

DOI: 10.12264/JFSC2022-0361

长江中上游 3 种鲃的营养生态位比较

倪文静^{1,2}, 邓华堂², 何春³, 蒲艳^{2,4}, 田辉伍², 刘绍平², 陈大庆², 段辛斌²

1. 上海海洋大学水产与生命学院, 上海 201306;
2. 中国水产科学研究院长江水产研究所, 湖北 武汉 430223;
3. 西华师范大学生命科学学院, 四川 南充 637002;
4. 西南大学生命科学学院, 淡水鱼类资源与生殖发育教育部重点实验室, 重庆 400715

摘要: 为了解长江中上游鲃属鱼类种群动态和种间营养关系, 本研究利用碳、氮稳定同位素分析技术, 对来自长江中上游 3 个区域的达氏鲃(*Culter dabryi*)、蒙古鲃(*Culter mongolicus*)和翘嘴鲃(*Culter alburnus*)样品的碳、氮稳定同位素特征和营养生态位进行比较分析。结果显示, 3 种鲃的 $\delta^{13}\text{C}$ 值在各区域均有显著性差异($P < 0.05$), 而 $\delta^{15}\text{N}$ 值仅在上游江段差异显著($P < 0.05$), 表明三者间食物来源和营养级位置存在空间上的差异。多营养生态位指标结果显示, 在长江中上游, 蒙古鲃的食物来源更为广泛, 占据的营养生态位空间总量较大, 且在大多数情况下, 蒙古鲃的生态位宽度大于达氏鲃和翘嘴鲃, 这可能与蒙古鲃独特的摄食器官有关。3 种鲃在长江中上游各江段的食性竞争存在差异, 其中, 蒙古鲃与翘嘴鲃、达氏鲃的重叠度相对较高, 而翘嘴鲃与达氏鲃之间重叠度较低甚至无重叠, 表明在长江中上游水域, 蒙古鲃由于对不同饵料资源的利用能力强而易与其他两者出现食性竞争, 而翘嘴鲃与达氏鲃因对各自优势饵料的摄食偏好性强, 在食物资源维度上出现了一定的生态位分化。

关键词: 营养生态位; 鲃; 长江中上游; 稳定同位素分析; 凶猛性鱼类

中图分类号: S931

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2023)02-0236-11

营养生态位一般是指生物能对其饵料资源实际和潜在占据与利用的部分, 研究营养生态位有助于理解生态系统中物种间的营养相互作用及资源利用状况^[1-2]。胃肠含物分析和稳定同位素技术是鱼类营养生态位研究中用于食性分析的两个主要手段。传统的胃肠含物分析法通常只能获得鱼类短时间内的食物信息, 易忽视已被鱼类吸收的食物情况; 且对肠含物分析鉴定工作较为繁琐, 难以正确辨认鱼类已经消化的食物。而稳定同位素技术能反映生物一定时间(数月到数年)内摄取并吸收的食物同位素组成, 能有效弥补胃肠含物分析的不足^[3-5]。此外, 使用稳定同位素技术可以

通过运用相关模型将同位素比值转换成不同同位素来源的摄食比例^[6], 这使得稳定同位素技术在营养生态位研究中得到了广泛应用^[7-8]。

翘嘴鲃(*Culter alburnus*)、蒙古鲃(*Culter mongolicus*)和达氏鲃(*Culter dabryi*)均隶属于鲤科(Cyprinidae)、鲃亚科(Cultrinae)、鲃属(*Culter* Basilewsky), 是我国最常见的鲃属鱼类, 广泛分布于除青藏高原和新疆外的各大江河、湖泊和水库^[9]。在很多湖泊和大型水库中, 鲃类的渔获量仅次于鲢(*Hypophthalmichthys molitrix*)、鳙(*Aristichthys nobilis*), 是我国重要的经济鱼类^[10], 同时也是部分国家种质资源保护区的重点保护对象^[11-12]。

收稿日期: 2022-10-14; 修订日期: 2022-11-18.

基金项目: 国家自然科学基金项目(51909271); 国家重点研发计划项目(2018YFD0900903); 重庆市水产科技创新联盟项目(2021183); 中国水产科学研究院创新团队项目(2020TD09); 中国水产科学研究院基本科研业务费项目资助(2021CG02).

作者简介: 倪文静(1998-), 女, 硕士研究生, 研究方向为渔业资源. E-mail: niwenjing0611@163.com

通信作者: 段辛斌, 研究员, 研究方向为渔业资源. E-mail: duan@yfi.ac.cn

然而在长江全面禁渔之前, 由于过度捕捞、栖息地环境变化等因素的影响, 天然鲃类种群呈现低龄化和小型化趋势^[13]。3种鲃同为淡水中上层捕食者, 通常混栖, 且食性近似, 故三者间可能存在营养资源竞争的现象^[3]。尤其在饵料生物资源有限时, 3种鲃之间的竞争会更为激烈, 进而发生种群变动, 导致某种鲃类资源量下降^[11]。另一方面, 高营养级生物主导作用的下行效应对生态系统的动态平衡具有重要的调节作用^[14], 鲃类作为长江中上游湖泊和水库中较为常见的肉食性鱼类^[15], 在淡水生态系统中扮演着顶级消费者的角色, 其种群变动对于鱼类及其他生物群落都具有重要影响^[16]。在十年禁渔等长江大保护政策实施使得渔业资源逐步恢复的情况下, 鲃类等顶级捕食者对禁捕水域鱼类群落结构组成及调控作用将越发凸显, 因此对不同顶级捕食者间营养关系的研究显得十分必要, 能够为水生生态系统结构与功能及演替趋势预测奠定理论基础。

目前, 对鲃类的研究主要集中在生长特性^[17-18]、营养学^[19-20]、遗传学^[21-22]等方面, 有关摄食生态学的研究较少且研究区域大多局限在湖泊^[11,14], 对于长江中上游鲃属鱼类的营养生态位研究尤其是种间比较研究鲜见报道。因此本研究运用稳定同位素技术研究3种鲃之间的营养生态位关系, 有助于了解长江中上游鲃属鱼类种群动态和种间营养关系、饵料资源利用状况, 同时也为研究其他生态位相近的凶猛性鱼类的摄食生态提供参考, 亦能为长江水生生态系统鱼类群落结构及营养关系变动预测奠定基础。

1 材料与方法

1.1 研究区域

本研究所涉及的鱼类样品采集于2021年5—7月、11—12月, 采样点分布于长江上游保护区江津流水江段(S1), 库区丰都等静水区(S2)及长江中游干流监利江段(S3)。采样点地理位置详见图1。

