

## 夏秋季洱海浮游动物脂肪酸组成特征及其对环境因子的响应\*

徐子涵<sup>1,2</sup>, 沈剑<sup>1,2,3</sup>, 封吉猛<sup>1,2,3</sup>, 田春梅<sup>1,2,3</sup>, 王欣泽<sup>1,2,3\*\*</sup>

(1: 上海交通大学环境科学与工程学院, 上海 200240)

(2: 云南洱海湖泊生态系统国家野外科学观测研究站, 大理 671000)

(3: 上海交通大学云南(大理)研究院, 大理 671000)

**摘要:** 脂肪酸作为关键的生物标志物, 不仅是水生生物维持生长、发育与繁殖所必需的能量与结构性物质, 还因其在不同类群初级生产者中具有相对保守且特异的组成特征, 能够有效示踪营养来源及能量流动路径, 在水生生态系统食物网研究中具有重要意义。浮游动物作为连接初级生产者与高营养级消费者的关键中介, 其脂肪酸组成既反映食物资源的质量与利用效率, 也在很大程度上决定能量向高营养级传递的生态效率。洱海是云南省第二大高原淡水湖泊, 近年来面临富营养化加剧等生态问题, 然而关于洱海浮游动物脂肪酸组成特征及其季节动态的研究仍十分有限。为此, 本研究于 2025 年 7—10 月在洱海 5 个采样点采集四种优势浮游动物——广布中剑水蚤 (*Mesocyclops leuckarti*)、盃形透明溞 (*Daphnia galeata*)、舌状叶镖蚤 (*Phyllodiaptomus tunguidus*) 和长额象鼻溞 (*Bosmina longirostris*), 采用气相色谱-质谱联用技术 (GC-MS) 分析其脂肪酸组成, 结合置换多元方差分析 (PERMANOVA)、相似性百分比分析 (SIMPER) 和冗余分析 (RDA) 探讨月份、物种、采样点位及环境因子对浮游动物脂肪酸组成的影响。结果显示: (1) 月份是影响浮游动物脂肪酸组成的首要因子, PERMANOVA 分析表明月份效应解释了总变异的 40.93% ( $F=25.827, P<0.0001$ ), 而物种 ( $R^2=0.035, P=0.195$ ) 和采样点位 ( $R^2=0.059, P=0.082$ ) 的主效应均不显著; (2) 浮游植物群落组成显著驱动 POM 脂肪酸质量, 硅藻属 (尤其是小环藻属) 和隐藻属与 PUFA、EPA、DHA 和 ARA 呈显著正相关; (3) 方差分解结果显示, POM 脂肪酸与环境变量的联合解释度达 54.25%, 其中 POM 脂肪酸纯效应贡献 28.43% ( $P=0.001$ ), 环境变量纯效应贡献 14.28% ( $P=0.006$ ), 水温对浮游动物脂肪酸组成具有最显著的纯效应 ( $R^2=0.141, P=0.001$ ); (4) SIMPER 分析表明, 随水温下降, 浮游动物体内多不饱和脂肪酸相对含量显著上升, EPA 由 7 月的 3.78% 升至 10 月的 7.86%, ARA 由 9 月的 3.41% 升至 10 月的 9.51%, 而饱和脂肪酸硬脂酸 (18:0) 和棕榈酸 (16:0) 相对含量下降; (5) 消费者脂肪酸质量峰值滞后于食物资源: 9 月 POM 中多不饱和脂肪酸占比高达 60.22%, 10 月降至 34.68%, 但浮游动物体内 EPA 和 ARA 在 10 月反而达到峰值, 提示营养传递存在时间滞后效应。本研究结果为理解高原湖泊食物网营养传递机制提供科学依据。

**关键词:** 洱海; 浮游动物; 脂肪酸; 营养传递; 高原湖泊; 气候变化

## Characterization of Fatty Acid Composition in Zooplankton Communities of Erhai Lake across Summer and Autumn Seasons and Their Responses to Environmental Variables \*

Xu Zihan<sup>1,2</sup>, Shen Jian<sup>1,2,3</sup>, Feng Jimeng<sup>1,2,3</sup>, Tian Chunmei<sup>1,2,3</sup>, Wang Xinze<sup>1,2,3\*\*</sup>

(1: School of Environmental Science and Engineering, Shanghai Jiao Tong University, Shanghai 200240, P.R.China)

(2: National Observation and Research Station of Erhai Lake Ecosystem in Yunnan, Dali 671000, P.R.China)

(3: Yunnan Dali Research Institute of Shanghai Jiao Tong University, Dali 671000, P.R.China)

**Abstract:** Fatty acids are key biomarkers that act as essential energy substrates and structural components for aquatic organisms while displaying conserved, taxon-specific profiles across primary producer groups, making them effective tracers of nutritional sources and

\*2026-02-26 收稿; 2026-04-07 收修改稿。

国家重点研发计划项目 (2024YFD1700100) 和云南省基础研究计划项目 (202301AT070001) 联合资助。

\*\* 通信作者; Email: xinzewang@sjtu.edu.cn

energy flow in aquatic ecosystems. Zooplankton, as critical links between primary producers and higher trophic levels, exhibit fatty acid compositions that reflect dietary quality and utilization efficiency, thereby governing the ecological efficiency of energy transfer to upper food webs. Lake Erhai (25°36'–25°58'N, 100°05'–100°17'E), the second-largest plateau freshwater lake in Yunnan Province, China, has experienced increasing eutrophication and frequent cyanobacterial blooms in recent years, yet studies on zooplankton fatty acids in this lake remain limited. To examine seasonal variation in zooplankton fatty acid composition and its environmental drivers, four dominant species—*Mesocyclops leuckarti*, *Daphnia galeata*, *Phylloidiaptomus tunguidus*, and *Bosmina longirostris*—were collected monthly from July to October 2025 at five sampling sites in Lake Erhai. Fatty acids were analyzed by gas chromatography–mass spectrometry (GC–MS), and permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA), similarity percentage analysis (SIMPER), and redundancy analysis (RDA) were used to evaluate the effects of month, species, site, and environmental variables. Results indicated that: (1) month was the primary factor shaping fatty acid composition, accounting for 40.93% of variance (PERMANOVA,  $F=25.827$ ,  $P<0.0001$ ), with no significant main effects of species ( $R^2=0.035$ ,  $P=0.195$ ) or site ( $R^2=0.059$ ,  $P=0.082$ ); (2) phytoplankton community composition strongly influenced particulate organic matter (POM) fatty acid quality, with diatoms (especially *Cyclotella*) and *Cryptomonas* positively correlated with PUFA, EPA, DHA, and ARA; (3) variance partitioning showed that POM fatty acids and environmental variables together explained 54.25% of zooplankton fatty acid variance, with pure effects of 28.43% ( $P=0.001$ ) and 14.28% ( $P=0.006$ ), respectively, and water temperature as the most influential single factor ( $R^2=0.141$ ,  $P=0.001$ ); (4) SIMPER analysis revealed that declining water temperature significantly increased zooplankton polyunsaturated fatty acid (PUFA) abundance, with EPA rising from 3.78% in July to 7.86% in October and ARA from 3.41% in September to 9.51% in October, while saturated fatty acids (stearic acid, 18:0; palmitic acid, 16:0) decreased; (5) a temporal lag existed between peak fatty acid quality in POM and zooplankton: POM PUFA peaked at 60.22% in September and fell to 34.68% in October, whereas zooplankton EPA and ARA peaked in October, indicating delayed trophic transfer. These findings clarify seasonal dynamics and drivers of zooplankton fatty acids in a eutrophic plateau lake, providing a scientific basis for understanding nutrient transfer mechanisms in lake food webs.

**Keywords:** Erhai Lake; zooplankton; fatty acids; trophic transfer; plateau lake; climate change

脂肪酸作为重要的生物标志物与营养指标，在水生生态系统食物网研究中能够同时表征“能量来源”与“营养质量”，其中长链多不饱和脂肪酸（LC-PUFA），尤其是二十碳五烯酸（EPA, 20:5n-3）、二十二碳六烯酸（DHA, 22:6n-3）和花生四烯酸（ARA, 20:4n-6）等  $\omega$ -3/ $\omega$ -6 系列必需脂肪酸，因其在细胞膜结构与功能维持、神经发育、免疫调节和繁殖等方面的关键作用而备受关注<sup>[1,2]</sup>。国际上，Dalsgaard 等<sup>[3]</sup>系统阐述了脂肪酸营养级标志物（FATM）理论框架，建立了从浮游植物到顶级捕食者的脂肪酸传递模式识别体系。而 Brett 和 Müller-Navarra<sup>[4]</sup>则系统总结并强调了 EPA 等 HUFA 作为关键食物质量因子对浮游动物生长的重要作用。多数浮游动物缺乏从头合成这些必需脂肪酸的能力，必须依赖食物获取<sup>[5]</sup>，因此 LC-PUFA 常被视为连接初级生产者与消费者、并可能限制消费者生长和繁殖的重要营养纽带。

在湖泊生态系统中，浮游植物是必需脂肪酸的主要初级来源，但其脂肪酸谱在不同类群间差异显著，从而决定了基础食物质量的时空波动。已有研究指出，浮游植物产出  $\omega$ -3/ $\omega$ -6 PUFA 的能力具有明显的类群差异，分类学归属能够解释脂肪酸产量/含量变异的主要部分<sup>[6]</sup>。例如隐藻、甲藻、硅藻等类群往往能够提供较多的 EPA（部分类群亦可贡献 DHA），而蓝藻通常缺乏 ARA/EPA/DHA 等高度不饱和脂肪酸<sup>[7]</sup>，这使得当富营养化或水华过程推动浮游植物群落向蓝藻占优转变时，食物网底层可获得的关键脂肪酸供给可能下降，并沿营养级向上传导。这一“群落结构—脂肪酸供给”的耦合关系得到了国际经典研究的证实，Brett 和 Müller-Navarra<sup>[4]</sup>发现悬浮颗粒中 EPA 含量与枝角类生长率和生物量累积存在紧密的定量关系，从机理上揭示了 HUFA 作为关键营养因子调控初级生产向植食性浮游动物能量传递效率的过程。值得补充的是，国外近年研究进一步强调：除类群结构外，浮游植物生长阶段及营养盐条件同样会改变 PUFA 的“产量—浓度—比例”，进而影响消费者可获得的 LC-PUFA 供给<sup>[8,9]</sup>。

