

Wang Z X, Wang C L, Lü H M, *et al.* the trophic structure of fish assemblages in the Chishui river based on stable isotope analysis [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2025, 49(8): 082515. [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 [J]. 水生生物学报, 2025, 49(8): 082515.]

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

王梓鑫^{1,2} 王春伶² 吕海敏^{2,3} 赵梦飞^{2,3} 林东圣^{1,2} 刘焕章² 刘飞²

(1. 大连海洋大学, 大连 116000; 2. 中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072; 3. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 为探究赤水河鱼类食物网特征, 研究根据2023年丰水期(6月)和枯水期(12月)不同江段采集的鱼类样本的碳、氮稳定同位素值($\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$), 采用MixSIAR模型和SIBER等方法对赤水河鱼类营养级及群落营养结构的时空变化特征等进行了分析。结果表明, 赤水河鱼类的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值变化范围分别为 -29.36‰ — -15.81‰ 和 6.27‰ — 16.66‰ , 上游和中游段丰水期 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值显著高于枯水期($P<0.05$), 而下游段季节变化不明显($P>0.05$); 鱼类 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值整体表现出随着河流向下游延伸先增加后降低的趋势, 中游段鱼类 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值显著高于其他江段($P<0.05$)。鱼类营养级范围为1.21—4.46, 丰水期平均营养级显著高于枯水期($P<0.05$), 中游段鱼类平均营养级显著高于其他江段($P<0.05$)。不同摄食功能群营养级差异显著, 肉食性鱼类的营养级显著高于其他摄食功能群($P<0.05$)。营养结构特征指标分析显示, 赤水河鱼类群落营养结构时空差异显著。时间上, 除下游江段外, 其他江段的氮值范围(NR)、生态位总面积(TA)、平均最邻近距离(MNND)和最邻近距离标准差(SDND)等指标均表现为丰水期高于枯水期, 表明丰水期鱼类资源利用更为广泛、生态位分化更为明显、食物网结构更为复杂; 空间上, 随着河流向下游延伸, 氮值范围(NR)、碳值范围(CR)和生态位总面积(TA)逐渐增加, 表明群落营养多样性逐渐增加、食物网结构渐趋复杂。研究为理解赤水河生态系统结构与功能提供了重要视角, 同时也为赤水河鱼类多样性保护与生态修复提供了科学依据。

关键词: 赤水河; 碳氮稳定同位素; 鱼类食物网; 营养级

中图分类号: S932.4 文献标识码: A 文章编号: 1000-3207(2025)08-082515-16

doi: 10.3724/1000-3207.2025.2024.0493 CSTR: 32229.14.SSSWXB.2024.0493



在水生生态系统中, 物质循环与能量流动通过复杂的食物网来实现^[1]。食物网中的物种通过捕食与被捕食关系形成了相互依存的营养结构^[2,3], 这种关系不仅决定了物种的生存与繁衍, 也影响着整个生态系统的动态平衡。然而, 由于环境条件、生物多样性及人类活动等多种因素的相互影响, 消费者之间的营养关系错综复杂^[4]。研究这些营养关系有助于理解生态系统中物质循环和能量流动及其对生态系统平衡的影响。传统的食物网研究主要采用胃(肠)内含物分析法^[5], 该方法通过直接分析消费者消化道内未消化的食物, 来推断其食性

和营养级。胃(肠)内含物分析法的优点在于能够提供具体的摄食证据, 适用于多种生物样本的分析^[6,7]; 然而, 该方法只能反映短期内的摄食行为, 无法揭示生物长期的摄食习性。由于消化速度和食物种类的不同, 胃(肠)内含物分析法难以准确评估个体的营养级及其在食物网中的位置。相比于传统方法的局限性, 碳氮稳定同位素技术具有识别精准、能够揭示消费者长期的食性特征和反映消费者真实同化并吸收的物质的优点^[8]。利用稳定同位素技术可以开展食物来源、营养级确定、营养生态位、食性转变、食物网结构分析、鱼类等

收稿日期: 2024-12-21; 修订日期: 2025-03-14

基金项目: 国家重点研发计划(2022YFB3206905); 科技基础资源调查专项(2022FY100400); 云南省科技厅科技计划(202203AC100001)资助 [Supported by the National Key Research & Development Program of China (2022YFB3206905); the National Science and Technology Basic Resources Survey Special Project (2022FY100400); the National Key Research & Development Program of Yunnan Province (202203AC100001)]

作者简介: 王梓鑫(2000—), 男, 硕士研究生; 主要从事鱼类生态学研究。E-mail: wangzixin@ihb.ac.cn

通信作者: 刘飞(1984—), 男, 博士, 副研究员; 主要从事鱼类生态学研究。E-mail: liufei@ihb.ac.cn

水生生物洄游、污染物示踪等方面的研究。目前,国内外学者已经利用稳定同位素技术对鱼类食物网进行了大量的研究,这些研究推动了该技术的应用与发展。如徐军等^[9]分析了水域生态系统中样品采集、处理和保存对于稳定同位素的影响,提出了应用稳定同位素分析技术开展生态研究的样品采集、处理和保存的注意事项;肖协文等^[10]应用稳定同位素技术分析了饶河枯水期主要鱼类的营养级位置及影响因素;段元帅等^[11]应用稳定同位素技术构建了辽宁浑太河流域水生食物网;姚鸿伟等^[12]基于稳定同位素技术研究了涪水水库鱼类群落营养结构。

赤水河是长江上游重要生态屏障。作为目前国内为数不多的干流未进行水电开发的河流,赤水河仍然保持着基本自然的流态。其独特的地理位置、复杂的生态环境和自然的水文节律使得其成为长江上游鱼类多样性研究与保护的重要区域^[13-15]。从2017年开始,赤水河即率先实施了全面禁渔,成为长江十年禁渔政策的先行示范区。监测显示,全面禁渔以来,赤水河鱼类资源逐年恢复^[16]。此外,相关部门对支流小水电也进行了清理整改,有效恢复了支流连通性^[16]。尽管如此,随着流域经济社会的快速发展,赤水河生态环境保护仍然面临着巨大的压力^[16]。研究赤水河鱼类食物网特征不仅有助于揭示该区域的生态复杂性,而且对于制定科学的保护和管理策略具有重要意义。目前对于赤水河鱼类群落营养结构已经开展了一定的研究。刘飞等^[17]采用胃(肠)内含物分析法对赤水河鱼类的食物来源及摄食功能群的河流梯度变化等进行了研究,研究发现赤水河鱼类主要摄食水生昆虫、藻类、碎屑、软体动物和小型鱼类等,随着河流向下游延伸,摄食功能群的多样性逐渐丰富,杂食性鱼类的比例逐渐增加,而昆虫食性鱼类的比例逐渐减少;张富斌等^[18]用胃(肠)内含物分析法对赤水河源头段鱼类食物组成和营养结构进行了重点研究,结果显示该江段鱼类主要以硅藻为食,依据食物组成可以划分为硅藻食性、绿藻食性、杂食性、水生昆虫食性和鱼食性;秦强等^[19]使用稳定同位素技术对赤水河中游段鱼类食物网结构和营养关系进行了研究,发现该江段鱼类以藻类为主要碳源。总体而言,现有研究多采用胃(肠)含物分析法,碳氮稳定同位素技术在赤水河鱼类营养结构方面的研究与应用极为缺乏。

本研究采用碳氮稳定同位素技术,对赤水河不同江段(源头、上游、中游和下游)鱼类样本的碳氮稳定同位素值进行分析,探讨赤水河鱼类群落营养

结构的时空变化特征,揭示赤水河鱼类食物网特征及其生态学意义。研究结果不仅有助于深化对赤水河鱼类食物网的理解,还可以为流域内鱼类多样性保护与修复提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

赤水河(104°45'—106°51'E, 27°20'—28°50'N)是长江上游唯一一条干流没有修建水电工程、仍然保持着自然流态的大型一级支流,同时也是长江上游珍稀特有鱼类国家级自然保护区的重要组成部分^[20]。赤水河发源于云南省镇雄县赤水河镇,流经云南、贵州、四川3省13个县市,在四川省合江县汇入长江,干流长约437 km,流域面积21010 km²。其中,赤水河镇至坡头镇为源头段,该江段处于云贵高原腹地,海拔高、水温低,喀斯特地貌发育,溶洞暗河众多;坡头镇至茅台镇为上游,该江段处于云贵高原斜坡地带,河谷深切,水流湍急,多急流险滩;茅台镇至赤水市为中游,该江段地处云贵高原与四川盆地的过渡地带,栖息地异质性非常高,深潭与浅滩交错,急流与缓流相间;赤水市至合江县为下游,该江段属于四川盆地边缘,地势相对平坦,河道变宽,水深加大,流速趋缓。赤水河为典型的山区雨源型河流,洪枯流量变化较大^[21]。赤水河这种多样化的河流生境,为不同生态习性的鱼类提供了重要的栖息地和繁殖场,使得其成为长江上游珍稀特有鱼类的重要庇护所^[16]。

综合考虑赤水河物理栖息地的时空变化特征,本研究在赤水河的源头、上游、中游和下游设置4个采样区域,每个区域长约10—20 km(表1和图1),于2023年丰水期(6月)和枯水期(12月)对不同区域的鱼类碳氮稳定同位素样本进行了采集。

1.2 样品采集与处理

在获得科研特许捕捞批复后,采用定置刺网、地笼等工具进行鱼类样本采集。参考《贵州鱼类志》^[22]和《四川鱼类志》^[23]等文献资料对采集到的鱼类进行物种鉴定。逐尾测量体长和体重等基础

表1 采样区域位置范围

Tab. 1 Geographic coordinate range of the sampling areas		
区域 Sample area	位置范围 Range of location	经纬度 Latitude and longitude
源头段Headwater	文阁村—斑鸠井	105.0528°E, 27.6977°N— 105.2087°E, 27.7590°N
上游段Upstream	野奶角—赤水镇	105.3944°E, 27.7515°N— 105.5374°E, 27.7535°N
中游段Midstream	沙滩驿站— 太平渡	106.0557°E, 28.1416°N— 106.2547°E, 28.0800°N
下游段Downstream	实录—贯湾	105.7866°E, 28.7557°N— 105.8116°E, 28.8039°N

生物学数据,并记录捕捞位置和时间等基本信息^[24]。为了保证样本的代表性和数据的可靠性、避免个体发育差异,每个物种选择3—5尾成鱼带回取样,数量不足3尾的种类则全部取样^[25],记录鱼类物种名称、样品编号及采集地点和时间。种类尽量涵盖不同的营养级和食物链位置,确保样本数据具有足够的统计学意义。带回的鱼类样本取其背部白肌,去除骨刺,所有样本均采用液氮速冻并在实验室冷冻保存,待返回实验室后使用烤箱60℃烘干至恒重,利用珠磨式组织研磨器(MiniBeadbeater-16)研磨粉碎,研磨后的样品置于离心管中干燥保存待测^[24]。为了确保样品的均质性,干燥和研磨后的样品将使用均匀分样器进行混合和分样,每个样品取定量装入锡杯中封装,准备进行碳氮稳定同位素分析。

1.3 数据分析

稳定同位素分析 所有样本的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值采用 Carlo Erba EA1110元素分析仪与Delta Plus Finnigan同位素比率质谱仪进行测定。在测定过程中,样品先经过元素分析仪燃烧,生成 CO_2 和 N_2 气体,然后进行同位素比值分析。每测5个样品后加1个标准样,以确保数据的精确性和重复性,结果以

$\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 表示,稳定同位素表达式:

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

式中, X 表示 ^{13}C 或 ^{15}N , R_{sample} 为待测样本的同位素比值, R_{standard} 为参考标准物质的同位素比值($\delta^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ 或 $\delta^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$), δ 值为样本中重同位素/轻同位素的含量。碳、氮稳定同位素的标准物质参考 VPDB (美洲拟箭石)和空气中的 N_2 ^[24]。

