生态位代表了生物对环境的适应能力，而营养生态位则是反映了生物在食物网中的位置和相互关系（捕食、竞争等），物种的营养生态位宽幅越大，说明其对食物资源的利用范围更广。本研究发现，光泽黄颡鱼在两个水位期均具有较大的SEAc值，这说明光泽黄颡鱼对水位波动具有较强的适应性。袁刚^[20]研究发现，光泽黄颡鱼的摄食对象范围较广，摄食对象涵盖植物碎片、水生昆虫、鱼类等多个营养层次类群，这种广食性可能是其营养生态位较大、适应性较强的原因。值得注意的是，除了花鲮外，其他5种鱼类的SEAc值在两个水位期之间均变化较大。这说明它们采取了不同的摄食策略来动态适应水位波动引发的生境和资源变化。其中，鲤、似刺鳊鮰和蛇鮰在低水位期营养生态位宽幅较小，摄食范围相对集中，水丝蚓、螺类、双壳类、虾类等食物的碳源贡献占比较高，而在高水位期营养生态位大幅扩张，呈现营养分散，增加了SOM、水草、浮游动物等低营养级食源或鱼类等高营养级食源的利用，食源较为分散。类似的现象在洪泛平原生态系统中也广泛存在^[10, 42]。在高水位期，6种底层鱼类 $\delta^{13}\text{C}$ 的变幅较大，说明高水位期的食物来源多样性水平较高，这为鱼类拓展营养生态位提供了前提条件。一方面，水位上涨使大片水陆交错带被淹没，这为鱼类提供了摄取陆生资源的机会^[16, 41, 42]；另一方面，高水位期间，源自长江的溶解性有机碳等食物资源随调水进入湖区^[43]，可以进一步丰富洪泽湖的食物资源基础。值得注意的是，黄颡鱼和光泽黄颡鱼在高水位期营养生态位呈现缩减态势，食源贡献相对集中，说明黄颡鱼和光泽黄颡鱼在高水位期发生了营养压缩。这与洞里萨湖的攀鲈（*Anabas testudineus*）、小鳞波曼石首鱼（*Boesemania microplepis*）和驼背鱼（*Notopterus notopterus*）对季节性洪水脉冲的反应较为一致^[15]。事实上，在资源丰富的高水位期，鱼类也可能更聚焦自己喜好的食物资源^[44]，而在低水位期由于资源匮乏迫使鱼类拓宽食物来源以减少竞争^[15]，这与最优摄食理论较为吻合。本研究中，黄颡鱼和光泽黄颡鱼在低水位期的食源贡献较为分散，而在高水位期相对集中，说明黄颡鱼和光泽黄颡鱼在高水位期更倾向于摄食自己喜好的食物资源。因此，推测黄颡鱼和光泽黄颡鱼更倾向于最优摄食策略。相对而言，花鲮在两个水位的SEAc值保持相对稳定，但其食源贡献占比结构同样变化明显，这说明花鲮在反季节水位调控下发生了营养位移。Flood等^[45]认为鱼类在季节性水位波动条件下发生营养位移非常普遍，在时间尺度上发生营养位移的概率高达82%。营养位移可能是花鲮适应水位波动的摄食策略。