浮游动物是初级生产者与更高营养级之间的关键枢纽，其脂肪酸组成既受食物脂肪酸谱影响，也受类群生理需求与代谢调控约束。枝角类与桡足类通常呈现类群特异性脂肪酸模式：枝角类往往更富集 EPA，而桡足类则相对富集 DHA 及其他 C22 多不饱和脂肪酸<sup>[10]</sup>。更重要的是，尽管浮游动物脂肪酸会受到选

择性保留与生物转化的干扰,使“食物—消费者”关系并非完全线性,但跨湖泊尺度研究普遍显示,POM脂肪酸组成仍是解释浮游动物脂肪酸变化的关键预测因子之一<sup>[10]</sup>。国际研究还提示在低质量食物占优(如蓝藻水华、颗粒物营养贫化)条件下,微食物网与寄生过程可对脂肪酸质量产生关键调节:异养鞭毛虫/纤毛虫等中间营养级可将低质量碳源转化为更适合枝角类利用的脂类组分<sup>[8,11]</sup>;而壶菌寄生可通过真菌介导的营养传递环路改善蓝藻碳向浮游动物的传递与PUFA供给,从而缓解水华期的食物质量瓶颈<sup>[12]</sup>。这类研究拓展了传统“群落结构—脂肪酸供给—消费者响应”的框架,使得在富营养化湖泊中对脂肪酸传递的认识不再仅限于藻类来源。

除食物来源外,温度被认为是驱动水生生物脂肪酸组成变化的关键环境因子,变温生物会通过提高膜脂中不饱和脂肪酸比例来维持低温下适宜的膜流动性<sup>[13,14]</sup>。Hazel等<sup>[15]</sup>提出的内稳态黏度适应(HVA)理论为这一机制奠定了生理学基础,阐明了生物通过调节膜脂不饱和指数维持膜流动性恒定的分子机制。这一机制不仅影响消费者体内HUFA的季节性变化,也可能通过影响浮游植物脂肪酸合成与群落组成,进而改变生态系统LC-PUFA的总体供给。在气候变暖背景下,有研究基于大数据综合分析预测升温可能导致浮游植物EPA与DHA相对供给下降,从而降低基础食物质量并引发食物网级联效应<sup>[16]</sup>。但近年来也有研究强调,升温效应往往与营养盐条件及“物种组成替代”强烈耦合,其对EPA/DHA供给的方向与幅度可能取决于群落重组而非单纯生理响应<sup>[17]</sup>。在此框架下,湖泊营养状态被认为可显著调节“温度—食物质量”效应:中营养水平湖泊往往更有利于维持较高的PUFA供给<sup>[18]</sup>,而富营养化与蓝藻水华则常伴随POM及浮游动物体内EPA、DHA含量下降<sup>[19]</sup>,从而削弱食物网营养质量并潜在影响更高营养级生产力。

高原湖泊并非同质系统,其生态过程对外界扰动具有显著类型差异。青藏高原东南缘树线以下小型高山湖泊记录表明,在区域增温与大气沉降增强背景下,不同水深湖泊的藻类演替轨迹及主控因子明显分化,说明湖泊形态特征在很大程度上决定了水体混合格局与物质输运过程,从而调控环境变化信号在水生态系统中的传递效率及其生态效应<sup>[20]</sup>。同一区域沃迪错湖近两百年沉积记录进一步显示,总氮与叶绿素 $a$ 总体上升,且20世纪60年代后增幅加快,枝角类群落同步发生阶段性重组,揭示了“环境变化—初级生产—消费者”链条的时段性响应<sup>[21]</sup>。与上述人类扰动相对较弱的高山小湖不同,洱海属于流域开发影响显著的高原湖泊,其蓝藻群落长期演替与暴发过程受营养盐结构(TP、TN:TP)与升温共同驱动,并呈现明显时空分异<sup>[22,23]</sup>。季节尺度上,异龙湖与洱海研究均指出藻类变化受营养盐、水温及辐射等因子耦合控制<sup>[24,25]</sup>。因此,在“气候变化—人类活动—食物网营养质量”耦合背景下,解析洱海浮游动物脂肪酸夏秋季节动态及其环境驱动具有重要意义。

洱海(25°36'~25°58'N,100°05'~100°17'E)位于云南省大理白族自治州境内,是云南省第二大淡水湖泊<sup>[26]</sup>。湖面高程1966m时,水面面积约252km<sup>2</sup>,平均水深10.8m,最大水深约21m,蓄水量达29.59×10<sup>8</sup>m<sup>3</sup><sup>[27]</sup>。洱海属低纬度高原型季风气候,湖区年平均气温15.0℃,湖水终年不结冰,四季温差小,但干湿季分明。雨季为5-10月,干季为11月至次年4月,雨季降水量占全年的85%~96%<sup>[28]</sup>,降水主要集中在6-10月,10月之后降水迅速减少<sup>[29]</sup>,该时期降雨减少、气温下降,水文和气象条件的快速转变对湖泊生态系统影响显著。本研究以洱海中的两种枝角类盩形透明溞(*Daphnia galeata*)和长额象鼻溞(*Bosmina longirostris*),以及两种桡足类广布中剑水蚤(*Mesocyclops leuckarti*)和舌状叶镖蚤(*Phyllodiaptomus tunguidus*)为对象,主要基于其在2025年调查时段内出现频率较高、具有一定丰度且样品量能够满足脂肪酸分析需求,同时兼顾枝角类和桡足类两个主要类群的代表性。需要说明的是,2024年预调查结果仅用于前期采样设计参考,不作为本研究对象确定的唯一依据。本文分析洱海夏秋季节调查时段内浮游动物脂肪酸组成的月际差异,并探讨食物来源、水温等因素与其相对组成变化的关系。

## 1 研究方法

### 1.1 研究地点与采样设计

于2025年7-10月在云南洱海开展现场采样工作,设置5个代表性采样点位(图1):S1、S2、S3、S4、S5。2025年7月在S2、S3和S4进行首次采样。2025年9月和10月将采样点扩展为S1、S2、S3、

S4 和 S5，共开展 3 次现场采样。

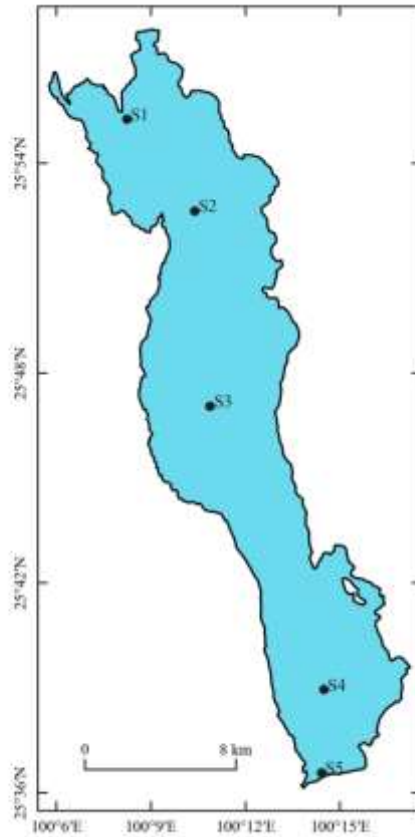


图 1 采样点位分布示意

Fig. 1 Distribution of sampling sites

## 1.2 水质指标测定

在每个采样点位，采集表层 0.5 m 和距底 0.5 m 的水样，使用便携式多参数水质分析仪现场测定水温 (WT)、溶解氧 (DO)、pH、电导率 (EC) 和浊度。透明度 (SD) 采用塞氏盘 (Secchi disk) 测定。收集上层和下层水样各 1 L 水样，4°C 冷藏避光保存，24 h 内完成实验室化学指标分析。总氮 (TN) 采用碱性过硫酸钾消解紫外分光光度法 (HJ 636-2012) 测定，氨氮 ( $\text{NH}_4^+\text{-N}$ ) 采用纳氏试剂分光光度法 (HJ 535-2009) 测定，总磷 (TP) 采用钼酸铵分光光度法 (HJ 670-2013) 测定，化学需氧量 (COD) 采用重铬酸盐法 (HJ 828-2017) 测定，叶绿素 *a* 通过过滤 500 mL 水样至玻璃纤维滤膜 (0.45  $\mu\text{m}$ )，用 90% 丙酮在 4°C 避光提取 24 h 后，采用分光光度法测定 (HJ 897-2017)。

## 1.3 浮游植物采集与计数

在每个采样点位，采集表层 0.5 m 和距底 0.5 m 的水样各 1 L，立即加入 10 mL 鲁哥氏碘液 (Lugol's iodine solution) 固定。样品带回实验室后静置 48 h，虹吸上清液浓缩至 50 mL。浮游植物的种类鉴定和计数在光学显微镜 (BX43, Olympus, Japan) 下进行，上层和下层分别计数后求平均作为该点位的值。

## 1.4 悬浮颗粒有机物 (POM) 与浮游动物采集

1.4.1 悬浮颗粒有机物 (POM) 采集 在每个采样点使用 1 L 采水器分别在水面下 0.5 m、中层和水底上 0.5 m 采集水样，三层水样混合后作为该点位的 POM 样品。样品首先通过 150  $\mu\text{m}$  筛网过滤以去除大型颗粒物和浮游动物，滤液随即通过预先在 450°C 灼烧 4 小时的玻璃纤维滤膜 (GF/C，孔径 0.45  $\mu\text{m}$ ) 过滤。滤膜用铝箔包裹后立即置于 -80°C 保存，冷冻干燥后用于脂肪酸提取分析。