营养级计算 使用Excel 2019进行碳、氮稳定同位素值基础统计。基于消费者和食物之间的 $\delta^{15}\text{N}$ 差异计算不同鱼类的营养级,营养级(Trophic Level, TL)的具体公式:

$$\text{TL} = \lambda + \frac{\delta^{15}\text{N}_{\text{Consumer}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{Baseline}}}{\Delta\delta^{15}\text{N}}$$

式中, $\delta^{15}\text{N}_{\text{Consumer}}$ 为待测样本的氮同位素比值, $\delta^{15}\text{N}_{\text{Baseline}}$ 为基线生物的氮同位素比值, $\Delta\delta^{15}\text{N}$ 为各营养级间传递富集值(本研究取3.4‰), λ 为基线生物的营养级,本研究中选取活动范围相对较小、寿命相对较长且较易采集的耳萝卜螺作为营养传递基准线(Baseline), λ 取值为2^[24]。

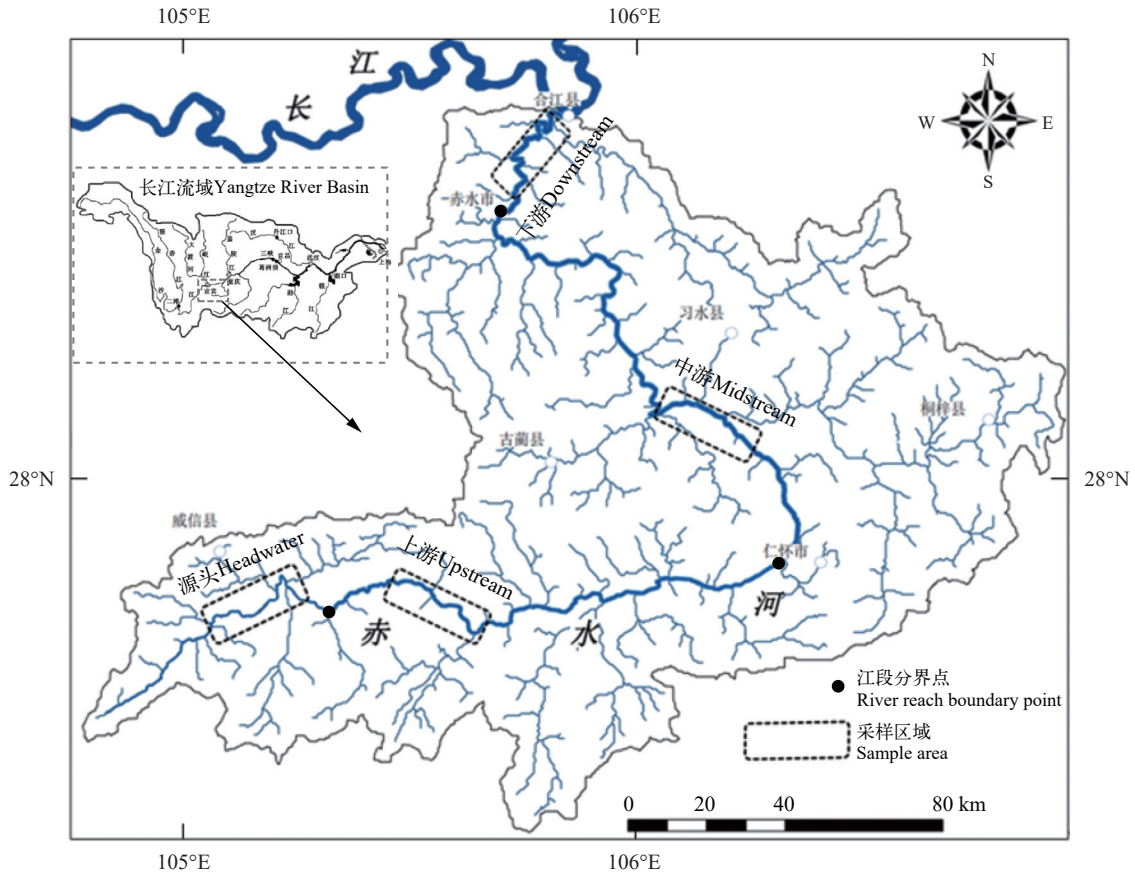


图1 采样区域位置示意图

Fig. 1 Distribution of sampling areas in the Chishui River basin

数值差异显著性采用单因素方差分析(One-way ANOVA)和非参检验(Kruskal-Wallis Test)。采用Origin 2021软件制作营养级图谱。

结合《贵州鱼类志》^[22]、《四川鱼类志》^[23]及已发表的鱼类生物学研究相关文献,将采集到的鱼类划分为6个摄食功能群,分别为浮游食性、着生藻类食性、草食性、杂食性、底栖动物食性和鱼食性。

营养生态位分析 采用8个指标来量化和分析鱼类营养生态位,分别为氮值范围(Nitrogen Range, NR)、碳值范围(Carbon Range, CR)、生态位总面积(Total Area, TA)、平均离心距离(Mean distance to centroid, CD)、平均最邻近距离(Mean Nearest Neighbor Distance, MNND)、最邻近距离标准差(Standard Deviation of Nearest Neighbor Distance, SDNND)、标准椭圆面积(Standard Ellipse Area, SEA)和校正后标准椭圆面积(Standard Ellipse Area corrected, SEAc)^[26]。

NR表示群体内最高和最低 $\delta^{15}\text{N}$ 值之间的差异,反映了群体中营养级别的跨度。较大的NR值表明该群体内存在更广泛的营养级别,显示了食物网的复杂性。CR代表最高和最低 $\delta^{13}\text{C}$ 值之间的差异,用于衡量群体内碳源的多样性。CR值越大,表明该群体利用的食物来源越多样化。TA是指在 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 坐标系中,群体占据的总面积,是营养生态位宽度的综合度量。TA越大,群体的资源利用广度越宽。CD表示群体内个体的平均 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值与总体样本群体质心之间的距离,用于衡量该群体在生态位空间中的相对位置和分布。MNND是指群体内个体之间的平均最近邻距离,反映了个体间的生态位重叠度和资源竞争情况。较大的MNND值意味着个体之间的生态位差异较大,竞争压力较小。SDNND衡量的是最近邻距离的标准差,用于描述群体内生态位分布的一致性。较高的SDNND值指示群体内资源利用的不均匀性。SEA是指某个物种在营养维度上的生态位宽度,反映其对食物资源的利用广泛性。SEAc通过校正样本大小,提供了更精确的营养生态位宽度估算,SEAc越大,表明群体占据的生态位空间更广泛,资源利用的多样性更高。

使用SIBER (Stable Isotope Bayesian Ellipses in R)包,计算标准椭圆面积(SEAc)等关键指标,并通过贝叶斯统计方法^[27]对营养生态位宽度进行估算。

2 结果

2.1 鱼类稳定同位素 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值特征

研究期间,4个江段共采集鱼类同位素样品

2016尾(份),隶属于3目13科84种,基本涵盖了赤水河不同江段的主要优势种类,包括21种长江上游特有鱼类和4种外来鱼类(表2)。鱼类 $\delta^{13}\text{C}$ 值和 $\delta^{15}\text{N}$ 值的变化范围分别为 -29.36‰ — -15.81‰ 和 6.27‰ — 16.66‰ (图2)。其中,丰水期鱼类 $\delta^{13}\text{C}$ 值为 -29.36‰ (鲢*Hypophthalmichthys molitrix*)— -17.32‰ (圆吻鲴*Distoechodon tumirostris*), $\delta^{15}\text{N}$ 值为 6.27‰ (草鱼*Ctenopharyngodon idellus*)— 16.66‰ (鳊*Siniperca chuatsi*);枯水期 $\delta^{13}\text{C}$ 值为 -27.08‰ (中华倒刺鲃*Spinibarbus sinensis*)— -15.81‰ (草鱼), $\delta^{15}\text{N}$ 值为 4.37‰ (鲢)— 14.80‰ (唇鲮*Hemibarbus labeo*)。

源头段采集鱼类同位素样品109尾(份),包括2目4科14种,其 $\delta^{13}\text{C}$ 值为 -25.09‰ (四川裂腹鱼*Schizothorax kozlovi*)— -17.58‰ (白甲鱼*Onychostoma sima*), $\delta^{15}\text{N}$ 值为 6.74‰ (宽唇华缨鱼*Sinocrossocheilus labiata*)— 13.85‰ (贝氏高原鳅*Trilophysa bleekeri*);上游段采集鱼类同位素样品575尾(份),包括3目9科39种,其 $\delta^{13}\text{C}$ 值为 -25.21‰ (宽鳍鱲*Zacco platypus*)— -17.46‰ (白甲鱼), $\delta^{15}\text{N}$ 值为 6.27‰ (草鱼)— 14.51‰ (麦穗鱼*Pseudorasbora parva*);中游段采集鱼类同位素样品462尾(份),包括3目7科43种,其 $\delta^{13}\text{C}$ 值为 -25.52‰ (蒙古鲃*Culter mongolicus mongolicus*)— -17.92‰ (中华倒刺鲃), $\delta^{15}\text{N}$ 值为 5.25‰ (中华倒刺鲃)— 16.66‰ (鳊);下游段采集鱼类同位素样品870尾(份),包括3目8科58种,其 $\delta^{13}\text{C}$ 值为 -28.79‰ (鲢)— -15.81‰ (草鱼), $\delta^{15}\text{N}$ 值为 4.37‰ (鲢)— 14.20‰ (黑尾近红鲃*Ancherythroculter nigrocauda*)。

单因素方差分析结果显示,赤水河鱼类的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值表现出一定的时空差异(图3)。时间变化方面,上游和中游段鱼类丰水期的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值均显著高于枯水期($P<0.05$);源头段丰水期 $\delta^{13}\text{C}$ 显著高于枯水期($P<0.05$),而 $\delta^{15}\text{N}$ 值季节变化不显著($P>0.05$);下游段鱼类 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值季节变化均不显著($P>0.05$);宽鳍鱲、半鲮(*Hemiculterella sauvaigi*)、瓢鱼(*Pseudolaubuca sinensis*)、蛇鮈(*Saurogobio dabryi*)、中华倒刺鲃、白甲鱼、云南光唇鱼(*Acrossocheilus yunnanensis*)和切尾拟鲮(*Pseudobagrus truncatus*)丰水期的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值均显著高于枯水期($P<0.05$);似鳊(*Pseudobrama simoni*)、唇鲮、宽口光唇鱼(*Acrossocheilus monticolus*)、宽唇华缨鱼、墨头鱼(*Garra pingi*)、泉水鱼(*Pseudogyrinocheilus procheilus*)、岩原鲤(*Procypris rabaudi*)、瓦氏黄颡鱼(*Pelteobagrus vachelli*)和鳊丰水期的 $\delta^{13}\text{C}$ 值显著高于枯水期($P<0.05$),而 $\delta^{15}\text{N}$ 值无显著季节差异($P>0.05$);光泽黄颡鱼(*Pelteobagrus nitidus*)、厚颌鲂

表 2 赤水河丰水期和枯水期鱼类 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值Tab. 2 The $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of fish species in the Chishui River during the flood and dry seasons