3.3 6种底层鱼类的种间竞争关系

同域分布食性相近的物种通常竞争激烈，而生态位分化是其实现物种共存的重要机制^[15-16, 44]。生态位

重叠描述了 2 个物种在同一资源位置上相遇的概率^[46]，可以反映生态位分化程度以及物种间潜在的竞争关系。本研究发现，6 种底层鱼类的生态位重叠在低水位期总体差异大且高度不对称，这说明种间竞争在低水位期趋向单向性和排他性。鲤在低水位期营养生态位较小，其出现在其他物种生态位中的概率高，而其他物种出现在其生态位中的概率极低。相反，光泽黄颡鱼和黄颡鱼在低水位期生态位较大，其出现在其他物种生态位中的概率较低，而其他物种出现在其生态位的概率较高。这说明鲤在低水位期具有较强的竞争力，而光泽黄颡鱼和黄颡鱼在低水位期竞争力相对较弱。这种竞争格局可能与洪泽湖低水位期的竞争环境密切相关。在低水位期，洪泽湖底层鱼类赖以生存的底栖资源大幅缩减^[27]，加之水体交换频繁，从上游及四周汇入的食物资源在湖区停滞时间较短^[26]，底层鱼类在低水位期可能面临复杂而激烈的竞争环境。由于这种竞争格局可能会加剧物种之间的竞争排斥，降低鱼类生物多样性，甚至重塑食物网结构^[47]，因此洪泽湖夏季低水位调控产生的生态效应值得持续关注。相比之下，6 种底层鱼类的生态位重叠在高水位期趋于对称，表明种间竞争在高水位期更趋向双向性和互惠性。Liao 等^[48]认为，生态位重叠增加可能是食物供应充沛和时空生态位分化的结果。随着水位上升，洪泽湖四周大片水陆交错带被淹没，不仅增加了底层鱼类的栖息空间，而且为底层鱼类带来了大量陆生资源，这为底层鱼类共享多样且相似的食物资源以及实现空间生态位分化创造了条件，因而可以缓解或削弱底层鱼类的种间竞争。

4 结论

洪泽湖 6 种底层鱼类的营养级均值介于 2.43~3.65 之间，但其 $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ 空间分布、营养级及营养生态位宽度在不同水位期和物种间存在显著差异，反映出明显的资源利用分化。在水位波动背景下，6 种底层鱼类采取了差异化的摄食策略：鲤、蛇鮈和似刺鲃在高水位期营养生态位显著扩张，资源利用更加分散；黄颡鱼和光泽黄颡鱼的营养生态位在高水位期趋于收缩；花鲢则通过食源结构调整维持相对稳定的生态位宽度。生态位重叠分析显示，低水位期种间生态位重叠高度不对称，潜在竞争较强，而高水位期生态位重叠趋于对称，竞争压力有所缓解。总体来看，水位波动通过改变生境条件与食物资源格局，显著影响了洪泽湖底层鱼类的营养生态位结构及其种间关系。需要指出的是，稳定同位素结果主要反映阶段性的营养整合信息，未来应结合多季节连续监测及食物资源的同步调查，进一步厘清水位变化、季节性过程及其他生态因子对鱼类营养生态位的相对作用。本研究为认识调蓄湖泊鱼类资源利用与共存机制提供了重要科学依据，并可为水位调控下湖泊鱼类资源保护提供科学参考。

致谢：本研究得到了洪泽湖渔业管理委员会办公室、洪泽湖渔业协会以及淮安市水生生物研究中心的大力支持。淮阴工学院硕士研究生焦昱斌、杨瑞琪、黄骏涵、王少康参与了野外调查与同位素检测分析工作。在此，一并致谢。