1.4.2 浮游动物采集 使用 25 号浮游生物网从距底 0.5 m 处垂直向上拖至水面采集浮游动物。样品保存在 1 L 聚乙烯瓶中。于体视显微镜下挑取活的、健康的浮游动物个体，用过滤湖水轻柔冲洗以去除附着藻类。挑选的浮游动物参考《淡水浮游生物研究方法》<sup>[30]</sup>按类群（广布中剑水蚤、盔形透明溞、舌状叶镖蚤、长额象鼻溞）挑选 30-50 个个体分别置于离心管中，冷冻于 -80℃ 冰箱保存待脂肪酸分析。基于 2024 年洱海浮游动物群落监测，四种物种为优势类群，在样品分离中观察占比高，且不同摄食策略和发育模式有所区别，具有一定代表性。

## 1.5 脂肪酸提取及分析

1.5.1 脂质提取 参照 Folch 等<sup>[31]</sup>的方法，以氯仿：甲醇（2：1，v/v）提取样品总脂质。向样品中加入 2mL 提取液，超声 1 h 后离心（3000 rpm，5 min），收集有机相并以氮气吹干备用。

1.5.2 脂肪酸甲基化 采用两步甲基化法制备脂肪酸甲酯（FAMES）。首先向干燥脂质样品中加入 1 mL 0.5 mol/L KOH-甲醇溶液，于 80℃ 水浴皂化 2 h，冷却至室温后加入 1 mL 去离子水和 2 mL 正己烷萃取不皂化物，涡旋 1 min，离心（3000 rpm，5 min），弃去上层有机相，重复一次。随后向下层水相中加入 1 mL 14% BF<sub>3</sub>-甲醇溶液，于 80℃ 反应 1 h 完成甲基化。冷却后加入 1 mL 去离子水和 2 mL 正己烷提取 FAMES，涡旋 1 min，离心（3000 rpm，5 min），转移上层有机相，重复提取一次，合并有机相。加入 20 μL 十九烷酸甲酯（19:0，0.01 mg/mL）为内标，氮吹干后以 0.4 mL 正己烷复溶，转入 GC 进样瓶待测。

1.5.3 GC-MS 分析 FAMES 采用 Trace 1300 气相色谱—ISQ 质谱联用仪（Thermo Fisher Scientific, USA）分析，色谱柱为 TR-5MS(30 m × 0.25 mm × 0.25 μm)。载气为高纯氦气(99.999%)，恒流 1.0 mL/min；进样量 1 μL，不分流进样，进样口温度 250℃。柱温程序为：50℃ 保持 5 min，以 15℃/min 升至 160℃，再以 2.5℃/min 升至 240℃ 并保持 5 min，最后以 10℃/min 升至 280℃ 并保持 10 min。质谱采用电子轰击离子源（EI，70 eV），离子源温度 230℃，传输线温度 280℃，扫描范围 m/z 50 - 500，溶剂延迟 5 min。

脂肪酸通过与 37 种脂肪酸甲酯标准品（上海安谱耀世公司）比较保留时间，并结合 NIST MS Library 质谱图库进行鉴定。采用内标法定量，根据各脂肪酸峰面积与内标（19:0）峰面积的比值计算其绝对含量。需要指出，在后续分析中脂肪酸组成以各脂肪酸占总脂肪酸的百分比（%）表示，而非各脂肪酸含量的独立绝对变化。根据文献选取在浮游生物中较为重要的 18 种脂肪酸进行分析，包括：6 种饱和脂肪酸（14:0、15:0、16:0、17:0、18:0 和 20:0）、5 种单不饱和脂肪酸（16:1、17:1、18:1、20:1 和 24:1）和 7 种多不饱和脂肪酸（18:2n-6、18:3n-3、20:2n-6、20:3n-6、20:4n-6、20:5n-3 和 22:6n-3）。在后续数据分析中，使用饱和脂肪酸（SFA）、单不饱和脂肪酸（MUFA）、亚油酸（LIN, 18:2n-6）、α-亚麻酸（ALA, 18:3n-3）、二十碳二烯酸（EDA, 20:2n-6）、花生四烯酸（ARA, 20:4n-6）、二十碳五烯酸（EPA, 20:5n-3）和二十二碳六烯酸（DHA, 22:6n-3）作为主要指标进行分析。

## 1.6 数据分析

1.6.1 浮游植物生物量计算 取 0.1 mL 藻类样品转移至浮游植物计数框（0.1 mL），采用 10 格对角线计数法并按公式（1）统计藻细胞密度。藻细胞生物量根据藻类形态，按最接近的几何形状测量必要参数（如长度、高度、直径等），通过体积公式计算体积后换算为生物量。不同形态藻细胞生物量按公式（2）计算。

$$\rho = N \times K \times d \quad (1)$$

$$M = \sum_{i=1}^n \rho_i v_i \quad (2)$$

式中， $\rho$  为藻细胞密度（cells/L）， $N$  为平均每小格中细胞数（cells）， $K$  为系数（ $1 \times 10^6$ ）， $d$  为藻液的稀释倍数。 $M$  为各样品生物量（mg/L）， $\rho_i$  为不同种类藻细胞密度（cells/L）， $v_i$  为不同种类藻细胞体积（ $\mu\text{m}^3$ ）。

1.6.2 优势度计算 采用优势度指数（ $Y$ ）确定优势属，计算公式为：

$$Y = (n_i/N) \times f_i$$

式中,  $n_i$  为第  $i$  属的总个体数,  $N$  为所有属的总个体数,  $f_i$  为第  $i$  属在各样点(或各月份)中出现的频率。以  $Y \geq 0.02$  作为优势属的判定阈值。

1.6.3 多元统计分析 参考 Taipale 等的分析方法<sup>[32]</sup>, 采用置换多元方差分析(PERMANOVA)基于欧氏距离矩阵检验月份、点位和物种及其交互作用对浮游动物脂肪酸组成的影响。使用多元离散度同质性检验(PERMDISP)验证 PERMANOVA 的方差齐性假设<sup>[33]</sup>。采用相似性百分比分析(SIMPER)识别造成组间差异的主要贡献脂肪酸。所有分析均在 R 环境下使用 vegan 包完成, 置换次数设为 9999 次。

1.6.4 冗余分析 参考 Mathieu 等<sup>[10]</sup>的方法, 采用基于 RDA 的方差分解(variation partitioning)结合偏冗余分析(partial RDA), 量化悬浮颗粒有机物(POM)脂肪酸与环境因子对浮游动物脂肪酸组成变异的相对贡献。以浮游动物脂肪酸分组(SAFA、MUFA、LIN、ALA、EDA、ARA、EPA、DHA)为响应变量, 以 POM 脂肪酸分组和环境因子(水温、pH、透明度、叶绿素  $a$ )为两组解释变量。脂肪酸百分比数据进行反正弦平方根转换(arcsine-sqrt), 解释变量进行 Z-score 标准化并剔除零方差变量。采用调整决定系数(Adj.  $R^2$ )分解纯效应、共享效应和未解释变异, 并通过 999 次置换检验评估模型显著性( $P < 0.05$ )。分析在 R 中使用 vegan 包完成<sup>[34]</sup>。

1.6.5 浮游植物与 POM 脂肪酸的回归分析 为探究浮游植物群落组成对颗粒有机物(POM)脂肪酸的影响, 采用线性回归分析检验各藻类属生物量与 POM 脂肪酸含量的关系。分析前对数据进行转换处理: POM 脂肪酸百分比数据采用 Arcsin 平方根转换, 藻类生物量数据采用  $\text{Log}(x+1)$  转换, 以满足正态分布和方差齐性假设。分析中剔除稀有藻类属, 仅保留显著正相关( $P < 0.05$  且斜率  $> 0$ )的结果。此外, 采用 Pearson 相关分析检验藻类属间的共线性关系, 以识别可能的假性相关。相关分析在 R 中完成, 显著性水平设定为  $\alpha = 0.05$ 。

## 2 结果

### 2.1 浮游植物群落组成

7 月群落以甲藻门为主要优势类群, 其生物量占比由 7 月上旬的 25.8% 逐步升至 7 月下旬的 49.4% (月均 40.8%); 同期绿藻门占比持续下降(35.7% 降至 13.1%, 月均 26.4%), 而蓝藻门占比上升(6.3% 升至 18.0%, 月均 13.1%)。硅藻门在 7 月波动范围为 9.9%–30.6% (月均 16.6%)。进入 9 月, 群落结构向“硅藻—蓝藻”并存格局转变: 硅藻门月均占比升至 26.1%, 并在 9 月 22 日达到 41.6%; 蓝藻门月均占比为 29.0%, 在 9 月多次维持较高水平(最高 35.0%)。相较之下, 甲藻门月均占比降至 28.9%, 且在 9 月 22 日出现阶段性低值(11.2%)。10 月群落结构发生进一步转变, 甲藻门占比快速升高并形成绝对优势(56.1%–75.2%, 月均 64.9%), 而蓝藻门与绿藻门占比显著降低(分别为 3.7%–18.9% 与 2.7%–8.7%); 硅藻门在 10 月维持在 15.8%–21.8% 的中等水平, 隐藻门、裸藻门与金藻门在整个研究期间占比相对较低但持续出现(图 2)。

