

蓄水后向家坝库区鱼类物种、分类和功能多样性变化*

熊飞^{1,2}, 张伟¹, 翟东东^{1,2}, 刘红艳^{1,2}, 陈元元^{1,2}, 段辛斌^{3**}, 田辉伍³, 陈大庆³

(1: 江汉大学生命科学学院, 湖北省汉江流域特色生物资源保护开发与利用工程技术研究中心, 武汉 430056)

(2: 江汉大学, 持久性有毒污染物环境与健康危害湖北省重点实验室, 武汉 430056)

(3: 中国水产科学研究院长江水产研究所, 武汉 430223)

摘要: 为了解向家坝水电工程对金沙江下游鱼类多样性的影响, 基于 2016—2018 年邵女坪(库首)、绥江(库中)和桧溪(库尾)3 个江段的鱼类群落调查数据, 分析了向家坝库区鱼类物种、分类和功能多样性空间格局, 结合蓄水前(2011 年)和蓄水初期(2015 年)的资料, 探讨了蓄水后向家坝库区不同维度鱼类多样性的变化趋势。向家坝库区各江段以广适性的瓦氏黄颡鱼(*Pelteobagrus vachelli*)和静水性的鲮(*Hemiculter leucisculus*)占优势, 两者的数量百分比分别为 30.15% ± 14.82% 和 13.91% ± 11.16%。非度量多维尺度分析显示, 蓄水后向家坝库区库首邵女坪和库中绥江鱼类群落差异最小, 库首邵女坪和库尾桧溪鱼类群落差异最大; 库中绥江在蓄水前、蓄水初期和 2016—2018 年 3 个时期的鱼类群落差异均较大, 表明蓄水后绥江江段鱼类群落经历了剧烈变化。库区不同江段鱼类 Margalef 丰富度指数、Shannon-Wiener 多样性指数和 Pielou 均匀度指数均表现为: 桧溪 > 邵女坪 > 绥江, 鱼类分类多样性指数和分类差异指数均表现为: 桧溪 > 绥江 > 邵女坪。库区鱼类摄食、运动和繁殖等不同维度的功能多样性(功能丰富度、功能均匀度、功能离散度)空间格局不同, 但总体上库中绥江鱼类功能丰富度最高, 功能均匀度最低。与蓄水前相比, 绥江江段鱼类物种、分类多样性呈下降趋势, 鱼类功能丰富度和均匀度也有下降趋势。蓄水后绥江江段鱼类群落主要功能性状发生了明显变化, 如蓄水前以下位口、纺锤形体型鱼类占优势, 蓄水后以端位口、侧扁形体型鱼类占优势。不同维度多样性指数侧重于鱼类多样性的不同方面, 结合多种指数分析有利于更全面地了解鱼类群落对环境变化和外界干扰的响应。研究结果有助于深入了解水电工程建设对金沙江下游鱼类多样性的影响, 为鱼类多样性保护提供依据, 也可为长江“十年禁渔”效果评估提供本底资料。

关键词: 物种多样性; 分类多样性; 功能多样性; 大坝; 鱼类; 金沙江

Changes of species, taxonomic and functional diversity of fish assemblages in the Xiangjiaba Reservoir of the lower Jinsha River after impoundment*

Xiong Fei^{1,2}, Zhang Wei¹, Zhai Dongdong^{1,2}, Liu Hongyan^{1,2}, Chen Yuanyuan^{1,2}, Duan Xinbin^{3**}, Tian Huiwu³ & Chen Daqing³

(1: School of Life Sciences, Jiangnan University, Hubei Engineering Research Center for Protection and Utilization of Special Biological Resources in the Hanjiang River Basin, Wuhan 430056, P.R.China)

(2: Hubei Key Laboratory of Environmental and Health Effects of Persistent Toxic Substances, Jiangnan University, Wuhan 430056, P.R.China)

(3: Yangtze River Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Science, Wuhan 430223, P.R.China)

Abstract: The impacts of the construction of hydropower projects on fish are of particular concern. To understand its effects on fish diversity from the Xiangjiaba Reservoir in the lower Jinsha River, quantitative surveys were conducted for the spatial distribution of taxonomic and functional diversity of fish assemblages in Shaonvping, Suijiang and Huixi sections, located in the lower, middle and upper streams of the reservoir, respectively, during 2016–2018. Combined with the data before (2011) and at the beginning

* 2023-01-13 收稿; 2023-05-15 收修改稿。

国家自然科学基金项目(51779105, 51979123)、湖北省高等学校优秀中青年科技创新团队计划项目(T2020034)和中国水产科学研究院中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金(2023TD09)联合资助。

** 通信作者; E-mail: duan@yfi.ac.cn。

(2015) of impoundment, the change in fish diversity in different dimensions in the lower reaches of the Jinsha River due to impoundment was discussed. Eurytopic and limnophilic fish species such as *Pseudobagrus vachelli* and *Hemiculter leucisculus* dominated the Xiangjiaba Reservoir. *P. vachelli* and *H. leucisculus* accounted for $30.15\% \pm 14.82\%$ and $13.91\% \pm 11.16\%$ in abundance, respectively. Nonmetric multidimensional scaling showed that the fish community structure was more similar between Shaonvping and Suijiang sections. In contrast, fish community differed from Shaonvping and Huixi sections. In Suijiang section, fish communities in the three periods (before, during and after the impoundment) were significantly different, indicating that fish communities in Suijiang section have undergone dramatic changes after the impoundment. Higher values of Margalef index, Shannon-Wiener index and Pielou index of fish in different river sections of the reservoir area were shown as follows: Huixi>Shaonvping>Suijiang; Taxonomic diversity index and taxonomic difference index were shown as follows: Huixi> Suijiang> Shaonvping. The spatial pattern of functional diversity (functional richness, functional evenness and functional divergence) in different dimensions of fish feeding, movement and reproduction in the reservoir area was different. Generally, the highest functional richness and the lowest functional evenness were found in Suijiang Section. The species and taxonomic diversity in Suijiang section showed a decreased trend compared with that before impoundment. The functional richness and evenness also showed a decreased trend. Functional traits of different dimensions, such as feeding, movement and reproduction, had significant changes after impoundment. For example, the dominant fishes changed from the species with inferior position mouth and fusiform body shape to those with terminal position mouth and compressiform body shape. Different diversity indices focus on different aspects of fish diversity. The combination of multiple index analysis is conducive to a more comprehensive understanding of the response of fish communities to environmental changes and external disturbances. This study improved our understanding on the effects of hydropower projects on fish diversity in the lower Jinsha River, provided a scientific basis for fish conservation, and surveyed data for ecological effect assessment of Ten-Year fishing Ban.