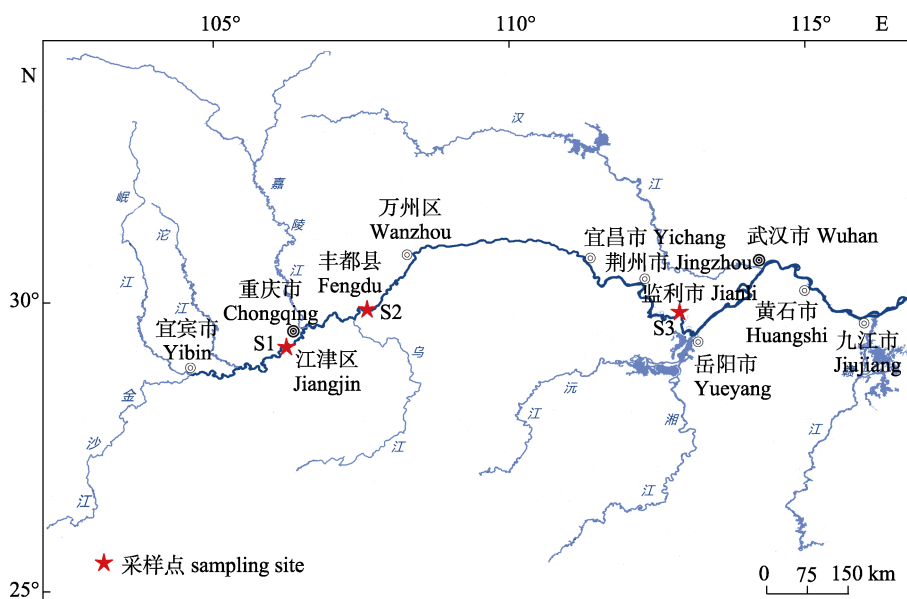


图1 采样点示意图

Fig. 1 The schematic diagram of sampling sites

1.2 样品采集与处理

本研究鱼类样品主要使用3层复合刺网以及地笼进行捕捞。共采集鲃类样品239尾, 对于捕捞上来的鱼类进行种类鉴定和生物学测量, 记录体长(mm)和体重(g)。取其背部白色肌肉2~3g, 用

去离子水冲洗后, 在60℃下连续烘干至恒重, 最后用研钵研磨至均匀粉末, 并干燥保存, 用于碳、氮稳定性同位素比值测定, 采样信息详见表1。考虑到个体差异影响, 预先采用Pearson相关性分析检验所有鲃类个体的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值与其体长

和体重的相关关系。最终选取其中 140 尾鲃类作为研究对象, 目标样本信息详见表 1。

表 1 长江中上游 3 种鲃类样品采集信息
Tab. 1 Sample collection information of three culters in the middle and upper reaches of the Yangtze River

地点 site	种类 species	采样量 number	体长范围/mm range	体重范围/g range
S1	CuD	19	87–275.5	7–188.5
	CuM	40	61–443	4–1323.2
	CuA	45	59–587	2.12–2057
S2	CuD	22	113–382	16.7–710
	CuM	23	95–395	8–645
	CuA	16	103–449	10.3–1108
S3	CuD	34	123–344	11.2–420.7
	CuM	17	99–343	15–610.1
	CuA	23	247–412	170.5–570.3

注: CuD. 达氏鲃; CuM. 蒙古鲃; CuA. 翘嘴鲃。

Note: CuD. *Culter dabryi*; CuM. *Culter mongolicus*; CuA. *Culter alburnus*.

1.3 稳定同位素分析

1.3.1 稳定同位素测定 对每一个研磨保存的样品使用百万分之一精密天平称取 0.35 mg 粉末装入锡杯(5 mm×8 mm)中进行包埋, 利用元素分析-稳定同位素质谱仪测定样品的碳、氮稳定同位素比值(使用的分析仪器为美国 Thermo 公司制造的 Finnigan DELTA V Advantage 同位素比率质谱仪和 Flash 2000 EA-HT 元素分析仪)。所有样品的稳定性同位素比值测定在江汉大学生命科学学院进行。碳、氮稳定性同位素分析分别采用国际标准物质 PDB (Pee Dee Belnite)和标准大气氮对比。分析结果表示为 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$:

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

式中, X 为 ^{13}C 或 ^{15}N ; R_{sample} 为样品所测得的同位素比值, 即 $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ 或 $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$; R_{standard} 为标准物质 (PDB 与大气中 N_2) 的同位素比值。测定精度 $\delta^{13}\text{C} < 0.1\text{‰}$, $\delta^{15}\text{N} < 0.15\text{‰}$ 。

1.3.2 营养生态位的确定 参考 Layman 等^[23]的方法构建由 $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ 值双坐标图组成的二维空间生态位, 计算 6 个量化种群营养生态位的指标。使用 $\delta^{15}\text{N}$ 值变幅($\delta^{15}\text{N}$ range, NR)代表不同鱼类的营养级跨度; $\delta^{13}\text{C}$ 值变幅($\delta^{13}\text{C}$ range, CR)表示不同鱼类的摄食范围; 平均离心距离(mean distance

to centroid, CD)用于度量营养多样性的平均程度; 凸多边形总面积(total area, TA)代表物种占据的营养生态位空间的总量; 以上 4 种参数用来反映种群营养结构多样性。使用平均最邻近距离(mean nearest neighbor distance, MNND)和最邻近距离标准差 (standard deviation of nearest neighbor distance, SDNND)两个参数研究鲃鱼种群的营养冗余度, 前者用于表征营养密度, 后者用于衡量种群营养均匀度。以校正标准椭圆面积(corrected standard ellipse area, SEA_C)及贝叶斯模型估算的标准椭圆面积(Bayesian estimates standard ellipse area, SEA_B)作为营养生态位宽度的度量指标, 由于 TA 值易受样品大小和 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 极端值影响, 而 SEA_C 是对核心同位素生态位面积的校正, SEA_B 是通过贝叶斯方法进行估计, 考虑到采样误差和返回概率分布, 其在样本大小较小时也校正了对 SEA 的低估偏差, 因此本研究以 SEA_B 及 SEA_C 指标为主来衡量 3 种鲃的营养生态位宽度。定义个体间的 SEA_C 的重叠度(overlap area, OA)作为衡量个体间营养生态位重叠的度量指标^[24-25]。以上各值均在 R 语言集成开发环境 R Studio 中使用 SIBER、SIAR 等数据包计算。

1.4 数据分析与处理

使用 Kolmogorov-Smirnov 检验对样品碳、氮稳定同位素数据进行正态分布检验, 若检验数据服从正态分布和方差齐性, 则使用单因素方差分析法(one-way ANOVA)分别检验各江段 3 种鲃之间的 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值是否存在显著性差异, 设定差异显著性水平 P 为 0.05, 当 $P < 0.05$ 时为差异显著, $P > 0.05$ 时差异不显著。以上数据处理与分析均在 Microsoft Excel (2019)和 SPSS (IBM SPSS Statistics 26)中进行。用于衡量生态位的各指标值的计算以及营养框架图的绘制均在 R Studio (4.1.2)中使用 SIBER、SIAR 等数据包完成。