硅藻门优势属主要为直链藻属(*Melosira*)、小环藻属(*Cyclotella*)和针杆藻属(*Synedra*), 其中直链藻属(*Melosira*)在三个月份中持续占据主导地位, 月累计生物量从 7 月的 17.29 升至 9 月的 54.62, 10 月略降至 44.35, 与门水平上 9 月硅藻比例升高的特征相吻合。小环藻属(*Cyclotella*)在 9 月表现出相对高值(7 月、9 月和 10 月分别为 1.17、3.32 和 1.63)。针杆藻属(*Synedra*)则在 10 月明显下降(0.35、0.70 和 0.05)。甲藻门在严格筛选条件下仅保留多甲藻属(*Peridinium*), 该属月累计生物量呈持续上升趋势, 由 7 月的 40.21 升至 9 月的 59.03, 并在 10 月达到峰值 147.11, 对应了门水平上 10 月甲藻绝对优势的演替格局。蓝藻门筛选出的持续出现的优势属, 7 月以束丝藻属(*Aphanizomenon*)为主(7.93), 9–10 月转为颤藻属(*Oscillatoria*)主导, 生物量分别达 43.63 和 15.46, 伪鱼腥藻属(*Pseudanabaena*)在 9 月出现相对高值(10.25)。绿藻门中转板藻属(*Mougeotia*)在 7 月占明显优势(22.54), 9 月角星鼓藻属(*Staurastrum*)生物量升高(11.80), 与转板藻属(*Mougeotia*)(7.97)共同构成主要组分, 10 月该门整体生物量下降。隐藻门的优势属为隐藻属(*Cryptomonas*)和蓝隐藻属(*Chroomonas*), 其中隐藻属(*Cryptomonas*)在 9–10 月维持相对稳定的较高水平(分别为 3.69 和 3.66)。

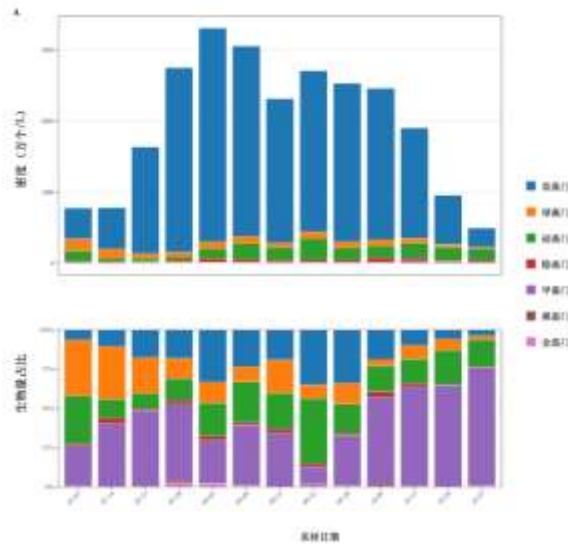


图 2 浮游植物各门类密度及生物量占比变化

Fig. 2 Temporal variations in density and biomass proportion of different phytoplankton phyla

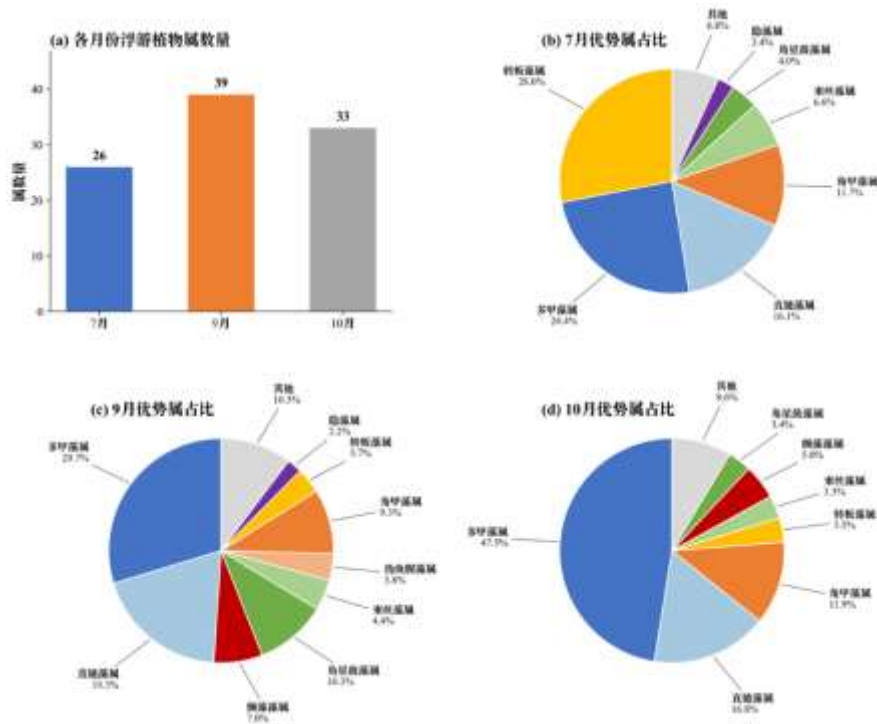


图 3 各月份浮游植物属数量及优势属组成 ((a) 7月、9月和10月浮游植物属数量; (b) 7月优势属相对丰度占比; (c) 9月优势属相对丰度占比; (d) 10月优势属相对丰度占比)

Fig. 3 Monthly phytoplankton genus richness and dominant genus composition

(a) Number of phytoplankton genera in July, September, and October; (b) Relative abundance proportions of dominant genera in July; (c) Relative abundance proportions of dominant genera in September; (d) Relative abundance proportions of dominant genera in October

## 2.2 浮游动物脂肪酸组成概况

三个采样月份中,四种浮游动物脂肪酸组成均以 SFA 为主,其次为 PUFA 与 MUFA (表 1)。随月份推移, SFA 比例总体呈下降趋势(7 月 61.83%–76.77%, 10 月 41.99%–48.00%), PUFA 比例在 10 月各物种均达到最高值(37.31%–41.12%)。ARA 和 EPA 等长链 PUFA 在 10 月的相对含量亦均高于 7 月和 9 月水平。

表 1 各月份四种浮游动物脂肪酸组成(%, mean ± SD)

Tab. 1 Fatty acid composition of four zooplankton species in different months (% , mean ± SD)

月份	物种	SFA	MUFA	PUFA	ARA	EPA	DHA
7 月	<i>M. leuckarti</i>	76.77±8.74	7.33±2.77	15.90±6.05	2.43±0.99	2.57±1.02	3.70±1.41
	<i>P. tunguidus</i>	61.83±3.05	9.38±1.67	28.79±1.37	3.55±0.71	5.58±1.76	6.74±2.50
	<i>D. galeata</i>	66.56±4.44	10.29±1.17	23.15±3.27	3.44±0.02	3.77±0.06	3.85±0.24
	<i>B. longirostris</i>	-	-	-	-	-	-
9 月	<i>M. leuckarti</i>	62.58±13.11	19.38±12.45	18.04±3.87	2.87±0.75	2.72±0.67	4.29±1.36
	<i>P. tunguidus</i>	59.94±17.17	19.53±14.38	20.53±2.79	3.65±0.43	3.39±0.37	4.61±0.52
	<i>D. galeata</i>	59.37±4.79	19.29±5.65	21.34±5.08	4.20±1.12	3.39±1.10	4.31±1.46
	<i>B. longirostris</i>	64.44±14.60	18.43±12.93	17.14±2.61	2.97±0.48	2.76±0.40	3.43±0.64
10 月	<i>M. leuckarti</i>	44.60±6.35	17.80±4.34	37.60±2.72	8.20±1.34	6.86±0.83	6.45±1.47
	<i>P. tunguidus</i>	41.99±13.34	16.89±5.72	41.12±8.52	12.30±4.31	9.82±3.42	5.07±1.61
	<i>D. galeata</i>	48.00±19.09	13.56±8.09	38.44±13.35	8.66±4.16	7.21±3.21	4.72±2.67
	<i>B. longirostris</i>	46.86±9.63	15.84±4.79	37.31±6.62	8.91±3.18	7.55±2.56	5.64±1.35

注: 7 月份采样中长额象鼻溞 (*B. longirostris*) 捕获量不足以达到脂肪酸分析所需最低个体数(30 个)

## 2.3 月份、物种与点位对浮游动物脂肪酸组成的影响

基于欧氏距离相异性矩阵的 PERMANOVA 分析(9999 次置换)显示,月份因子解释了 40.93% 的总变异 ( $F = 25.827$ ,  $R^2 = 0.4093$ ,  $p < 0.0001$ )。点位 ( $F = 1.873$ ,  $R^2 = 0.0593$ ,  $p = 0.0818$ ) 和物种 ( $F = 1.466$ ,  $R^2 = 0.0349$ ,  $p = 0.1947$ ) 的主效应未达显著水平。

交互项中,月份×点位 ( $F = 3.883$ ,  $R^2 = 0.1846$ ,  $p = 0.0005$ ) 和点位×物种 ( $F = 1.796$ ,  $R^2 = 0.1708$ ,  $p = 0.0440$ ) 达到显著水平,而月份×物种交互作用不显著 ( $F = 0.961$ ,  $R^2 = 0.0381$ ,  $p = 0.5096$ )。

表 2 浮游动物脂肪酸组成的 PERMANOVA 分析结果

Tab. 2 PERMANOVA results for fatty acid composition of zooplankton

因素	df	SS	MS	F 值	R <sup>2</sup>	p 值
月份	2	1.0392	0.5196	25.827	0.4093	<0.0001
点位	4	0.1507	0.0377	1.8725	0.0593	0.0818
物种	3	0.0885	0.0295	1.4664	0.0349	0.1947
月份:点位	6	0.4687	0.0781	3.8830	0.1846	0.0005
月份:物种	5	0.0967	0.0193	0.9609	0.0381	0.5096
点位:物种	12	0.4337	0.0361	1.7964	0.1708	0.0440
残差	13	0.2615	0.0201	—	0.1030	—
总计	45	2.5389	0.0564	—	1.0000	—