种类 Species	食性 Feeding guild	丰水期Flood season				枯水期Dry season			
		$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	样本量 <i>n</i>	体长Body length (mm)	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	样本量 <i>n</i>	体长Body length (mm)
宽鳍鱲 <i>Zacco platypus</i>	杂食性	-21.47±0.85	11.32±0.76	22	110—123	-23.37±1.80	10.50±0.84	10	100—115
马口鱼 <i>Opsariichthys bidens</i>	鱼食性	-20.89±1.10	12.74±0.57	21	159—203	-21.60±0.89	11.72±0.62	16	147—180
草鱼 <i>Ctenopharyngodon idellus</i>	草食性	-21.02±1.00	7.40±1.15	5	132—175	-17.80±2.30	5.47±0.61	4	153—227
鲢鱼 <i>Pseudolaubuca sinensis</i>	底栖动物食性	-22.36±0.88	11.54±1.14	13	189—274	-23.33±0.68	10.47±0.56	10	177—230
寡鳞鲢鱼 <i>Pseudolaubuca engraulis</i>	杂食性	-23.09±0.31	10.37±1.22	2	145—212	—	—	—	—
伍氏华鲮 <i>Sinibrama wui</i>	杂食性	—	—	—	—	-22.20±0.53	12.42±0.17	4	92—130
汪氏近红鲌 <i>Ancherythroculter wangi</i> ★	底栖动物食性	—	—	—	—	-26.81±0.01	12.04±0.01	2	207—209
高体近红鲌 <i>Ancherythroculter kurematsui</i> ★	底栖动物食性	-22.69±0.81	12.60±0.54	17	154—206	-23.14±0.62	11.87±1.03	28	151—203
黑尾近红鲌 <i>Ancherythroculter nigrocauda</i> ★	底栖动物食性	-23.83±0.52	12.62±0.55	12	185—236	-23.57±0.37	12.95±0.78	12	200—250
半鲮 <i>Hemiculterella sauvaigi</i> ★	杂食性	-22.22±0.80	11.15±0.86	26	100—128	-23.07±0.69	10.48±0.98	16	102—141
张氏鲮 <i>Hemiculter tchangi</i> ★	杂食性	-22.09±1.59	9.98±1.27	9	114—221	-23.09±1.46	10.23±1.80	10	170—208
贝氏鲮 <i>Hemiculter bleekeri</i>	杂食性	-22.93	11.21	1	108	—	—	—	—
红鳍原鲌 <i>Cultrichthys erythropterus</i>	鱼食性	-23.08±0.49	11.94±0.96	6	191—228	—	—	—	—
翘嘴鲌 <i>Culter alburnus</i>	鱼食性	-22.23±0.32	13.50±0.50	4	292—426	-23.60±1.88	11.86±1.14	16	228—275
蒙古鲌 <i>Culter mongolicus mongolicus</i>	鱼食性	-22.77±1.62	13.25±1.41	12	219—317	-22.25±1.72	11.14±1.92	18	232—250
达氏鲌 <i>Culter dabryi</i>	鱼食性	-24.54±0.53	11.12±1.36	5	181—195	—	—	—	—
厚颌鲂 <i>Megalobrama pellegrini</i> ★	杂食性	-23.82±0.56	9.77±0.62	12	164—374	-23.72±0.76	10.33±0.60	26	175—232
长体鲂 <i>Megalobrama elongata</i> ★	杂食性	-22.74	9.88	1	159	-23.76±0.02	7.85±0.01	2	172—174
银鲌 <i>Xenocypris argentea</i>	着生藻类食性	-21.12	10.04	1	172	—	—	—	—
黄尾鲌 <i>Xenocypris davidi</i>	杂食性	-21.54±1.30	10.46±1.29	8	200—253	-21.44±0.97	9.48±0.63	10	240—281
细鳞鲌 <i>Xenocypris microlepis</i>	着生藻类食性	-20.95±0.99	10.25±0.60	7	161—227	-20.96±0.01	10.43±0.12	2	297—299
圆吻鲌 <i>Distoechodon tumirostris</i>	着生藻类食性	-20.26±1.97	9.47±0.80	8	203—334	-20.87±1.37	9.07±0.88	18	192—275
似鲃 <i>Pseudobrama simoni</i>	着生藻类食性	-21.32±1.89	10.38±1.22	11	103—186	-20.09±0.71	10.10±0.91	22	128—153
鲢 <i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	浮游食性	-25.77±2.17	8.69±0.60	5	196—268	-24.80±0.49	5.26±0.57	6	248—274
鳙 <i>Aristichthys nobilis</i>	浮游食性	-24.36±0.51	9.91±0.85	3	118—132	—	—	—	—
唇鲮 <i>Hemibarbus labeo</i>	底栖动物食性	-22.00±1.32	11.66±1.27	52	126—207	-22.84±1.43	11.44±1.14	52	145—214
花鲮 <i>Hemibarbus maculatus</i>	底栖动物食性	—	—	—	—	-22.28±1.64	11.43±0.47	8	122—175
麦穗鱼 <i>Pseudorasbora parva</i>	杂食性	-21.17±1.10	12.00±1.66	7	65—97	—	—	—	—
华鲮 <i>Sarcocheilichthys sinensis</i>	杂食性	-23.79±0.06	10.96±0.79	2	102—108	-24.12±1.22	9.95±1.08	14	75—142
银鲃 <i>Squalidus argentatus</i>	杂食性	-22.58±1.49	11.72±0.77	44	68—121	-22.80±0.52	11.16±1.50	33	78—204
棒花鱼 <i>Abbottina rivularis</i>	杂食性	-22.49±1.81	11.29±0.27	4	72—105	-21.25±0.01	10.89±0.01	2	87—89
钝吻棒花鱼 <i>Abbottina obtusirostris</i>	杂食性	-20.64±0.36	11.29±0.27	6	59—68	—	—	—	—
吻鲃 <i>Rhinogobio typus</i>	底栖动物食性	-23.10±1.08	11.51±1.07	19	123—277	-23.16±1.01	11.38±1.17	36	134—285
圆筒吻鲃 <i>Rhinogobio cylindricus</i> ★	杂食性	-24.68±0.83	9.53±0.24	3	216—256	-23.34±0.45	11.31±0.84	12	211—285
裸腹片唇鲃 <i>Platysmacheilus nudiventris</i> ★	杂食性	-21.14±0.75	12.17±0.96	16	60—95	-23.22±0.01	12.26±0.15	2	82—84
蛇鲃 <i>Saurogobio dabryi</i>	杂食性	-22.15±1.35	11.00±1.72	29	116—203	-23.03±1.09	10.25±1.31	38	118—190
斑点蛇鲃 <i>Saurogobio punctatus</i>	杂食性	-21.83±1.42	10.79±1.73	44	139—225	-21.84±0.99	11.01±0.89	56	145—204
高体鲮鱼 <i>Rhodeus ocellatus</i>	着生藻类食性	-21.43±1.46	9.56±0.88	3	40—61	-20.88±0.08	11.10±0.02	2	74—76

续表 2

种类 Species	食性 Feeding guild	丰水期Flood season				枯水期Dry season			
		$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	样本量 <i>n</i>	体长Body length (mm)	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	样本量 <i>n</i>	体长Body length (mm)
大鳍鱮 <i>Acheilognathus macropterus</i>	杂食性	-22.53±0.65	10.48±0.76	3	76—84	—	—	—	—
中华倒刺鲃 <i>Spinibarbus sinensis</i>	杂食性	-20.82±1.50	10.49±1.28	30	209—292	-22.73±1.48	8.77±1.23	66	216—410
宽口光唇鱼 <i>Acrossocheilus monticolus</i> ★	杂食性	-22.20±0.98	11.41±1.02	29	150—207	-22.95±1.12	11.09±0.91	42	157—175
云南光唇鱼 <i>Acrossocheilus yunnanensis</i>	杂食性	-22.38±0.83	10.60±0.69	28	165—243	-23.12±0.52	10.25±0.58	21	165—191
白甲鱼 <i>Onychostoma sima</i>	着生藻类食性	-19.98±1.70	9.35±0.72	21	173—277	-22.44±1.38	8.86±1.25	40	168—324
宽唇华缨鱼 <i>Sinocrossocheilus labiata</i> ★	着生藻类食性	-18.93±1.10	8.23±0.85	8	68—87	-21.56±0.12	8.65±0.82	4	76—82
金沙鲈鲤 <i>Percocypris pingi</i> ★	鱼食性	-19.98	11.66	1	257	—	—	—	—
伦氏孟加拉鲃 <i>Bangana rendahli</i> ★	着生藻类食性	-23.7±3.36	11.32±0.10	2	240—271	-23.44±0.25	10.29±0.53	4	168—170
鲃 <i>Cirrhinus molitorella</i> *	着生藻类食性	-23.56	8.98	1	224	—	—	—	—
泉水鱼 <i>Pseudogyrinocheilus procheilus</i>	着生藻类食性	-22.63±1.17	9.25±1.00	34	157—208	-23.70±0.46	9.39±0.72	28	140—200
墨头鱼 <i>Garra pingi</i>	着生藻类食性	-22.30±1.52	9.91±0.91	26	122—288	-23.52±0.67	9.40±0.73	15	153—321
昆明裂腹鱼 <i>Schizothorax grahami</i> ★	着生藻类食性	-22.10±1.00	9.77±1.10	12	214—285	-21.46±1.40	8.92±0.93	13	245—405
四川裂腹鱼 <i>Schizothorax kozlovi</i> ★	杂食性	-24.59±0.72	11.90±0.19	2	191—205	-22.98±0.32	10.94±0.35	6	188—192
岩原鲤 <i>Procypris rabaudi</i> ★	杂食性	-21.99±1.24	11.44±0.94	44	180—350	-23.08±1.41	11.06±1.03	36	173—198
鲤 <i>Cyprinus carpio</i>	杂食性	-23.22±1.54	8.06±1.59	5	171—268	-21.54±1.16	8.34±0.99	4	168—315
散鳞镜鲤 <i>Cyprinu carpio</i> L. mirror*	杂食性	-22.29	12.08	1	195	—	—	—	—
鲫 <i>Carassius auratus</i>	杂食性	-22.11±1.93	11.00±1.57	28	144—253	-22.29±1.23	9.53±2.17	36	146—270
湘云鲫Triploid crucian carp*	杂食性	-21.77	9.59	1	173	—	—	—	—
胭脂鱼 <i>Myxocyprinus asiaticus</i>	底栖动物食性	-21.19±0.66	9.21±1.69	2	320—347	—	—	—	—
贝氏高原鳅 <i>Trilophysa bleekeri</i>	底栖动物食性	-24.10±0.96	12.96±0.88	3	63—80	—	—	—	—
红尾副鳅 <i>Paracobitis variegatus</i>	底栖动物食性	-21.46±0.74	11.57±1.18	5	80—145	—	—	—	—
花斑副沙鳅 <i>Parabotia fasciata</i>	底栖动物食性	-21.87±1.63	13.32±0.66	2	186—192	—	—	—	—
长薄鳅 <i>Leptobotia elongata</i> ★	鱼食性	-22.04±0.02	11.39±0.35	3	212—246	—	—	—	—
中华沙鳅 <i>Botia superciliaris</i>	底栖动物食性	-22.23±0.44	12.52±0.62	6	106—118	—	—	—	—
泥鳅 <i>Misgurnus anguillicaudatus</i>	杂食性	-18.55	10.73	1	151	—	—	—	—
大鳞副泥鳅 <i>Paramisgurnus dabryanus</i>	杂食性	-23.28	10.73	1	127	—	—	—	—
犁头鳅 <i>Lepturichthys fimbriata</i>	着生藻类食性	-24.24	11.3	1	92	—	—	—	—
四川华吸鳅 <i>Sinogastromyzon szechuanensis</i> ★	着生藻类食性	—	—	—	—	-23.31±0.86	11.02±0.71	20	55—89
西昌华吸鳅 <i>Sinogastromyzon sichangensis</i> ★	着生藻类食性	-22.21±1.19	10.73±0.83	6	47—62	—	—	—	—
侧沟爬岩鳅 <i>Beaufortia liui</i> ★	杂食性	—	—	—	—	-22.70±0.01	10.21±0.03	2	62—47
黄颡鱼 <i>Pelteobagrus fulvidraco</i>	杂食性	-21.94±1.77	12.25±0.89	6	119—337	-20.05±0.05	12.07±0.10	2	152—154
光泽黄颡鱼 <i>Pelteobagrus nitidus</i>	杂食性	-23.15±1.81	11.37±1.21	12	105—160	-23.36±1.49	10.56±1.14	26	127—179
瓦氏黄颡鱼 <i>Pelteobagrus vachelli</i>	杂食性	-21.52±1.38	11.30±0.96	28	212—368	-22.26±1.29	11.10±1.01	51	200—243
粗唇鲃 <i>Leiocassis crassilabris</i>	杂食性	-21.98±1.39	11.74±0.79	43	150—253	-22.56±1.11	11.66±0.94	44	154—247
切尾拟鲢 <i>Pseudobagrus truncates</i>	杂食性	-21.94±1.09	11.78±0.90	21	146—220	-23.04±0.64	10.65±0.40	12	140—149
大鳍鲢 <i>Mystus macropterus</i>	杂食性	-21.43±1.37	12.19±1.04	32	254—320	-21.94±1.29	12.32±0.99	49	253—317
鲢 <i>Silurus asotus</i>	鱼食性	-20.78±1.58	12.69±0.88	14	371—530	—	—	—	—
南方鲢 <i>Silurus meridionalis</i>	鱼食性	-23.25±0.23	12.02±0.26	3	249—283	—	—	—	—