Keywords: Species diversity; taxonomic diversity; functional diversity; dam; fish; Jinsha River

传统的生物多样性测度主要包括 Margalef 丰富度指数、Shannon-Wiener 指数和 Pielous 均匀度指数等, 尽管这些物种多样性指数应用广泛, 但在实际应用中存在一些问题: 它们对所有物种等同对待, 未考虑物种间的功能差异以及它们的分类关系^[1]。越来越多的研究者开始关注分类和功能多样性^[2-3]。分类多样性即在多样性测度中考虑种间亲缘关系, 包括分类多样性指数、分类差异指数等, 群落的物种丰富度和均匀度相同, 但其分类多样性可能不同^[4]。功能多样性即群落内种间功能特征的多样性, 包括功能丰富度、功能均匀度和功能离散度等^[5]。具有相同物种数的群落, 由于种间形态、生理、生态等性状的差异, 可能在功能多样性方面存在较大差异。苏国欢等^[6]评价了金沙江观音岩水电站大坝截流前后鱼类群落组成情况, 结合不同种类功能性状的差异, 对比分析了截流前后大坝下游鱼类群落结构和功能多样性的变化, 发现大坝截流前后鱼类群落差异较大, 工程建设对体型较大、口下位、食谱较窄的鱼类影响较大。与传统的物种多样性相比, 分类多样性和功能多样性更能反映出物种的功能复杂性, 对环境胁迫或扰动更敏感, 是颇具应用前景的多样性测度方法^[7-8]。目前国内对鱼类分类多样性的研究主要集中在海洋鱼类^[9-11], 对淡水鱼类的研究仍然较少^[12-14]; 对鱼类功能多样性的研究也在逐渐受到重视^[15-17]。

金沙江下游特有鱼类资源丰富, 是长江生物多样性保护的重点区域^[18-19]。向家坝水电站和溪洛渡水电站是金沙江下游两座颇受关注的水电工程, 分别于 2012 年 10 月和 2013 年 5 月开始蓄水运行。水电工程建设阻隔了鱼类洄游, 改变了鱼类栖息生境, 对该区域鱼类多样性产生了严重威胁^[20-21]。目前对向家坝库区鱼类的研究较少, Gao 等^[22]研究了向家坝水电站建设对洄游性鱼类种群生存能力的影响, 王俊等^[23]、李婷等^[24]分别报道了蓄水后向家坝库区绥江和松溪江段鱼类群落结构的变化, 这些研究主要关注局部江段的情况, 而且限于生态类群和物种多样性方面。扩大研究尺度, 结合不同生物多样性测度方法从空间和时间上开展对比研究, 将有利于深入探讨梯级开发对金沙江下游鱼类群落的影响^[18]。

本研究采用物种、分类和功能多样性等多种生物多样性测度方法, 探讨金沙江下游向家坝库区鱼类多样性的时空格局, 主要研究目标包括: (1) 蓄水后向家坝库区不同江段(库首、库中、库尾)鱼类物种多样性、分类多样性和功能多样性的空间分布; (2) 蓄水前后不同时期向家坝库区鱼类物种多样性、分类多样性和功能多样性的变化趋势。研究结果有助于深入了解水电工程建设对金沙江下游鱼类多样性的影响, 为鱼类多样性保护提供依据, 也可对长江“十年禁渔”效果评估提供本底资料。

1 材料与方法

1.1 数据来源

2016—2018年的鱼类数据来源于野外调查,主要用于分析向家坝库区鱼类多样性的空间格局。调查站点包括邵女坪(库首)、绥江(库中)和桧溪(库尾)3个江段,分别距向家坝大坝约11、90和123 km(图1)。蓄水前各江段都为自然流水生境,蓄水后库首邵女坪江段变为静水生境;库中绥江江段为回水变动区,平均流速约为0.2~0.5 m/s,在库区低水位运行时为流水生境,高水位运行时为静水生境;库尾桧溪江段为流水生境,平均流速大于0.5 m/s^[24]。具体调查时间为2016年7和10月,2017年4、8和11月,2018年8和10月,为便于综合比较鱼类群落的空间变化,将不同调查时段的渔获物混合在一起进行分析。鱼类调查网具包括复合刺网和地笼。复合刺网由4个不同网目的网片(长50 m,高2 m)串联拼接而成,网目2a分别为2.0、6.0、10.0和14.0 cm。地笼长18 m,高0.33 m,宽0.45 m,网目2a=0.8 cm,每次使用3个地笼。每个站点每次连续调查7天,每天作业时间为12 h(6:00 pm—6:00 am)。收网后,在新鲜状态下对鱼类进行种类鉴定、计数和称重。测量后活的鱼类个体原地放流,死亡的个体掩埋处理。鱼类种类鉴定主要参考《四川鱼类志》^[25]。

向家坝库中绥江江段2011年(2011SJ)和2015年(2015SJ)的鱼类数据来源于文献^[23],结合2016—2018年的调查数据(邵女坪2018SNP、绥江2018SJ和桧溪2018HX),分析蓄水前、后向家坝库区鱼类多样性的变化趋势。其中,2011年为蓄水前的情况,2015年为蓄水初期的情况。