2 结果与分析

2.1 长江中上游 3 种鲃的稳定同位素特征及种间差异

Pearson 相关性分析结果显示, 本研究对象的体长、体重与其 $\delta^{13}\text{C}$ 和 ^{15}N 值均不存在显著的相

关关系($P>0.05$)。基于以上结果, 本研究的体长和体重差异对结果无影响。

表 2 比较了各区域 3 种鮠的稳定同位素值, 结果显示三者的 $\delta^{13}\text{C}$ 值在各江段均有显著性差异存在($P<0.05$), 而 $\delta^{15}\text{N}$ 值仅在上游江段有显著差异($P<0.05$)。在上游江段, 蒙古鮠的 $\delta^{13}\text{C}$ 值显著高于达氏鮠和翘嘴鮠的 $\delta^{13}\text{C}$ 值($P<0.05$); 达氏鮠

的 $\delta^{15}\text{N}$ 值显著高于蒙古鮠和翘嘴鮠的 $\delta^{15}\text{N}$ 值($P<0.05$)。在库区, 蒙古鮠的 $\delta^{13}\text{C}$ 值亦显著高于翘嘴鮠($P<0.05$), 但和达氏鮠的 $\delta^{13}\text{C}$ 值无显著性差异($P>0.05$); 三者 $\delta^{15}\text{N}$ 均值无显著差异($P>0.05$)。在中游江段, 达氏鮠的 $\delta^{13}\text{C}$ 值显著高于蒙古鮠和翘嘴鮠($P<0.05$); 然而三者 $\delta^{15}\text{N}$ 均值无显著差异($P>0.05$)。

表 2 长江中上游 3 种鮠类基础信息及稳定同位素差异比较
Tab. 2 Comparison of basic information and stable isotopes of three culters in the middle and upper reaches of the Yangtze River

							$\bar{x}\pm\text{SD}$
地点 site	种类 species	样本量 number	体长/mm body length	体重/g body weight	$\delta^{13}\text{C}/\text{‰}$	$\delta^{15}\text{N}/\text{‰}$	
S1	CuD	11	201.11±41.91	106.14±54.80	-23.50±0.79 ^b	15.06±2.03 ^a	
	CuM	18	305.94±77.91	428.37±335.01	-22.09±1.09 ^a	13.51±1.48 ^b	
	CuA	17	309.82±90.47	374.02±361.24	-23.20±0.82 ^b	12.87±1.20 ^b	
S2	CuD	6	258.5±63.91	225.73±134.09	-25.07±0.67 ^a	14.05±1.74	
	CuM	13	262.62±63.55	243.62±173.45	-24.83±1.18 ^a	13.39±1.60	
	CuA	13	285.31±91.93	285.88±308.99	-26.16±0.89 ^b	14.24±1.35	
S3	CuD	25	249.76±37.65	204.11±92.03	-25.99±1.57 ^a	12.74±1.21	
	CuM	14	283.71±24.02	278.35±113.71	-27.67±2.03 ^b	13.54±1.29	
	CuA	23	305.04±41.49	284.34±101.04	-27.84±1.35 ^b	13.26±1.36	

注: CuD. 达氏鮠; CuM. 蒙古鮠; CuA. 翘嘴鮠。同一指标不同小写字母表示物种间差异显著($P<0.05$)。
Note: CuD. *Culter dabryi*; CuM. *Culter mongolicus*; CuA. *Culter alburnus*. Different lowercase letters of the same index indicate significant differences among species ($P<0.05$).

2.2 长江中上游 3 种鮠的营养生态位差异

2.2.1 生态位空间 3 种鮠的贝叶斯标准椭圆面积(SEA_B)显示, 在各江段蒙古鮠的 SEA_B 值均最高(图 2)。使用贝叶斯迭代方法比较 3 种鮠的贝叶斯标准椭圆大小, 结果显示, 蒙古鮠的 SEA_B 值大于达氏鮠的概率在上游、库区及中游分别是 83.5%、91.6%、93.4%, 蒙古鮠的 SEA_B 值大于翘嘴鮠的概率在上游、库区及中游分别为 90.6%、96.4%、74.7%, 而达氏鮠与翘嘴鮠的 SEA_B 值在库区相差不大(50.8%)(表 3, 图 2)。

稳定同位素标准椭圆面积重叠度结果显示, 在各研究区域, 3 种鮠的生态位总空间(TA)和核心生态位(SEA_C)均有重叠, 但重叠度存在空间差异。蒙古鮠与达氏鮠的稳定同位素椭圆面积在库区重叠度最高(0.321), 重叠面积分别占达氏鮠和蒙古鮠 SEA_C 的 78.5%和 35.3%。而蒙古鮠与翘嘴鮠的核心营养生态位重叠度在中游最高(0.522),

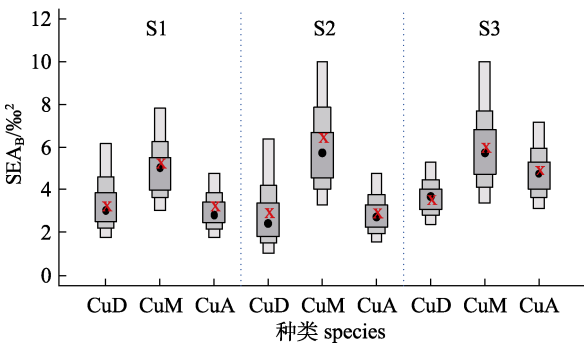


图 2 长江中上游 3 种鮠的贝叶斯标准椭圆面积(SEA_B)
黑点代表 SEA_B 的众数值(mode), 红叉是小样本量修正的 SEA (SEA_C), 方框表示 50%、75%和 95%置信区间。
CuD: 达氏鮠; CuM: 蒙古鮠; CuA: 翘嘴鮠。
Fig. 2 Bayesian standard elliptical area (SEA_B) of three culters in the middle and upper reaches of the Yangtze River
The black dot represents mode values of SEA_B , the red cross is the small sample size modified SEA (SEA_C), and the box represents the 50%, 75%, and 95% confidence intervals. CuD: *Culter dabryi*; CuM: *Culter mongolicus*; CuA: *Culter alburnus*.

重叠面积分别占蒙古鲌和翘嘴鲌 SEA_C 的 62.4% 和 76.3%。达氏鲌与翘嘴鲌的核心生态位重叠度较低,在上游和中游仅为 0.1 左右,库区则无重叠 (0.000)(表 3, 图 3)。

表 3 长江中上游 3 种鲌的 SEAC 重叠度(OA)及贝叶斯标准椭圆面积(SEAB)比较

Tab. 3 Comparison of SEAC overlap area (OA) and Bayesian standard ellipse area (SEAB) of three culters in the middle and upper reaches of the Yangtze River

地点 site	CuM & CuD		CuM & CuA		CuD & CuA	
	CuM>CuD*	OA	CuM>CuA*	OA	CuD>CuA*	OA
S1	0.835	0.067	0.906	0.179	0.626	0.116
S2	0.916	0.321	0.964	0.059	0.508	0.000
S3	0.934	0.273	0.747	0.522	0.168	0.099

注: *代表该列数据两种鲌的贝叶斯标准椭圆面积(SEA_B)前者大于后者的概率; CuD. 达氏鲌; CuM. 蒙古鲌; CuA. 翘嘴鲌。
Note: * represents the probability that the former is larger than the latter in the Bayesian standard ellipse area (SEA_B) of the two culters in this column; CuD. *Culter dabryi*; CuM. *Culter mongolicus*; CuA. *Culter alburnus*.