续表 2

种类 Species	食性 Feeding guild	丰水期Flood season				枯水期Dry season			
		$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	样本量 <i>n</i>	体长Body length (mm)	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	样本量 <i>n</i>	体长Body length (mm)
白缘鳅 <i>Liobagrus marginatus</i>	底栖动物食性	-22.33	11.67	1	115	—	—	—	—
中华纹胸鮡 <i>Glyptothorax sinensis</i>	底栖动物食性	-22.74±0.93	11.93±0.54	5	71—106	—	—	—	—
青石爬鮡 <i>Euchiloglanis davidi</i> ★	杂食性	-23.52	11.99	1	89	—	—	—	—
鳅 <i>Siniperca chuatsi</i>	鱼食性	-21.47±0.97	13.16±1.06	29	208—248	-22.17±0.95	13.12±0.50	37	186—218
斑鳅 <i>Siniperca scherzeri</i>	鱼食性	-22.5	13.86	1	210	—	—	—	—
大眼鳅 <i>Siniperca kneri</i>	鱼食性	-22.61±0.02	12.78±0.47	2	155—166	—	—	—	—
梭鲈 <i>Sander lucioperca</i> *	鱼食性	-24.23	12.45	1	455	—	—	—	—
子陵吻虾虎鱼 <i>Rhinogobius giurinus</i>	底栖动物食性	-22.55±0.89	11.88±0.99	26	56—97	—	—	—	—

注: ★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

Note: ★ indicates fish species endemic to the upper Yangtze River; * indicates exotic fish species; — indicates species those absented from catches in this season

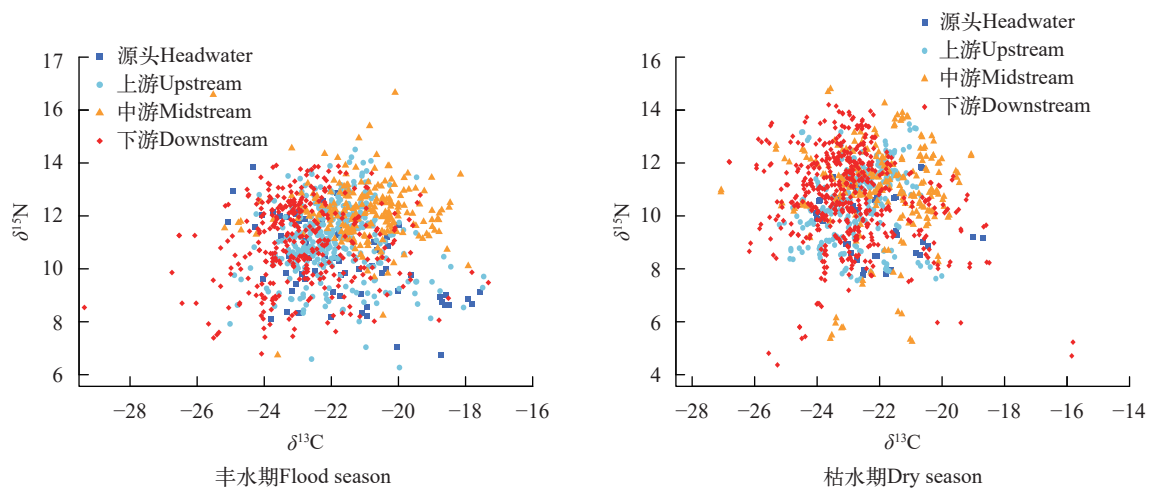


图 2 赤水河不同江段丰水期和枯水期鱼类 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值变化范围

Fig. 2 The range of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of fish species in different sections of the Chishui River during the flood and dry seasons

(*Megalobrama pellegrini*)、鲫(*Carassius auratus*)、马口鱼(*Opsariichthys bidens*)、高体近红鲃(*Ancherythroculter kurematsui*)和翘嘴鲃(*Culter alburnus*)丰水期的 $\delta^{15}\text{N}$ 值显著高于枯水期($P<0.05$), 而 $\delta^{13}\text{C}$ 值无显著季节差异($P>0.05$); 张氏鲮(*Hemiculter tchangii*)、黑尾近红鲃、圆吻鲃、银鲃(*Squalidus argentatus*)、吻鲃(*Rhinogobio typus*)、黄尾鲃(*Xenocypris davidi*)、斑点蛇鲃(*Saurogobio punctatus*)、昆明裂腹鱼(*Schizothorax grahami*)、粗唇鲃(*Leiocassis crassilabris*)和大鳍鲃(*Myxus macropterus*)的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值均无显著季节差异($P>0.05$)。空间变化方面, $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值整体表现出随着河流向下游延伸先增加后降低的趋势, 中游段鱼类 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值显著高于其他江段($P<0.05$); 在4个江段均有分布的白甲鱼, 其源头和上游段的 $\delta^{13}\text{C}$ 值显著高于其他江段($P<0.05$), 中游段的 $\delta^{15}\text{N}$ 值显著高于其他江段($P<0.05$)。

在除源头段外其他3个江段均有分布的7个物种中, 唇鲮、瓦氏黄颡鱼、切尾拟鲮和鳊中游段的 $\delta^{13}\text{C}$ 值显著高于其他江段($P<0.05$), 而下游段 $\delta^{13}\text{C}$ 值显著低于其他江段($P<0.05$); 蛇鲃、宽口光唇鱼和中华倒刺鲃的 $\delta^{13}\text{C}$ 值无显著空间差异($P>0.05$)。宽口光唇鱼和鳊中游和下游段的 $\delta^{15}\text{N}$ 值显著高于上游($P<0.05$), 中华倒刺鲃中游段的 $\delta^{15}\text{N}$ 值显著高于上游和下游($P<0.05$), 蛇鲃、瓦氏黄颡鱼和切尾拟鲮的 $\delta^{15}\text{N}$ 值无显著空间差异($P>0.05$)。

本研究采集到的鱼类以杂食性最多, 有38种; 其次为着生藻类食性和底栖动物食性, 各15种; 再次为鱼食性, 有13种; 浮游食性和草食性较少, 分别有2种和1种。不同摄食功能群比较显示, 草食性鱼类的 $\delta^{13}\text{C}$ 值显著高于其他摄食功能群($P<0.05$), 而浮游食性鱼类的 $\delta^{13}\text{C}$ 值显著低于其他摄食功能群($P<0.05$); 着生藻类食性和鱼食性鱼类之间 $\delta^{13}\text{C}$ 值

无显著差异($P>0.05$)。鱼食性鱼类的 $\delta^{15}\text{N}$ 值最高,其次为底栖动物食性和杂食性,三者的 $\delta^{15}\text{N}$ 值显著高于其他摄食功能群($P<0.05$);浮游食性和草食性鱼类之间的 $\delta^{15}\text{N}$ 值无显著差异($P>0.05$),且均显著低于其他摄食功能群($P<0.05$)。着生藻类食性、杂食性、底栖动物食性和鱼食性鱼类的 $\delta^{13}\text{C}$ 均表现为丰水期显著高于枯水期($P<0.05$),而草食性鱼类枯水期的 $\delta^{13}\text{C}$ 值显著高于丰水期($P<0.05$);不同摄食功能群鱼类的 $\delta^{15}\text{N}$ 值均表现为丰水期高于枯水期($P<0.05$; 图4)。

2.2 鱼类营养级

赤水河鱼类营养级范围为1.21(鲢)—4.46(蒙古鲃),平均值为 2.84 ± 0.44 。丰水期营养级为1.57(鲤 *Cyprinus carpio*)—4.47(蒙古鲃),平均值为 2.88 ± 0.45 ;枯水期营养级为1.21(鲢)—3.60(鳊),平均值为 2.78 ± 0.48 。丰水期平均营养级显著高于枯水期($P<0.05$; 图5)。宽鳍鱲、马口鱼、瓢鱼、高体近红鲂、蒙古鲃、鲢、中华倒刺鲃、鲫和切尾拟鲮等种类丰水期的营养级显著高于枯水期($P<0.05$);厚颌鲂枯水期的营养级显著高于丰水期($P<0.05$);而半鲮、张氏鲮、黑尾近红鲂、黄尾鲮、圆吻鲮、似鲮、唇鲮、银鲮、吻鲮、蛇鲮、斑点蛇鲮、宽口光唇鱼、云南光唇鱼、白甲鱼、

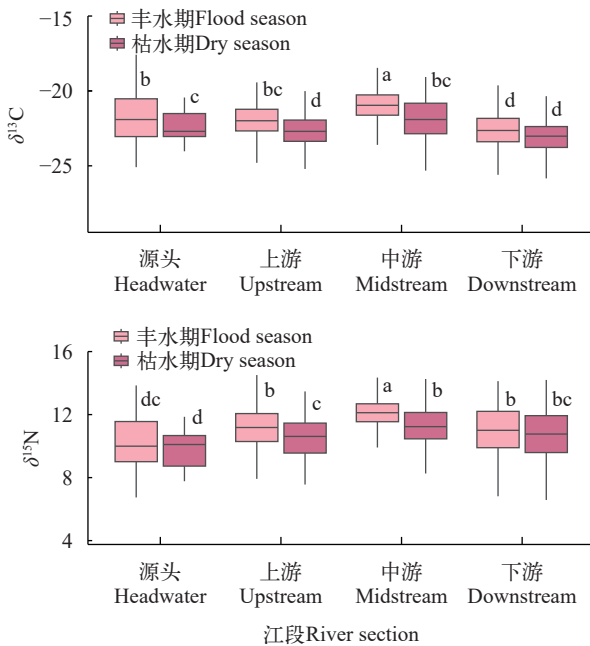


图3 不同江段丰水期和枯水期鱼类 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值的比较

Fig. 3 Comparison of the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of fish species in different river sections during the flood and dry seasons

不同字母表示差异显著;下同

Different letters indicate significant differences; The same applies below

墨头鱼、泉水鱼、昆明裂腹鱼、岩原鲤、瓦氏黄颡鱼、光泽黄颡鱼、粗唇鲃、大鳍鲃和鳊等种类的营养级季节变化不显著($P>0.05$)。源头段营养级范围为1.88(宽唇华缨鱼)—3.27(贝氏高原鳅),平均值为 2.41 ± 0.17 ;上游段营养级范围为1.66(草鱼)—3.25(鳊),平均值为 2.74 ± 0.41 ;中游段营养级

