

Wang S Y, Kuang C Y, Liang Z C, *et al.* Diet composition and trophic niche of fish communities in Erhai Lake: evidence from signature fatty acid studies [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2025, 49(10): 102505. [王森洋, 匡晨亿, 梁智策, 等. 洱海鱼类群落食谱组成及营养生态位特征: 来自特征脂肪酸研究的证据 [J]. *水生生物学报*, 2025, 49(10): 102505.]

洱海鱼类群落食谱组成及营养生态位特征: 来自特征脂肪酸研究的证据

王森洋^{1,2} 匡晨亿² 梁智策² 周婷² 王杨² 邓城城²
袁子昊² 李广宇¹ 郭传波²

(1. 华中农业大学水产学院, 武汉 430070; 2. 中国科学院水生生物研究所水产品种创制与高效养殖
全国重点实验室, 武汉 430072)

摘要: 研究以典型高原湖泊洱海为例, 采集洱海鱼类及悬浮颗粒物、有机沉积物、浮游生物和底栖动物等样本, 应用特征脂肪酸定量分析(Quantitative Fatty Acid Signature Analysis, QFASA)等方法, 系统研究了洱海主要鱼类的食谱组成和营养生态位特征。结果表明, 鲃(*Hemiculter leucisculus*)、西太公鱼(*Hypomesus nipponensis*)和太湖新银鱼(*Neosalanx taihuensis*)等中上层鱼类的主要食物是浮游动物, 鲤(*Cyprinus carpio*)、杞麓鲤(*Cyprinus carpio chilia*)和波氏吻虾虎鱼(*Rhinogobius cliffordpopei*)等中下层鱼类的主要摄食对象是日本沼虾(*Macrobrachium nipponense*)、刻纹蚬(*Corbicula largillierii*)和浮游动物。黄颡鱼(*Pelteobagrus fulvidraco*)食谱中的小型鱼类占比54.42%, 具有明显的鱼食性特征。洱海鱼类的营养生态位宽度(Standard Ellipse Area corrected, SEAc)为0.40—9.30, 其中鲫(*Carassius auratus*)(SEAc=9.30)、杞麓鲤(SEAc=7.31)和鲤(SEAc=6.43)的营养生态位宽度较大, 表明其对食物资源利用力较强; 太湖新银鱼(SEAc=1.00)、鲃(SEAc=0.58)和西太公鱼(SEAc=0.40)营养生态位宽度较窄, 食源相对专一。洱海鱼类的营养生态位重叠程度为0—77.3%, 其中黄颡鱼与杞麓鲤的营养生态位高度重叠(77.3%), 但QFASA提供的食谱组成揭示黄颡鱼通过摄食小型鱼类来避免直接竞争。但是, 鲃与鳊(*Aristichthys nobilis*)(72.5%)、鲫与杞麓鲤(50.2%)的营养生态位重叠较高, 栖息水层相同, 食谱组成相近, 种间竞争较为激烈。基于上述结果, 建议以浮游动物食性鱼类作为群落调控的首选对象, 同时关注杞麓鲤等土著鱼类资源的恢复。综上, 研究表明基于特征脂肪酸的食谱组成和营养生态位特征的综合分析是深入理解鱼类群落营养关系, 评估种间潜在竞争关系的有效方法, 为洱海土著鱼类资源保护、鱼类群落调控和食物网优化提供理论支持。

关键词: 洱海; 鱼类群落; 特征脂肪酸; 食谱组成; 营养生态位

中图分类号: Q178.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3207(2025)10-102505-14

doi: 10.3724/1000-3207.2025.2025.0150 **CSTR:** 32229.14.SSSWXB.2025.0150



洱海是云南第二大淡水湖泊, 鱼类区系独特^[1]。20世纪50年代, 洱海鱼类群落由大理裂腹鱼(*Schizothorax tallensis*)、洱海鲤(*Cyprinus barbatus*)和洱海四须鲃(*Barbodes daliensis*)等17种土著鱼类组成, 但由于多重人类活动干扰, 洱海鱼类群落发生显著

变化, 土著鱼类种群数量减少, 外来小型鱼类(如子陵吻虾虎鱼(*Rhinogobius giurinus*)、太湖新银鱼(*Neosalanx taihuensis*)和鲃(*Hemiculter leucisculus*)逐步成为当前优势种^[2-4]。之前的研究通过渔获物调查^[5, 6]、水声学技术^[2]和环境DNA宏条形码^[4]

收稿日期: 2025-04-26; 修订日期: 2025-06-03

基金项目: 国家重点研发计划(2023YFD2400900); 国家大宗淡水鱼产业技术体系(CARS-45)(2022000109)资助 [Supported by the National Key Research and Development Program of China (2023YFD2400900); the earmarked fund for CARS-45 (2022000109)]

作者简介: 王森洋(2000—), 男, 硕士研究生; 研究方向为渔业生态学。E-mail: senyang1107@163.com

通信作者: 郭传波(1988—), 男, 博士, 研究员; 研究方向为渔业生态学。E-mail: guocb@ihb.ac.cn

等方法,研究了洱海鱼类群落的种类组成和时空格局,但有关洱海鱼类群落食谱组成和营养关系的研究仍较鲜见。

传统的食性研究主要依赖胃含物分析获取鱼类的食物组成,但其仅能反映短期内的摄食状况,且易受食物消化程度干扰,导致研究结果存在一定的随机性^[7]。相比之下,碳、氮稳定同位素可反映生物体一段时间内的摄食特征^[8]。其中, $\delta^{15}\text{N}$ ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$)随营养转移在消费者体内富集,可用于评估营养位置^[9], $\delta^{13}\text{C}$ ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$)则在不同光合途径的初级生产者中差异明显,可追溯食物来源^[10]。同时,借助同位素混合模型(Stable Isotope Mixing Models, SIMM)可解析不同潜在食源对消费者的贡献比例^[11]。然而,当消费者的潜在食物超过3种时,仅依赖碳、氮稳定同位素难以准确量化食谱组成,结果的不确定性也会显著增加^[12]。

脂肪酸是与食物密切相关的生物标志物,其中来源于食物且生物自身无法合成的称为特征脂肪酸,它们能够指示食物来源,并在捕食者和猎物间保守传递,这为深入理解食物网中的营养关系提供了可能^[13,14]。特征脂肪酸定量分析(Quantitative Fatty Acid Signature Analysis, QFASA)模型通过最小化捕食者脂肪酸矩阵与加权不同猎物脂肪酸矩阵之间的距离估算猎物权重,从而可以量化捕食者的食谱组成^[15]。已有相关研究证实,QFASA模型计算出鱼类的食物比例与实际投喂的食物比例高度一致,有效验证了该模型的可靠性^[16,17]。此外,脂肪酸还可以表征营养生态位,揭示物种在生态系统中对食物资源的利用状况^[18]。具体而言,营养生态位宽度反映了物种对食物资源的利用程度,而营养生态位重叠程度则揭示了不同物种对食物资源利用的相似性^[19,20]。

鉴于此,本研究对洱海鱼类群落及其潜在饵料资源进行了研究,建立特征脂肪酸数据集,结合QFASA等方法量化洱海鱼类群落食谱组成及营养生态位特征,揭示洱海鱼类群落种间营养关系与共存机制,为洱海鱼类多样性保护和食物网调控提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

洱海(N 25°36′—25°58′, E 100°05′—100°18′)位于中国西南部的云南省大理市,是云南省第二大高原淡水湖泊。其海拔高度1972 m,水面面积为249 km²,南北相距43 km,东西跨度为9 km,平均水深为10.5 m,最大水深为20.9 m。

1.2 样本收集

2024年3月,在洱海全湖设置了14个采样点(图1),每个采样点设置4条三层多网目复合刺网(浮网和沉网各2条)和2条地笼,以获取中上层和底层鱼类样本。采样时间持续约12h(当日17:30左右至次日5:30左右)。采集的鱼类经分类鉴定、测量体长和体重后,取背部肌肉(小型鱼类混合5—8尾肌肉为1个样本)并使用去离子水冲洗后放入5 mL圆底离心管中,置于-20℃冰箱暂存。用13号(孔径112 μm)和25号浮游生物网(孔径64 μm)分别收集足量的浮游植物和浮游动物样本,同时利用浮游动物的趋光性纯化样品^[21]。此外,将表层湖水依次滤过13号和25号浮游生物网,并使用真空泵将滤过的水样富集至预烧(480℃, 24h)的玻璃纤维滤膜(Whatman GF/F, 孔径0.7 μm, 直径47 mm)以制备悬浮颗粒有机物样本,随后将滤膜置于5 mL圆底离心管中-20℃暂存。使用彼得森采泥器获取沉积物样本后,取表层(<3 cm)作为有机沉积物样本。使用纱网清洗沉积物后收集环棱螺、刻纹蚬、摇蚊幼虫和植物碎屑。使用解剖工具分别取出环棱螺的腹足和刻纹蚬的斧足部分,去除日本沼虾的甲壳后取肌肉,摇蚊幼虫取其全部个体。经去离子水冲洗3次后将其