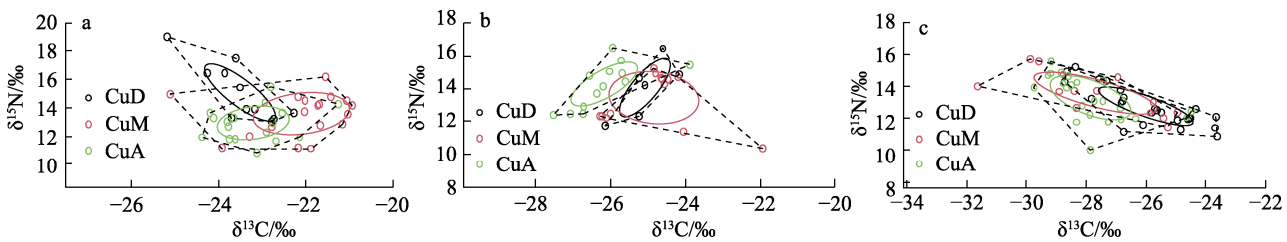


图 3 基于碳氮稳定同位素的 3 种鲌营养框架图

a. 上游; b. 库区; c. 中游. CuD: 达氏鲌; CuM: 蒙古鲌; CuA: 翘嘴鲌.

Fig. 3 Trophic framework of three culters based on stable carbon and nitrogen isotopes

a. The upstream; b. The reservoir; c. The midstream. CuD: *Culter dabryi*; CuM: *Culter mongolicus*; CuA: *Culter alburnus*.

表 4 长江中上游 3 种鲌的营养生态位指标

Tab. 4 Trophic niche indexes of three culters in the middle and upper reaches of the Yangtze River

参数 parameter	S1			S2			S3		
	CuD	CuM	CuA	CuD	CuM	CuA	CuD	CuM	CuA
NR	5.99	5.06	4.67	4.72	4.87	4.05	4.35	4.24	5.52
CR	2.90	4.19	3.13	1.98	4.35	3.65	5.10	6.70	5.26
CD	1.85	1.57	1.27	1.46	1.75	1.35	1.71	2.07	1.66
TA	6.75	14.95	8.61	3.21	8.66	6.05	10.47	12.51	14.04
MNND	0.66	0.66	0.60	0.97	0.50	0.59	0.39	0.79	0.50
SDNND	0.61	0.66	0.35	0.44	0.80	0.40	0.26	0.53	0.35

注: NR. $\delta^{15}N$ 值变幅; CR. $\delta^{13}C$ 值变幅; CD. 平均离心距离; MNND. 平均最邻近距离; SDNND. 最邻近距离标准差; TA. 凸多边形总面积; CuD. 达氏鲌; CuM. 蒙古鲌; CuA. 翘嘴鲌.

Note: NR. $\delta^{15}N$ range; CR. $\delta^{13}C$ range; CD. mean distance to centroid; MNND. mean nearest neighbor distance; SDNND. standard deviation of nearest neighbor distance; TA. total area, CuD. *Culter dabryi*; CuM. *Culter mongolicus*; CuA. *Culter alburnus*.

2.2.2 营养多样性 3 种鲌营养生态位指标的比较结果随区域变化而变化,在上游江段,蒙古鲌的摄食范围(CR)、营养生态位总面积(TA)以及种群营养生态位分布范围(SDNND)参数指标均高于达氏鲌和翘嘴鲌,但达氏鲌的营养跨度(NR)和营养多样性(CD)指标值较高。在库区江段,除表征营养密度(MNND)的指标外,蒙古鲌的各种营养生态位指标值均为最大。在中游江段,除 NR 和 TA 指标外,蒙古鲌的各项营养生态位度量指标值也较另两种鲌更高(表 4)。

基于以上 3 种鲌的营养生态位指标估算值在各江段的比较结果,本研究以不同区域的同一物种作为一个整体进行 5 种营养生态位指标的贝叶斯模型估算,比较分析 3 种鲌之间的营养结构差异。贝叶斯结果显示,3 种鲌中,达氏鲌的营养跨度最大(NR),翘嘴鲌次之,蒙古鲌最低。与分区域的结果类似,蒙古鲌在长江中上游的 CR、CD 以及 MNND 指标的贝叶斯结果均最高(表 4, 图 4)。

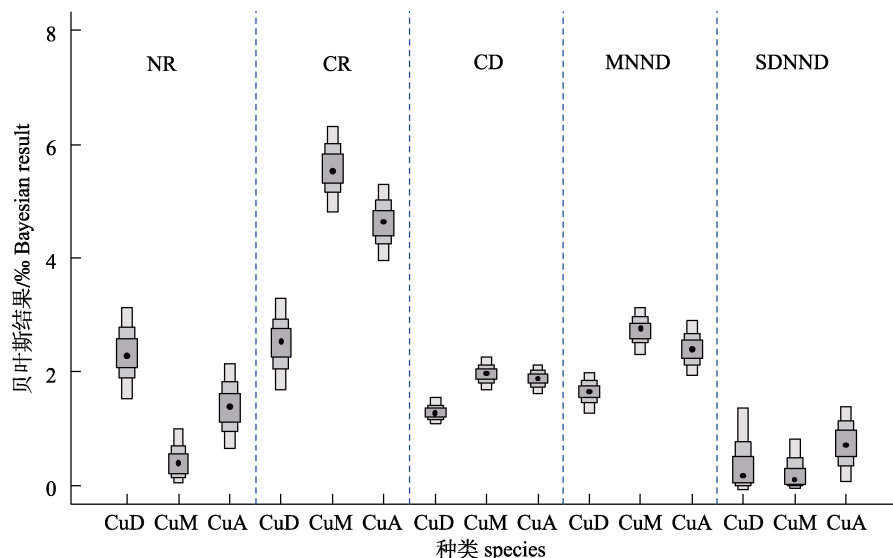


图4 3种鲃营养生态位指标的贝叶斯结果

NR: $\delta^{15}\text{N}$ 值变幅; CR: $\delta^{13}\text{C}$ 值变幅; CD: 平均离心距离; MNND: 平均最邻近距离; SDNND: 最邻近距离标准差; CuD: 达氏鲃; CuM: 蒙古鲃; CuA: 翘嘴鲃。黑点为模式值, 方框表示 50%、75%和 95%置信区间。

Fig. 4 Bayesian results of nutritional niche indexes of three culters

NR: $\delta^{15}\text{N}$ range; CR: $\delta^{13}\text{C}$ range; CD: mean distance to centroid; MNND: mean nearest neighbor distance; SDNND: standard deviation of nearest neighbor distance; CuD: *Culter dabryi*; CuM: *Culter mongolicus*; CuA: *Culter alburnus*. The black dot is the mode value, and the box represents 50%, 75% and 95% confidence intervals.