## 2.4 不同月份间浮游动物脂肪酸组成的差异特征

SIMPER 分析识别了不同月份间组成差异的关键脂肪酸。7 月与 9 月间的主要贡献脂肪酸为神经酸(24:1, 贡献率 13.5%) 和顺-11-二十碳一烯酸(20:1, 贡献率 11.5%)。7 月与 10 月间,硬脂酸(18:0, 贡献率 13.6%)、ARA(20:4n-6, 贡献率 11.0%) 和棕榈酸(16:0, 贡献率 10.2%) 的累积贡献率达 34.8%。EPA(20:5n-3) 在 10 月的平均相对含量为 7.86%, 高于 7 月的 3.78%, 贡献率为 7.6%。

9月与10月间的主要贡献脂肪酸为硬脂酸（贡献率12.9%）、ARA（贡献率10.4%）和EPA（贡献率8.8%），关键脂肪酸累积贡献率为41.0%（详见附件附表1-3）。

### 2.5 悬浮颗粒有机物（POM）脂肪酸组成的夏秋季季节性变化

POM脂肪酸组成在三月份间存在显著差异（表6）。7月SFA比例最高（80.09±2.06%），PUFA最低（16.31±1.39%）；9月PUFA显著升高（60.22±20.55%），SFA大幅下降（31.52±13.68%）；10月PUFA比例（34.68±7.48%）较9月有所回落，SFA回升至59.09±6.86%。9月ALA（17.74±9.21%）和ARA（14.07±5.21%）均达到三月份中的最高值。

表6 各月份POM脂肪酸组成（%，mean±SD）

Tab. 6 Fatty acid composition of particulate organic matter (POM) in different months (% , mean ± SD)

月份	SFA	MUFA	PUFA	ALA	LIN	ARA	EPA	DHA
7月	80.09±2.06	3.60±1.25	16.31±1.39	1.10±0.16	5.27±1.00	1.27±0.10	4.89±0.38	2.95±0.28
9月	31.52±13.68	8.26±6.89	60.22±20.55	17.74±9.21	9.19±3.18	14.07±5.21	11.62±4.98	6.02±1.36
10月	59.09±6.86	6.24±1.08	34.68±7.48	10.48±3.52	9.55±4.65	5.97±2.09	5.24±1.60	2.16±0.58

### 2.6 POM脂肪酸与环境因子对浮游动物脂肪酸变异的相对贡献

基于方差分解分析，POM脂肪酸与环境变量对浮游动物脂肪酸组成变异的联合解释度达到54.25%。其中，POM脂肪酸表现出显著的主导作用，其纯效应独立贡献了28.43%的变异解释量（ $p = 0.001$ ），表明食物来源是驱动浮游动物脂肪酸组成的首要因子。环境变量的纯效应相对较小，但仍具有统计学意义，独立解释了14.28%的变异（ $p = 0.006$ ）。两类因子的交互作用产生11.54%的共享解释量，反映了食物来源与环境条件之间的协同效应。此外45.75%的变异未被解释，提示浮游动物脂肪酸组成可能还受到其他生物或非生物因子的影响。RDA排序结果显示，在POM脂肪酸中，DHA、EPA和ARA对排序轴的贡献最大，且三者均与RDA1和RDA2轴呈负相关。在环境因子中，水温和叶绿素 $a$ 浓度的贡献较为显著。其中水温的纯效应最为显著（ $R^2 = 0.141$ ， $p = 0.001$ ），高于叶绿素 $a$ 浓度（ $R^2 = 0.126$ ）和pH值（ $R^2 = 0.104$ ）。

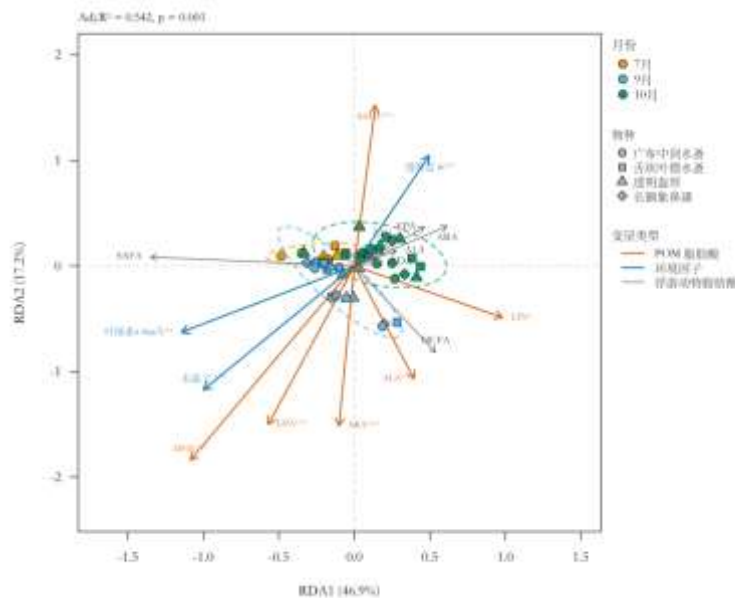


图4 浮游动物脂肪酸组分与POM脂肪酸及环境因子的RDA分析（\*： $P < 0.05$ ，\*\*： $P < 0.01$ ，\*\*\*： $P < 0.001$ ）

Fig. 4 RDA of zooplankton fatty acid composition constrained by particulate organic matter (POM) fatty acids and environmental factors (\*, \*\* and \*\*\* mean  $P < 0.05$ ,  $P < 0.01$  and  $P < 0.001$ , respectively)

## 2.7 浮游植物群落与 POM 脂肪酸的相关性

线性回归分析共识别出 16 组藻类属生物量与 POM 脂肪酸的显著正相关关系（详见附件附表 4）。硅藻各属与多种 PUFA 呈显著正相关：小环藻属生物量与 PUFA 总量（ $R^2=0.50$ ,  $P=0.007$ ）、DHA（ $R^2=0.48$ ,  $P=0.008$ ）、ARA（ $R^2=0.47$ ,  $P=0.009$ ）、EPA（ $R^2=0.39$ ,  $P=0.022$ ）和 ALA（ $R^2=0.36$ ,  $P=0.030$ ）均呈显著正相关；直链藻属与 EPA（ $R^2=0.49$ ,  $P=0.008$ ）和 MUFA（ $R^2=0.41$ ,  $P=0.019$ ）呈显著正相关；针杆藻属与 DHA 呈显著正相关（ $R^2=0.35$ ,  $P=0.034$ ）。隐藻属生物量与 PUFA 总量呈显著正相关（ $R^2=0.31$ ,  $P=0.046$ ）。

蓝藻方面，伪鱼腥藻属与 PUFA（ $R^2=0.51$ ,  $P=0.006$ ）、ALA（ $R^2=0.49$ ,  $P=0.007$ ）、ARA（ $R^2=0.40$ ,  $P=0.020$ ）和 LIN（ $R^2=0.37$ ,  $P=0.026$ ）呈显著正相关；微囊藻属与 MUFA（ $R^2=0.36$ ,  $P=0.029$ ）和 EPA（ $R^2=0.31$ ,  $P=0.049$ ）呈正相关；蓝纤维藻属与 ALA 呈正相关（ $R^2=0.33$ ,  $P=0.040$ ）。然而，相关性分析表明伪鱼腥藻属与小环藻属生物量呈极强正相关（ $r=0.77$ ），提示伪鱼腥藻属与 PUFA 类脂肪酸的相关性可能为假性相关。

## 3 讨论

### 3.1 浮游植物对 POM 脂肪酸组成的影响

POM 脂肪酸组成与浮游植物群落结构的显著相关性支持了“浮游植物分类群决定基础食物质量”的观点。硅藻具有完整的  $\Delta 5/\Delta 6$  去饱和酶系统，可从头合成 EPA 和 DHA，小环藻属 EPA 含量可达总脂肪酸的 15%~20%<sup>[35,36]</sup>。本研究中小环藻属与 PUFA、DHA、ARA、EPA 等多种 LC-PUFA 均呈显著正相关，直链藻属和针杆藻属也表现出与特定脂肪酸的正相关关系，这与硅藻作为高质量 PUFA 来源的生化特征一致。隐藻同样是 PUFA 的重要来源<sup>[37]</sup>，其 ALA 含量可达 20.7%~29.9%、EPA 含量 7.6%~13.2%，本研究中隐藻属与 PUFA 总量的正相关关系验证了这一点。

需特别指出，伪鱼腥藻属与 PUFA 的正相关很可能为假性相关。蓝藻普遍缺乏合成长链 PUFA 所必需的  $\Delta 5$  去饱和酶与 C20/C22 延长酶，其 HUFA 含量通常极低<sup>[38]</sup>。相比之下，蓝藻中  $\alpha$ -亚麻酸（ALA）含量通常较高<sup>[39]</sup>，本研究亦识别出与 ALA 的显著相关性。同时考虑到伪鱼腥藻属与小环藻属生物量呈显著正相关（ $r=0.77$ ），提示二者在时间动态上存在共变关系，且通常认为小环藻属为 PUFA 的主要合成者，可合理推断：伪鱼腥藻属与 PUFA 的统计相关性实由小环藻效应所致，属混杂关联而非真实生物学指示。

### 3.2 浮游动物脂肪酸组成的温度适应

PERMANOVA 分析结果表明，月份是影响浮游动物脂肪酸组成的首要统计来源，解释了 40.93% 的总变异（ $F = 25.827$ ,  $P < 0.0001$ ）。需要说明的是，鉴于 7 月采样点位（ $n=3$ ）少于 9/10 月（ $n=5$ ），该月份效应的统计量在一定程度上可能受到采样设计不均衡的影响，解读时应保持审慎。9 至 10 月间环境条件发生显著变化，藻类群落由蓝藻-绿藻-硅藻均衡结构转变为甲藻占优势的群落结构。相比之下，物种（ $R^2 = 0.035$ ,  $P=0.195$ ）和采样点位（ $R^2 = 0.059$ ,  $P=0.082$ ）的主效应均不显著，表明不同浮游动物类群和空间位置间的脂肪酸组成差异较小，时间因素的作用占主导地位。“月份×物种”交互作用不显著（ $F=0.961$ ,  $P=0.510$ ），说明不同浮游动物类群对月份变化的脂肪酸响应模式具有一致性，这一结果支持温度驱动的生理适应机制在各类群间具有普遍性的推断<sup>[40]</sup>。