5 参考文献

- [1] Coops H, Beklioglu M, Crisman T L. The role of water-level fluctuations in shallow lake ecosystems – workshop conclusions. *Hydrobiologia*, 2003, 506-509(1): 23-27. DOI: 10.1023/B:HYDR.0000008595.14393.77.
- [2] Gownaris N J, Rountos K J et al. Water level fluctuations and the ecosystem functioning of lakes. *Journal of Great Lakes Research*, 2018, 44(6): 1154-1163. DOI:10.1016/j.jglr.2018.08.005.
- [3] Zhang Q, Liu Y, Yao J et al. Research progress and prospect of lake hydrology in China. *Journal of Lake Sciences*, 2020, 32(5): 1360-1379. DOI:10.18307/2020.0511. [张奇, 刘元波, 姚静等. 我国湖泊水文学研究进展与展望. *湖泊科学*, 2020, 32(5): 1360-1379.]
- [4] Carmignani J R, Roy A H. Ecological impacts of winter water level drawdowns on lake littoral zones: a review. *Aquatic Sciences*, 2017, 79(4): 1-22. DOI: 10.1007/s00027-017-0549-9.
- [5] Cai Y, Ke C-Q, Shen X. Variations in water level, area and volume of Hongze Lake, China from 2003 to 2018. *Journal of Great Lakes Research*, 2020, 46(6): 1511-1520. DOI: 10.1016/j.jglr.2020.08.024.
- [6] Mei H, Wang Z, Liu M et al. Characteristic water level change law and influencing factors of Hongze Lake in the past 50 years. *Journal of Yangtze River Research Institute*, 2021, 38(1): 35-40. DOI: 10.11988/ckyyb.20191272. [梅海鹏, 王振龙, 刘猛. 洪泽湖近 50 a 特征水位变化规律及影响因素. *长江科学院院报*, 2021, 38(1): 35-40.]
- [7] Leira M, Cantonati M. Effects of water-level fluctuations on lakes: an annotated bibliography. *Hydrobiologia*, 2008, 613(1): 171-184. DOI: 10.1007/s10750-008-9465-2.
- [8] Cott P, Sibley P, Somers W et al. A review of water level fluctuations on aquatic biota with an emphasis on fishes in ice-covered lakes. *Journal of the American Water Resources Association*, 2008, 44(2): 343-359. DOI: 10.1111/j.1752-1688.2007.00166.x.
- [9] Aroviita J, Hämäläinen H. The impact of water-level regulation on littoral macroinvertebrate assemblages in boreal lakes. *Hydrobiologia*, 2008, 613(1): 45-56. DOI: 10.1007/s10750-008-9471-4.
- [10] Pool T, Holtgrieve G, Elliott V et al. Seasonal increases in fish trophic niche plasticity within a flood-pulse river ecosystem (Tonle Sap Lake, Cambodia). *Ecosphere*, 2017, 8(7): 1-15. DOI: 10.1002/ecs2.1881.
- [11] Camiatto N, Fugi R, Thomaz S M. Highly segregated trophic niche of two congeneric fish species in Neotropical floodplain lakes. *J Fish Biol*, 2016, 90(3): 1118-1125. DOI: 10.1111/jfb.13236.
- [12] Abrams P. The Theory of Limiting Similarity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1983, 14(1): 359-376. DOI: 10.1146/annurev.es.14.110183.002043.
- [13] Pianka E R. Niche overlap and diffuse competition. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1974, 71(5): 2141-2145. DOI: 10.1073/pnas.71.5.2141.
- [14] Schoener T W. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 1974, 185(4145): 27-39. DOI: 10.1126/science.185.4145.27.