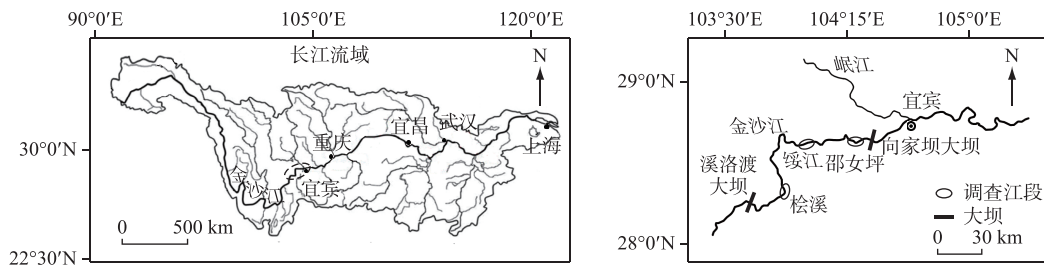


图1 向家坝库区调查江段

Fig.1 Sampling sections in the Xiangjiaba Reservoir

1.2 群落相似性分析

采用Bray-Curtis (BC)距离构建物种在样点间的距离矩阵,通过非度量多维尺度(non-metric multi-dimensional scale, NMDS)排序方法分析群落结构的时空差异,用胁迫系数(stress)衡量NMDS图的优劣, $stress < 0.2$ 表示排序结果有一定解释意义, $stress < 0.1$ 表示排序结果较好, $stress < 0.05$ 表示结果具有很好的代表性^[26-27]。

1.3 多样性测度方法

1.3.1 物种多样性 采用Margalef丰富度指数(D)、Shannon-Wiener多样性指数(H)和Pielou均匀度指数(E)分析向家坝库区鱼类群落的物种多样性^[28],计算公式为:

$$D = (S - 1) / \ln N \quad (1)$$

$$H = - \sum W_i \ln W_i \quad (2)$$

$$E = H / \ln S \quad (3)$$

式中, S 是鱼类物种数, N 是总个体数, W_i 是第*i*种鱼类的个体数占总个体数的比例。

1.3.2 分类多样性 分类多样性考虑了物种在分类学上的归属问题,物种归属于多个属的群落比物种归属于同一属的群落有更高的多样性。采用分类多样性指数(Δ , taxonomic diversity)和分类差异指数(Δ^* , taxonomic distinctness)来表征鱼类群落的分类多样性^[4]。这两个指数既考虑了物种的有无,也考虑了物种的丰度,计算公式为:

$$\Delta = \frac{\sum \sum_{i < j} W_i X_i X_j}{\sum \sum_{i < j} X_i X_j + \sum_i X_i (X_i - 1) / 2} \quad (4)$$

$$\Delta^* = \frac{\sum_{i < j} W_{ij} X_i X_j}{\sum_{i < j} X_i X_j} \quad (5)$$

式中, W_{ij} 表示物种 i 和 j 在分类系统树状图中的路径长度, X_i 和 X_j 分别表示物种 i 和 j 的丰度。采用目、科、属、种 4 个分类等级水平确定鱼类的分类地位, 不同水平分类多样性权重值为: 目间 $W_{\text{order}} = 100$, 科间 $W_{\text{family}} = 75$, 属间 $W_{\text{genus}} = 50$, 种间 $W_{\text{species}} = 25$ ^[29]。

1.3.3 功能多样性 通过查阅文献和世界鱼类数据库 Fishbase (<https://fishbase.mnhn.fr/search.php>) 收集鱼类摄食 (food acquisition)、运动 (locomotion) 和繁殖 (reproduction) 等相关的功能性状, 包括口位、体型、繁殖力等 (附表 I)^[30]。参考董纯等^[31]的研究将鱼类生态类型分为 3 种: (1) 静水性 (limnophilic, L), 繁殖、肥育等生活阶段均在静水中进行; (2) 流水性 (rheophilic, R), 栖息于流水生境中; (3) 广适性 (eurytopic, E), 流水或静水中都可以生存。若从收集到的文献中无法获得目标物种的性状信息时, 参考该物种相同或相近属内物种的性状^[32]。

利用功能丰富度 (functional richness, FRic)、功能均匀度 (functional evenness, FEve) 和功能离散度 (functional divergence, FDiv) 3 个指数来衡量鱼类群落功能多样性^[30]。功能丰富度指数表示某群落中物种占据功能空间的多少, 功能均匀度衡量功能特征在功能空间中的均匀分布情况, 而功能离散度是衡量功能特征变化的指标^[30]。功能丰富度计算公式为:

$$FRic = SFic / R_c \quad (6)$$

式中, $SFic$ 指群落中物种所占据的生态位, R_c 指特征值的绝对值。

功能均匀度计算公式为:

$$PEW_i = \frac{1}{\sum_{s=1}^{s-1} \sum_{j=2}^{s-1} \frac{\text{dist}(i,j)}{W_i + W_j}} \times \frac{\text{dist}(i,j)}{W_i + W_j} \quad (7)$$

$$FEve = \frac{\sum_{i=1}^S \min\left(PEW_i, \frac{1}{S-1}\right) - \frac{1}{S-1}}{1 - \frac{1}{S-1}} \quad (8)$$

式中, PEW_i 为分支长权重, S 为群落中的总物种数, $\text{dist}(i, j)$ 为物种和的欧式距离, l 为分支长。

功能离散度计算公式为:

$$g_k = \frac{1}{S} \times \sum_{i=1}^S x_{ik} \quad (9)$$

$$dG_i = \sqrt{\sum_{k=1}^T (x_{ik} - g_k)^2} \quad (10)$$

$$\overline{dG} = \frac{1}{S} \times \sum_{i=1}^S dG_i \quad (11)$$

$$\Delta d = \sum_{i=1}^S W_i \times (dG_i - \overline{dG}) \quad (12)$$

$$\Delta |d| = \sum_{i=1}^S W_i \times |(dG_i - \overline{dG})| \quad (13)$$

$$FDiv = \frac{\Delta d + \overline{dG}}{\Delta |d| + \overline{dG}} \quad (14)$$