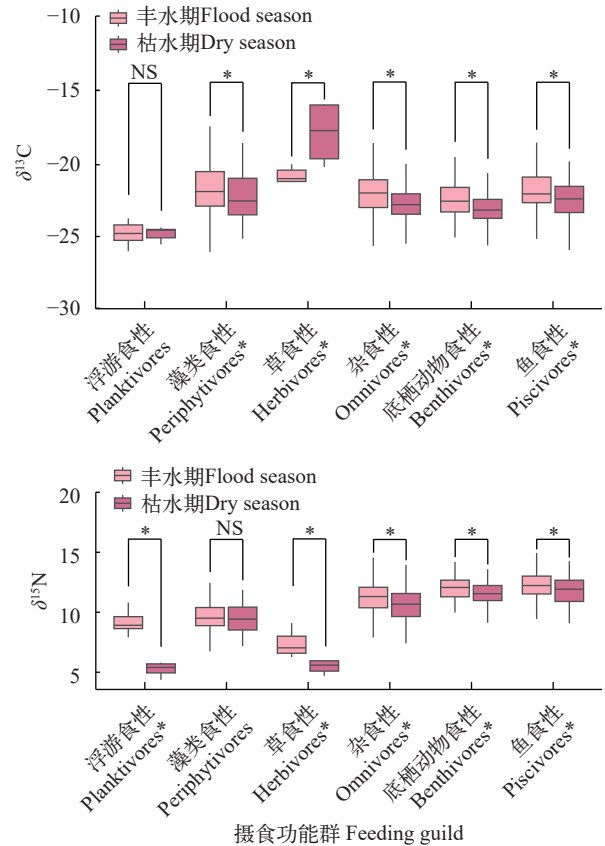


图4 不同摄食功能群鱼类 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值的比较

Fig. 4 Comparison of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of different feeding guilds

*表示该摄食功能群季节差异显著; NS表示季节差异不显著

* indicates significant seasonal differences in this feeding guild; NS indicates non-significant seasonal differences in this feeding guild

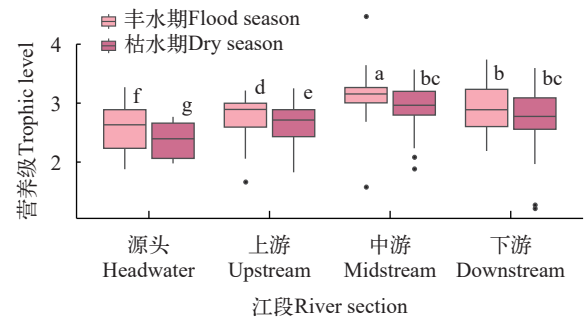


图5 不同江段鱼类营养级季节变化比较

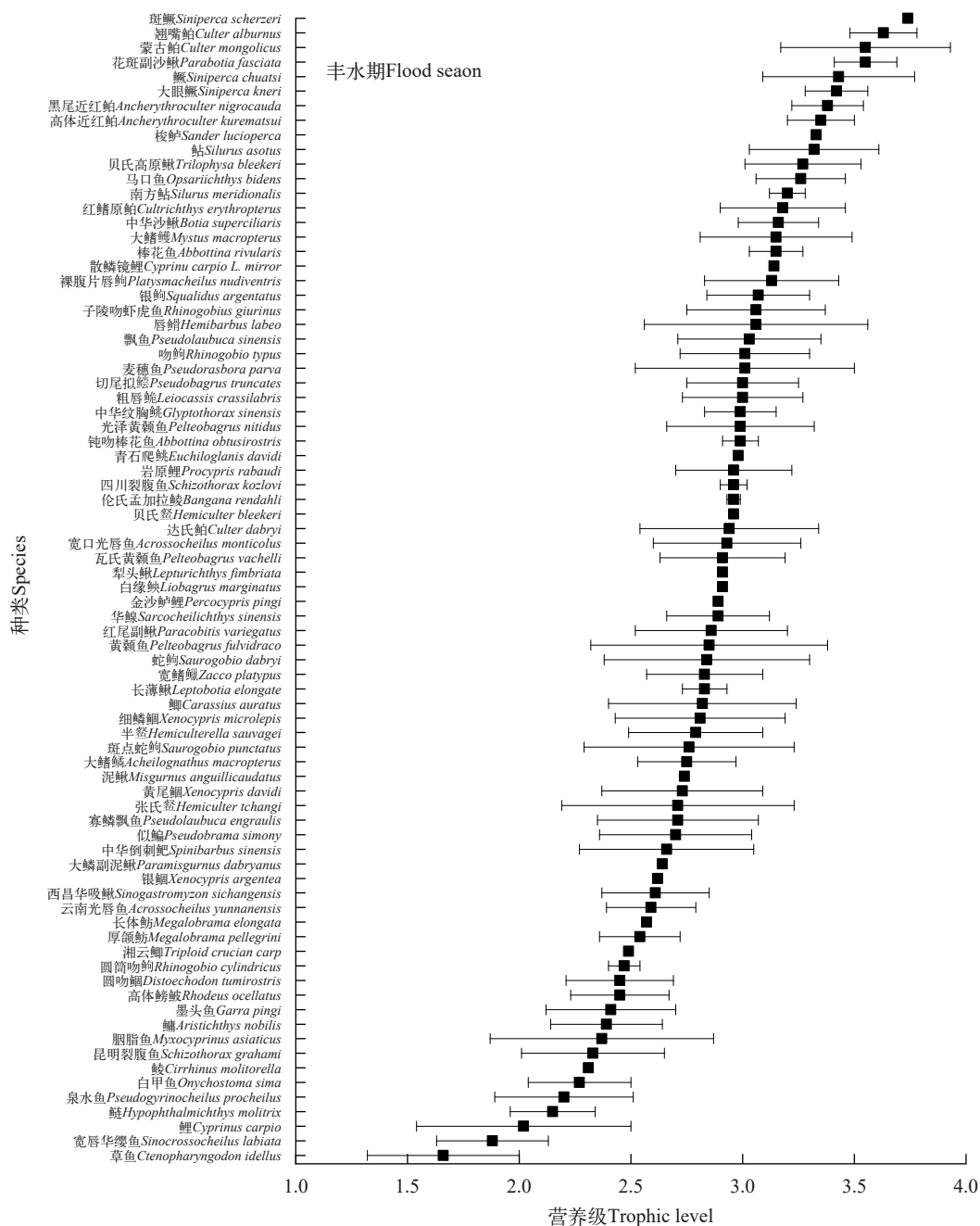
Fig. 5 Comparison of the seasonal variations in trophic levels of fish in different sections

范围为1.57 (鲤)—4.47 (蒙古鲊), 平均值为 3.00 ± 0.45 ; 下游段营养级范围为1.21 (鲢)—3.74 (鳊), 平均值为 2.84 ± 0.49 。中游段鱼类平均营养级显著高于其他江段($P < 0.05$), 而源头段鱼类显著低于其他江段($P < 0.05$; 图 5)。在4个江段均有分布的白甲鱼, 其中游段的营养级显著高于其他江段($P < 0.05$), 源头段与上游段的营养级无显著差异($P > 0.05$); 唇鲮、蛇鲈、斑点蛇鲈和岩原鲤上游和中游段的营养级显著高于下游($P < 0.05$), 中华倒刺鲃、宽口光唇鱼、粗唇鲮、大鳍鲮和鳊中游和下游段的营养级显著高于上游($P < 0.05$), 银鲈和瓦氏黄颡鱼的营养级在不同江段之间均无显著差异($P > 0.05$)。

单因素方差结果显示, 不同摄食功能群鱼类的营养级差异显著。鱼食性鱼类的营养级显著高于其他摄食功能群($P < 0.05$), 而浮游食性鱼类的营养级显著低于其他摄食功能群鱼类($P < 0.05$; 图 6)。

2.3 群落营养结构分析

根据碳氮稳定同位素值计算的群落营养生态位指标显示, 源头段和上游段所有8个营养生态位指标(NR、CR、TA、CD、MNND、SDNND、SEA和SEAc)均表现为丰水期高于枯水期, 中游段大部分指标(NR、TA、MNND和SDNND)丰水期高于枯水期, 而下游段大部分指标(NR、TA、CD、SEA和SEAc)丰水期低于枯水期。从空间变化来看, NR、



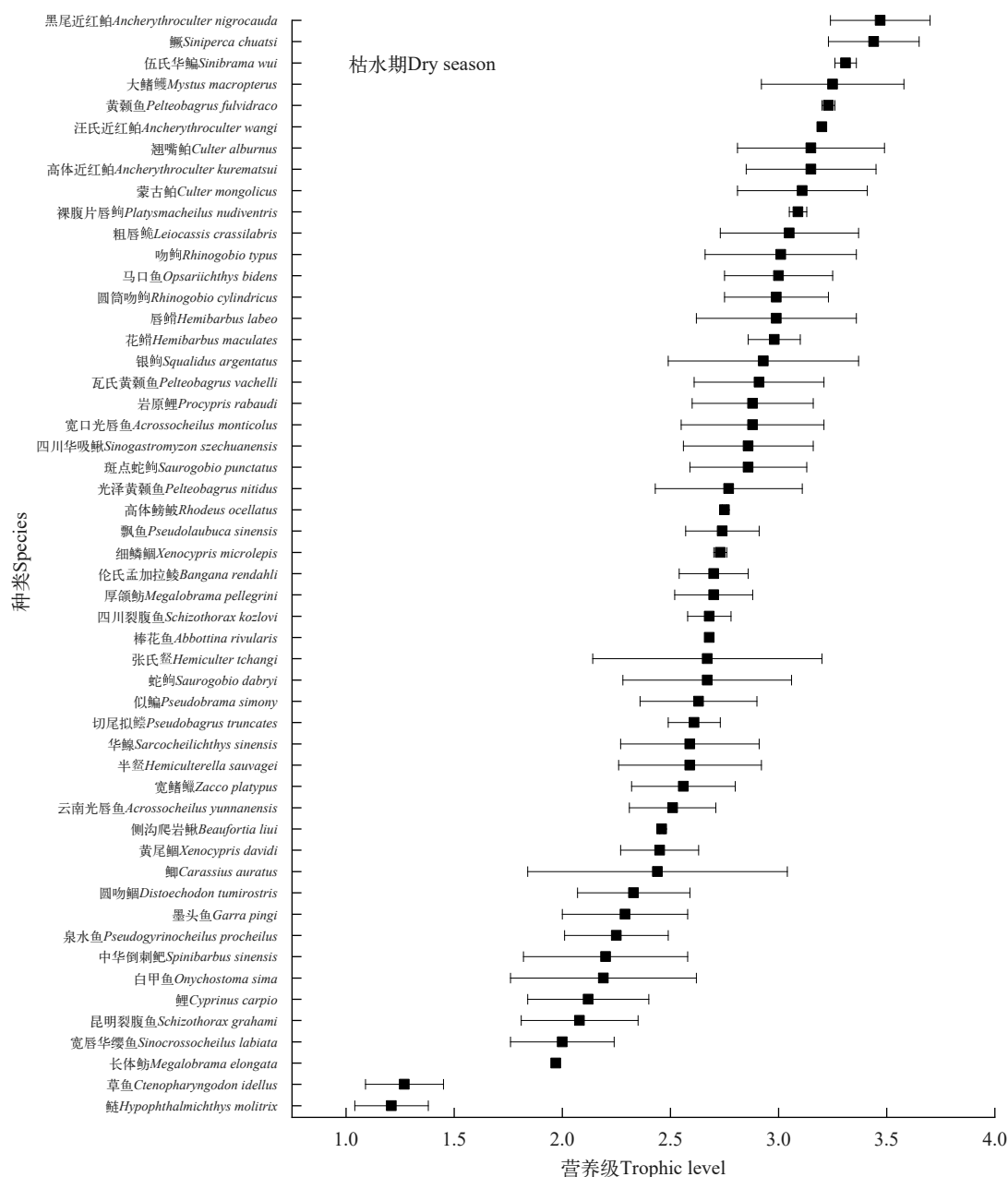


图6 不同时期鱼类营养级

Fig. 6 Trophic levels of fish during the flood and dry seasons

CR和TA总体呈现随着河流向下游延伸而逐渐增加(表3)。

不同摄食功能群的营养生态位指标表现出一定的季节变化(表4)。其中,浮游食性和着生藻类食性鱼类所有8个营养生态位指标(NR、CR、TA、CD、MNND、SDNND、SEA和SEAc)均表现为丰水期高于枯水期;草食性鱼类的NR、TA、MNND、SDNND、SEA和SEAc值同样表现为丰水期高于枯水期,而CR和CD丰水期低于枯水期;杂食性、底栖动物食性和鱼食性鱼类的TA、MNND和SDNND表现为丰水期高于枯水期。不同摄食功能群比较可知,杂食性、底栖动物食性和鱼食性鱼类的NR