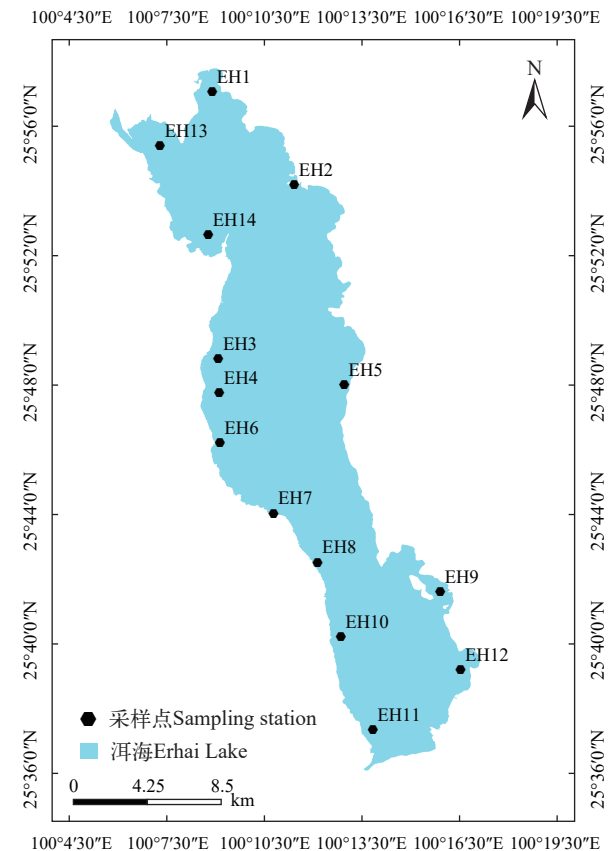


图1 洱海采样点分布图

Fig. 1 Distribution of sampling sites in Erhai Lake

置于5 mL圆底离心管中-20℃暂存。本次调查收集的所有样本运送至实验室后于-80℃保存。样本经冷冻干燥(-80℃, 48h)研磨成粉后用于脂肪酸分析。

1.3 脂肪酸及脂肪含量测定

本研究所使用的脂肪酸测定方法在先前方法基础上进行了部分改进^[22]。具体而言, 取适量(约0.1 g)干燥研磨后的样品, 采用体积比为2:1的氯仿与甲醇混合液(6 mL)进行总脂质的萃取(12h), 萃取结束后加入1 mL的0.9%的NaCl溶液涡旋, 待溶液分层后收集下层有机相至预先烘干且称重的色谱进样瓶, 放在氮吹仪上彻底吹干有机溶剂后, 对色谱进样瓶再次称重以计算脂肪含量^[23]。随后加入1 mL的5%硫酸的甲醇溶液后100℃水浴1h, 使脂肪转化为甲酯^[24]。此外, 使用生胶带对瓶盖与瓶身连接处进行多次缠绕来增加密闭性。

在酯化完成后, 向样品中加入200 μL的超纯水混匀, 继续加入400 μL正己烷混匀, 随后吸取上层有机相转移至新的色谱进样瓶中, 重复该萃取步骤2次。使用氮气吹干色谱进样瓶中的正己烷后, 加入1 mL的色谱级正己烷复溶, 使用C₁₅H₃₂作为定量内标。样品密封存放至-20℃以备上机检测。

利用气相色谱-质谱联用仪(Agilent 7890A-5975C)对脂肪酸甲酯进行分析, 以高纯度氮气作为载气, 设定柱流量为1.5 mL/min, 进样口温度调至250℃, FID检测器温度设定为280℃。采用逐步升温程序: 初始温度100℃(维持5min), 然后以10℃/min的速率升温至180℃(保持10min), 接着以1℃/min的速率升温至200℃(保持10min), 最后以每分钟10℃的速率升温至230℃(保持10min)。所用色谱柱为Agilent 112-88A7HP-88, 长度为100 m, 内径0.25 mm, 膜厚0.2 mm。

脂肪酸的鉴定通过与37种脂肪酸标准混合物的保留时间和其质谱图中的特征离子进行比较, 定量分析则采用外标法, 依据五点标准曲线来确定各脂肪酸的浓度。脂肪含量(W , mg/g)通过公式(1)计算:

$$W = \frac{W_3 - W_2}{W_1} \quad (1)$$

式中, W_1 是称量冷冻干燥后的样品重(g), W_2 是色谱进样瓶重(mg), W_3 是用氮吹收集的干下层有机相后的色谱瓶重(mg)。

1.4 基于特征脂肪酸的食谱组成建模

本研究基于脂肪酸数据集, 采用Iverson^[15]提出的QFASA模型来定量鱼类食谱组成, 其核心概念是将捕食者(y)表示为其潜在猎物(x)的加权组合^[23]:

$\bar{x}_{kj}$ 为捕食者食谱中第 k 种猎物中某种脂肪酸 j 的均值百分比, p_k 为加权系数, 表示第 k 种猎物在

捕食者食谱中的百分比, $\hat{y}_j$ 则表示理论上捕食者某种脂肪酸 j 的百分比浓度, 于是有公式(2):

$$\hat{y}_j = \sum_{i=1}^k p_k \bar{x}_{kj} \quad (2)$$

再令 y_j 表示实测脂肪酸 j 占捕食者的百分比, p_k 可根据公式(3)求解得出:

$$KL = \sum_j (y_j - \hat{y}_j) \log \left(\frac{y_j}{\hat{y}_j} \right) \quad (3)$$

式中, KL距离(Kullback-Leibler, KL)用来评估从模拟出的食谱推算出的捕食者脂肪酸组成与真实的捕食者脂肪酸组成的相似度, 它为低占比的特征脂肪酸在相似度测算时提供足够的权重。因此最小KL值下的 p_k 即是猎物在捕食者食谱中的实际占比。

1.5 数据分析

为了避免痕量浓度引起的潜在误差^[25], 选择由百分比浓度>0.5%的17个脂肪酸构成的脂肪酸子集用于后续营养生态学分析。在对洱海鱼类群落脂肪酸组成进行聚类分析前, 将脂肪酸子集进行标准化, 随后在R包“ComplexHeatmap”中进行K均值聚类算法(K-means clustering algorithm, K-means)^[26]。最佳聚类数通过R包“Nbclust”获得^[27]。使用SIMPER揭示对组间差异贡献较高的脂肪酸。此外, 以脂肪酸子集作为R包“QFASA”的输入以量化洱海鱼类的食谱组成^[28]。

另一方面, 对脂肪酸子集标准化后进行主成分分析(Principal Component Analysis, PCA), 随后基于R包“SIBER”^[29]选择前两个主成分坐标作为函数groupMetricsML的二维输入来计算营养生态位(Standard Ellipse Area corrected, SEAc)^[30], 基于R包“nicheROVER”选择前三个主成分坐标进行贝叶斯多元分析, 并使用默认的非信息先验计算物种之间的营养生态位重叠(95%的置信区域)^[20]。为了简化解释, 依据物种之间重叠的概率划分为低度(1%—20%)、中度(21%—49%)和高度(50%—100%)重叠。所有的分析都在R 4.4.2中进行。

2 结果

2.1 洱海水生食物网中不同组分的脂肪酸组成分析

本次调查共采集到洱海鱼类20种(表1), 从中筛选出样本量不少于4尾的15种代表性鱼类进行脂肪酸分析。共计完成洱海不同组分的122个样本(表2)的脂肪酸测定。研究结果显示, POM、SOM和碎屑的脂肪酸组成均以C16:0和C18:0为主, 但SOM的C16:1n-7(21.79%)占比相对更高(图2)。浮游植物和浮游动物虽均以C16:0为主要脂肪酸, 但

浮游植物富含C18:1n-9c (14.06%), 而浮游动物的C22:6n-3 (18.21%)浓度更高。同样, 底栖动物脂肪酸也以C16:0为主, 但不同物种各具特征: 环棱螺(*Bellamya purificata*)的C20:4n-6含量最高(20.72%), 日本沼虾(*Macrobrachium nipponense*)的C20:5n-3高达21.00%, 刻纹蚬(*Corbicula largillierti*)的C22:6n-3占比14.43%, 摇蚊幼虫(*Prosilocerus akamusi*)的C18:1n-9c为16.90%。

但是, 洱海不同鱼类物种间脂肪酸差异并不显著。因此, 使用K-means对洱海鱼类群落的脂肪酸进行聚类分析, Nbclust表明最佳聚类组数为3 (图3)。第1组主要包括鲢(*Hypophthalmichthys molitrix*)、

鳙(*Aristichthys nobilis*)、鲮、西太公鱼(*Hypomesus nipponensis*)、太湖新银鱼等中上层鱼类, 第2组以鲤(*Cyprinus carpio*)、杞麓鲤(*Cyprinus carpio chilia*)、黄颡鱼(*Pelteobagrus fulvidraco*)、鲫(*Carassius auratus*)等底层鱼类为主, 第3组则是波氏吻虾虎鱼(*Rhinogobius cliffordpopei*)、子陵吻虾虎鱼和小黄魮鱼(*Micropercops swinhonis*)这三种底层小型鱼类。SIMPER分析进一步表明(表3), 对组1和组2间差异贡献较高(>6%)的脂肪酸分别为C18:3n-3、C15:0、C16:1n-7、C18:1n-9c、C20:1n-9、C17:0和C20:4n-6。组1和组3间的差异主要源于脂肪酸C20:5n-3 (8.03%)、C16:0 (7.87%)、C18:1n-9c (7.04%)、

表1 洱海鱼类种类名录

Tab. 1 Fish species in Erhai Lake

物种Species	EH1	EH2	EH3	EH4	EH5	EH6	EH7	EH8	EH9	EH10	EH11	EH12	EH13	EH14
鲤形目Cypriniformes														
鲤科Cyprinidae														
草鱼 <i>Ctenopharyngodon idella</i>	+													
鲤 <i>Cyprinus carpio</i>	+			+										
杞麓鲤 <i>Cyprinus carpio chilia</i>	+		+											+
春鲤 <i>Cyprinus longipectoralis</i>	+		+											
鲢 <i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	+						+	+		+			+	
鳙 <i>Aristichthys nobilis</i>	+												+	
鲫 <i>Carassius auratus</i>	+		+	+		+	+	+		+			+	+
灰裂腹鱼 <i>Schizothorax griseus</i>								+						
鲮 <i>Hemiculter leucisculus</i>	+		+	+			+	+		+			+	+
麦穗鱼 <i>Pseudorasbora parva</i>	+							+					+	+
中华鲮 <i>Rhodeus sinensis</i>	+												+	+
兴凯鲮 <i>Acheilognathus chankaensis</i>	+		+	+			+	+		+			+	+
鳅科Cobitidae														
泥鳅 <i>Misgurnus anguillicaudatus</i>			+			+								
沙塘鳢科Odontobutidae														
小黄魮鱼 <i>Micropercops swinhonis</i>	+		+					+						
虾虎鱼科Gobiidae														
子陵吻虾虎鱼 <i>Rhinogobius giurinus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
波氏吻虾虎鱼 <i>Rhinogobius cliffordpopei</i>		+	+	+	+	+	+			+		+	+	
鲇形目Siluriformes														
鲇科Siluridae														
鲇 <i>Silurus asotus</i>								+						
鲿科Bagridae														
黄颡鱼 <i>Pelteobagrus fulvidraco</i>	+		+	+			+						+	+
鲑形目Salmoniformes														
胡瓜鱼科Osmeridae														
西太公鱼 <i>Hypomesus nipponensis</i>			+	+			+	+					+	+
银鱼科Salangidae														
太湖新银鱼 <i>Neosalanx taihuensis</i>			+	+		+	+	+						+