式中, S 为群落中的总物种数, x_{ik} 为物种 i 性状 k 值, g_k 为性状 k 的重心, T 为性状数, $\Delta |d|$ 为物种 i 与重心的平均距离, Δd 为以相对丰度为权重的离散度, W_i 为物种 i 的相对丰度。此外, 计算群落特征加权平均数指数 (community-weighted mean, CWM) 作为功能多样性的补充^[33], 计算公式为:

$$CWM = \sum_{i=2}^S W_i \times \text{trait}_i \quad (15)$$

式中, $traits_i$ 为物种 i 的性状值, S 为群落中物种数。基于各群落物种的相对丰度和功能性状值分别计算摄食、运动和繁殖功能的 CWM 值。

1.4 数据分析

使用 EXCEL 进行数据整理及物种多样性指数分析, 使用 PRIMER 5.0 软件计算分类多样性指数。NMDS 排序、功能多样性指数和多样性指数间的相关性分别借助 R 4.1.0 软件中的“vegan”、“FD”和“Hmisc”软件包进行分析。

2 结果

2.1 鱼类群落组成

2016—2018 年在向家坝库区 3 个江段共采集鱼类 59 种 5016 尾, 隶属于 6 目 16 科 48 属。在邵女坪、绥江和桧溪江段分别采集到鱼类 39、40 和 39 种。从目级分类水平来看, 鲤形目鱼类最多, 有 36 种, 占总种数的 61.0%; 其次是鲇形目, 有 13 种, 占总种数的 22.%; 鲈形目有 7 种, 占总种数的 11.8%, 鲟形目、鲑形目和鲶形目各 1 种, 分别占总种数的 1.6% (附表 II)。其中, 长江上游特有鱼类有 5 种, 外来鱼类有 12 种。邵女坪江段以鳊 (*Hemiculter leucisculus*)、高体鳊 (*Rhodeus ocellatus*) 和中华倒刺鲃 (*Spinibarbus sinensis*) 为主, 数量百分比分别为 27.95%、16.22% 和 12.53%; 绥江江段以鳊和瓦氏黄颡鱼 (*Pelteobagrus vachelli*) 为主, 数量百分比分别为 45.94% 和 12.45%; 桧溪江段以瓦氏黄颡鱼和鳊为主, 数量百分比分别为 25.73% 和 16.55% (表 1)。总体上, 向家坝库区鱼类以广适性的瓦氏黄颡鱼和静水性的鳊等占优势, 两者的数量百分比分别为

表 1 蓄水前后向家坝库区鱼类群落数量百分比组成 (%)

Tab.1 Composition of fish assemblages in the Xiangjiaba Reservoir before and after impoundment

种类	江段				
	2018SNP	2018SJ	2018HX	2015SJ	2011SJ
鳊 <i>Hemiculter leucisculus</i>	27.95	45.95	16.55	0.54	1.57
高体鳊 <i>Rhodeus ocellatus</i>	16.22	0.65	0	0	0
中华倒刺鲃 <i>Spinibarbus sinensis</i>	12.53	0.10	0	0.16	1.14
马口鱼 <i>Opsariichthys bidens</i>	6.81	3.16	0.70	0.08	0.21
宽鳍鱮 <i>Zacco platypus</i>	5.94	3.70	3.76	1.94	0.44
子陵吻鰕虎鱼 <i>Rhinogobius giurinus</i>	4.27	3.40	3.76	1.40	0.28
钝吻棒花鱼 <i>Abbottina obtusirostris</i>	3.84	4.32	2.92	0	0.74
瓦氏黄颡鱼 <i>Pelteobagrus vachelli</i>	3.55	12.45	25.73	0.15	29.47
鲫 <i>Carassius auratus</i>	2.32	0.65	1.30	2.33	2.20
蛇鮈 <i>Saugobio dabryi</i>	2.17	3.36	7.23	5.28	9.01
麦穗鱼 <i>Pseudorasbora parva</i>	1.74	2.02	0.56	1.71	0.21
翘嘴鲌 <i>Culter alburnus</i>	1.52	2.67	0	0	2.06
鲢 <i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	1.23	4.12	0.56	0.93	0.26
草鱼 <i>Ctenopharyngodon idella</i>	1.09	0.41	4.45	23.08	0.37
鳊 <i>Aristichthys nobilis</i>	0.87	2.13	0.14	7.53	0.18
鲇 <i>Silurus asotus</i>	0.81	0.22	0.49	3.18	0.32
镜鲤 <i>Cyprinus carpio var. specularis</i>	0.36	0.38	6.54	0	0
鲤 <i>Cyprinus carpio</i>	0.29	2.43	7.65	1.40	0.46
光泽黄颡鱼 <i>Pelteobagrus nitidus</i>	0.29	1.17	1.95	0.16	10.67
粗唇鲃 <i>Leiocassis crassilabris</i>	0.14	1.51	2.64	6.75	0
圆口铜鱼 <i>Coreius guichenoti</i>	0	0	0.56	15.99	24.3
棒花鱼 <i>Abbottina rivularis</i>	0	0	0	14.29	0.60
太湖新银鱼 <i>Neosalanx taihuensis</i>	0	0	0.14	7.93	0
中华沙鳅 <i>Botia superciliaris</i>	0	0.03	3.20	0	1.53
其他 others	6.06	5.17	9.17	5.17	13.98

30.15%±14.82%和 13.91%±11.16%。圆口铜鱼(*Coreius guichenoti*)、中华沙鳅(*Botia superciliaris*)等流水性鱼类在库尾桧溪江段有分布,但在库首邵女坪和库中绥江未采集到。

蓄水前、蓄水初期和 2016—2018 年分别在绥江江段采集到鱼类 54、35 和 40 种。蓄水前以瓦氏黄颡鱼、圆口铜鱼和光泽黄颡鱼(*P. nitidus*)占优势,数量百分比分别为 29.47%、24.30%和 10.67%。蓄水初期以草鱼(*Ctenopharyngodon idella*)、圆口铜鱼和棒花鱼(*Abbottina rivularis*)占优势,数量百分比分别为 23.08%、15.99%和 14.29%。2016—2018 年以鳊和瓦氏黄颡鱼占优势,数量百分比分别为 45.95%和 12.45%(表 1)。向家坝蓄水后,金沙江下游向家坝库区最显著的变化是圆口铜鱼等流水性鱼类下降,在库首和库中消失,只在库尾流水江段还有分布,而鳊等静水性鱼类在蓄水后期变为优势种。