和TA值明显高于浮游食性、着生藻类食性和草食性鱼类。

3 讨论

3.1 鱼类 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 稳定同位素值及其时空变化特征

研究表明,赤水河鱼类 $\delta^{13}\text{C}$ 值和 $\delta^{15}\text{N}$ 值分别为 -29.36‰ — -15.81‰ 和 6.27‰ — 16.66‰ ,差值分别为 13.55‰ 和 10.39‰ 。 $\delta^{13}\text{C}$ 在食性相同或相近的物种间的差异较小,可以用来判断消费者的食物来源; $\delta^{15}\text{N}$ 的富集普遍存在于动物中,每增加一个营养级, $\delta^{15}\text{N}$ 值相应增加 3‰ — 4‰ ,因而可以用来确定消费

者在食物网中的营养级位置^[28]。比较发现, 赤水河鱼类的 $\delta^{13}\text{C}$ 值范围与大宁河^[29](-29.74‰—-16.61‰)和香溪河^[30](-28.30‰—-13.90‰)等长江上游支流以及三峡水库坝前水域^[30](-33.50‰—-19.40‰)相差不大, 但要高于长湖^[31](-28.98‰—-20.65‰)、太湖^[32](-27.67‰—-17.92‰)和淞水水库^[12](-28.69‰—-20.22‰)等长江中下游湖泊或水库水体。造成这种现象的原因可能是因为河流的水体流动性比湖泊和水库更强, 生境异质性更高, 且沿程接纳的外源营养物质更多, 食物来源更加广泛^[11]。鱼类为了减少种间营养竞争压力, 主动利用不同的食物资源, 以致 $\delta^{13}\text{C}$ 值范围较大^[17]。另一方面, 赤水河鱼类的 $\delta^{15}\text{N}$ 值范围与大宁河^[29](4.54‰—17.51‰)、香溪河^[30](4.80‰—14.40‰)和三峡坝前水域^[30](6.72‰—15.50‰)等长江上游水体相差不大, 但是 $\delta^{15}\text{N}$ 的绝对值略高。这可能与赤水河鱼类物种多样性较为丰富、群落中较高营养级的消费者所占比重较高有关, 同时也可能与赤水河流域较高的氮值本底有关。秦力等^[33]研究表明赤水河流域22条支流的总氮浓度范围为1.27—4.13 mg/L, 其中19条支流的总氮浓度超过《地表水环境质量标准BG3838-2002》

地表水Ⅳ类限值。水体中的含氮有机物经微生物反硝化作用后, 可使水体 $\delta^{15}\text{N}$ 值升高, 并经食物链逐层富集, 最终导致鱼体 $\delta^{15}\text{N}$ 值偏高^[25, 30]。

在本研究中, 赤水河鱼类的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值均表现出一定的时空变化。空间变化方面, 鱼类 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值整体表现出随着河流向下游延伸先增加后降低的趋势, 中游段鱼类 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值显著高于其他江段, 这可能与饵料生物的多样性及可利用性的河流纵向梯度变化有关^[17, 34]。随着河流向下延伸, 河流逐渐变宽, 水深逐渐加深, 水体生产力逐渐提高, 同时两岸人类活动加强使得外源输入的营养物质逐步富集, 进而导致鱼类 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值逐渐增加^[17]。而下游江段, 由于长江干流水流倒灌作用, 水深加大, 流速趋缓, 生境异质性降低, 且营养物质加速沉降, 可摄食碳源减少, 进而导致鱼类 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值下降^[17]。本研究分物种统计显示, 唇鲮、瓦氏黄颡鱼、切尾拟鲮和鳊等主要优势种类中游段的 $\delta^{13}\text{C}$ 值显著高于其他江段, 而下游段 $\delta^{13}\text{C}$ 值显著低于其他江段。中华倒刺鲃和白甲鱼等种类中游段的 $\delta^{15}\text{N}$ 值显著高于其他江段。这些优势种类 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值的空间变化趋势与鱼类群落整体 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值的空

表4 不同摄食功能群营养生态位指标比较

Tab. 4 Comparison of trophic niche indicators of different feeding guilds

指标 Indicator	浮游食性 Planktivore		着生藻类食性 Periphytivore		草食性 Herbivore		杂食性 Omnivore		底栖动物食性 Benthivore		鱼食性 Piscivore	
	丰水期 Flood	枯水期 Dry	丰水期 Flood	枯水期 Dry	丰水期 Flood	枯水期 Dry	丰水期 Flood	枯水期 Dry	丰水期 Flood	枯水期 Dry	丰水期 Flood	枯水期 Dry
NR	2.90	1.44	6.60	4.69	2.83	1.26	7.82	8.69	6.18	6.12	7.57	7.68
CR	5.63	1.17	8.75	6.66	2.62	4.34	9.26	8.01	5.61	6.72	7.37	6.17
TA	8.11	0.62	34.87	23.07	3.64	1.40	49.32	48.84	28.58	25.77	43.55	30.29
CD	1.57	0.64	1.86	1.84	1.22	2.04	1.69	1.73	1.41	1.42	1.62	1.61
MNND	1.07	0.22	0.26	0.12	1.25	0.64	0.14	0.09	0.20	0.13	0.25	0.13
SDNND	1.02	0.24	0.21	0.07	0.29	0.13	0.14	0.06	0.22	0.10	0.31	0.08
SEA	4.83	0.50	6.18	5.79	3.53	1.65	5.65	6.12	4.17	4.35	5.28	5.22
SEAc	5.63	0.63	6.23	5.83	4.70	2.47	5.66	6.13	4.19	4.38	5.31	5.24

表3 不同江段丰水期和枯水期鱼类群落营养生态位指标变化

Tab. 3 Changes in the trophic niche indicators of fish assemblages among different river sections during the flood and dry seasons

指标Indicator	源头Headwater		上游Upstream		中游Midstream		下游Downstream	
	丰水期Flood	枯水期Dry	丰水期Flood	枯水期Dry	丰水期Flood	枯水期Dry	丰水期Flood	枯水期Dry
NR	7.11	4.10	8.25	5.91	9.92	9.56	7.11	9.83
CR	7.51	5.35	7.56	5.19	7.60	8.01	12.03	11.01
TA	31.56	14.28	43.61	24.82	56.23	48.42	52.86	72.46
CD	2.11	1.61	1.54	1.54	1.38	1.86	1.87	1.91
MNND	0.38	0.14	0.16	0.11	0.20	0.12	0.17	0.11
SDNND	0.29	0.10	0.18	0.07	0.36	0.08	0.20	0.08
SEA	7.45	4.65	5.04	4.41	4.30	7.57	7.11	7.67
SEAc	7.56	4.77	5.06	4.43	4.32	7.60	7.13	7.69

间变化一致。季节变化方面,赤水河鱼类的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值整体表现出丰水期高于枯水期的特点,但是由于地理位置、理化环境及鱼类组成和摄食习性等方面的差异,不同江段的具体表现有所不同。作为典型的雨源型河流,赤水河丰枯水量变化较大。丰水期洪水频繁,大量的碎屑等其他陆生碳源随洪水进入水体,同时水位上升淹没消落带植被,使得杂食性和草食性鱼类的食物来源显著增加^[12]。此外,丰水期正值赤水河鱼类繁殖高峰期^[13],大量的仔稚鱼和幼鱼补充进来,使得肉食性和杂食性鱼类的食物来源增加,进而导致丰水期鱼类 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值增加。赤水河上游和中游基本保持着自然的河流特征,两岸以森林为主,鱼类群落中适应急流生活的着生藻类食性和底栖动物食性鱼类占明显优势^[17, 34],丰水期食物来源的增加可导致这些鱼类 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值增加。上中游宽鳍鱲、半鲮、蛇鮈、唇鲮、中华倒刺鲃、白甲鱼、云南光唇鱼、宽口光唇鱼、墨头鱼、泉水鱼、瓦氏黄颡鱼、切尾拟鲿和鳊等主要优势种类丰水期 $\delta^{13}\text{C}$ 均显著高于枯水期,并且绝大部分种类的 $\delta^{15}\text{N}$ 值也明显增加,证实了丰水期鱼类食物来源更为广泛。源头段海拔高,水温低,溶洞暗河密布,水温及流量等环境因子以及食物来源的季节变化相对较为平稳,该江段主要优势种类昆明裂腹鱼的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值均无显著季节差异。此外,该江段特殊的自然环境使得其他江段鱼类较难迁入^[34],鱼类群落营养结构较为稳定,因而导致丰水期鱼类 $\delta^{15}\text{N}$ 值未见明显增加。赤水河下游由于水流较缓,栖息地异质性较低,着生藻类和底栖动物等主要食物来源的多样性和资源量明显低于其他江段^[35],且两岸以耕地为主,外来营养物质较少,鱼类群落以适应静水或缓流环境的鲤科鮠亚科、鲃亚科以及鲿科种类占明显优势^[17, 34],该江段主要优势种类(如张氏鲮、黑尾近红鲃、圆吻鲃、黄尾鲃、银鲃、吻鲃、斑点蛇鲃、粗唇鲃和大鳍鲃等)的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 均无显著季节差异,似鳊、高体近红鲃、翘嘴鲃、厚颌鲂、光泽黄颡鱼、瓦氏黄颡鱼和鳊等种类的 $\delta^{13}\text{C}$ 值或 $\delta^{15}\text{N}$ 值也无显著季节差异,这些因素均可能导致下游段鱼类群落 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值季节变化均不明显。

不同摄食功能群鱼类的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值存在显著差异。在本研究中,草食性鱼类(即草鱼)的 $\delta^{13}\text{C}$ 值明显高于其他摄食功能群,这可能与其摄食的植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值较高相关^[36]。此外,鱼食性鱼类的 $\delta^{15}\text{N}$ 值最高,其次为底栖动物食性和杂食性,三者的 $\delta^{15}\text{N}$ 值显著高于其他摄食功能群,该结果与其他研究一致^[27]。肉食性鱼类通过捕食低级别的生物获取能量,被捕

食生物体内的 $\delta^{15}\text{N}$ 值随食物链累积,并在营养传递过程中逐级富集,因而 $\delta^{15}\text{N}$ 值普遍高于其他食性鱼类,这符合其在食物网中的位置^[11]。杂食性鱼类的 $\delta^{15}\text{N}$ 值范围较广,介于着生藻类食性和底栖动物食性之间,反映它们的食谱较为多样。受摄食器官和形态特征等的限制,鱼类的食物组成一般比较稳定。然而,受饵料生物以及环境因子的季节性变化影响,鱼类的食物组成通常表现出一定的季节变化。在本研究中,着生藻类食性、杂食性、底栖动物食性和鱼食性鱼类丰水期的 $\delta^{13}\text{C}$ 值显著高于枯水期,这与丰水期食物来源更为广泛有关^[11]。此外,草食性鱼类在枯水期的 $\delta^{13}\text{C}$ 值显著高于丰水期,这可能与枯水期主要利用高 $\delta^{13}\text{C}$ 值的水生植物,而丰水期部分摄食被洪水淹没的低 $\delta^{13}\text{C}$ 值的陆生植物有关^[32]。

3.2 鱼类营养级及其时空变化特征

通过稳定同位素技术能够揭示河流环境季节变化对鱼类营养级和食物网结构的影响,而营养级分布反映了水域生态系统中能量传递的路径,较大的生态系统支持具有较长食物链长度的食物网^[37]。研究表明,赤水河鱼类营养级为1.21—4.46。比较发现,赤水河鱼类营养级要高于三峡坝前干流水域(1.65—4.17)^[38]及大宁河(1.49—4.01)^[39]等长江上游支流。造成这一现象的原因可能是因为赤水河流域相对较长、栖息地空间异质性强,且饵料资源丰富,可以维持较长的食物链^[16]。