- [15] Heng K, Chevalier M, Lek S et al. Seasonal variations in diet composition, diet breadth and dietary overlap between three commercially important fish species within a flood-pulse system: The Tonle Sap Lake (Cambodia) . *Plos One*, 2018, 13(6): 1-16. DOI: 10.1371/journal.pone.0198848.
- [16] De Andrade F S, Possamai B, Freitas C E et al. Niche partitioning and seasonality may mediate coexistence of piranha species in Amazonian floodplain lakes . *Hydrobiologia*, 2024, 851: 4325–4340. DOI: 10.1007/s10750-024-05536-z.
- [17] Correa S B, Winemiller K O. Niche partitioning among frugivorous fishes in response to fluctuating resources in the Amazonian floodplain forest . *Ecology*, 2014, 95(1): 210-224. DOI: 10.1890/13-0393.1.
- [18] Azevedo L S, Pestana I A, Almeida M G et al. Do fish isotopic niches change in an Amazon floodplain lake over the hydrological regime? . *Ecology of Freshwater Fish*, 2022, 31(1): 72-80. DOI: 10.1111/eff.12609.
- [19] Mao Z, Gu X, Gong Z et al. The community structure of fish in Hongze Lake and its resource changes. . *Journal of Lake Sciences*, 2019, 31(4): 1109-1119. DOI: 10.18307/2019.0401. [毛志刚, 谷孝鸿, 龚志军等. 洪泽湖鱼类群落结构及其资源变化 . 湖泊科学, 2019, 31(4): 1109-1119.]
- [20] 袁刚. 洞庭湖四种黄颡鱼种群结构与营养生态位研究 [学位论文]. 武汉; 中国科学院研究生院, 2010.
- [21] Wang W, Liu J, Chen L et al. Research on the food ecological niche of omnivorous fish in Poyang Lake . *Water Resources and Fisheries*, 2006, 26: 39-40. DOI: 10.15928/j.1674-3075.2006.04.019. [王武, 刘杰, 陈立婧等. 涪湖杂食性鱼类食物生态位的研究 . 水利渔业, 2006, 26: 39-40.]
- [22] 夏前征, 官少飞, 龚世园等. 丰溪河花鱼骨食性研究 . *江西水产科技*, 2011: (2): 24-29.
- [23] Liu Q, Wu J, Yan K et al. Study on the feeding habits of glossy yellow catfish in Dianshan Lake . *Journal of Fisheries Science*, 2015, 39(06): 859-866. DOI: 10.11964/jfc.20140609359. [刘其根, 吴杰洋, 颜克涛等. 淀山湖光泽黄颡鱼食性研究 . 水产学报, 2015, 39(06): 859-866.]
- [24] 宋妙龙, 苏明, 张杰. 似刺编鮡人工繁殖与夏花鱼种培育初探 . *科学养鱼*, 2017, (08): 6-7.
- [25] Lv Z, Zeng L, Xiong X et al. Feeding habits of snakefish in different sections of the Jialing River . *Sichuan Zoology*, 2019, 38(1): 68-76. DOI: 10.11984/j.issn.1000-7083.20180104. [吕振宇, 曾燊, 熊小琴等. 嘉陵江不同江段蛇鮡的食性分析 . 四川动物, 2019, 38(1): 68-76.]
- [26] Zhang F, Tang H, Yuan S et al. Hydrodynamic response of a large river-lake system under flow regulation: A numerical study of Hongze lake . *Journal of Hydrology*, 2024, 633: 131015. DOI: 10.1016/j.jhydrol.2024.131015.
- [27] Qi X, Yang L, Bai X et al. Calculation of storage capacity curve of Hongze Lake based on remote sensing data . *Advances in Water Resources and Hydropower Research*, 2017, 37(3): 77-83. DOI: 10.3880/j.issn.1006-7647.2017.03.013. [戚晓明, 杨兰, 白夏等. 基于遥感数据的洪泽湖库容曲线推求 . 水利水电科技进展, 2017, 37(3): 77-83.]
- [28] Xu J, Wang Y, Wang K et al. Collection, Processing and preservation of biostable isotope samples in aquatic ecology . *Chinese Journal of Hydrobiology*, 2020, 44: 989-997. DOI: 10.7541/2020.114. [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: 989-997.]
- [29] Quezada-Romegialli C, Jackson AL, Hayden B, Kahilainen KK, Lopes C, Harrod C. 2018. tRophicPosition, an R package for the Bayesian estimation of trophic position from consumer stable isotope ratios. *Methods Ecology and Evolution*, 9(6): 1592–1599. doi:10.1111/2041-210X.13009.
- [30] Post D M. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions . *Ecology*, 2002, 83(3): 703-718. DOI: 10.2307/3071875.
- [31] Jackson A L, Inger R, Parnell A C, Bearhop S. 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER — Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal Animal Ecology*, 80(3): 595–602. doi:10.1111/j.1365-2656.2011.01806.x.