注: “+”表示采集到该物种

Note: “+” indicates that the species has been collected

C22:6n-3 (6.76%)、C18:2n-6c (6.70%)、C17:0 (6.42%)、C20:1n-9 (6.28%)和C17:1n-7 (6.19%)。而在组2和组3之间,对差异贡献较高的脂肪酸为C20:5n-3 (10.03%)、C16:0 (9.08%)和C18:3n-3 (8.80%),其次是C22:0 (6.77%)、C16:1n-7 (6.72%)、C20:1n-9 (6.26%)和C22:6n-3 (6.15%)。

2.2 洱海主要鱼类食谱组成分析

QFASA通过最小化KL距离确定鱼类的食谱组成,其模拟的捕食者脂肪酸组成(模拟值)与实际捕食者脂肪酸组成(实测值)高度一致(图 4A),且

表 2 洱海食物网不同组分脂肪酸样本信息

样品名称 Sample name	样本量 Size	体长 Body length	体重 Body weight (g)
POM (Particulate organic matter)	3	—	—
SOM (Sediment organic material)	3	—	—
浮游植物Phytoplankton	3	—	—
浮游动物Zooplankton	4	—	—
碎屑Debris	3	—	—
环棱螺 <i>Bellamya purificata</i>	28(3)	—	0.66—1.13
刻纹蚬 <i>Corbicula largillierti</i>	32(3)	—	1.65—3.57
摇蚊幼 <i>Prosilocerus akamusi</i>	137(3)	—	0.01—0.03
日本沼虾 <i>Macrobrachium nipponense</i>	45(8)	—	0.39—0.73
兴凯鲮 <i>Acheilognathus chankaensis</i>	7	77—98	5.25—12.33
杞麓鲤 <i>Cyprinus carpio chilia</i>	7	340—465	595—1380
西太公鱼 <i>Hypomesus nipponensis</i>	5	112—141	7.29—19.04
鲮 <i>Hemiculter leucisculus</i>	4	155—193	27.23—53.63
鲢 <i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	5	290—450	213.06—590
鲤 <i>Cyprinus carpio</i>	7	400—469	1040—1350
鲫 <i>Carassius auratus</i>	5	182—250	101.81—261.01
鳙 <i>Aristichthys nobilis</i>	6	232—276	146.63—264.8
麦穗鱼 <i>Pseudorasbora parva</i>	10	72—107	3.09—10.35
黄颡鱼 <i>Pelteobagrus fulvidraco</i>	8	175—260	58.67—143.2
波氏吻虾虎鱼 <i>Rhinogobius cliffordpopei</i>	16(4)	36—42	0.48—0.8
太湖新银鱼 <i>Neosalanx taihuensis</i>	20(4)	75—90	0.98—1.82
子陵吻虾虎鱼 <i>Rhinogobius giurinus</i>	24(5)	42—57	0.8—2.09
小黄黝鱼 <i>Micropercops swinhonis</i>	21(6)	39—49	0.54—1.38
中华鲮 <i>Rhodeus sinensis</i>	29(6)	42—58	0.8—2.38

注:“()”表示混样

Note:“()” indicates pooled samples

82.02%的捕食者KL距离小于0.5(图 4C),模型拟合效果良好。结合脂肪酸聚类结果来看(图 3),组1的中上层鱼类主要摄食浮游动物(68.21%—89.16%;图 4B)。组2的鲤、杞麓鲤和麦穗鱼(*Pseudorasbora parva*)的食物来源丰富,底栖动物在其食谱中占比较大,分别为50.09%、66.13%和69.24%。黄颡鱼除取食底栖动物外,还表现出鱼食性特征。在其食谱组成中,麦穗鱼和小黄黝鱼分别占比46.79%和4.05%。组3小黄黝鱼主要摄食浮游动物(55.17%),其次是日本沼虾(23.26%)和刻纹蚬(16.08%);波氏吻虾虎鱼同样以浮游动物(21.80%)、日本沼虾(26.93%)和刻纹蚬(23.26%)为食;子陵吻虾虎鱼则主要摄食日本沼虾(65.79%),兼食一些摇蚊幼虫(10.16%)。同时,这3种鱼还兼食一定的植物碎屑,分别占比18.89%、3.47%和11.67%。

2.3 洱海主要鱼类营养生态位特征

对洱海15种鱼类的脂肪酸组成数据进行PCA后发现,第1轴(Dim 1)解释了27.1%的方差,第2个轴(Dim 2)解释了17.2%的方差,总计解释了44.3%的方差(图 5A)。使用Dim 1和Dim 2量化营养生态位宽度(SEAc)后发现,洱海鱼类群落的脂肪酸营养生态位SEAc为0.40—9.30(图 5B)。其中鲫、杞麓鲤和鲤的SEAc值最高,分别为9.30, 7.31和6.43(图 5B)。太湖新银鱼、鲮和西太公鱼的SEAc最小,分别为1.00, 0.58和0.40(图 5B)。洱海鱼类群落的脂肪酸营养生态位重叠程度为0—77.3%(图 6)。其中,高度重叠(>50%)的有6对:黄颡鱼与杞麓鲤(77.3%),鲮与鳙(72.5%),鲮与鲫(62.5%),中华鲮(*Rhodeus sinensis*)与杞麓鲤(61.1%),麦穗鱼与鲫(51.7%),鲫与杞麓鲤(50.2%);中度重叠(21%—49%)的有13对,其余为低度重叠(1%—20%)。

3 讨论

3.1 基于特征脂肪酸的食性分析

水生生物的脂肪酸组成能有效反映其食源特征,本研究基于指示食源的特征脂肪酸,对洱海鱼类食性展开分析^[31]。组1鱼类C22:6n-3和C20:5n-3含量较高。研究表明,C22:6n-3和C20:5n-3分别是浮游动物和硅藻的特征脂肪酸^[32, 33]。然而,浮游动物通过摄取浮游植物积累C20:5n-3,并通过食物链在浮游动物食性鱼类中进一步富集^[34]。在本研究中,C20:5n-3总体也呈现浮游植物<浮游动物<中上层鱼类的趋势。因此,春季洱海的鲢、鳙、西太公鱼和太湖新银鱼主要摄食浮游动物,这与先前基于胃含物的研究结果基本一致^[35—38]。然而,在富营养化程度较高的巢湖和太湖,研究发现鲢、鳙胃含

物中微囊藻重量占比高达90%^[39, 40]。这主要由于水体中浮游植物种类单一(微囊藻为主要优势种)^[41, 42], 且浮游动物密度较低(巢湖: 286 ind./L^[43]; 太湖: 214 ind./L^[44])。相比之下, 洱海处于富营养化初期^[45], 虽浮游动物密度较历史有所下降^[3], 但密度(3715 ind./L)^[46]仍远高于巢湖和太湖。同时, 鲢、鳙的食物组成还因季节而异。在洱海, 鲢、鳙在春季都主要摄食浮游动物, 其在胃含物中的重量占比高达90%。夏季浮游植物大量繁殖, 鳙主要摄食浮游动物, 鲢则摄食浮游植物, 其在鲢胃含物中的重量占比高达

70%^[35]。在东洞庭湖, 鲢在春、秋、冬季主要摄食浮游动物, 而在夏季主要摄食浮游植物^[47]。因此, 不同富营养化程度及季节下水体饵料生物的组成可能导致了不同研究间鲢鳙食物组成差异。此外, 麦穗鱼的C20:4n-6较高。C20:4n-6通常在底栖生物中呈现较高浓度, 且本研究中环棱螺C20:4n-6含量最高, 表明麦穗鱼兼食底栖动物和浮游动物^[33]。针对淮河上游南湖湾区域麦穗鱼食性的研究同样表明, 底栖动物(40.84%)和浮游动物(37.27%)是麦穗鱼的主要食物来源^[48]。

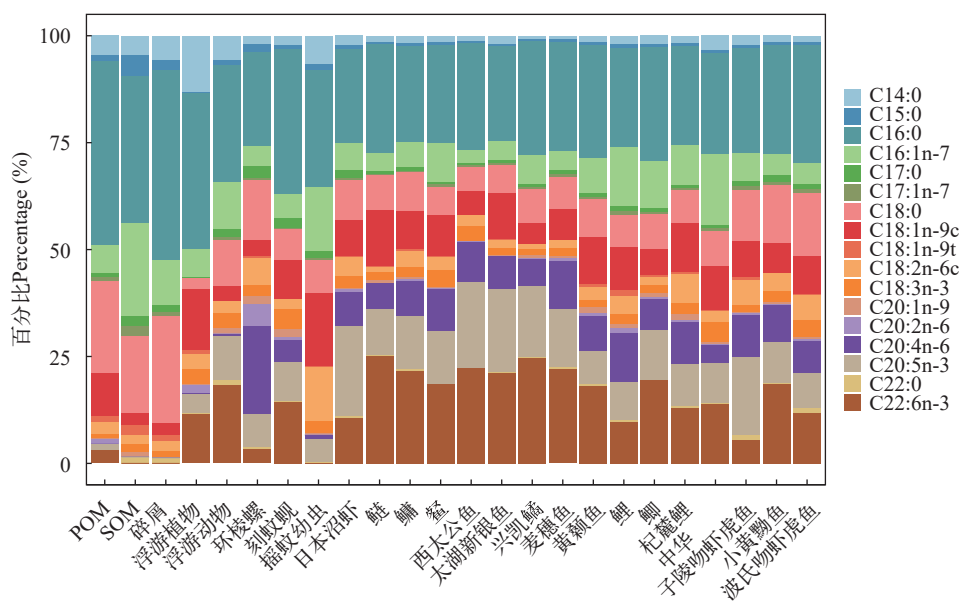


图2 洱海环境样品和水生生物样品中的脂肪酸组成特征

Fig. 2 Fatty acid composition in environmental and aquatic samples from Erhai Lake