3 讨论

3.1 3种鲃的碳氮稳定同位素特征

鲃属鱼类属于肉食性鱼类, 在生长发育过程中涉及到食性转化过程^[15]。根据李斌等^[26]、林明利等^[27]的研究结果显示, 当蒙古鲃体长大于 200 mm, 其食性已能转化为肉食性。本研究试验样本经筛选后, 目标样本体长均值都大于 200 mm, 且 3 种鲃的体长和体重与其 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值均无显著相关关系, 因此本研究 3 种鲃的碳氮稳定同位素特征不受体长体重影响。

由于生物的碳同位素与其食物相近, 故食物检测大多采用碳同位素进行, $\delta^{13}\text{C}$ 值则用于指示生物的摄食来源^[28]。而氮同位素会随着能量流动在食物链中逐步富集, 故 $\delta^{15}\text{N}$ 值常被用于确定生物的营养级位置^[29-30]。本研究中 3 种鲃的 $\delta^{13}\text{C}$ 值在各区域均有显著性差异($P<0.05$), 表明 3 种鲃摄食的饵料来源或食物组成不同。同时, 使用传统的肠含物分析法得到的鲃类在各区域摄食的饵料差异也印证了上述分析结果(未发表数据), 即鲃类在长江中上游的饵料生物共有 5 类(包括鱼

类、虾类、浮游动物、水生昆虫、螺类), 虽然 3 种鱼饵料种类存在相似性, 但其所占比例不同, 从而造成三者的 $\delta^{13}\text{C}$ 值具有差异, 与宋业晖等^[31]研究 3 种肉食性的石首鱼生态位的结果类似, 3 种鲃类之间可以通过改变摄食食物的比例来产生营养生态位的交错, 缓和对有限饵料资源的竞争, 实现共存。3 种鲃的 $\delta^{15}\text{N}$ 值仅在上游江段存在显著性差异($P<0.05$), 这可能与三者在上游江段饵料生物的组成差异较大有关, 三者的饵料差异在上游江段体现得更明显。3 种鲃的 $\delta^{15}\text{N}$ 值在库区和中游差异均不显著($P>0.05$), 表明三者所处营养级位置相差不大, 这可能是由于 3 种鲃的饵料种类相似, 且饵料生物营养级相近导致, 该结果与邓华堂等^[32]、何春等^[33]在该区域的调查研究结果一致。

3.2 营养生态位

Layman 等^[23]提出的 6 个量化稳定同位素的指标, 从不同角度度量种群营养生态位的大小。种群营养结构的指标 NR、CR、CD、TA 常用来表征种群营养结构的多样性; MNND、SDNND 用于量化种群营养冗余程度。本研究中 3 种鲃的

$\delta^{13}\text{C}$ 值变幅(CR)和平均离心距离(CD)指标的贝叶斯结果均显示,无论是在各个区域或整体考虑,蒙古鲌的摄食范围都最广泛,营养多样性最高。鱼类的摄食选择除了受环境中饵料生物本身的丰度及适口性影响,更与消费者摄食器官的偏好密切相关。从觅食策略看,凶猛性鱼类更偏向于摄食大小适合其口裂及消化器官结构特点的种类^[34]。相关研究结果显示^[11,14,16],3种鲌的摄食器官形态存在差异,翘嘴鲌口上位,达氏鲌口亚上位,二者口裂均较小,鳃耙长且多,口咽腔无齿等辅助摄食器官;而蒙古鲌口端位,口裂宽大且鳃耙稀疏更利于食物通过,因此蒙古鲌的饵料选择范围较其他两种鲌更为广泛。3种鲌的 $\delta^{15}\text{N}$ 值变幅(NR)在不同区域不同,并无明显的规律性,可能是由于不同区域河段的生物和非生物因子差异较大导致。据沙永翠等^[2]的研究结果显示,水环境因子的波动虽不会直接影响高营养级鱼类的营养生态位,但会通过改变水体中饵料资源的丰度与分布而影响鱼类的食物组成。由于不同区域内3种鲌摄食饵料的种类或比例不同,使得它们富集 ^{15}N 的途径产生差异, ^{15}N 富集在不同途径中的占比不同最终导致了三者 $\delta^{15}\text{N}$ 值变幅在空间上产生了差异。但总体上看,蒙古鲌的 $\delta^{15}\text{N}$ 值变幅(NR)最小,说明摄食范围广泛并未影响蒙古鲌营养级位置结构的相对稳定性。当种群中的个体营养特征相似时,MNND值越大,种群的营养冗余程度越低^[8]。本研究中,除库区外,蒙古鲌在各区域的群体营养聚集密度(MNND)均为最高,表明蒙古鲌虽摄食广泛,但营养冗余度较少,饵料资源利用较充分。

生态位宽度代表生物对栖息地和资源利用及竞争能力的强弱^[35-36],在资源供应不足时,物种的生态位宽度越大,竞争能力越强^[37-39]。本研究中,3种鲌的贝叶斯标准椭圆面积比较结果显示,在各江段,蒙古鲌的稳定同位素生态位宽度均最大,表明其对饵料资源的利用能力最强,食物来源更为多样广泛。通过比较3种鲌 SEA_B 值大小概率,结果表明在长江中上游蒙古鲌的生态位宽度在多数情况下是高于达氏鲌和翘嘴鲌的,在资

源有限时,这可能会增加蒙古鲌的种间竞争能力。生态位的重叠代表了“两个物种在同一资源位上的相遇频率”,也可以用来反映物种间的潜在竞争关系^[40]。根据 Schoener 食性重叠指数^[41]及 Jackson 等^[24]的研究结果,在生态学意义上,重叠度大于 0.6 代表重叠显著。本研究中 SEA 分析结果显示,3种鲌在各研究区域的重叠度均小于 0.6,表明三者的生态位出现一定程度分化。其中,达氏鲌和翘嘴鲌的生态位分化较明显,尤其是在库区,二者生态位重叠度为零。由于达氏鲌的饵料来源较少(CR 值低),翘嘴鲌也因其特殊的口位,饵料选择范围偏向于中上层,而长江中上游尤其是库区生境多样饵料资源丰富,水流较缓,较适合鲌类的索饵和生长^[42],在这种饵料相对充裕的条件下,鲌类易出现“专食者”特性^[43],摄食偏好性变强,这也体现在翘嘴鲌和达氏鲌的 $\delta^{13}\text{C}$ 值在大部分区域内差异显著,因此在食物资源维度上产生生态位分化的现象。由于蒙古鲌摄食范围较广,易与另两种鲌发生食物竞争,因此蒙古鲌与二者的生态位重叠度相对较高,其中,蒙古鲌与翘嘴鲌的核心营养生态位面积重叠度在中游最高(0.522),与达氏鲌的重叠度在库区最高(0.321),而3种鲌的 $\delta^{13}\text{C}$ 值差异性比较结果显示,蒙古鲌的 $\delta^{13}\text{C}$ 值与翘嘴鲌和达氏鲌的 $\delta^{13}\text{C}$ 值分别在中游和库区无显著性差异($P>0.05$),这说明在库区和中游蒙古鲌与它们摄食了相似的饵料并产生了一定的竞争,但总体上长江中上游的3种鲌摄食竞争并不明显。