方差分解结果显示水温具有最显著的纯效应，RDA 排序分析也表明，水温环境梯度与浮游动物脂肪酸组成呈显著相关：RDA 二维排序图上，水温向量与浮游动物 EPA、DHA 和 ARA（HUFA）的向量方向近乎相反，显示水温下降与浮游动物体内 HUFA 含量升高密切相关，这与我们预期的低温诱导 HUFA 积累的模式相符。

SIMPER 分析表明了浮游动物脂肪酸不同月份间的调整模式。随水温下降，PUFA 相对含量显著上升，SFA 相对含量下降：EPA 的相对含量由 7 月的 3.78%、9 月的 3.05% 上升至 10 月的 7.86%，ARA 的相对含量由 7 月的 3.04%、9 月的 3.41% 上升至 10 月的 9.51%；硬脂酸（18:0）的相对含量由 7 月的 37.04% 下降至 10 月的 22.91%，棕榈酸（16:0）由 7 月的 27.44% 下降至 10 月的 17.52%。这一变化

模式与内稳态黏度适应假说 (homeoviscous adaptation) 一致<sup>[41]</sup>。低温环境下, 细胞膜流动性下降会影响膜蛋白功能和物质运输效率<sup>[42]</sup>, 变温动物通过提高膜磷脂中 PUFA 比例来维持膜流动性。PUFA 分子的顺式双键引入“弯折”, 降低脂肪酸链的紧密堆砌程度, 从而补偿低温造成的膜流动性降低。这一适应机制已在多项研究中得到验证: Hahn 和 von Elert 的模拟实验显示, 低温显著提高了水蚤 (*Daphnia magna*) 体内 PUFA 相对含量<sup>[43]</sup>; Gladyshev 等<sup>[44]</sup>的跨湖比较研究表明, 水温比 POM 脂肪酸组成更能有效预测浮游动物 HUFA 含量。

温度驱动的膜脂适应机制在一定程度上削弱了食物源短期波动对浮游动物脂肪酸组成的影响。本研究的偏 RDA 结果显示, 环境因子独立解释了 14.28% 的变异, 这意味着浮游动物并非被动地呈现食物条件的脂肪酸特征, 而是能够通过生理调控主动维持体内必需脂肪酸的相对稳定。当食物源中的 HUFA 含量下降时, 选择性保留及代谢调整可部分弥补食物质量降低的影响<sup>[45]</sup>, 同时, 大量实验也表明部分浮游动物可能通过选择性保留以及对短链前体 PUFA 的有限延长/去饱和, 实现一定程度的营养升级, 但能力受类群与环境条件限制<sup>[46-49]</sup>, 这种主动调节能力一定程度使得浮游动物在不同季节和温度条件下维持关键 HUFA 水平, 对其生存和功能具有重要意义。

### 3.3 营养传递的时间滞后

尽管 POM 的脂肪酸组成对浮游动物脂肪酸组成具有显著影响 (本研究方差分析显示 POM 脂肪酸纯效应  $R^2 = 0.284$ ,  $p = 0.001$ ), 我们仍观察到浮游动物脂肪酸组成相对于颗粒有机物存在明显的时间错位 (滞后) 现象。具体而言, 9 月份 POM 中 PUFA 的平均占比高达 60.22%, 远高于 10 月的 34.68%。然而浮游动物体内 EPA 在 10 月的平均相对含量 (7.86%) 反而高于 9 月 (3.05%)。类似地, ARA 在 10 月的相对含量 (9.51%) 显著高于 9 月 (3.41%), 贡献率达 10.36%。这种消费者脂肪酸质量峰值滞后于食物资源质量峰值的现象, 与既往多项研究的发现相吻合: Taipale 等<sup>[50]</sup>通过磷脂脂肪酸分析发现, *Daphnia* 的脂肪酸特征反映约 1 周前的食物源组成, 揭示了营养传递滞后的生理基础。Grosbois 等<sup>[51]</sup> 报告了秋季和早冬期间, 湖水中藻源脂类的增加与桡足类体内脂类储备积累之间存在明显的时间错配, 提示脂类从初级生产到高营养级可能经历数周量级的滞后过程。

值得注意的是, SIMPER 分析还揭示了浮游动物体内 SFA 的月份变化特征。硬脂酸 (18:0) 在 9 月与 10 月组间差异中的贡献率最高 (12.85%), 其相对含量由 9 月的 34.55% 下降至 10 月的 22.91%。这种 SFA 下降伴随 PUFA 上升的模式进一步支持了浮游动物对必需脂肪酸的主动保留策略: 当优质食物匮乏时, 浮游动物倾向于优先氧化 SFA 和 MUFA 以供能, 而将有限的 EPA 和 DHA 优先用于膜磷脂合成与维持<sup>[52]</sup>。Hartwich 等人<sup>[53]</sup>对浮游动物脂肪酸的季节积累模式研究也指出, 消费者体内脂肪酸的季节变化往往与当下食物供给不同步, 尤其在食物质量下降时期, 这种不同步更为显著。这种选择性代谢策略使浮游动物在食物质量波动时仍能维持相对稳定的必需脂肪酸水平, 保障其基本生理功能。

本研究 PERMANOVA 分析中检测到“月份×点位”的交互作用显著 ( $F = 3.883$ ,  $R^2 = 0.185$ ,  $p = 0.0005$ ), 提示时间滞后效应在空间尺度上可能存在差异。不同采样点的水文条件、食物可获得性以及温度环境各异, 这些因素都可能导致营养传递滞后期在空间上的长短不同。然而, 我们并未发现“月份×物种”的显著交互作用 ( $p = 0.510$ ), 说明不同浮游动物类群的时间滞后响应模式基本一致。这再次反映出 HUFA 选择性保留机制在浮游动物中的普遍性: 无论哪种类群, 在面对环境温度下降和食物 HUFA 供应变化时, 其脂肪酸组成调整的趋势是相似的。

温度变化与营养传递的时间滞后之间存在复杂的交互作用。一方面, 如前文所述, 在低温条件下浮游动物会通过内稳态黏度适应机制加强对 PUFA 的选择性保留。另一方面, 秋季水温下降会降低浮游动物的新陈代谢速率, 延长脂肪酸的生物学半衰期和体内停留时间<sup>[54,55]</sup>, 因此高质量食物所提供的 HUFA 可以在体内维持更长时间。综合来看, 我们在 10 月份观察到的 EPA 和 DHA 高峰, 可能正是上述两种效应叠加的结果: 既包含了 9 月藻类爆发后延迟积累的效应, 也反映了秋季降温引发的 HUFA 选择性保留增强。正因为存在时间滞后和温度适应的协同作用, 在统计分析上同时采集的 POM 与浮游动物脂肪酸含量往往难以呈现简单的正相关关系。

野外研究中有关浮游动物脂肪酸的结论不一致也从侧面印证了这些机制的复杂性。尽管大量实验室

研究表明浮游动物脂肪酸组成受 POM 脂肪酸的强烈调控<sup>[56,57]</sup>, 但野外研究中这种效应往往较弱或不稳定。部分野外研究观察到 POM 脂肪酸与浮游动物脂肪酸组成的关联性<sup>[58,59]</sup>, 而 Persson 和 Vrede<sup>[60]</sup>、Smyntek 等<sup>[61]</sup>的研究则未发现明确的这种关系, 这种结果的不一致性反映了野外条件的复杂性。Galloway 和 Budge 指出<sup>[62]</sup>, 即使研究者尝试通过喂养实验来量化消费者脂肪酸的营养修饰, 脂肪酸生物标志物研究往往对示踪剂在消费者中营养转移和储存的不确定性认知不足, 个体发育、生理应激、组织周转时间以及温度等环境因素对生物标志物的影响被严重低估。本研究的结果同样表明, 环境因子(特别是温度)的影响可能超过不同浮游动物类群自身的固有差异——PERMANOVA 分析显示月份效应解释了 40.9% 的变异, 而物种效应仅占 3.5%, 后者并不显著。这提醒我们, 在解读野外浮游动物脂肪酸数据时, 需要将时间滞后效应和温度等环境驱动因素考虑在内。

需要指出, 本研究尚存在若干局限性。首先, 采样时段仅覆盖 7 月、9 月和 10 月, 难以反映洱海浮游植物脂肪酸组成的全年动态, 相关结论的适用范围限于夏秋季调查时段。其次, 7 月采样点位 ( $n=3$ ) 少于 9 月和 10 月 ( $n=5$ ), 月际比较存在点位数量的不均衡性, 月份效应的统计结论有待等量点位设计的系统验证。再者, 脂肪酸数据以相对百分比形式呈现, 各组分间受闭合约束而非统计独立, 本文对脂肪酸变化的讨论均基于相对组成结构的月际差异, 不宜直接外推为各组分绝对含量的独立变动。此外, 物种选取依据 2025 年实地采样结果确定, 缺乏同年系统性预调查支撑, 其代表性可能受年际优势种更替的影响。未来研究可在以下方面加以改进: 开展全年月度连续采样以揭示完整年内变化格局; 采用各月等量点位设计以提升月际比较的统计效力; 并在分析框架中引入等对数比 (isometric log-ratio, ilr) 转换等组成数据专用方法, 以进一步消除闭合约束对统计推断的影响。