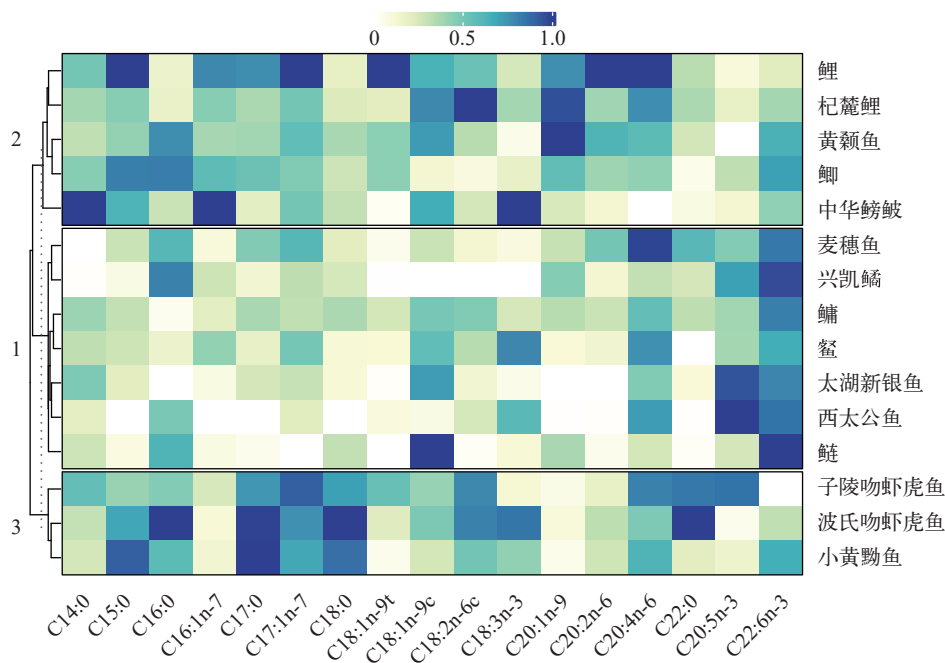


图3 洱海主要鱼类脂肪酸组成聚类分析热图

Fig. 3 Heat map for cluster analysis of fatty acid composition of fishes from Erhai Lake

组2鱼类C20:1n-9含量较高。研究表明, C20:1n-9可作为植食性桡足类的生物标志物^[49], 但在底栖动物中也有较高浓度^[50]。鉴于近年来洱海浮游动物密度较低^[3, 46], 而底栖动物资源相对丰富^[51],

表3 基于洱海鱼类脂肪酸聚类分组的SIMPER分析结果

Tab. 3 Results of SIMPER analysis based on the K-means clustering of fatty acid for fishes from Erhai Lake

脂肪酸 Fatty acid	组间差异贡献 Contribution of inter-group differences (%)		
	组1—组2 Group1—Group2	组1—组3 Group1—Group3	组2—组3 Group2—Group3
	Group1—Group2	Group1—Group3	Group2—Group3
C14:0	5.28	5.05	3.98
C15:0	7.18	5.84	5.12
C16:0	5.98	7.87	9.08
C16:1n-7	6.66	3.54	6.72
C17:0	6.38	6.42	5.03
C17:1n-7	4.88	6.19	5.14
C18:0	4.88	5.34	5.26
C18:1n-9t	4.66	5.34	4.12
C18:1n-9c	6.52	7.04	3.65
C18:2n-6c	5.59	6.7	5.36
C18:3n-3	8	3.81	8.8
C20:1n-9	6.52	6.28	6.26
C20:2n-6	4.8	4.85	4.05
C20:4n-6	6.15	5.22	4.49
C22:0	5.29	5.72	6.77
C20:5n-3	5.87	8.03	10.03
C22:6n-3	5.37	6.76	6.15

依据最佳觅食理论^[52], 推测中下层的鲤、杞麓鲤、黄颡鱼、鲫等鱼类, 更倾向于选择摄食底栖动物, 以此获得最大净能量收益。同时, 组2鱼类体内浮游动物的特征脂肪酸C22:6n-3也占有较高比例, 表明兼食一定的浮游动物^[33]。不同的是, 中华鲮体内C14:0、C16:1n-7和C18:3n-3浓度较高, 而C20:1n-9浓度较低。研究显示, C14:0和C16:1n-7是硅藻的特征脂肪酸^[53], C18:3n-3常在绿藻、蓝藻和水生植物中具有较高浓度^[54], 表明中华鲮主要摄食藻类, 这与藻类在白洋淀的中华鲮胃含物中的高频出现结果一致^[55]。

组3鱼类C20:4n-6含量较高。研究显示, C20:4n-6常被用做底栖食物网的标志物^[33]。有关波氏吻虾虎鱼和子陵吻虾虎鱼的摄食生态研究发现, 摇蚊幼虫、双壳类和虾类等底栖动物始终是其食物来源^[56, 57]。在本次调查中, 波氏吻虾虎鱼、子陵吻虾虎鱼和小黄鲈均通过地笼采集获得。结合洱海底栖动物资源丰富^[58], 以及本次调查发现洱海虾类资源丰富的现状, 据此推断这些鱼类主要以底栖动物为食, 其中虾类可能是其主要食物来源。此外, 组3鱼类C15:0、C17:0和C17:1n-7含量较高, 这些脂肪酸是浮游细菌的典型生物标志物, 而浮游细菌常附着于悬浮颗粒物或植物碎屑表面^[59]。同时, 陆生植物的特征脂肪酸C22:0在组3鱼类中含量较高, 这进一步表明陆源碎屑在其食谱组成中的贡献^[60, 61]。

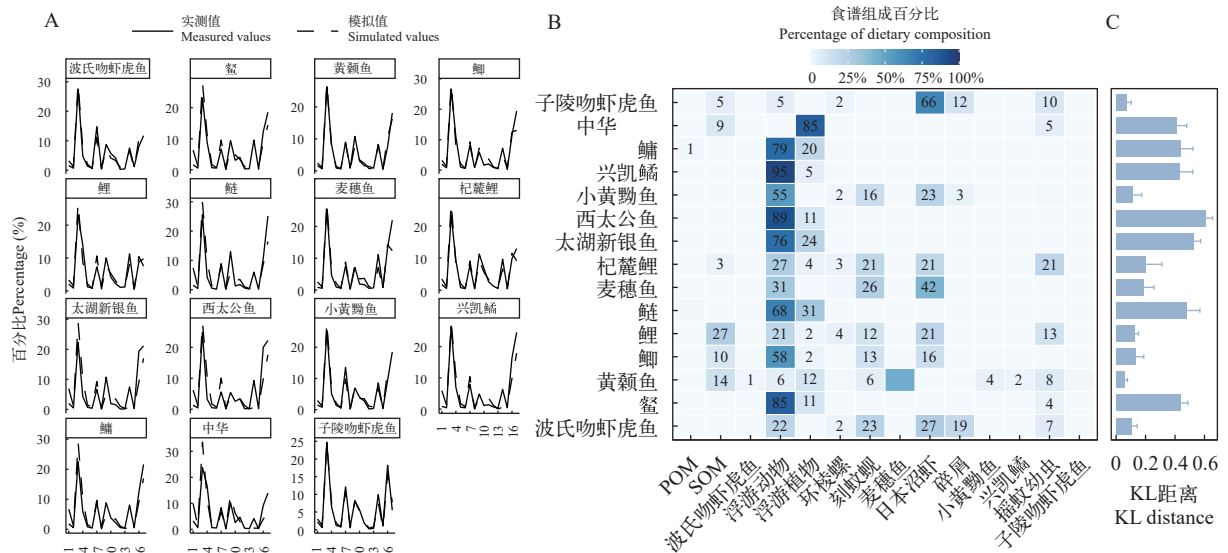


图4 基于特征脂肪酸定量分析模型(QFASA)的实测值与模拟值差异比较(A)、洱海鱼类食谱组成(B)及对应的Kullback-Leibler (KL)距离(C)

Fig. 4 Comparison of measured and simulated values (A), fish diet composition (B), and Kullback-Leibler (KL) distances (C) of the quantitative fatty acid signature analysis (QFASA)

1=C14:0, 2=C15:0, 3=C16:0, 4=C16:1n-7, 5=C17:0, 6=C17:1n-7, 7=C18:0, 8=C18:1n-9t, 9=C18:1n-9c, 10=C18:2n-6c, 11=C18:3n-3, 12=C20:1n-9, 13=C20:2n-6, 14=C20:4n-6, 15=C22:0, 16=C20:5n-3, 17=C22:6n-3

3.2 鱼类群落关键食源及营养结构解析

基于上述食性分析, 并整合文献中已有的胃含物结果, 进一步确定了QFASA模型中捕食者对应的潜在猎物(表4)。在QFASA模型中, 校正系数通常用于降低脂质代谢过程导致的系统偏差, 以提升模型可靠性^[15]。然而, 已有多项研究证实, 即便不使用校正系数, 鱼类食谱组成结果依然可靠^[62-64]。因此, 本研究未采用非必要的校正系数。为避免痕

量浓度引起的可能误差, 研究选取百分比浓度>0.5%的17个FAs脂肪酸子集进行建模^[25]。同时, 还确保脂肪酸的数量大于潜在猎物的种类, 以实现结果的唯一性^[15]。结果显示, 本研究KL距离的平均值为0.27, 与乌鳢(*Channa argus*)^[22]食谱组成研究中的KL距离相近, 且82.02%的样本KL距离小于先前海狮(*Phocarcos hookeri*)^[65]食谱组成研究中的最小值($KL_{min}=0.5$), 表明拟合结果可靠。