本研究结果表明,在长江中上游,蒙古鲌的摄食范围最广,营养多样性较高,但营养级位置相对稳定,易于与翘嘴鲌和达氏鲌在中游、库区江段发生食物竞争。而达氏鲌与翘嘴鲌的生态位重叠度相对较小甚至无重叠,尤其是在库区出现了较明显的生态位分化。3种鲌类在长江中上游不同区域通过不同程度的生态位分化来缓解对有限资源的竞争,但鱼类的种间竞争不仅取决于营养生态位重叠程度,也与栖息地环境、饵料生物的丰度及捕食者的生物量等因素息息相关。因此,有关鱼类种间食物关系的影响因素还有待进一步研究。

参考文献:

- [1] Lü H J, Yang L Y, Fu M, et al. Evaluation on trophic niche characteristics of *Coilia nasus* from the Three Gorges Reservoir based on stable carbon and nitrogen isotope analysis[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2022, 42(21): 8739-8750. [吕红健, 杨丽亚, 付梅, 等. 基于稳定同位素技术的三峡库区短颌鲢营养生态位特征研究[J]. *生态学报*, 2022, 42(21): 8739-8750.]
- [2] Sha Y C, Zhang P Y, Zhang H, et al. Impacts of habitat environment on trophic niches of a local population: A case study of yellow catfish[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35(5): 1321-1328. [沙永翠, 张培育, 张欢, 等. 栖息地环境对种群营养生态位的影响——以黄颡鱼为例[J]. *生态学报*, 2015, 35(5): 1321-1328.]
- [3] Yin L Q, Kong Y F, Wu Z X, et al. Trophic niche comparison among three tuna species caught from central and western South China Sea in spring[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2020, 39(12): 4121-4130. [银利强, 孔业富, 吴忠鑫, 等. 南海中西部海域春季三种金枪鱼类的营养生态位比较[J]. *生态学杂志*, 2020, 39(12): 4121-4130.]
- [4] Matley J K, Fisk A T, Tobin A J, et al. Diet-tissue discrimination factors and turnover of carbon and nitrogen stable isotopes in tissues of an adult predatory coral reef fish, *Plectropomus leopardus*[J]. *Rapid Communications in Mass Spectrometry: RCM*, 2016, 30(1): 29-44.
- [5] Varela J L, Intriago K M, Flores J C, et al. Feeding habits of juvenile yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in Ecuadorian waters assessed from stomach content and stable isotope analysis[J]. *Fisheries Research*, 2017, 194: 89-98.
- [6] Newsome S D, Martinez del Rio C, Bearhop S, et al. A niche for isotopic ecology[J]. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2007, 5(8): 429-436.
- [7] Chen Z A, Wu F, Dai X J, et al. Trophic niche partitioning of four pelagic shark species in the tropical Atlantic based on multi-tissue stable isotopes ratios[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2021, 32(6): 2014-2020. [陈子昂, 吴峰, 戴小杰, 等. 基于多组织稳定同位素比值的热带大西洋4种鲨鱼营养生态位分化[J]. *应用生态学报*, 2021, 32(6): 2014-2020.]
- [8] Yang R, Han D Y, Gao C X, et al. Change of trophic niche of *Dysomma anguillare* in the offshore waters of southern Zhejiang by stable isotope analysis[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2022, 42(23): 1-12. [杨蕊, 韩东燕, 高春霞, 等. 应用稳定同位素技术分析浙江南部近海前肛鳗营养生态位变化[J]. *生态学报*, 2022, 42(23): 1-12.]
- [9] Chen Y Y. *Fauna Sinica, Osteichthyes, Cypriniformes II* [M]. Beijing: Sciences Press. 1998, 185-197. [陈宜瑜. 中国动物志, 硬骨鱼纲, 鲤形目(中卷). 北京: 科学出版社. 1998, 185-197.]
- [10] Qin L, Xiong B X, Wang J S, et al. Ecological function of *Culter* in natural water and countermeasures of resources proliferation[J]. *Hubei Agricultural Sciences*, 2009, 48(1): 233-236. [覃亮, 熊邦喜, 王基松, 等. 鲃属鱼类在天然水域中的生态功能及资源增殖对策[J]. *湖北农业科学*, 2009, 48(1): 233-236.]
- [11] Wang Y L, Li H C, He Y F, et al. Morphological variations of feeding organs of five species of *Culter* from Changhu Lake[J]. *Freshwater Fisheries*, 2016, 46(6): 26-32. [王亚龙, 李昊成, 何勇凤, 等. 长湖5种鲃摄食器官形态学的比较[J]. *淡水渔业*, 2016, 46(6): 26-32.]
- [12] Li D M, Liu Y, Tang S K, et al. Genetic diversity analysis of three species of *Culter* in the national aquatic germplasm protection area based on CO I gene [J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2021, 49(20): 177-181. [李大命, 刘洋, 唐晟凯, 等. 基于CO I基因的溇湖鲃类国家级水产种质资源保护区3种鲃类的遗传多样性分析[J]. *江苏农业科学*, 2021, 49(20): 177-181.]
- [13] Wang L H, Luo X Z, Wang D, et al. Identification analysis of DNA barcoding based on mitochondrial CO I and Cyt b genes in *Culter* fishes[J]. *Freshwater Fisheries*, 2019, 49(4): 22-28. [王利华, 罗相忠, 王丹, 等. 基于CO I和Cyt b DNA条形码在鲃属鱼类物种鉴定中的应用[J]. *淡水渔业*, 2019, 49(4): 22-28.]
- [14] Li H C. Diet and morphological differences of feeding organs among five culters in Changhu Lake[D]. Jingzhou: Yangtze University, 2015. [李昊成. 长湖5种鲃的食性及摄食器官形态差异研究[D]. 荆州: 长江大学, 2015.]
- [15] Department of Ichthyology, Institute of Hydrobiology, Hubei Province. *Fishes of the Yangtze River*[M]. Beijing: Science Press, 1976: 119-126. [湖北省水生生物研究所鱼类研究室. 长江鱼类[M]. 北京: 科学出版社, 1976: 119-126.]
- [16] Hu H Y, Di Y, Zhao Y F, et al. Comparative study on the morphological characteristics of four species of *Culter* and *Culterichthys* in Lihu Lake[J]. *Journal of Yunnan Agricultural University (Natural Science)*, 2011, 26(4): 488-494. [胡海彦, 狄瑜, 赵永锋, 等. 蠡湖4种鲃鱼形态特征的比较研究[J]. *云南农业大学学报(自然科学版)*, 2011, 26(4): 488-494.]
- [17] Wang Y L, He Y F, Wang X G, et al. Study on the growth characteristics and resource status of humpback (*Culter dabryi*) in Lake Changhu[J]. *Chinese Journal of Zoology*, 2017, 52(6): 1015-1022. [王亚龙, 何勇凤, 王旭歌, 等. 长湖达氏鲃的生长特性及其资源现状[J]. *动物学杂志*, 2017, 52(6): 1015-1022.]