## 4 结论

本研究以云南洱海四种浮游动物为研究对象, 分析了其脂肪酸相对组成在夏秋调查时段内的月际差异特征及其与食物来源和环境因子的关系, 主要结论如下:

1) 月份是影响洱海浮游动物脂肪酸组成的首要因子, PERMANOVA 分析显示月份效应解释了总变异的 40.93% ( $F = 25.827$ ,  $P < 0.0001$ ), 而物种 ( $R^2 = 0.035$ ,  $P = 0.195$ ) 和采样点位 ( $R^2 = 0.059$ ,  $P = 0.082$ ) 的主效应均不显著。"月份 $\times$ 物种"交互作用不显著 ( $P = 0.510$ ), 表明不同浮游动物类群对月份变化的脂肪酸响应模式具有一致性。

2) 水温是驱动浮游动物脂肪酸组成变异的关键环境因子, 其纯效应最为显著 ( $R^2 = 0.141$ ,  $P = 0.001$ )。随水温下降, 浮游动物体内 PUFA (EPA、ARA) 相对含量显著上升, SFA (18:0、16:0) 相对含量下降, 这一变化模式符合内稳态黏度适应假说。

3) POM 脂肪酸对浮游动物脂肪酸组成具有显著影响 (纯效应  $R^2 = 0.284$ ,  $P = 0.001$ ), 但消费者脂肪酸质量峰值滞后于食物资源质量峰值。9 月 POM 中 PUFA 占比高达 60.22%, 而 10 月降至 34.68%; 浮游动物体内 EPA 和 ARA 在 10 月的相对含量 (7.86%和 9.51%) 反而高于 9 月 (3.05%和 3.41%), 提示营养传递存在时间滞后效应。

4) 浮游植物群落结构显著影响 POM 脂肪酸组成。硅藻 (尤其是小环藻属) 和隐藻是 POM 中多不饱和脂肪酸的重要来源, 其生物量与 POM 中 EPA、DHA、ARA 等关键 LC-PUFA 含量呈显著正相关。浮游植物群落的演替通过调控 POM 脂肪酸质量, 间接影响浮游动物可获得的必需脂肪酸供给。

5) 9—10 月调查时段是洱海浮游动物积累必需脂肪酸的相对关键窗口期。此结论基于有限采样月份, 是否代表年际规律性仍有待验证。这一时期藻类群落由蓝藻—绿藻—硅藻结构转变为甲藻占优势, 为浮游动物提供了优质的 PUFA 来源, 水温下降触发的内稳态黏度适应机制进一步促使浮游动物选择性保留 EPA 和 DHA 等 HUFA。

6) 在全球气候变暖背景下, 水温升高可能削弱浮游动物 PUFA 选择性保留能力, 并通过改变浮游植物群落结构降低初级生产者的必需脂肪酸产量, 进而影响高原湖泊食物网营养传递效率。本研究为评估气候变化对高原湖泊食物网营养质量的潜在影响提供了基础数据。

## 5 附件

附表 1-4 见电子版 (DOI: 10.18307/2026.0407) .

## 6 参考文献

- [1] RUESS L, MÜLLER-NAVARRA D C. Essential Biomolecules in Food Webs. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2019, 7. DOI:10.3389/fevo.2019.00269.
- [2] MEYERS M, DÉCIMA M, LAW C S, et al. No evidence of altered relationship between diet and consumer fatty acid composition in a natural plankton community under combined climate drivers. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2022, 551: 151734. DOI:10.1016/j.jembe.2022.151734.
- [3] DALSGAARD J, ST JOHN M, KATTNER G, et al. Fatty acid trophic markers in the pelagic marine environment. *Advances in Marine Biology*, 2003, 46: 225-340. DOI:10.1016/s0065-2881(03)46005-7.
- [4] BRETT M, MÜLLER-NAVARRA D. The role of highly unsaturated fatty acids in aquatic foodweb processes. *Freshwater Biology*, 1997, 38(3): 483-499. DOI:10.1046/j.1365-2427.1997.00220.x.
- [5] GLENCROSS B D. Exploring the nutritional demand for essential fatty acids by aquaculture species. *Reviews in Aquaculture*, 2009, 1(2): 71-124. DOI:10.1111/j.1753-5131.2009.01006.x.
- [6] GALLOWAY A W E, WINDER M. Partitioning the Relative Importance of Phylogeny and Environmental Conditions on Phytoplankton Fatty Acids. *PLOS ONE*, 2015, 10(6): e0130053. DOI:10.1371/journal.pone.0130053.
- [7] JÓNASDÓTTIR S H. Fatty Acid Profiles and Production in Marine Phytoplankton. *Marine Drugs*, 2019, 17(3): 151. DOI:10.3390/md17030151.
- [8] CALDERINI M L, PÄÄKKÖNEN S, SALMI P, et al. Temperature, phosphorus and species composition will all influence phytoplankton production and content of polyunsaturated fatty acids. *Journal of Plankton Research*, 2023, 45(4): 625-635. DOI:10.1093/plankt/fbad026.
- [9] TAIPALE S, PELTOMAA E, SALMI P. Variation in  $\omega$ -3 and  $\omega$ -6 Polyunsaturated Fatty Acids Produced by Different Phytoplankton Taxa at Early and Late Growth Phase. *Biomolecules*, 2020, 10(4): 559. DOI:10.3390/biom10040559.
- [10] MATHIEU F, RAUTIO M, MARSHALL J, et al. Diet predicts fatty acids of zooplankton more than environmental or geographical variables: evidence from subarctic to subtropical aquatic ecosystems. *Inland Waters*, 2025, 15(1): 2511112. DOI:10.1080/20442041.2025.2511112.
- [11] BEC A, DESVILLETES C, VÉRA A, et al. Nutritional quality of a freshwater heterotrophic flagellate: trophic upgrading of its microalgal diet for daphnia hyalina. *Aquatic Microbial Ecology*, 2003, 32: 203-207. DOI:10.3354/ame032203.
- [12] AGHA R, SAEBELFELD M, MANTHEY C, et al. Chytrid parasitism facilitates trophic transfer between bloom-forming cyanobacteria and zooplankton (daphnia). *Scientific Reports*, 2016, 6(1): 35039. DOI:10.1038/srep35039.
- [13] MARTIN-CREUZBURG D, COGGINS B L, EBERT D, et al. Rearing Temperature and Fatty Acid Supplementation Jointly Affect Lipid Fluorescence Polarization and Heat Tolerance in Daphnia. *Physiological and biochemical zoology: PBZ*, 2019, 92(4): 408-418. DOI:10.1086/704365.
- [14] WERNER C, OTTE K A, VON ELERT E. Phenotypic convergence in a natural Daphnia population acclimated to low temperature. *Ecology and Evolution*, 2021, 11(21): 15312-15324. DOI:10.1002/ece3.8217.
- [15] HAZEL J R, EUGENE WILLIAMS E. The role of alterations in membrane lipid composition in enabling physiological adaptation of organisms to their physical environment. *Progress in Lipid Research*, 1990, 29(3): 167-227. DOI:10.1016/0163-7827(90)90002-3.
- [16] HIXSON S M, ARTS M T. Climate warming is predicted to reduce omega-3, long-chain, polyunsaturated fatty acid production in phytoplankton. *Global Change Biology*, 2016, 22(8): 2744-2755. DOI:10.1111/gcb.13295.
- [17] STRANDBERG U, HILTUNEN M, SYVÄRANTA J, et al. Combined effects of eutrophication and warming on polyunsaturated fatty acids in complex phytoplankton communities: a mesocosm experiment. *Science of the Total Environment*, 2022, 843: 157001. DOI:10.1016/j.scitotenv.2022.157001.
- [18] CALDERINI M L, KAHILAINEN K K, ESTLANDER S, et al. Eutrophication effect on production and transfer of omega-3