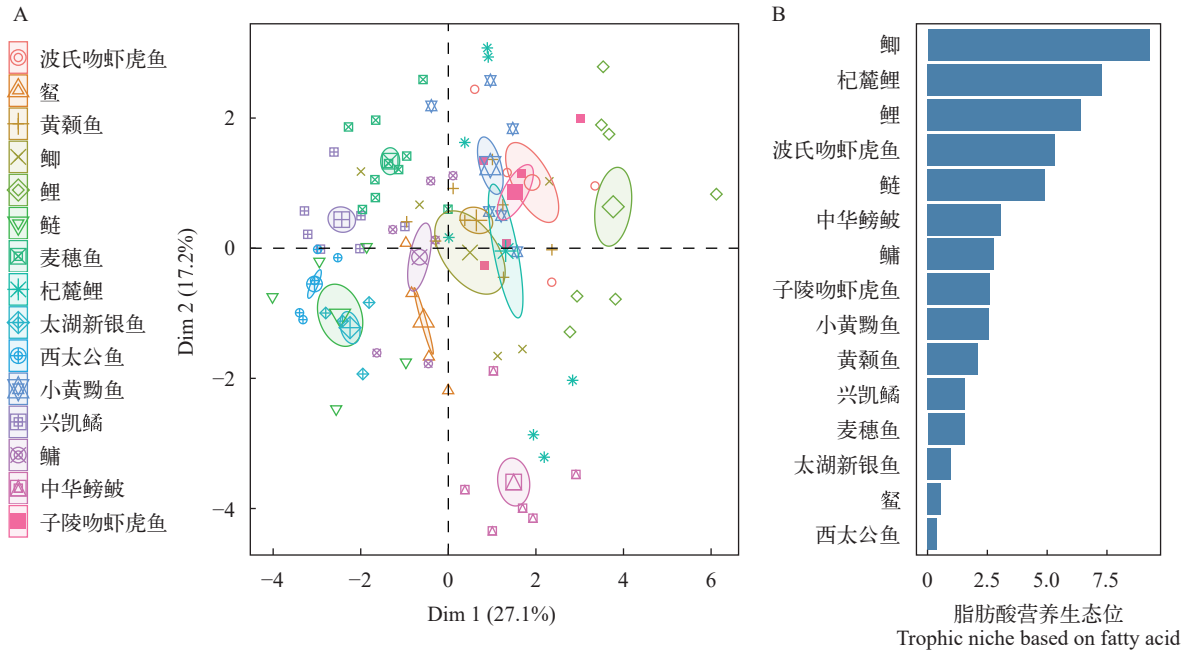


图5 基于主成分分析 (A) 的洱海鱼类群落脂肪酸营养生态位宽度 (SEAc, 40%置信区间; B)

Fig. 5 Trophic niche based on fatty acid (SEAc, 40% confidence interval) of fish (B) from principal component analysis (A)

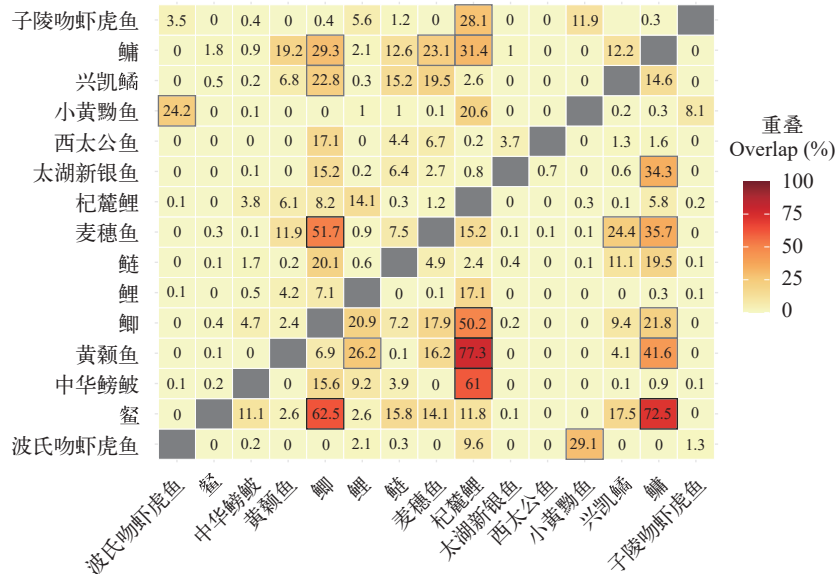


图6 基于贝叶斯的营养生态位重叠[其中物种A(所在行)与物种B(所在列)的重叠贝叶斯椭圆面积占物种A的总贝叶斯椭圆面积的百分比, 灰色和黑色框线分别表示21%—49%和50%—100%的重叠概率]

Fig. 6 Bayesian-based trophic niche overlap [where the overlap Bayesian ellipse area between Species A (row) and Species B (column) is expressed as a percentage of the total Bayesian ellipse area of Species A. The gray and black border lines represent overlap probabilities of 21%—49% and 50%—100%, respectively]

表 4 洱海鱼类的潜在食物组成

Tab. 4 Potential food composition of fishes in Erhai Lake

样品名称Sample name	潜在食物Potential food
兴凯鲮 <i>Acheilognathus chankaensis</i>	浮游生物、碎屑、SOM ^[56]
杞麓鲤 <i>Cyprinus carpio chilia</i>	浮游生物、底栖动物、碎屑、SOM ^[72]
西太公鱼 <i>Hypomesus nipponensis</i>	浮游生物、水生昆虫、POM ^[73]
鲮 <i>Hemiculter leucisculus</i>	浮游生物、水生昆虫、POM ^[74]
鲢 <i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	浮游生物、POM ^[75]
鲤 <i>Cyprinus carpio</i>	浮游生物、底栖动物、碎屑、SOM ^[72]
鲫 <i>Carassius auratus</i>	浮游生物、底栖动物、碎屑、SOM ^[72]
鳙 <i>Hypophthalmichthys nobilis</i>	浮游生物、POM ^[75]
麦穗鱼 <i>Pseudorasbora parva</i>	浮游生物、底栖动物、碎屑、SOM ^[48]
黄颡鱼 <i>Pelteobagrus fulvidraco</i>	浮游生物、底栖动物、碎屑、SOM、小型鱼类 ^[56, 72]
波氏吻虾虎鱼 <i>Rhinogobius cliffordpopei</i>	浮游生物、底栖动物、碎屑、SOM ^[76]
太湖新银鱼 <i>Neosalanx taihuensis</i>	浮游生物、POM ^[77]
子陵吻虾虎鱼 <i>Rhinogobius giurinus</i>	浮游生物、底栖动物、碎屑、SOM ^[76]
小黄鲈鱼 <i>Micropercops swinhonis</i>	浮游生物、底栖动物、碎屑、SOM ^[56]
中华鲮 <i>Rhodeus sinensis</i>	浮游植物、水生昆虫、碎屑、SOM ^[56]

食谱组成显示,浮游动物、日本沼虾和刻纹蚬是洱海鱼类的主要食物来源。实地调查研究表明,洱海底栖动物资源丰富^[51],但浮游动物密度与历史相比较低^[3, 46]。然而,洱海西太公鱼、鲮和太湖新银鱼等中上层鱼类对浮游动物的高强度捕食,会削弱其对藻类的牧食压力,易加剧富营养化湖泊藻类水华暴发的风险^[3, 66–68]。历史研究表明,1980—1997年洱海浮游动物数量的急剧下降与太湖新银鱼的成功定殖密切相关^[3]。建模研究显示,西太公鱼的入侵显著减少洱海浮游动物生物量,营养级联效应增加了浮游植物生物量^[69]。国外研究也发现,浮游动物食性鱼类湖白鲢(*Coregonus artedii*)^[70]和食蚊鱼(*Gambusia affinis*)^[71]种群数量的锐减会导致浮游动物生物量上升及浮游植物生物量下降。由此可见,以浮游动物食性鱼类作为鱼类群落调控对象,利用营养级联效应控制初级生产力,是优化洱海食物网结构与功能的可行途径^[72–77]。

3.3 洱海鱼类资源利用与种间竞争

营养生态位宽度是评估消费者食源多样性的重要指标,基于脂肪酸的营养生态位宽度有助于揭示生物对食物资源的利用能力^[78]。结果显示,鲫、杞麓鲤和鲤的营养生态位宽度明显高于太湖新银鱼、鲮、西太公鱼和黄颡鱼。这种差异与鱼类食

物多样性密切相关。食谱组成显示,鲫、杞麓鲤和鲤摄食多种底栖动物和SOM,杂食性特征明显。这与先前胃含物研究结果相似,即这些鱼类的饵料多样性较高,其食物包括植物碎屑、浮游生物、虾和水生昆虫等^[38, 72, 79]。相比之下,太湖新银鱼、鲮和西太公鱼表现出强烈的摄食偏好,浮游动物在其胃含物中的占比高达80%,这种高度专一的摄食策略导致其营养多样性降低,从而形成较窄的营养生态位宽度^[37, 77, 80]。然而,浮游动物同样是洱海春季鲢、鳙的主要食物来源,但鲢、鳙的营养生态位宽度却高于前述三种浮游动物食性鱼类。这种差异可能与鱼类的摄食方式有关。研究表明,太湖新银鱼^[35]、鲮^[81]和西太公鱼^[82]依靠视觉主动捕食大型浮游动物,对食物具有明显的选择性。而鲢和鳙为滤食性鱼类,通过水流作用被动滤食^[35],这一过程不仅摄入浮游动物,还会摄入陆源碎屑、挺水植物残体和漂浮植物碎屑等多种食物颗粒,因而表现出更大的营养生态位宽度。值得注意的是,洱海黄颡鱼的营养生态位宽度同样较小,这与太湖黄颡鱼的研究结果存在差异^[7]。太湖黄颡鱼主要以虾类、水生昆虫及软体动物为食,食物来源广泛^[7]。然而,食谱组成显示洱海黄颡鱼主要以麦穗鱼为食(46.79%),这种明显的鱼食性特征可能是其营养生态位较窄的主要原因。

营养生态位的重叠程度能够反映物种间食物资源的相似性,较高的重叠程度往往预示着潜在的资源竞争^[19]。结果显示,同属底层的黄颡鱼和杞麓鲤表现出最高的营养生态位重叠。然而,黄颡鱼具有明显的鱼食性偏好,其通过选择摄食小型鱼类来有效减少与杞麓鲤的资源竞争^[83]。相似地,中华鲮通过增加藻类摄食比例,减少与杞麓鲤在底栖动物资源上的竞争。在中上层鱼类中,鲮和鳙的营养生态位高度重叠,加之近年来洱海浮游动物密度相对较低^[3, 46],两者竞争较为激烈。虽然鲮与鲫的营养生态位也存在较大重叠,但前者多栖息于中上层,而后者常在底层觅食,两者通过对不同空间资源的利用实现了生态位分离^[6]。此外,麦穗鱼和鲫及鲫和杞麓鲤这两对中下层鱼类均表现出中等程度的营养生态位重叠,且胃含物结果显示它们都以底栖动物为食,表明竞争较为激烈^[48, 84, 85]。然而,与杞麓鲤相比,鲫的营养生态位宽度更大,在资源竞争中更具优势^[86]。值得关注的是,除鲫、黄颡鱼和中华鲮外,子陵吻虾虎鱼与杞麓鲤之间的营养生态位也存在中等重叠,饵料资源的抢夺也可能对杞麓鲤种群资源造成威胁。杞麓鲤作为洱海土著鱼类增殖放流的主要种类,但恢复效果不佳,这可能