- [18] Liu Y, Feng X W, Pu D Y, et al. Characteristics and resource status of main commercial fish in the middle reaches of Jialing River[J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 2021, 27(4): 837-847. [刘玥, 冯兴无, 蒲德永, 等. 嘉陵江中游 7 种主要经济鱼类的生长特性及资源量[J]. 应用与环境生物学报, 2021, 27(4): 837-847.]
- [19] Ding D M, Chen X H, Wu Y A, et al. Comparative analysis on nutritional quality of *Culter alburnus* cultured under different aquaculture modes[J]. China Feed, 2021(1): 89-95. [丁德明, 陈杏华, 伍远安, 等. 不同养殖模式翘嘴鲌肌肉营养品质比较[J]. 中国饲料, 2021(1): 89-95.]
- [20] Cai L, Wei Z H, Tang T, et al. Comparison of nutritional quality and volatile flavor compounds in muscle of *Culter alburnus* cultivated in in-pond "raceway" aquaculture system and traditional pond[J]. Journal of Fisheries of China, 2021, 45(10): 1621-1633. [蔡丽, 魏泽宏, 唐涛, 等. 池塘内循环水“跑道”养殖与池塘传统养殖翘嘴鲌肌肉营养成分和挥发性风味物质的比较[J]. 水产学报, 2021, 45(10): 1621-1633.]
- [21] Liu K, Feng X Y, Shen Y B, et al. Genetic structure analysis of *Megalobrama terminalis*, *Culter alburnus*, *Chanodichthys mongolicus* and their hybrids based on genotyping by sequencing[J]. Journal of Fisheries of China, 2021, 45(8): 1307-1316. [刘凯, 冯晓宇, 沈玉帮, 等. 基于基因分型测序(GBS)技术分析鲢鳙鱼类及其杂交子代的遗传结构[J]. 水产学报, 2021, 45(8): 1307-1316.]
- [22] Zhang G N, Fang D A, Xue X P, et al. Genetic diversity analysis of *Culter alburnus* populations in the lower reach of Yangtze River based on CO II gene sequences[J]. Journal of Southern Agriculture, 2022, 53(7): 2025-2032. [张桂宁, 方弟安, 薛向平, 等. 基于线粒体 CO II 基因序列的长江下游翘嘴鲌群体遗传多样性分析[J]. 南方农业学报, 2022, 53(7): 2025-2032.]
- [23] 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.
- [24] 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]. The Journal of Animal Ecology, 2011, 80(3): 595-602.
- [25] Jackson M C, Donohue I, Jackson A L, et al. Population-level metrics of trophic structure based on stable isotopes and their application to invasion ecology[J]. PLoS One, 2012, 7(2): e31757.
- [26] Li B, Wang Z J, Jin L, et al. Study on diet shift of *Erythroulter mongolicus mongolicus* with stable isotope technology[J]. Journal of Fisheries of China, 2011, 35(9): 1419-1425. [李斌, 王志坚, 金丽, 等. 蒙古鲌食性转变的稳定同位素研究[J]. 水产学报, 2011, 35(9): 1419-1425.]
- [27] Lin M L, Li Z J, Xia Y G, et al. Preliminary study on feeding domestication and fingerling cultivation of *Culter mongolicus*[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2013, 37(5): 974-977. [林明利, 李钟杰, 夏雨果, 等. 蒙古鲌食性驯化及鱼种培育初步研究[J]. 水生生物学报, 2013, 37(5): 974-977.]
- [28] Yang R, Li L. Applications of stable carbon, nitrogen, and oxygen isotope techniques in aquatic environment and ecology[J]. Research of Environmental Sciences, 2022, 35(1): 191-201. [杨蓉, 李垒. 碳氮氧稳定同位素技术在水生态环境中的应用[J]. 环境科学研究, 2022, 35(1): 191-201.]
- [29] Xie J Y, Zhang L Z, Wu W X, et al. Feeding habit and trophic niche of purpleback flying squid (*Sthenoteuthis oualaniensis*) in the Nansha Islands area, South China Sea[J]. Journal of Fisheries of China, 2021, 45(12): 1993-2002. [谢嘉仪, 张丽姿, 吴文秀, 等. 南沙群岛海域鳶乌贼摄食习性与营养生态位[J]. 水产学报, 2021, 45(12): 1993-2002.]
- [30] Ji W W, Li S F, Chen X Z. Application of fish trophic level in marine ecosystem[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2010, 17(4): 878-887. [纪炜炜, 李圣法, 陈雪忠. 鱼类营养级在海洋生态系统研究中的应用[J]. 中国水产科学, 2010, 17(4): 878-887.]
- [31] Song Y H, Xue Y, Xu B D, et al. Composition of food and niche overlap of three Sciaenidae species in Haizhou Bay[J]. Journal of Fisheries of China, 2020, 44(12): 2017-2027. [宋业晖, 薛莹, 徐宾铎, 等. 海州湾 3 种石首鱼的食物组成和生态位重叠[J]. 水产学报, 2020, 44(12): 2017-2027.]
- [32] 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.]
- [33] He C, Deng H T, Wang G, et al. Trophic level of major fish species in the Three Gorges Reservoir based on nitrogen stable isotope analysis[J]. Progress in Fishery Sciences, 2022, 43(4): 116-126. [何春, 邓华堂, 王果, 等. 基于氮稳定同位素分析的三峡水库主要鱼类营养级研究[J]. 渔业科学进展, 2022, 43(4): 116-126.]
- [34] Yang R B, Xie C X, Yang X F. Study on food composition of six species of fierce fish in liangzi lake[J]. Reservoir Fisheries, 2002, 23(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, 23(3): 1-3.]
- [35] Li Y K, Gao X D, Wang L Y, et al. Trophic niche partitioning of pelagic sharks in Central Eastern Pacific