- fatty acids in boreal lake food webs. *Science of The Total Environment*, 2023, 903: 166674. DOI:10.1016/j.scitotenv.2023.166674.
- [19] TAIPALE S J, VENTELÄ A M, LITMANEN J, et al. Poor nutritional quality of primary producers and zooplankton driven by eutrophication is mitigated at upper trophic levels. *Ecology and Evolution*, 2022, 12(3): e8687. DOI:10.1002/ece3.8687.
- [20] 朱云, 陈光杰, 孔令阳, 等. 青藏高原东南缘高山湖泊藻类响应气候变化和大气沉降的长期特征. *湖泊科学*, 2023, 35(6): 2155-2169.
- [21] 李静, 陈光杰, 黄林培, 等. 滇西北地区高山湖泊沃迪错近两百年来环境变化及枝角类群落响应. *湖泊科学*, 2023, 35(6): 2170-2184.
- [22] PENG K, LIU X, CHENG H, et al. Characterization of driving factors for the long-term succession of bloom-forming cyanobacterial genera in lake erhai, southwest China. *Journal of Environmental Management*, 2024, 351: 119729. DOI:10.1016/j.jenvman.2023.119729.
- [23] CAO J, HOU Z ying, LI Z kun, 等. Spatiotemporal dynamics of phytoplankton biomass and community succession for driving factors in a meso-eutrophic lake. *Journal of Environmental Management*, 2023, 345: 118693. DOI:10.1016/j.jenvman.2023.118693.
- [24] 周起, 陈光杰, 李蕊, 等. 水体叶绿素 a 和硅藻群落时空分布及影响因子的对比分析——以云贵高原异龙湖为例. *湖泊科学*, 2023, 35(6): 1891-1904.
- [25] 邹艳兰, 王玮璐, 秦江, 等. 洱海南部近岸微囊藻原位增殖的季节变化及影响因子. *湖泊科学*, 2023, 35(6): 1905-1916.
- [26] 张淑霞 吴慧琳, ZHANG SHUXIA W H. 洱海湖滨带冬季水鸟的水质指示作用. *湖泊科学*, 2017, 29(4): 804-810. DOI:10.18307/2017.0403.
- [27] 高思佳, 侯泽英, 吴越, 储昭升, GAO SIJIA H Z. 近 50a 洱海水环境演变特征及其主要驱动因素. *湖泊科学*, 2023, 35(4): 1296-1305. DOI:10.18307/2023.0422.
- [28] 许鲁君, 刘辉志. 云贵高原洱海湖泊效应的数值模拟. *气象学报*, 2015(4): 789-802. DOI:10.11676/qxxb2015.047.
- [29] 马巍, 苏建广, 杨洋, 等. 洱海水质演变特征及主要影响因子分析. *中国水利水电科学研究院学报 (中英文)*, 2022, 20(2): 112-119, 128. DOI:10.13244/j.cnki.jiwhr.20200248.
- [30] 章宗涉, 黄祥飞. 淡水浮游生物研究方法. 1 版. 北京: 科学出版社, 1991
- [31] FOLCH J, LEES M, STANLEY G H S. A SIMPLE METHOD FOR THE ISOLATION AND PURIFICATION OF TOTAL LIPIDES FROM ANIMAL TISSUES. *Journal of Biological Chemistry*, 1957, 226(1): 497-509. DOI:10.1016/S0021-9258(18)64849-5.
- [32] TAIPALE S J, HILTUNEN M, VUORIO K, et al. Suitability of Phytosterols Alongside Fatty Acids as Chemotaxonomic Biomarkers for Phytoplankton. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 212. DOI:10.3389/fpls.2016.00212.
- [33] ANDERSON M J. Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. *Biometrics*, 2006, 62(1): 245-253. DOI:10.1111/j.1541-0420.2005.00440.x.
- [34] OKSANEN J, SIMPSON G L, BLANCHET F G, et al. vegan: Community Ecology Package[DS/OL]. 2001: 2.7-2[2025-12-04]. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>. DOI:10.32614/CRAN.package.vegan.
- [35] CUPO A, LANDI S, MORRA S, et al. Autotrophic vs. Heterotrophic Cultivation of the Marine Diatom *Cyclotella cryptica* for EPA Production. *Marine Drugs*, 2021, 19(7): 355. DOI:10.3390/md19070355.
- [36] HAMILTON M L, HASLAM R P, NAPIER J A, et al. Metabolic engineering of *Phaeodactylum tricorutum* for the enhanced accumulation of omega-3 long chain polyunsaturated fatty acids. *Metabolic Engineering*, 2014, 22: 3-9. DOI:10.1016/j.ymben.2013.12.003.
- [37] TAIPALE S, STRANDBERG U, PELTOMAA E, et al. Fatty acid composition as biomarkers of freshwater microalgae: analysis of 37 strains of microalgae in 22 genera and in seven classes. *Aquatic Microbial Ecology*, 2013, 71(2): 165-178. DOI:10.3354/ame01671.
- [38] PASSOS L S, DE FREITAS P N N, MENEZES R B, et al. Content of Lipids, Fatty Acids, Carbohydrates, and Proteins in Continental Cyanobacteria: A Systematic Analysis and Database Application. *Applied Sciences*, 2023, 13(5): 3162. DOI:10.3390/app13053162.
- [39] MALTSEV Y, MALTSEVA K. Fatty acids of microalgae: diversity and applications. *Reviews in Environmental Science and*

*Bio/Technology*, 2021, 20(2): 515-547. DOI:10.1007/s11157-021-09571-3.

- [40] FARKAS T. Adaptation of fatty acid compositions to temperature—a study on planktonic crustaceans. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry*, 1979, 64(1): 71-76. DOI:10.1016/0305-0491(79)90185-8.
- [41] SINENSKY M. Homeoviscous adaptation—a homeostatic process that regulates the viscosity of membrane lipids in *Escherichia coli*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1974, 71(2): 522-525. DOI:10.1073/pnas.71.2.522.
- [42] COOPER G M. Cell Membranes[M/OL]//The Cell: A Molecular Approach. 2nd edition. Sinauer Associates, 2000[2025-12-03]. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK9928/>.
- [43] HAHN M A, VON ELERT E. The impact of diel vertical migration on fatty acid patterns and allocation in *Daphnia magna*. *PeerJ*, 2020, 8: e8809. DOI:10.7717/peerj.8809.
- [44] GLADYSHEV M I, SEMENCHENKO V P, DUBOVSKAYA O P, et al. Effect of temperature on contents of essential highly unsaturated fatty acids in freshwater zooplankton. *Limnologica*, 2011, 41(4): 339-347. DOI:10.1016/j.limno.2011.03.001.
- [45] PARRISH C C, FRENCH V M, WHITICAR M J. Lipid class and fatty acid composition of copepods (*Calanus finmarchicus*, *C. glacialis*, *Pseudocalanus* sp., *Tisbe furcata* and *Nitokra lacustris*) fed various combinations of autotrophic and heterotrophic protists. *Journal of Plankton Research*, 2012, 34(5): 356-375. DOI:10.1093/plankt/fbs003.
- [46] PILECKY M, FINK P, KÄMMER S K, et al. Mass spectrometry imaging reveals the spatial distribution of essential lipids in *Daphnia magna* – potential implications for trophic ecology. *Inland Waters*, 2023, 13(1): 111-120. DOI:10.1080/20442041.2022.2127609.
- [47] ALBRIGHT M. Temperature and Polyunsaturated Fatty Acid's Effect on *Daphnia magna* Reproduction.
- [48] HYMAN M, WANG Q, WILSON A E, et al. Production of *daphnia* zooplankton on wastewater-grown algae for sustainable conversion of waste nutrients to fish feed. *Journal of Cleaner Production*, 2021, 310: 127501. DOI:10.1016/j.jclepro.2021.127501.
- [49] RAHMATI R, FEREDOUNI A E, ROUHI A, et al. Effects of different diets on population growth and fatty acids composition in cyclopoid copepod, *acanthocyclops trajani* (mirabdullayev and defaye, 2002): a potential supplementary live food for freshwater fish larvae. *Iranian Journal of Fisheries Sciences*, 2020[2025-12-07]. <https://www.semanticscholar.org/paper/Effects-of-different-diets-on-population-growth-and-Rahmati-Fereidouni/963531376548ba1b4bf009c923c2daa50a78d4f>.
- [50] TAIPALE S, KANKAALA P, TIROLA M, et al. Whole-lake dissolved inorganic 13C additions reveal seasonal shifts in zooplankton diet. *Ecology*, 2008, 89(2): 463-474. DOI:10.1890/07-0702.1.
- [51] GROSBOIS G, MARIASH H, SCHNEIDER T, et al. Under-ice availability of phytoplankton lipids is key to freshwater zooplankton winter survival. *Scientific Reports*, 2017, 7(1): 11543. DOI:10.1038/s41598-017-10956-0.
- [52] TAIPALE S J, KAINZ M J, BRETT M T. Diet-switching experiments show rapid accumulation and preferential retention of highly unsaturated fatty acids in *Daphnia*. *Oikos*, 2011, 120(11): 1674-1682. DOI:10.1111/j.1600-0706.2011.19415.x.
- [53] HARTWICH M, MARTIN-CREUZBURG D, WACKER A. Seasonal changes in the accumulation of polyunsaturated fatty acids in zooplankton. *Journal of Plankton Research*, 2013, 35(1): 121-134. DOI:10.1093/plankt/fbs078.
- [54] HELENIUS L, BUDGE S M, NADEAU H, et al. Ambient temperature and algal prey type affect essential fatty acid incorporation and trophic upgrading in a herbivorous marine copepod. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2020, 375(1804): 20200039. DOI:10.1098/rstb.2020.0039.
- [55] WERBROUCK E, GANSBEKE D V, VANREUSEL A, et al. Temperature Affects the Use of Storage Fatty Acids as Energy Source in a Benthic Copepod (*Platychelipus littoralis*, Harpacticoida). *PLOS ONE*, 2016, 11(3): e0151779. DOI:10.1371/journal.pone.0151779.
- [56] BRETT M T, MÜLLER-NAVARRA D C, BALLANTYNE A P, et al. *Daphnia* fatty acid composition reflects that of their diet. *Limnology and Oceanography*, 2006, 51(5): 2428-2437. DOI:10.4319/lo.2006.51.5.2428.
- [57] MASCLAUX H, BEC A, KAINZ M J, et al. Accumulation of polyunsaturated fatty acids by cladocerans: effects of taxonomy, temperature and food. *Freshwater Biology*, 2012, 57(4): 696-703. DOI:10.1111/j.1365-2427.2012.02735.x.
- [58] HESSEN D O, LEU E. Trophic transfer and trophic modification of fatty acids in high Arctic lakes. *Freshwater Biology*, 2006,

51(11): 1987-1998. DOI:10.1111/j.1365-2427.2006.01619.x.

[59] RAVET J L, BRETT M T, ARHONDITSIS G B. The effects of seston lipids on zooplankton fatty acid composition in Lake Washington, Washington, USA. *Ecology*, 2010, 91(1): 180-190. DOI:10.1890/08-2037.1.

[60] PERSSON J, VREDE T. Polyunsaturated fatty acids in zooplankton: variation due to taxonomy and trophic position. *Freshwater Biology*, 2006, 51(5): 887-900. DOI:10.1111/j.1365-2427.2006.01540.x.

[61] SMYNTEK P M, TEECE M A, SCHULZ K L, et al. A standard protocol for stable isotope analysis of zooplankton in aquatic food web research using mass balance correction models. *Limnology and Oceanography*, 2007, 52(5): 2135-2146. DOI:10.4319/lo.2007.52.5.2135.

[62] GALLOWAY A W E, BUDGE S M. The critical importance of experimentation in biomarker-based trophic ecology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2020, 375(1804): 20190638. DOI:10.1098/rstb.2019.0638.