与多种鱼类的生态位重叠和竞争有关^[87]。上述结果表明, 洱海鱼类通过摄食对象的不同或栖息空间的差异, 实现对饵料生物的充分利用来减小竞争实现共存。同时, 本研究还凸显了结合定量食谱分析来评估种间资源竞争的必要性, 为深入理解鱼类群落的生态位分化和共存机制提供重要依据。

4 总结

本研究通过脂肪酸标志物分析与生态建模相结合, 量化了洱海鱼类食谱组成及营养生态位特征。研究发现, 春季浮游动物在洱海西太公鱼、鲢和太湖新银鱼的食谱中占据绝对优势。基于QFASA的食谱组成显示, 食源多样性较高的鱼类通常呈现较大的营养生态位宽度, 反之亦然。这与传统的胃含物食性分析结果吻合, 证实了脂肪酸方法解析鱼类营养关系的可靠性。此外, 定量食谱组成还为揭示鱼类因主要摄食对象的不同实现营养生态位分化提供重要依据。

鉴于洱海当前浮游动物密度较低, 浮游动物食性的西太公鱼、鲢和太湖新银鱼应为鱼类群落调控的首选对象。考虑到浮游植物在鲢食谱中占比更高, 应关注鲢鳙的放养比例, 以更好地进行生态修复。此外, 在投放土著鱼类进行资源恢复的同时还应关注其饵料资源。总之, 本研究建立了一个通过结合食谱组成和营养生态位特征来深入理解食物网种间营养关系及竞争共存机制的有效框架, 为洱海鱼类多样性保护和食物网结构优化提供理论基础。

(作者声明本文符合出版伦理要求)

参考文献:

- [1] Du B H, Li Y A. Danger risk to fish diversity in Erhai Lake and proposals to dispel it [J]. *Research of Environmental Sciences*, 2001, **14**(3): 42-44. [杜宝汉, 李永安. 洱海鱼类多样性危机及解危对策 [J]. *环境科学研究*, 2001, **14**(3): 42-44.]
- [2] Zhang H, Liang Z C, Kuang C Y, *et al.* Spatial-temporal distribution characteristics of fish resources in Erhai Lake based on hydroacoustics and catch survey methods [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2024, **48**(12): 2029-2041. [张航, 梁智策, 匡晨亿, 等. 基于水声学和渔获物调查的洱海鱼类资源时空分布特征 [J]. *水生生物学报*, 2024, **48**(12): 2029-2041.]
- [3] Wu Q L, Wang Y F. On the succession of aquatic communities in Erhai Lake [J]. *Journal of Lake Science*, 1999, **11**(3): 267-273. [吴庆龙, 王云飞. 洱海生物群落的历史演变分析 [J]. *湖泊科学*, 1999, **11**(3): 267-273.]
- [4] Shu L, Lin J Y, Xu Y, *et al.* Investigating the fish diversity in Erhai Lake based on environmental DNA metabarcoding [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2020, **44**(5): 1080-1086. [舒璐, 林佳艳, 徐源, 等. 基于环境DNA宏条形码的洱海鱼类多样性研究 [J]. *水生生物学报*, 2020, **44**(5): 1080-1086.]
- [5] Fei J H, Wang X Z, Shao X Y. Spatial pattern of fish community in the Erhai Lake [J]. *Journal of Fisheries of China*, 2012, **36**(8): 1225-1233. [费骥慧, 汪兴中, 邵晓阳. 洱海鱼类群落的空间分布格局 [J]. *水产学报*, 2012, **36**(8): 1225-1233.]
- [6] Zhou X A, Qiao Y M, Wang S, *et al.* Characteristics of fish assemblages associated with environmental factors in the Lake Erhai [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2016, **35**(6): 1569-1577. [周兴安, 乔永民, 王赛, 等. 洱海鱼类群落结构特征及其与环境因子关系 [J]. *生态学杂志*, 2016, **35**(6): 1569-1577.]
- [7] 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]. *水生态学杂志*, 2023, **44**(5): 76-83.]
- [8] Gao X D, Chen X J, Li Y K. A review on the methods used in aquatic food web research: Development and applications [J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2018, **25**(6): 1347-1360. [高小迪, 陈新军, 李云凯. 水生食物网研究方法的发展和应用 [J]. *中国水产科学*, 2018, **25**(6): 1347-1360.]
- [9] Minagawa M, Wada E. Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: Further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age [J]. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 1984, **48**(5): 1135-1140.
- [10] Layman C A, Araujo M S, Boucek R, *et al.* Applying stable isotopes to examine food-web structure: an overview of analytical tools [J]. *Biological Reviews*, 2012, **87**(3): 545-562.
- [11] Zhao Y S, Shan X J, Yang T, *et al.* Research progress of stable isotope models in aquatic ecosystem food webs [J]. *Progress in Fishery Sciences*, 2024, **45**(1): 1-13. [赵永松, 单秀娟, 杨涛, 等. 稳定同位素模型在水生生态系统食物网中的研究进展 [J]. *渔业科学进展*, 2024, **45**(1): 1-13.]
- [12] Bowen W D, Iverson S J. Methods of estimating marine mammal diets: A review of validation experiments and sources of bias and uncertainty [J]. *Marine Mammal Science*, 2013, **29**(4): 719-754.
- [13] Dalsgaard J, St John M, Kattner G, *et al.* Fatty acid trophic markers in the pelagic marine environment [J]. *Advances in Marine Biology*, 2003(46): 225-340.
- [14] Graeve M, Kattner G, Hagen W. Diet-induced changes in the fatty acid composition of Arctic herbivorous copepods: Experimental evidence of trophic markers [J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1994, **182**(1): 97-110.

- [15] Iverson S J, Field C, Don Bowen W, *et al.* Quantitative fatty acid signature analysis: a new method of estimating predator diets [J]. *Ecological Monographs*, 2004, **74**(2): 211-235.
- [16] Happel A, Maier C, Farese N, *et al.* Fatty acids differentiate consumers despite variation within prey fatty acid profiles [J]. *Freshwater Biology*, 2019, **64**(8): 1416-1426.
- [17] Happel A, Stratton L, Kolb C, *et al.* Evaluating quantitative fatty acid signature analysis (QFASA) in fish using controlled feeding experiments [J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2016, **73**(8): 1222-1229.
- [18] Wang Y, Zhang H, Chen Y, *et al.* Trophic niche width and overlap of three benthic living fish species in Poyang Lake: A stable isotope approach [J]. *Wetlands*, 2019, **39**(1): 17-23.
- [19] Pedro S, Fisk A T, Ferguson S H, *et al.* Broad feeding niches of capelin and sand lance may overlap those of polar cod and other native fish in the eastern Canadian Arctic [J]. *Polar Biology*, 2020, **43**(11): 1707-1724.
- [20] Swanson H K, Lysy M, Power M, *et al.* A new probabilistic method for quantifying *n*-dimensional ecological niches and niche overlap [J]. *Ecology*, 2015, **96**(2): 318-324.
- [21] Lu K L. The response of benthic invertebrate food web structures to hydrological connectivity characteristics in estuarine wetlands of the yellow river delta [D]. Changchun: Northeast Institute of Geography and Agroecology, Chinese Academy of Sciences, 2022: 18-19. [芦康乐. 黄河三角洲河口湿地底栖动物食物网结构对水文连通特征的响应 [D]. 长春: 中国科学院东北地理与农业生态研究所, 2022: 18-19.]
- [22] Zhang Y, Feng K, Song D, *et al.* Dietary fatty acid transfer in pelagic food webs across trophic and climatic differences of Chinese lakes [J]. *Science of The Total Environment*, 2024(913): 169562.
- [23] Tao L, Zhang Y, Wu J P, *et al.* Biomagnification of PBDEs and alternative brominated flame retardants in a predatory fish: Using fatty acid signature as a primer [J]. *Environment International*, 2019(127): 226-232.
- [24] Meier S, Mjøs S A, Joensen H, *et al.* Validation of a one-step extraction/methylation method for determination of fatty acids and cholesterol in marine tissues [J]. *Journal of Chromatography A*, 2006, **1104**(1-2): 291-298.
- [25] Bierwagen S, Pethybridge H, Heupel M, *et al.* Trophic niches determined from fatty acid profiles of sympatric coral reef mesopredators [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2019(632): 159-174.
- [26] Gu Z, Eils R, Schlesner M. Complex heatmaps reveal patterns and correlations in multidimensional genomic data [J]. *Bioinformatics*, 2016, **32**(18): 2847-2849.
- [27] Charrad M, Ghazzali N, Boiteau V, *et al.* NbClust: An R package for determining the relevant number of clusters in a data set [J]. *Journal of Statistical Software*, 2014, **61**(6): 1-36.
- [28] Zhang J, Ren C, Zhang H, *et al.* Review of estimating trophic relationships by quantitative fatty acid signature analysis [J]. *Journal of Marine Science and Engineering*, 2020, **8**(12): 1030.
- [29] Jackson A L, Inger R, Parnell A C, *et al.* Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER—Stable Isotope Bayesian Ellipses in R [J]. *Journal of Animal Ecology*, 2011, **80**(3): 595-602.
- [30] Xu M, Pethybridge H R, Li Y. Trophic niche partitioning of five sympatric shark species in the tropical eastern Pacific Ocean revealed by multi-tissue fatty acid analysis [J]. *Environmental Research*, 2022(214): 113828.
- [31] Meyer L, Pethybridge H, Nichols P D, *et al.* Abiotic and biotic drivers of fatty acid tracers in ecology: a global analysis of chondrichthyan profiles [J]. *Functional Ecology*, 2019, **33**(7): 1243-1255.
- [32] Pond D W, Bell M V, Harris R P, *et al.* Microplanktonic polyunsaturated fatty acid markers: a mesocosm trial [J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 1998, **46**(2): 61-67.
- [33] Stowasser G, McAllen R, Pierce G J, *et al.* Trophic position of deep-sea fish—assessment through fatty acid and stable isotope analyses [J]. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 2009, **56**(5): 812-826.
- [34] Brett M T, Müller-Navarra D C, Persson J. Crustacean Zooplankton Fatty Acid Composition [M]. Lipids in Aquatic Ecosystems. New York, NY: Springer New York, 2009: 115-146.
- [35] Hu C L, Wang S R, Guo L G, *et al.* Food composition of *Hypophthalmichthys molitrix* and *Aristichthys nobilis* and the diet overlap with *Neosalanx taihuensis* in Lake Erhai [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2014, **38**(4): 706-713. [胡翠林, 王圣瑞, 过龙根, 等. 洱海鲢、鳊的食物组成及与太湖新银鱼的食性重叠研究 [J]. 水生生物学报, 2014, **38**(4): 706-713.]
- [36] Hu C, Guo L, Wang S. Diet and feeding ecology of invasive icefish *Neosalanx taihuensis* in Erhai Lake, a Chinese plateau mesoeutrophic lake [J]. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 2015, **33**(2): 372-380.
- [37] Chang K H, Hanazato T, Ueshima G, *et al.* Feeding habit of pond smelt (*Hypomesus transpacificus nipponensis*) and its impact on the zooplankton community in Lake Suwa, Japan [J]. *Journal of Freshwater Ecology*, 2005, **20**(1): 129-138.
- [38] Ye J L. Studies on community composition and feeding ecology of fish in the littoral zone of mayliang bay, Taihu Lake [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2006: 19-22. [叶佳林. 太湖梅梁湾沿岸带鱼类组成和摄食生态研究 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2006: 19-22.]
- [39] Liu E S, Bao C H, Yang Q C. Analysis on the diet content of *Hypophthalmichthys molitrix* (cuvier et Valenciennes) and *Aristichthys nobilis* (Richardson) under eutrophica-