从图 2 可以看出,空间上,蓄水后向家坝库区库首邵女坪和库中绥江鱼类群落差异最小,库首邵女坪和库尾桧溪鱼类群落差异最大。时间上,库中绥江在蓄水前、蓄水初期和 2016—2018 年 3 个时期的鱼类群落差异均较大,表明蓄水后绥江江段鱼类群落经历了剧烈变化。蓄水后库尾桧溪与蓄水前绥江鱼类群落之间的相似性相对较高。

2.2 物种多样性

2016—2018 年向家坝库区鱼类群落 Margalef 丰富度指数的变化范围为 4.89~5.78,平均值为 5.31±0.45;Shannon-Wiener 多样性指数的变化范围为 2.20~2.64,平均值为 2.45±0.23;Pielou 均匀度指数的变化范围为 0.60~0.73,平均值为 0.67±0.06。空间上,鱼类物种多样性指数均表现为:2018HX>2018SNP>2018SJ,表明库尾桧溪江段鱼类物种多样性最高,库中绥江江段最低(图 3)。

蓄水前后对比表明,库中绥江鱼类 Margalef 丰富度指数蓄水前最高(6.13),蓄水初期下降明显(2.72),后期为 4.89。Shannon-Wiener 多样性指数蓄水初期变化不大,后期下降。Pielou 均匀度指数蓄水初期上升,后期恢复到蓄水前水平。总体上,蓄水后绥江江段鱼类物种多样性表现为下降趋势。

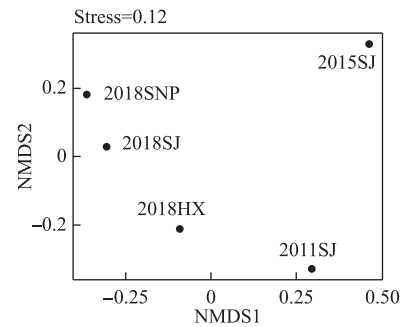


图 2 蓄水前后向家坝库区鱼类群落 NMDs 图

Fig.2 Non-metric multi-dimensional scale ranking of fish assemblages in the Xiangjiaba Reservoir before and after impoundment

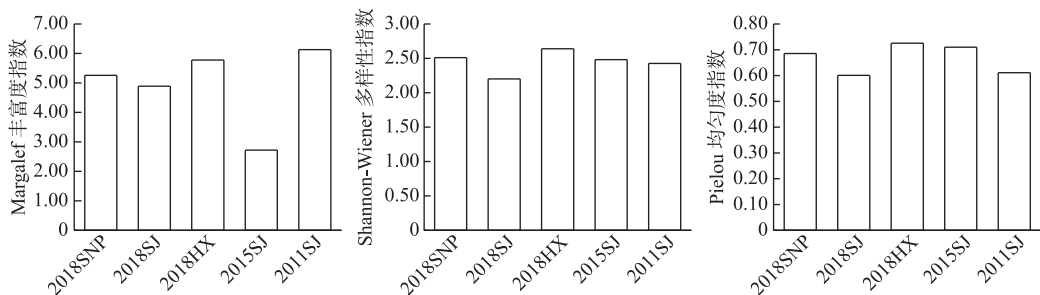


图 3 蓄水前后向家坝库区鱼类群落物种多样性变化

Fig.3 Changes of species diversity of fish assemblages in the Xiangjiaba Reservoir before and after impoundment

2.3 分类多样性

2016—2018 年向家坝库区鱼类群落分类多样性指数的变化范围为 53.39~70.77,平均值为 59.56±9.72,分类差异指数的变化范围为 61.70~80.15,平均值为 71.13±9.23。库尾桧溪江段的目、科、属数量均略高于库首邵女坪和库中绥江江段(表 2),其鱼类分类多样性指数、分类差异指数均最高,分别为 70.77 和 80.15(图 4)。空间上,鱼类分类多样性指数、分类差异指数的变化趋势一致:2018HX>2018SJ>2018SNP,表明库尾桧溪江段鱼

表2 蓄水前后向家坝库区鱼类的分类组成

Tab.2 Fish taxonomic composition in the Xiangjiaba Reservoir before and after impoundment

分类阶元	2018SNP	2018SJ	2018HX	2015SJ	2011SJ
目	4	4	5	4	5
科	11	10	12	6	10
属	32	32	33	26	43
种	39	40	38	33	54

鱼类摄食功能丰富度变化范围为 0.010~0.011, 平均值为 0.011 ± 0.000 ; 摄食功能均匀度变化范围为 0.46~0.56, 平均值为 0.50 ± 0.05 ; 摄食功能离散度变化范围为 0.81~0.90, 平均值为 0.85 ± 0.05 (图5)。空间上, 3个江段中邵女坪鱼类摄食功能丰富度最低, 但摄食功能均匀度最高, 各江段鱼类摄食功能离散度相差不大。在摄食功能性状方面, 3个江段均为头长/吻长、头长/体长、头长/眼间距高的鱼类和杂食性鱼类占优势; 邵女坪和绥江均以端位口的鱼类占优势, 桧溪以下位口的鱼类占优势; 邵女坪和桧溪的优势种均为生活在水下层的鱼类, 绥江江段的优势种为生活在水上层的鱼类; 从库首邵女坪到库尾桧溪江段, 优势种的营养级和头长/眼径表现为逐渐增加的趋势。

类分类多样性最高, 库首邵女坪江段最低。

蓄水前后对比表明, 库中绥江江段鱼类的不同分类阶元数量均表现为蓄水初期下降、后期上升的趋势。蓄水后绥江江段分类多样性表现为下降趋势, 分类多样性指数由蓄水前的 66.16 下降为蓄水初期的 62.29, 2016—2018 年下降为 54.53; 分类差异指数由蓄水前的 79.63 下降为蓄水初期的 70.92。