赤水河鱼类营养级同样表现出了明显的时空变化特征。季节方面,丰水期鱼类营养级明显高于枯水期。研究表明,丰水期宽阔的水面以及更适宜的水温有利于饵料生物的生长,再加上洪水冲刷致使外源性营养物质的输入增加,丰水期鱼类的食物来源更为广泛^[28],从而造成群落平均营养级高于枯水期^[37]。在本研究中,大部分鱼类的营养级未表现出明显的季节变化,表明这些物种拥有较为稳定的食物来源和摄食策略。但是,其他一些鱼类丰水期的营养级显著高于枯水期,如宽鳍鱲、马口鱼、瓢鱼、高体近红鲃、蒙古鲃、鲢、中华倒刺鲃、鲫和切尾拟鲿等,这些鱼类营养级的增加可导致鱼类群落平均营养级的增加。此外,丰水期鱼食性鱼类摄食活动更为活跃,本研究中红鳍原鲃(*Cultrichthys erythropterus*)、达氏鲃(*Culter dabryi*)、金沙鲃鲤(*Percocypris pingi*)、长薄鲃(*Leptobotia elongate*)、鲃(*Silurus asotus*)、南方鲃(*Silurus meridionalis*)、斑鲃(*Siniperca scherzeri*)、大眼鲃(*Siniperca kneri*)和梭鲃(*Sander lucioperca*)等鱼食性鱼类仅在丰水期出现,这些高营养级鱼类的出现可明显提升鱼类

群落的平均营养级。空间变化方面, 鱼类群落平均营养级整体表现出随着河流向下游延伸先增加后降低的趋势。源头段由于地处云贵高原腹地, 海拔高、水温低、饵料生物较为匮乏, 肉食性鱼类种群规模较小, 因而群落平均营养级相对较低; 随着河流向下游延伸, 水温逐渐升高, 河面逐渐变宽, 水体生产力逐渐增加, 鱼类营养级也逐渐提高; 而下游段由于长江干流顶托作用, 水流较缓, 浮游生物增加, 鱼类群落中小型鱼类和滤食性鱼类明显增加^[40], 鱼类群落平均营养级略有下降。

3.3 鱼类群落营养结构时空变化特征

鱼类群落营养结构分析可以综合评估生态系统的健康状况、食物网的复杂性以及物种间的生态位分布。在计算得到的生态学指标中, NR、CR、TA、CD、SEA和SEAc反映物种空间范围, MNND、SDNND反映了物种相对位置, 代表了营养冗余^[41]。

研究显示, 赤水河鱼类群落营养结构时空差异显著。时间方面, 丰水期大部分江段(下游江段除外)鱼类群落的NR、CR、TA、MNND和SDNND值均高于枯水期, 表明丰水期鱼类的基础食源更为多样, 营养冗余度低, 种间营养竞争强度小, 食物网结构更加复杂和稳定^[42, 43]; 而下游段由于丰水期长江干流水流倒灌, 水深较大, 水面变宽, 底栖动物等水生生物的丰度降低^[35], 进而导致鱼类群落营养多样性降低(TA和CD)、食物链长度变短(NR)、生态位空间变小(SEA和SEAc)。空间方面, 鱼类群落的NR、CR和TA总体呈现随着河流向下游延伸而逐渐增加, 说明随着河流向下游延伸, 鱼类可利用的食物来源越来越多样化, 资源利用广度越宽, 食物网结构更加复杂。

不同摄食功能群的鱼类营养特征呈现出显著的季节差异。浮游生物食性和着生藻类食性鱼类丰水期NR和CR值高于枯水期。研究表明, 赤水河丰水期(6月)浮游植物的生物量显著高于枯水期(12月)^[44], 这使得浮游食性鱼类在丰水期拥有更为丰富的食物来源。草食性鱼类丰水期NR值高于枯水期, 这可能与草食性鱼类在丰水期更多地摄取被洪水淹没的陆生植物有关^[45]。浮游食性、着生藻类食性丰水期标准化生态位面积(SEAc)大于枯水期, 表明丰水期基础碳源的增加拓宽了鱼类群落生态位空间^[46]。相反, 底栖动物食性和杂食性鱼类丰水期SEAc小于枯水期, 这表明它们在丰水期的营养生态位较窄。张多鹏等^[35]研究表明, 赤水河枯水期(冬季)底栖动物的多样性和密度明显高于丰水期(夏季), 这很好地解释了为什么丰水期底栖动物食性和杂食性鱼类丰水期SEAc小于枯水期。

4 结论

本研究揭示了赤水河鱼类群落营养结构的时空变化特征, 以及不同食性鱼类的生态适应策略。作为目前长江上游唯一一条干流没有修建大坝的大型一级支流, 赤水河的地形地貌以及饵料生物等仍然保持着自然的空間梯度变化, 水温和水文等理化特征也保持着自然的季节变化节律^[17]。这种独特、多样和自然的生态环境孕育了丰富的鱼类资源^[17], 同时对于塑造赤水河鱼类群落营养结构和生态位特征起着重要作用^[17]。赤水河鱼类群落的碳值范围、氮值范围和营养生态位宽度等指标, 总体呈现出随着河流向下游延伸而逐渐增加的趋势, 这一现象表明随着河流向下游延伸, 鱼类食物来源越来越多样, 食物网结构渐趋复杂; 由于外来碳源的输入增加和消落带植物的淹没, 丰水期鱼类基础食源更为多样, 种间营养竞争强度小, 食物网结构更加复杂和稳定。近年来, 为促进赤水河珍稀特有鱼类资源恢复, 赤水河流域率先实施了全面禁渔和支流小水电清理整改等保护修复措施, 取得良好生态效益^[16]。尽管如此, 赤水河生态系统仍然面临着一系列的问题, 如水体污染^[47]、栖息地面积丧失和栖息地质量退化^[48]等, 对鱼类多样性保护和群落结构稳定造成潜在威胁。为维护鱼类群落食物网的稳定性, 基于本文研究结果, 特提出如下建议: (1)加强水污染防治, 特别是深化酿酒、煤矿、造纸等重点企业的污染治理, 减少氮、磷等外源营养物质的输入, 维护水体营养水平的平衡; (2)加强小水电清理整改力度, 进一步恢复河流连通性和自然水文节律; (3)优化土地利用格局, 合理规划产业布局, 加强消落区植被保护与修复; (4)加强生态系统结构与功能变化监测, 将监测内容从单纯的物种多样性或群落结构层面提升至生态系统层面, 全面反映赤水河生态环境质量, 科学评估相关保护修复措施的效果^[49]。(作者声明本文符合出版伦理要求)

参考文献:

- [1] Allan J D, Castillo M M, Capps K A. Energy Flow and Nutrient Cycling in Aquatic Communities [M]. Stream Ecology. Cham: Springer International Publishing, 2021: 357-381.
- [2] Kwak I S, Park Y S. Food chains and food webs in aquatic ecosystems [J]. *Applied Sciences*, 2020, 10(14): 5012.
- [3] Mougi A. Predator interference and complexity-stability in food webs [J]. *Scientific Reports*, 2022, 12(1): 2464.
- [4] Queirós J P, Borrás-Chavez R, Friscourt N, et al. Southern Ocean food-webs and climate change: A short

- review and future directions [J]. *PLoS Climate*, 2024, **3**(3): e0000358.
- [5] Zheng X C, Dai X J, Zhu J F, *et al.* Analysis on stomach content of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) in the eastern-central Pacific Ocean [J]. *South China Fisheries Science*, 2015, **11**(1): 75-80. [郑晓春, 戴小杰, 朱江峰, 等. 太平洋中东部海域大眼金枪鱼胃含物分析 [J]. *南方水产科学*, 2015, **11**(1): 75-80.]
 - [6] Dou S Z. Fish-stomach content analysis: methods and application [J]. *Marine Science Bulletin*, 1992, **11**(2): 28-31. [窦硕增. 鱼类胃含物分析的方法及其应用 [J]. *海洋通报*, 1992, **11**(2): 28-31.]
 - [7] Ibáñez C M, Riera R, Leite T, *et al.* Stomach content analysis in cephalopods: past research, current challenges, and future directions [J]. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 2021, **31**(3): 505-522.
 - [8] Peterson B J, Fry B. Stable isotopes in ecosystem studies [J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1987(18): 293-320.
 - [9] Xu J, Wang Y Y, Wang K, *et al.* Protocols for sample collection, pretreatment, and preservation of aquatic organisms in stable isotope ecology [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2020, **44**(5): 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 [J]. *水生生物学报*, 2020, **44**(5): 989-997.]
 - [10] Xiao X W, Wang Y Y, Zhang H, *et al.* Trophic position and its impact on fish in Raohe River during the dry season, Jiangxi Province [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, **35**(18): 6216-6223. [肖协文, 王玉玉, 张欢, 等. 饶河枯水期主要鱼类营养级位置及其影响因素 [J]. *生态学报*, 2015, **35**(18): 6216-6223.]
 - [11] Duan Y S, Xie J, Liu L, *et al.* Aquatic food web of the Hun-Tai River basin in Liaoning based on stable isotope analysis [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2024, **48**(1): 109-119. [段元帅, 谢军, 刘璐, 等. 基于稳定同位素技术的辽宁浑太河流域水生食物网研究 [J]. *水生生物学报*, 2024, **48**(1): 109-119.]
 - [12] Yao H W, Lin Z M, Chen M J, *et al.* Trophic Structure of fish communities in Weishui Reservoir Based on stable isotope techniques [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2024, **48**(1): 120-129. [姚鸿伟, 林子木, 陈敏建, 等. 基于稳定同位素技术的涟水水库鱼类群落营养结构 [J]. *水生生物学报*, 2024, **48**(1): 120-129.]
 - [13] Wu J M, Zhao H T, Miao Z G, *et al.* Status and conservation of fish resources in the Chishui River [J]. *Biodiversity Science*, 2010, **18**(2): 162-168. [吴金明, 赵海涛, 苗志国, 等. 赤水河鱼类资源的现状与保护 [J]. *生物多样性*, 2010, **18**(2): 162-168.]
 - [14] Liu F, Liu D M, Yuan D C, *et al.* Interannual variations in fish assemblages in the Chishui River over the last decade [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2020, **44**(1): 122-132. [刘飞, 刘定明, 袁大春, 等. 近十年来赤水河不同江段鱼类群落年际变化特征 [J]. *水生生物学报*, 2020, **44**(1): 122-132.]
 - [15] Cao W X. Construction of a nature reserve for endemic fish in the upstream of the Yangtze River and related issues [J]. *Resources and Environment in the Yangtze*, 2000, **9**(2): 131-132. [曹文宣, 2000. 长江上游特有鱼类自然保护区的建设及相关问题的思考 [J]. *长江流域资源与环境*, 2000, **9**(2): 131-132.]
 - [16] Liu F, Liu H Z. Effectiveness and challenges of aquatic ecological restoration of Chishui River in upper Yangtze River [J]. *Bulletin of Chinese Academy of Sciences*, 2023, **38**(12): 1883-1893. [刘飞, 刘焕章. 长江上游赤水河示范区水生态修复的成效与挑战 [J]. *中国科学院院刊*, 2023, **38**(12): 1883-1893.]
 - [17] Liu F, Wang X, Wang M, *et al.* Diet partitioning and trophic guild structure of fish assemblages in Chishui River, the last undammed tributary of the upper Yangtze River, China [J]. *River Research and Applications*, 2019, **35**(9): 1530-1539.
 - [18] Zhang F, 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 [J]. *Environmental Biology of Fishes*, 2018, **101**(8): 1235-1248.
 - [19] 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 [J]. *Water*, 2021, **13**(2): 195.
 - [20] Wang Z S, Jiang L G, Huang M J, *et al.* Biodiversity status and its conservation strategy in the Chishui River Basin [J]. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 2007, **16**(2): 175-180. [王忠锁, 姜鲁光, 黄明杰, 等. 赤水河流域生物多样性保护现状和对策 [J]. *长江流域资源与环境*, 2007, **16**(2): 175-180.]
 - [21] Xia Z J, Yu F D, Tang Y Z, *et al.* Site uniqueness contributions to fish β diversity in the Chishui River basin, Southwestern China [J]. *Journal of Fisheries of China*, 2023, **47**(2): 029309. [夏治俊, 余梵冬, 唐永忠, 等. 赤水河流域样点独特性对鱼类 β 多样性的贡献 [J]. *水产学报*, 2023, **47**(2): 029309.]
 - [22] Wu L. Fish Fauna of Guizhou [M]. Guiyang: Guizhou People Press, 1989: 7-279. [伍律. 贵州鱼类志 [M]. 贵阳: 贵州人民出版社, 1989: 7-279.]
 - [23] Ding R H. The Fishes of Sichuan, China [M]. Chengdu: Sichuan Scientific & Technical Publishers, 1994: 276—278. [丁瑞华. 四川鱼类志 [M]. 成都: 四川科学技术出版社, 1994: 276—278.]
 - [24] Post D M, Pace M L, Hairston N G Jr. Ecosystem size determines food-chain length in lakes [J]. *Nature*, 2000, **405**(6790): 1047-1049.
 - [25] Liu S J, Zhai D D, Luo J Y, *et al.* Studies on the trophic structure of fish in Sanjiao Lake based on carbon and nitrogen stable isotope analysis [J]. *Freshwater Fisheries*, 2024, **54**(3): 3-11. [刘淑君, 翟东东, 罗进勇, 等. 基于