- tion in Chaohu Lake [J]. *Journal of Hydroecology*, 2009, **2**(3): 27-31. [刘恩生, 鲍传和, 杨启超. 巢湖鲢、鳙在富营养化条件下的食物组成分析 [J]. 水生生态学杂志, 2009, **2**(3): 27-31.]
- [40] Liu E S, Bao C H, Cao P, *et al.* Food composition and catch analysis of *Hypophthalmichthys molitrix* and *Aristichthys nobilis* in Taihu Lake [J]. *Reservoir Fisheries*, 2007, **27**(4): 72-74. [刘恩生, 鲍传和, 曹萍, 等. 太湖鲢、鳙的食物组成及渔获量变化原因分析 [J]. 水利渔业, 2007, **27**(4): 72-74.]
- [41] Wang F J. Evaluation of water quality and the type of nourishment in the east-half of Lake Chaohu by means of plankton [D]. Hefei: Anhui Agricultural University, 2007: 24-31. [王凤娟. 巢湖东半湖浮游生物与水质状况及营养类型评价 [D]. 合肥: 安徽农业大学, 2007: 24-31.]
- [42] Liu J, Deng J M, Cai Y J, *et al.* Change patterns and driving factors of phytoplankton communities in typical lakes in the eastern lake region [J]. *Environmental Science*, 2025, **46**(2): 877-888. [刘杰, 邓建明, 蔡永久, 等. 东部湖区典型湖泊浮游植物群落变化规律及驱动因子 [J]. 环境科学, 2025, **46**(2): 877-888.]
- [43] Tai J M. Survey and analysis of plankton in the waters of Chaohu Lake [J]. *Hebei Fisheries*, 2005(4): 18-21. [台建明. 巢湖水域浮游生物调查与分析 [J]. 河北渔业, 2005(4): 18-21.]
- [44] Yang G J, Pan H K, Liu Z W, *et al.* A comparative study on seasonal variations of crustaceans in the different lake areas in Lake Taihu [J]. *China Environmental Science*, 2008, **28**(1): 27-32. [杨桂军, 潘宏凯, 刘正文, 等. 太湖不同湖区浮游甲壳动物季节变化的比较 [J]. 中国环境科学, 2008, **28**(1): 27-32.]
- [45] Lin S S, Shen S L, Zhou A, *et al.* Assessment and management of lake eutrophication: a case study in Lake Erhai, China [J]. *Science of The Total Environment*, 2021(751): 141618.
- [46] Zhang Y, Guo H L, Tian W G. Historical changes of zooplankton population characteristics in Erhai Lake [J]. *Environmental Science Survey*, 2016, **35**(6): 17-20. [张瑶, 郭宏龙, 田为刚. 洱海浮游动物历史演变规律探讨 [J]. 环境科学导刊, 2016, **35**(6): 17-20.]
- [47] Pan W J, Zheng Y H, Gao L, *et al.* Food composition and seasonal variation of *Hypophthalmichthys molitrix* and *Aristichthys nobilis* in Yichang section of the Yangtze River and East Dongting Lake [J]. *Freshwater Fisheries*, 2017, **47**(6): 32-39. [潘文杰, 郑永华, 高雷, 等. 长江宜昌江段和东洞庭湖鲢、鳙饵料生物组成及季节性变化 [J]. 淡水渔业, 2017, **47**(6): 32-39.]
- [48] Wang Y P. Studies on the growth and feeding characteristics of *Pseudorasbora parva* [D]. Xinyang: Xinyang Normal University, 2016: 43-46. [王雅平. 麦穗鱼(*Pseudorasbora parva*)的生长特性和食性特征研究 [D]. 信阳: 信阳师范学院, 2016: 43-46.]
- [49] Falk-Petersen S, Sargent J R, Tande K S. Lipid composition of zooplankton in relation to the sub-arctic food web [J]. *Polar Biology*, 1987, **8**(2): 115-120.
- [50] Alfaro A C. Diet of *Littoraria scabra*, while vertically migrating on mangrove trees: Gut content, fatty acid, and stable isotope analyses [J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2008, **79**(4): 718-726.
- [51] Huang M Y, Gao D C, Wei Z H. Investigation of macrobenthos in Erhai Lake [J]. *Environmental Science and Management*, 2021, **46**(2): 148-153. [黄明雨, 高登成, 卫志宏. 洱海大型底栖动物本底调查研究 [J]. 环境科学与管理, 2021, **46**(2): 148-153.]
- [52] Jiang Q Y, Han Z G. Optimal foraging theory [J]. *Mathematical Modeling and Its Applications*, 2016, **5**(1): 28-42. [姜启源, 韩中庚. 动物最优觅食理论 [J]. 数学建模及其应用, 2016, **5**(1): 28-42.]
- [53] Parrish C C, Abrajano T A, Budge S M, *et al.* Lipid and Phenolic Biomarkers in Marine Ecosystems: Analysis and Applications [M]. Marine Chemistry. Berlin: Springer, 2000: 193-223.
- [54] Li X C, Fan X, Han L J, *et al.* Fatty acids of common marine macrophytes from the yellow and Bohai Seas [J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2002, **33**(2): 215-224. [李宪瑾, 范晓, 韩丽君, 等. 中国黄、渤海常见大型海藻的脂肪酸组成 [J]. 海洋与湖沼, 2002, **33**(2): 215-224.]
- [55] Zhang H, Xie S, Li L J, *et al.* Baiyang Lake biological characteristics of *Rhodeus sinensis* [J]. *Hebei Fisheries*, 2010, **4**: 4-6. [张慧, 谢松, 李丽君, 等. 白洋淀中华鲮的生物学特性 [J]. 河北渔业, 2010, **4**: 4-6.]
- [56] Zhang T L. Life-history strategies, trophic patterns and community structure in the fishes of Lake Biandantang [D]. Wuhan: Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, 2005: 61-117. [张堂林. 扁担塘鱼类生活史策略、营养特征及群落结构研究 [D]. 武汉: 中国科学院水生生物研究所, 2005: 61-117.]
- [57] Borza P, Erős T, Oertel N. Food resource partitioning between two invasive gobiid species (Pisces, Gobiidae) in the littoral zone of the River Danube, Hungary [J]. *International Review of Hydrobiology*, 2009, **94**(5): 609-621.
- [58] Yang S K, Lyu X J, Gao D C, *et al.* Health assessment on Lake Erhai using benthic index of biotic integrity [J]. *Environmental Science & Technology*, 2023, **46**(10): 181-188. [杨四坤, 吕兴菊, 高登成, 等. 基于大型底栖动物生物完整性的洱海健康评价 [J]. 环境科学与技术, 2023, **46**(10): 181-188.]
- [59] Li L, Zhang S, Wu L Z. Fatty acid composition and feeding habits of ridgetail white prawn *Exopalaemon carinicauda* with different body length [J]. *Journal of Dalian Ocean University*, 2019, **34**(4): 552-557. [李莉, 张硕, 吴立珍. 脊尾白虾脂肪酸组成特点及其食性分析 [J]. 大连海洋大学学报, 2019, **34**(4): 552-557.]
- [60] Budge S M, Parrish C C, McKenzie C H. Fatty acid composition of phytoplankton, settling particulate matter and sediments at a sheltered bivalve aquaculture site [J].