2.4 功能多样性

2.4.1 摄食功能多样性

2016—2018 年向家坝库区

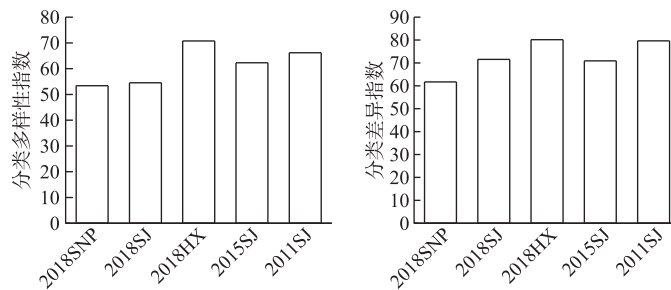


图4 蓄水前后向家坝库区鱼类分类多样性变化

Fig.4 Changes of taxonomic diversity of fish assemblages in the Xiangjiaba Reservoir before and after impoundment

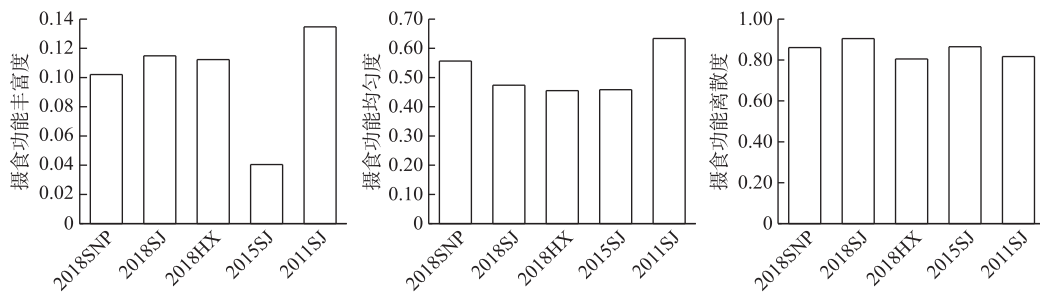


图5 蓄水前后向家坝库区鱼类摄食功能多样性变化

Fig.5 Changes of food acquisition functional diversity of fish assemblages in the Xiangjiaba Reservoir before and after impoundment

与蓄水前相比, 蓄水后绥江江段鱼类摄食功能的丰富度和均匀度均下降, 分别由 0.013 和 0.63 下降到 0.011 和 0.47, 摄食功能离散度变化不大。在摄食功能性状方面主要表现为: 优势种的营养级和头长/眼径呈下降趋势, 分别由 3.39 和 6.80 下降到 2.98 和 4.32; 口位类型由蓄水前的下位口占优势变为蓄水后的端位

口占优势,生活水层由下层占优势变为上层占优势(附图 I)。

2.4.2 运动功能多样性 2016—2018 年向家坝库区鱼类运动功能丰富度的变化范围为 0.007~0.012,平均值为 0.009 ± 0.002 ;运动功能均匀度的变化范围为 0.35~0.49,平均值为 0.43 ± 0.07 ;运动功能离散度的变化范围为 0.87~0.94,平均值为 0.91 ± 0.04 (图 6)。空间上,3 个江段中绥江江段鱼类运动功能丰富度最高,而运动均匀度最低。在运动功能性状方面,3 个江段均以体长/体高比值低和侧扁形鱼类占优势;邵女坪和桧溪均为广适性鱼类占优势,绥江江段以静水性鱼类占优势;优势种的最大体长、体长/尾柄长、体长/尾柄高从库首邵女坪到库尾桧溪呈增加趋势。

与蓄水前相比,蓄水后绥江江段鱼类运动功能丰富度和均匀度下降,分别由 0.16 和 0.61 下降到 0.12 和 0.35,运动功能离散度变化不大。在运动功能性状方面主要表现为:优势种的最大体长下降明显,由 32.32 cm 下降到 24.37 cm;鱼类体型由蓄水前纺锤形占优势变为蓄水初期的圆筒形占优势,2016—2018 年以侧扁形占优势;鱼类生态类型由广适性占优势转变为静水性占优势(附图 II)。

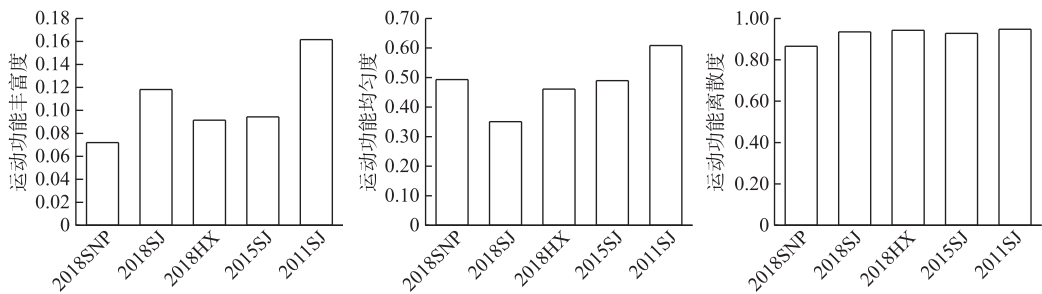


图 6 蓄水前后向家坝库区鱼类运动功能多样性变化

Fig.6 Changes of locomotion functional diversity of fish assemblages in the Xiangjiaba Reservoir before and after impoundment

2.4.3 繁殖功能多样性 2016—2018 年向家坝库区鱼类群落繁殖功能丰富度的变化范围为 0.124~0.239,平均值为 0.170 ± 0.060 ;繁殖功能均匀度的变化范围为 0.36~0.54,平均值为 0.46 ± 0.09 ;繁殖功能离散度的变化范围为 0.76~0.77,平均值为 0.76 ± 0.003 (图 7)。空间上,3 个江段中绥江鱼类繁殖功能丰富度最高,而繁殖均匀度最低。在繁殖功能性状方面,3 个江段优势种都为初次性成熟年龄都较小、产粘性卵和夏季产卵的鱼类;绥江江段的平均相对繁殖力显著高于其他江段;优势种的初次性成熟体长和平均绝对繁殖力从库首邵女坪到库尾桧溪江段呈增加趋势。