- [32] Swanson H K, Lysy M, Power M, et al. 2015. A new probabilistic method for quantifying n-dimensional ecological niches and niche overlap. *Ecology*, 96(2): 318–324. doi:10.1890/14-0235.1.
- [33] Parnell A C, Inger R, Bearhop S, & Jackson A. L. (2010). Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation. *PLoS ONE*, 5(3): e9672. doi: 10.1371/journal.pone.0009672.
- [34] Xia W T, Zhu B, Zhang S H et al. Climate, hydrology, and human disturbance drive long-term (1988–2018) macrophyte patterns in water diversion lakes . *Journal of environmental management*, 2022, 319: 115726. DOI:10.1016/j.jenvman.2022.115726.
- [35] Shi J H, Ni L X, Liu J M et al. Spatiotemporal distribution of phytoplankton community structure and its relationship with environmental factors in Hongze Lake, China . *Urban Climate*, 2023, 52: 101746. DOI:10.1016/j.uclim.2023.101746.
- [36] Wu T H, Liu J S, Deng J M et al. Phytoplankton community structure and water quality bioassessment in a large throughflow lake: Lake Hongze. *J Lake Sci*, 2019, 31(2): 440-448. DOI:10.18307/2019.0213. [吴天浩, 刘劲松, 邓建明, 等. 大型过水性湖泊——洪泽湖浮游植物群落结构及其水质生物评价 . 湖泊科学, 2019, 31(02): 440-8.]
- [37] Ni L X, Li H Y, Zhou L et al. Structural characteristics of zooplankton communities in Hongze Lake driven by water environmental factors from 2016 to 2020 . *Environmental Monitoring and Assessment*, 2023, 195(12): 1503. DOI:10.1007/s10661-023-12092-x.
- [38] Ni L X, Zhou L, Hamad A et al. Community Structure and Water Quality Assessment of Benthic Macroinvertebrates in Hongze Lake . *Bulletin of environmental contamination and toxicology*, 2024, 112(4): 58. DOI:10.1007/s00128-024-03877-y.
- [39] Chen Y, Peng K, Zhang Q J et al. Spatiotemporal distribution characteristics of zooplankton in Lake Hongze and its driving factors . *Environmental Science*, 2021, 42(8): 3753-3762. DOI:10.13227/j.hjcx.202010195. [陈业, 彭凯, 张庆吉, 等. 洪泽湖浮游动物时空分布特征及其驱动因素 . 环境科学, 2021, 42(8): 3753-3762.]
- [40] Memeans B C, Kadoya T, Pool T K et al. Consumer trophic positions respond variably to seasonally fluctuating environments . *Ecology*, 2019, 100(2): e02570. DOI:10.1002/ecy.2570.
- [41] Wantzen K M, Machado F D, Voss M et al. Seasonal isotopic shifts in fish of the Pantanal wetland, Brazil . *Aquatic Sciences*, 2002, 64(3): 239-251. DOI:10.1007/PL00013196.
- [42] Quirino B A, Carniatto N, Guglielmetti R et al. Changes in diet and niche breadth of a small fish species in response to the flood pulse in a Neotropical floodplain lake . *Limnologica*, 2017, 62: 126-131. DOI: 10.1016/j.limno.2016.10.005.
- [43] Zhou Y, Chen L, Zhou L et al. Key factors driving dissolved organic matter composition and bioavailability in lakes situated along the Eastern Route of the South-to-North water diversion project, China . *Water Research*, 2023, 233: 119782. DOI: 10.1016/j.watres.2023.119782.
- [44] Quirino B A, Carniatto N, Gaiotto J V et al. Seasonal variation in the use of food resources by small fishes inhabiting the littoral zone in a Neotropical floodplain lake . *Aquatic Ecology*, 2015, 49(4): 431-440. DOI: 10.1007/s10452-015-9535-2.

- [45] Flood P J, Loftus W F, Trexler J C. Fishes in a seasonally pulsed wetland show spatiotemporal shifts in diet and trophic niche but not shifts in trophic position . *Food Webs*, 34: e00265. DOI: 10.1016/j.food webs.2022.e00265.
- [46] Hurlbert S H. The measurement of niche overlap and some relatives . *Ecology*, 1978, 59(1): 67-77. DOI: 10.2307/1936632.
- [47] Hansen A G, Gardner J R, Connelly K A et al. Trophic compression of lake food webs under hydrologic disturbance . *Ecosphere*. 2018, 9(6): e02304. DOI: 10.1002/ecs2.2304.
- [48] Liao C, Wang J, Correa S B 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.