- Marine Chemistry*, 2001, **76**(4): 285-303.
- [61] Huang M Y. Comparison and analysis of water quality of eighteen streams in Cangshan Mountain based on four river water quality evaluation methods [J]. *Journal of Green Science and Technology*, 2020(18): 112-114. [黄明雨. 基于四种河流水质评价方法的苍山十八溪入湖口水质研究 [J]. *绿色科技*, 2020(18): 112-114.]
- [62] Magnone L, Bessonart M, Rocamora M, *et al.* Diet estimation of *Paralichthys orbignyanus* in a coastal lagoon via quantitative fatty acid signature analysis [J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2015(462): 36-49.
- [63] Magnone L, Bessonart M, Gadea J, *et al.* Trophic relationships in an estuarine environment: a quantitative fatty acid analysis signature approach [J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2015(166): 24-33.
- [64] Budge S M, Penney S N, Lall S P. Estimating diets of Atlantic salmon (*Salmo salar*) using fatty acid signature analyses; validation with controlled feeding studies [J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2012, **69**(6): 1033-1046.
- [65] Meynier L, Morel P C H, Chilvers B L, *et al.* Quantitative fatty acid signature analysis on New Zealand sea lions: model sensitivity and diet estimates [J]. *Journal of Mammalogy*, 2010, **91**(6): 1484-1495.
- [66] Pace M L, Cole J J, Carpenter S R, *et al.* Trophic cascades revealed in diverse ecosystems [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 1999, **14**(12): 483-488.
- [67] Triest L, Stiers I, Van Onsem S. Biomanipulation as a nature-based solution to reduce cyanobacterial blooms [J]. *Aquatic Ecology*, 2016, **50**(3): 461-483.
- [68] Søndergaard M, Liboriussen L, Pedersen A R, *et al.* Lake restoration by fish removal: short- and long-term effects in 36 Danish Lakes [J]. *Ecosystems*, 2008, **11**(8): 1291-1305.
- [69] Yin C, Gong L, Chen Y, *et al.* Modeling ecosystem impacts of the invasive Japanese smelt *Hypomesus nipponensis* in Lake Erhai, southwestern China [J]. *Ecological Informatics*, 2022(67): 101488.
- [70] Martin B E, Walsh J R, Vander Zanden M J. Rise of a native apex predator and an invasive zooplankton cause successive ecological regime shifts in a North Temperate Lake [J]. *Limnology and Oceanography*, 2022(67): S163-S172.
- [71] Nagdali S S, Gupta P K. Impact of mass mortality of a mosquito fish, *Gambusia affinis* on the ecology of a fresh water eutrophic lake (Lake Naini Tal, India) [J]. *Hydrobiologia*, 2002, **468**(1): 45-51.
- [72] Wang W, Liu J, Chen L J, *et al.* Study on food niche of omnivorous fish in Gehu Lake [J]. *Reservoir Fisheries*, 2006, **26**(4): 39-40. [王武, 刘杰, 陈立婧, 等. 漏湖杂食性鱼类食物生态位的研究 [J]. *水利渔业*, 2006, **26**(4): 39-40, 42.]
- [73] Zhou X, Hu Z, Liu Q, *et al.* Feeding ecology of the non-indigenous fish *Hypomesus nipponensis* in Lake Ulungur, China: insight into the relationship between its introduction and the collapse of the native Eurasian perch population [J]. *Marine and Freshwater Research*, 2013, **64**(6): 549.
- [74] Li X N. Study on characteristics population and feeding organs morphological characteristics of *Hemiculter leucisculus* in Chongqing Laixi River [D]. Xianyang: Northwest Agriculture and Forestry University, 2022: 1-2. [李雪宁. 重庆濠溪河鲢(*Hemiculter leucisculus*)种群特征与摄食器官形态特征的研究 [D]. 咸阳: 西北农林科技大学, 2022: 1-2.]
- [75] Hu C L. Studies on feeding of exotic fish and plankton ecology in Lake Erhai [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2014: 32-60. [胡翠林. 洱海外来鱼类摄食及浮游生物生态学研究 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2014: 32-60.]
- [76] Guo Z, Liu J, Lek S, *et al.* Coexisting invasive gobies reveal no evidence for temporal and trophic niche differentiation in the sublittoral habitat of Lake Erhai, China [J]. *Ecology of Freshwater Fish*, 2017, **26**(1): 42-52.
- [77] Zhang S F, Shen J Z, Wan C Y, *et al.* Effects of *Neosalanx taihuensis* feeding on zooplankton community structure in Xiaojiang River [J]. *Journal of Hydroecology*, 2024, **45**(3): 138-147. [张三峰, 沈建忠, 万成炎, 等. 太湖新银鱼种群摄食对小江浮游动物群落结构的影响 [J]. *水生态学杂志*, 2024, **45**(3): 138-147.]
- [78] Rault J, Le Bris H, Robert M, *et al.* Diets and trophic niches of the main commercial fish species from the Celtic Sea [J]. *Journal of Fish Biology*, 2017, **91**(5): 1449-1474.
- [79] Cong T T. Species diversity and feeding habits of fish communities in the rivers of Chongming [D]. Shanghai: East China Normal University, 2021: 65-68. [从婷婷. 崇明岛内河鱼类群落物种多样性及食性研究 [D]. 上海: 华东师范大学, 2021: 65-68.]
- [80] Wang X, Xiang J, Liu J, *et al.* Reduced growth and reproductive investment of *Hemiculter leucisculus* (Cyprinidae) in a reservoir with introduced icefish *Neosalanx taihuensis* (Salangidae) [J]. *Environmental Biology of Fishes*, 2013, **96**(7): 895-903.
- [81] Chen M, Chen F. Effect of suspended solids on interaction between filter-feeding fish *Aristichthys nobilis* and zooplankton in a shallow lake using a mesocosm experiment [J]. *Journal of Freshwater Ecology*, 2017, **32**(1): 219-227.
- [82] Pushchin I, Kondrashev S, Kamenev Y. Retinal ganglion cell topography and spatial resolution in the Japanese smelt *Hypomesus nipponensis* (McAllister, 1963) [J]. *Journal of Anatomy*, 2021, **238**(4): 905-916.
- [83] Yang R B, Xie C X, Yang X F. Studies on the food composition of six species of ferocious carnivorous fishes

- in Lake Liangzi [J]. *Reservoir Fisheries*, 2002, **22**(3): 1-3. [杨瑞斌, 谢从新, 杨学芬. 梁子湖6种凶猛鱼食物组成的研究 [J]. *水利渔业*, 2002, **22**(3): 1-3.]
- [84] Zhang Z M, Liu C J, Xie C X, *et al.* Feeding habits of *Carassius auratus gibelio* from Irtysh River in Xinjiang [J]. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 2020, **39**(3): 75-81. [张志明, 刘成杰, 谢从新, 等. 新疆额尔齐斯河银鲫食性分析 [J]. *华中农业大学学报*, 2020, **39**(3): 75-81.]
- [85] Shi J. Trophic niche of fishes in Wanshan [D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2023: 46-48. [石娟. 万山群岛鱼类营养生态位研究 [D]. 上海: 上海海洋大学, 2023: 46-48.]
- [86] Bai H Y. Research on trophic niche and geographical populations of *Larimichthys crocea* and *Larimichthys polyactis* in the Yellow Sea and East China Sea based on fish scale stable isotopes [D]. Xiamen: Xiamen University, 2022: 69-70. [白怀宇. 基于鱼鳞稳定同位素的黄、东海大黄鱼和小黄鱼营养生态位和地理种群研究 [D]. 厦门: 厦门大学, 2022: 69-70.]
- [87] Zhong C Y, Li G, Chu W L, *et al.* Diversity of fish in Erhai Lake [J]. *Journal of Dali University*, 2024, **9**(6): 108-114. [钟传艳, 李钢, 褚维乐, 等. 洱海鱼类多样性 [J]. *大理大学学报*, 2024, **9**(6): 108-114.]

DIET COMPOSITION AND TROPHIC NICHE OF FISH COMMUNITIES IN ERHAI LAKE: EVIDENCE FROM SIGNATURE FATTY ACID STUDIES

WANG Sen-Yang^{1,2}, KUANG Chen-Yi², LIANG Zhi-Ce², ZHOU Ting², WANG Yang², DENG Cheng-Cheng², YUAN Zi-Hao², LI Guang-Yu¹ and GUO Chuan-Bo²

(1. College of Fisheries, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China; 2. State Key Laboratory of Breeding Biotechnology and Sustainable Aquaculture, Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072, China)

Abstract: Predation is a fundamental ecological process that structures fish communities. Comprehension of diet composition and trophic niche characteristics is imperative for elucidating interspecific trophic relationships, coexistence mechanisms, and optimizing food web structure and function. In this study, a comprehensive set of samples was collected from Erhai Lake, encompassing fish, particulate organic matter (POM), sediment organic material (SOM), plankton, and benthic organisms. The methods such as Quantitative Fatty Acid Signature Analysis (QFASA) was employed to characterize diet composition and trophic niche structure of dominant fish community. QFASA results indicated that planktonic fishes (*Hemiculter leucisculus*, *Neosalanx taihuensis*, and *Hypomesus nipponensis*) primarily relied on zooplankton, whereas bottom-dwelling fish species (*Cyprinus carpio*, *Cyprinus carpio chilia*, and *Rhinogobius cliffordpopei*) consumed *Macrobrachium nipponense*, *Corbicula largillierti*, and zooplankton. It is noteworthy that *Pelteobagrus fulvidraco* demonstrated piscivorous tendencies, with small fish constituting 54.42% of its diet. Trophic niche breadth (Standard Ellipse Area corrected, SEAc) exhibited significant variation among species, ranging from 0.40 to 9.30. Specifically, *Carassius auratus* exhibited the highest SEAc value of 9.30, followed by *C. chilia* (SEAc=7.31) and *C. carpio* (SEAc=6.43), reflecting their capacity for generalized resource utilization. Conversely, *N. taihuensis* (SEAc=1.00), *H. leucisculus* (SEAc=0.58), and *H. nipponensis* (SEAc=0.40) exhibited constrained niche breadth, reflecting specialized trophic strategies. The extent of trophic niche overlap ranged from 0 to 77.3%. The highest overlap was observed between *P. fulvidraco* and *C. chilia* (77.3%), though QFASA revealed *P. fulvidraco* avoided direct competition through predation on small fish. High overlap also occurred between *H. leucisculus* and *A. nobilis* (72.5%), as well as *C. auratus* and *C. chilia* (50.2%), likely driving interspecific competition due to shared habitats and diets. These findings suggest that zooplanktivorous fish should be prioritized in community regulation, while emphasizing the conservation of population resources for indigenous species such as *C. chilia*. Integrating QFASA with trophic niche analysis effectively elucidates the trophic structure of fish community and reveals potential interspecific competition, providing theoretical insights for fish community regulation and food web optimization of Erhai Lake.

Key words: Erhai Lake; Fish community; Signature fatty acid; Dietary composition; Trophic niche