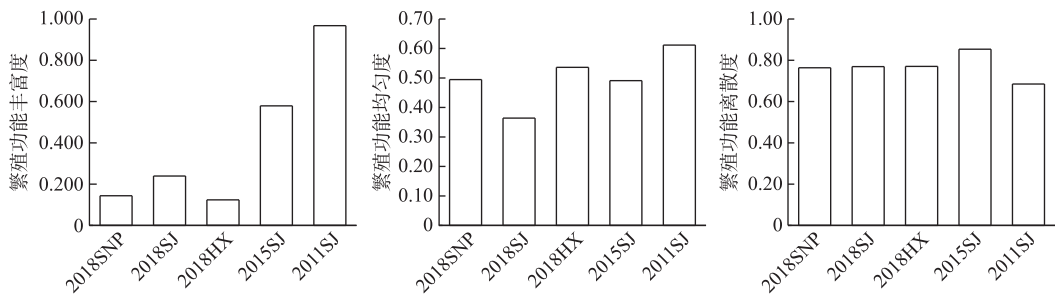


图 7 蓄水前后向家坝库区鱼类繁殖功能多样性变化

Fig.7 Changes of reproduction functional diversity of fish assemblages in the Xiangjiaba Reservoir before and after impoundment

与蓄水前相比,蓄水后绥江江段鱼类繁殖功能丰富度和均匀度呈明显下降趋势,分别由 0.97 和 0.61 下降到 0.24 和 0.36;繁殖功能离散度呈升高趋势,由 0.69 上升到 0.77。在繁殖功能性状方面主要表现为:初次

性成熟体长和初次性成熟年龄下降,分别由 19.35 cm 和 2.31 龄下降到 14.36 cm 和 1.41 龄;平均相对繁殖力和平均绝对繁殖力升高,分别由 393 粒/g 和 23525 粒上升到 5722 粒/g 和 49250 粒(附图 III)。

2.4.4 总功能多样性 2016—2018 年向家坝库区鱼类群落总功能丰富度的变化范围为 0.004~0.005,平均值为 0.004 ± 0.000 ;总功能均匀度的变化范围为 0.43~0.50,平均值为 0.47 ± 0.04 ;总功能离散度的变化范围为 0.86~0.93,平均值为 0.91 ± 0.04 (图 8)。空间上,3 个江段中绥江总功能丰富度最高,但总功能均匀度最低。

与蓄水前相比,蓄水后绥江江段鱼类总功能丰富度和均匀度呈下降趋势,分别由 0.006 和 0.48 下降到 0.005 和 0.43,总功能离散度变化不大。

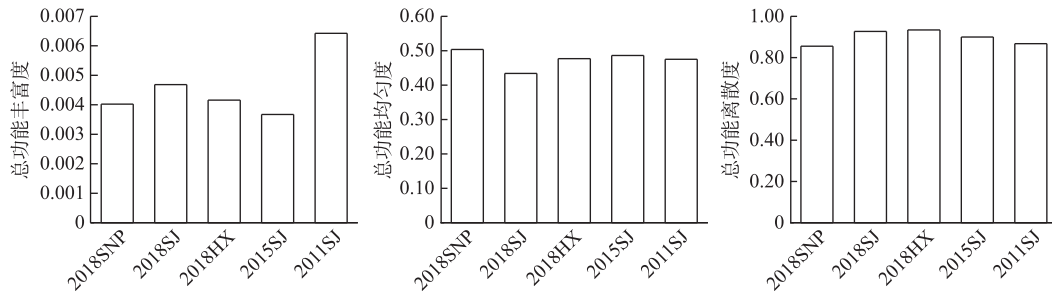


图 8 蓄水前后向家坝库区鱼类总功能多样性的变化

Fig.8 Changes of total functional diversity of fish assemblages in the Xiangjiaba Reservoir before and after impoundment

2.5 多样性指数间的相关分析

Pearson 相关分析显示,向家坝库区不同江段鱼类 Margalef 丰富度指数与摄食功能离散度呈显著负相关 ($n=3, r=0.97, P<0.05$),繁殖功能均匀度与 Shannon-Wiener 多样性指数、Pielou 均匀度呈显著正相关 ($n=3, r=-0.97, P<0.05; n=3, r=-0.97, P<0.05$),其他物种、分类、功能多样性指数之间相关关系不显著 ($P<0.05$)。蓄水前后绥江江段鱼类 Shannon-Wiener 多样性指数与总功能均匀度呈极显著正相关 ($n=3, r=0.99, P<0.01$),分类差异指数与摄食功能均匀度呈极显著正相关 ($n=3, r=0.98, P<0.01$),与运动功能离散度呈显著正相关 ($n=3, r=0.92, P<0.05$)。总体上,向家坝库区鱼类物种、分类和功能多样性各指数之间相关关系大多不显著。

3 讨论

3.1 鱼类多样性空间格局

金沙江下游向家坝电站建成后,原来的峡谷河流生境变成了由湖相段、过渡段和河相段组成的复合生境^[24,34],库首邵女坪和库中绥江江段趋于静水环境,而库尾桧溪江段为流水环境^[35]。流水生境的丧失,将导致流水性鱼类种群数量下降甚至消失^[36]。库区江段蓄水后生境发生剧烈转变,鲮等静水性鱼类由于适宜生境的扩大导致数量增加。一般认为,栖息地环境改变会导致不适应的物种消失,降低鱼类物种丰富度^[37-38]。向家坝库首邵女坪、库中绥江和库尾桧溪江段的鱼类物种数相差不大,这主要是因为蓄水多年后库区群落趋于稳定,库区江段流水性物种虽然减少,但是静水性和广适性物种增加^[39-40]。本研究表明,在空间分布上库尾桧溪江段的物种多样性最高,这与李婷等的研究结果一致^[24]。蓄水后,库尾江段由于仍具有一定范围的流水生境,具有较高的生境异质性,能够支撑更高的生物多样性^[35,41-42]。调查期间,流水性的圆口铜鱼和中华沙鳅等在库首和库中江段均已消失,但在库尾桧溪江段仍然有一定数量。此外,本研究结果也显示,库尾桧溪江段的鱼类分类多样性也高于库中和库首江段。卜倩婷等^[43]研究表明,蓄水导致栖息地异质性降低,物种组成同质化,库首江段的鱼类分类多样性降低明显。