- inferred from stable isotope analysis[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2018, 29(1): 309-313. [李云凯, 高小迪, 王琳禹, 等. 东太平洋中部中上层鲨鱼群落营养生态位分化[J]. 应用生态学报, 2018, 29(1): 309-313.]
- [36] Li Y K, Chen Z A, Gong Y, et al. A review on the methods used in trophic niche studies of marine animals and their applications[J]. Journal of Tropical Oceanography, 2021, 40(4): 143-156. [李云凯, 陈子昂, 贡艺, 等. 海洋动物营养生态位研究方法及其应用[J]. 热带海洋学报, 2021, 40(4): 143-156.]
- [37] Svanbäck R, Persson L. Individual diet specialization, niche width and population dynamics: Implications for trophic polymorphisms[J]. Journal of Animal Ecology, 2004, 73(5): 973-982.
- [38] Li L, Jin X, Ma B, et al. Trophic niche and interspecific diet relationship of *Gymnocypris* in autumn from Langcuo Lake of Tibet, China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2020, 31(12): 4284-4290. [李雷, 金星, 马波, 等. 西藏朗错秋季裸鲤属营养生态位及种间食物关系[J]. 应用生态学报, 2020, 31(12): 4284-4290.]
- [39] Ge S S, Zhao W X, Song J J, et al. Study on Trophic Niches of *Sebastes schlegelii* and *Hexagrammos otakii* in the artificial reef area of Xiaoheishan Island[J]. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(18): 6923-6931. [盖珊珊, 赵文溪, 宋静静, 等. 小黑山岛人工鱼礁区许氏平鲈和大泷六线鱼的营养生态位研究[J]. 生态学报, 2019, 39(18): 6923-6931.]
- [40] Guo J T, Wang T, Chen D F, et al. Feeding habits of *Acanthopagrus schlegelii* in the Daya bay[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2021, 28(8): 1041-1050. [郭家彤, 王腾, 陈得仿, 等. 大亚湾黑棘鲷的摄食习性[J]. 中国水产科学, 2021, 28(8): 1041-1050.]
- [41] Schoener T W. Sizes of feeding territories among birds[J]. Ecology, 1968, 49(1): 123-141.
- [42] Wei N, Zhang Y, Wu F, et al. Current status and changes in fish assemblages in the Three Gorges Reservoir[J]. Resources and Environment in the Yangtze Basin, 2021, 30(8): 1858-1869. [魏念, 张燕, 吴凡, 等. 三峡库区鱼类群落结构现状及变化[J]. 长江流域资源与环境, 2021, 30(8): 1858-1869.]
- [43] Winemiller K, Pianka E, Vitt L, et al. Food web laws or niche theory? Six independent empirical tests[J]. The American Naturalist, 2001, 158(2): 193-199.

Trophic niche comparison of three species of *Culter* from the middle and upper reaches of the Yangtze River

NI Wenjing^{1,2}, DENG Huatang², HE Chun³, PU Yan^{2,4}, TIAN Huiwu², LIU Shaoping², CHEN Daqing², DUAN Xinbin²

1. College of Fisheries and Life Science, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

2. Yangtze River Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Wuhan 430223, China;

3. College of Life Science, China West Normal University, Nanchong 637002, China;

4. Key Laboratory of Freshwater Fish Reproduction and Development, Ministry of Education; School of Life Sciences, Southwest University, Chongqing 400715, China

Abstract: *Culter* species, as carnivorous fishes in lakes and reservoirs in the middle and upper reaches of the Yangtze River, usually play the top predator role in the freshwater ecosystem. *Culter dabryi*, *Culter mongolicus*, and *Culter alburnus* are the most common and abundant *Culter* species in these regions. Because of sympatry and predatory habits, these *Culter* species seemingly have interspecific resources competition, which could be fierce especially when food resources are limited. In addition, the changes in their population could have an important impact on other fish species or communities through top-down effects. To understand the interspecific trophic relationships of *Culter* in the middle and upper reaches of the Yangtze River, carbon and nitrogen stable isotope analysis technology and isotope-derived metrics were used to examine stable isotope characteristics and trophic interrelations of these three *Culter* species samples from the upper reaches, reservoir reaches, and the middle reaches. A one-way analysis of variance (ANOVA) was used to test whether there were significant differences in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values among the three *Culter* species in each river section. Six quantitative metrics in the bi-plot space, including $\delta^{13}\text{C}$ range (CR), $\delta^{15}\text{N}$ range (NR), mean distance to centroid (CD), mean nearest neighbor distance (MNND), standard deviation of the nearest neighbor distance (SDNND), and total area (TA) derived from stable isotope data, were used to describe trophic niche space, trophic diversity, and redundancy. Instead of total area (TA), which is highly sensitive to sample size, standard ellipse area (SEA) was also used to quantify the trophic niche space of each species. Besides, to provide more robust metrics and allow for statistical comparisons among sites and species, Bayesian methodology was implemented to generate a posterior distribution of estimates of these metrics. The results showed that $\delta^{13}\text{C}$ values of the three *Culter* species differed significantly ($P < 0.05$) in each region, while the significant disparity of $\delta^{15}\text{N}$ values only appeared in the upper reaches of the river ($P < 0.05$), indicating that there were spatial differences in the food sources and trophic levels among the three species. The results of multi-trophic ecological niche indicators showed that *C. mongolicus* had the highest SEA_B (Bayesian standard ellipse area) values in all river sections, and the probability of its SEA_B being greater than the SEA_B values of the other two *Culter* species ranged from 74.7% to 96.4%. Additionally, the Bayesian results of the CR, CD, and MNND indicators were also highest in the middle and upper reaches of the Yangtze River, indicating that *C. mongolicus* has a wider food source and occupies a larger trophic niche space. In most cases, the niche width of *C. mongolicus* is larger than those of *C. dabryi* and *C. alburnus*, which may be related to the fact that *C. mongolicus* has a wide mouth end position and a sparse gill rake that facilitates food passage. The results of stable isotope standard ellipse area overlap showed that there were spatial differences in the niche space overlap among three *Culter* species. Among them, the highest overlap of stable isotope ellipsoidal area (0.522) was found between *C. mongolicus* and *C. alburnus* in the midstream, which accounted for 62.4% and 76.3% of the total SEA of each species, respectively. The SEA overlap between *C. dabryi* and *C. alburnus* was lower, only about 0.1 in the upper or middle reaches and no overlap was observed in the reservoir area. Generally, the overlaps between *C. mongolicus* and *C. alburnus* or *C. dabryi* were higher than other pairwise comparisons. These results indicated that *C. mongolicus* are more liable to have feeding competition with the other two *Culter* species in the middle and upper reaches of the Yangtze River. Nevertheless, there appeared a certain niche differentiation of food resources between *C. alburnus* and *C. dabryi* due to their preference for feeding on their dominant food.

Key words: trophic niche; *Culter*; middle and upper reaches of the Yangtze River; stable isotope analysis; carnivorous fish

Corresponding author: DUAN Xinbin. E-mail: duan@yfi.ac.cn