- 碳、氮稳定同位素分析的三角湖鱼类营养结构研究 [J]. *淡水渔业*, 2024, **54**(3): 3-11.]
- [26] Layman C A, Arrington D A, Montaña C G, *et al.* Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure [J]? *Ecology*, 2007, **88**(1): 42-48.
- [27] Parnell A C, Inger R, Bearhop S, *et al.* Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation [J]. *PLoS One*, 2010, **5**(3): e9672.
- [28] Vander Zanden M J, Shuter B J, Lester N, *et al.* Patterns of food chain length in lakes: a stable isotope study [J]. *The American Naturalist*, 1999, **154**(4): 406-416.
- [29] Deng H T, Duan X B, Liu S P, *et al.* Temporal and spatial variations in the trophic structure of key species in downstream of the Daning River [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, **34**(23): 7110-7118. [邓华堂, 段辛斌, 刘绍平, 等. 大宁河下游主要鱼类营养结构的时空变化 [J]. 生态学报, 2014, **34**(23): 7110-7118.]
- [30] Zhou Z, Huang Y B, Wang B L, *et al.* The analysis of food web structure in the area in front of the Three Gorges Dam using the stable isotope technology [J]. *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 [J]. 生态科学, 2020, **39**(5): 82-90.]
- [31] Li X M, Zhu T B, Wang X G, *et al.* Study on trophic structure of fish communities in Changhu Lake based on stable carbon and nitrogen isotopes [J]. *Biotic Resources*, 2021, **43**(6): 545-551. [李学梅, 朱挺兵, 王旭歌, 等. 基于稳定同位素技术的长湖鱼类营养结构研究 [J]. 生物资源, 2021, **43**(6): 545-551.]
- [32] Liu S Q, Shen M H, Liu X Q. Trophic niche analysis of fish in Taihu Lake using stable isotopes of carbon and nitrogen [J]. *Journal of Hydroecology*, 2023, **44**(5): 76-83. [刘素群, 申明华, 刘学勤. 基于碳氮稳定同位素的太湖鱼类营养生态位研究 [J]. 水生生态学杂志, 2023, **44**(5): 76-83.]
- [33] Qin L, Fu Y W, Wu Q X, *et al.* Effects of land use structure on nitrogen export in Chishui River watershed of southwest China [J]. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 2019, **28**(1): 175-183. [秦立, 付宇文, 吴起鑫, 等. 赤水河流域土地利用结构对氮素输出的影响 [J]. 长江流域资源与环境, 2019, **28**(1): 175-183.]
- [34] Liu F, Wang J, Zhang F B, *et al.* Spatial organisation of fish assemblages in the Chishui River, the last free-flowing tributary of the upper Yangtze River, China [J]. *Ecology of Freshwater Fish*, 2021, **30**(1): 48-60.
- [35] Zhang D P, Liu Y, Li Z F, *et al.* Species diversity and recommended rehabilitative strategies of benthic macroinvertebrate in the Chishui River, a tributary of the Upper Yangtze River [J]. *Biodiversity Science*, 2023, **31**(8): 22674. [张多鹏, 刘洋, 李正飞, 等. 长江上游支流赤水河流域底栖动物物种多样性与保护对策 [J]. 生物多样性, 2023, **31**(8): 22674.]
- [36] Li Y K, Gong Y. Food web structure of the East Lake Taihu by analysis of stable carbon and nitrogen isotopes [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2014, **33**(6): 1534-1538. [李云凯, 贡艺. 基于碳、氮稳定同位素技术的东太湖水生食物网结构 [J]. 生态学杂志, 2014, **33**(6): 1534-1538.]
- [37] Post D M. The long and short of food-chain length [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2002, **17**(6): 269-277.
- [38] Zhou Z. Analysis of the food web structure in different waterbodies in the Yangtze River Basin [D]. Wuhan: Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, 2020: 25-38. [周正. 长江流域不同水体食物网结构的比较 [D]. 武汉: 中国科学院水生生物研究所, 2020: 25-38.]
- [39] Deng H T, Ba J W, Duan X B, *et al.* The analysis of the trophic levels of the major fish species in the Daning River using stable isotope technology [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2015, **39**(5): 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 [J]. 水生生物学报, 2015, **39**(5): 893-901.]
- [40] Wang Y P, Deng Y M, Liu S L, *et al.* Status analysis of fish community in the lower reaches of the Yangtze River at the beginning of 10-year fishing ban and assessment of fishing ban effect [J]. *Journal of Fisheries of China*, 2023, **47**(2): 029315. [王银平, 邓艳敏, 刘思磊, 等. 禁捕初期长江下游鱼类群落现状分析及禁渔效果初步评估 [J]. 水产学报, 2023, **47**(2): 029315.]
- [41] Lin H J, Qin C X, Li X G, *et al.* Food web analysis in Zhelin Bay marine ranching [J]. *Journal of Fisheries of China*, 2018, **42**(7): 1026-1039. [林会洁, 秦传新, 黎小国, 等. 柘林湾海洋牧场不同功能区食物网结构 [J]. 水产学报, 2018, **42**(7): 1026-1039.]
- [42] McIntyre P B, Flecker A S, Vanni M J, *et al.* Fish distributions and nutrient cycling in streams: can fish create biogeochemical hotspots [J]. *Ecology*, 2008, **89**(8): 2335-2346.
- [43] Ma J S. Study on the impact of seasonal water level fluctuations on the food web structure of Poyang Lake [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2024: 108-109. [马吉顺. 季节性水位波动对鄱阳湖食物网结构的影响研究 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2024: 108-109.]
- [44] Wu X X, Li Y F, Shen Z W, *et al.* Relationship between phytoplankton community structure and aquatic environmental factors in the Chishui River, a protected tributary of the Yangtze River [J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2014, **21**(2): 361-368. [吴湘香, 李云峰, 沈子伟, 等. 赤水河浮游植物群落结构特征及其与水环境因子的关系 [J]. 中国水产科学, 2014, **21**(2): 361-368.]
- [45] Tang Y, Tong C F, Liu M Y, *et al.* Seasonal variations of carbon, nitrogen, phosphorus stoichiometry of four emergent hydrophytes in Jinze Reservoir, Shanghai [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, **40**(13): 4528-4537. [唐玥, 童春富, 刘毛亚, 等. 上海金泽水库典型挺水植物碳、氮、

- 磷化学计量特征的季节变化 [J]. 生态学报, 2020, **40**(13): 4528-4537.]
- [46] Li B, Zheng Y C, Xu D D, *et al.* Seasonal variation in the consumption of food by fish in the Mituo floodplain waters of the upper Yangtze River and implications for food web dynamics [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2023, **43**(4): 1664-1675. [李斌, 郑宇辰, 徐丹丹, 等. 长江上游弥陀漫滩水体鱼类食物网动态的季节性变化 [J]. 生态学报, 2023, **43**(4): 1664-1675.]
- [47] Zhang W, Yang B. Analysis of influencing factors on main stream water environment of Chishui River [J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2019, **47**(5): 80-83. [张为, 杨斌. 赤水河干流水环境影响因素分析 [J]. 安徽农业科学, 2019, **47**(5): 80-83.]
- [48] Zhang C, An Y L, Cai H. Land use/land cover change and its environmental effects in Chishui River basin [J]. *Guizhou Agricultural Sciences*, 2014, **42**(4): 211-215. [张聪, 安艳玲, 蔡宏. 赤水河流域土地利用/覆被变化与生态环境效应 [J]. 贵州农业科学, 2014, **42**(4): 211-215.]
- [49] Liu F, Wang Z, Xia Z, *et al.* Changes in fish resources 5 years after implementation of the 10-year fishing ban in the Chishui River, the first river with a complete fishing ban in the Yangtze River Basin [J]. *Ecological Processes*, 2023, **12**(1): 51.

THE TROPHIC STRUCTURE OF FISH ASSEMBLAGES IN THE CHISHUI RIVER BASED ON STABLE ISOTOPE ANALYSIS

WANG Zi-Xin^{1,2}, WANG Chun-Ling², LÜ Hai-Min^{2,3}, ZHAO Meng-Fei^{2,3}, LIN Dong-Sheng^{1,2},
LIU Huan-Zhang² and LIU Fei²

(1. Dalian Ocean University, Dalian 116000, China; 2. Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072, China; 3. University of Chinese Academy of Science, Beijing 100049, China)

Abstract: This study aimed to analyse the temporal and spatial variations in the trophic structures of fish assemblages in the Chishui River, the last undammed tributary of the upper Yangtze River. Fish samples were collected from different sections (the headwater, the upstream, the midstream, and the downstream) along the longitudinal gradient during the flood season (June) and dry season (December) of 2023. Stable carbon and nitrogen isotope values ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) were measured for 2016 fish specimens, belonging to 3 orders, 13 families and 83 species. Temporal and spatial variations were analyzed by using MixSIAR and SIBER. Results showed that the $\delta^{13}\text{C}$ values of fish species ranged from -29.36‰ to -15.81‰ , while $\delta^{15}\text{N}$ values ranged from 6.27‰ to 16.66‰ . The $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values in the upstream and midstream were significantly higher in the flood season than that in the dry season ($P < 0.05$), while those in the downstream showed non-significant seasonal differences. Along the longitudinal gradient, the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values increased gradually first and then decreased in the downstream, with the maximum values occurring in the midstream. Trophic levels of fish assemblages ranged from 1.21 to 4.46, with average trophic levels significantly higher in the flood season than those in the dry season ($P < 0.05$). Fish assemblages in the midstream exhibited significantly higher average trophic levels than those in other sections ($P < 0.05$). The analysis of trophic structure indicators revealed significant temporal and spatial differences in fish assemblages. Temporally, for most sections (except for the downstream), higher Nitrogen Range (NR), Total Area (TA), Mean Nearest Neighbor Distance (MNND), and Standard Deviation of Nearest Neighbor Distance (SDNND) were observed in the flood season, suggesting greater trophic niche differentiation and more complex food webs than that in the dry season. Spatially, NR, Carbon Range (CR), and TA increased gradually along the longitudinal gradient, suggesting greater trophic diversity and increasingly complex food web downstream. Significant differences were observed among different feeding guilds, with the piscivore fishes exhibited the highest trophic level. These findings provide critical insights into the ecosystem structure and function of the Chishui River and offer scientific guidance for fish biodiversity conservation and ecological restoration efforts.

Key words: The Chishui River; Carbon and nitrogen stable isotopes; Food web; Trophic level