本研究发现库中绥江江段的鱼类摄食、运动和繁殖相关功能丰富度较高,这可能与绥江江段生境复杂,物种较为多样有关。绥江为向家坝库区的过渡段,在库区不同水位运行时可能存在缓流水和静水两种生境^[24]。复杂的生境导致拥有不同性状的鱼类共存,而功能丰富度只依赖于物种本身的功能性状,并不权衡

物种多度^[44-45]。因此,绥江江段的物种功能性状的范围更广,功能丰富度更高。与功能丰富度不同,绥江江段的鱼类摄食、运动和繁殖相关功能均匀度较低,这可能是因为功能均匀度衡量物种性状在功能空间分布的均匀程度,依赖于功能性状值和物种的相对多度^[45]。绥江江段优势种鳊和瓦氏黄颡鱼的数量百分比分别高达 45.94% 和 12.45%,其他鱼类数量占比都少于 5%,相对丰度差距过大会导致物种在功能空间上分布不均匀。向家坝库区各江段鱼类的功能离散度相差不大且值比较高,说明蓄水后库区鱼类群落趋于稳定状态,物种间竞争较弱,生态位分化程度较高,不同的物种都可以以不同的方式利用群落中的资源^[46],这也从侧面说明群落中只有少部分的资源被有效利用而整体上的资源利用不充分,功能均匀度较低。

3.2 蓄水后鱼类多样性变化趋势

蓄水后向家坝库区物种多样性表现为下降趋势,这与蓄水后库区江段的水文环境变化有关。蓄水后流水性鱼类和产漂流性卵的鱼类由于适宜环境的改变会逐渐消失或者向流水江段迁移,导致物种多样性下降^[47]。肖琼等^[40]研究了乌江沿河至白马江段在银盘水电站蓄水前和蓄水后鱼类组成及物种多样性的变化,发现蓄水后调查江段的物种多样性明显下降,物种数由 100 种下降到了 62 种, Margalef 丰富度指数和 Shannon-Wiener 指数也分别下降了 43.35% 和 60.80%。水电站的建设造成了生境改变和破碎化,不仅导致原有的流水生境大规模减少,还淹没了部分鱼类的产卵场,导致物种多样性发生变化^[40]。本研究显示,蓄水后向家坝库区江段鱼类群落的分类多样性也表现出下降趋势。当生物群落受到人为干扰时,群落中物种间的进化关系会发生改变^[4]。Clarke 等认为^[48],当环境受到干扰时,生物群落中包含物种数较少的属、科等高级分类单元通常会最先消失,而那些包含物种丰富的属、科的种类则能够保留,致使群落的分类均匀性降低,分类多样性下降。

蓄水前绥江江段鱼类摄食、运动和繁殖功能多样性都是较高的,这可能和蓄水前该江段物种资源丰富,群落稳定有关。功能多样性是指特定生态系统中物种功能特征的数值和范围,强调的是群落中物种功能的差异^[5,44],而群落中没有任何两个物种具有完全相同的功能特征,所以物种数量越多,群落间的功能差异也就越大。同时,由于功能性状受生态环境影响明显,生境的改变也会影响功能多样性。蓄水前向家坝江段为自然流水生境,群落中以适应流水的鱼类为主,如圆口铜鱼等体型为纺锤形的鱼类,具有较强的游泳能力。蓄水后随着流速减缓,鳊等游泳能力相对较弱的侧扁形鱼类逐渐成为库区优势种^[49]。库区蓄水后,改变了原有生境特征,导致鱼类物种组成发生改变,使鱼类功能多样性降低。Oliveira 等^[50]研究了巴西 Paraná 河鱼类群落在上游大坝截流前和截流后功能多样性的长期变化,发现大坝截流后下游河段流量改变,对群落中物种组成产生负面影响,导致鱼类群落功能简化,功能多样性降低。Zhang 等^[51]研究三峡大坝蓄水前、蓄水期间和蓄水后大坝下游鱼类群落物种多样性和功能多样性的变化时发现,蓄水后群落在不稳定的状态下有利于外来物种入侵,导致群落结构发生变化,使功能多样性降低。

3.3 物种、分类和功能多样性之间的关系

研究表明,物种和分类多样性之间的关系会受环境的影响而呈现出不同的结果^[52]。Heino 等^[53]研究了芬兰不同河流和湖泊中鱼类物种和分类多样性的关系,发现不同生境中两者的关系差异很大,有显著正相关、显著负相关和不相关等,在不同环境中影响两者关系的因子不同。同样,物种和功能多样性的关系在不同的群落和环境中也可能存在不同的结果,有线性相关、非线性相关和不相关等^[54-56]。Mayfield 等^[57]认为,当群落中功能特征的范围随着物种的增加而增加时,物种丰富度和功能多样性为正相关;但由于物种多样性和功能多样性对环境梯度的响应程度不同,他们之间的关系也会发生改变^[58]。Cadotte 等^[59]回顾了影响物种多样性和功能多样性关系的非生物因子,如营养盐、温度和扰动等,发现在不同因素影响下物种和功能多样性的关系可以为线性相关和不相关。此外,功能冗余也是影响功能多样性变化的重要因素,在功能冗余高的群落中,即使物种多样性降低,功能多样性也不会显著降低。本研究中物种、分类和功能多样性的定量相关分析显示,三者的相关性不强,可能与样本量偏少有关,也可能与不同维度多样性的侧重点不同有关,物种多样性强调群落内部的物种数及其相对数量等信息,分类多样性侧重于物种间的分类关系及其权重,功能多样性则是强调功能性状及生态系统的功能^[60]。

本研究表明蓄水导致向家坝库区鱼类组成发生明显改变,鱼类物种、分类和功能多样性都表现出下降的趋势。因此,在长江“十年禁渔”的背景下,应加强金沙江下游鱼类多样性保护和生态修复。一方面,加强

对向家坝库尾流水江段的生境保护和修复,为流水性鱼类提供适宜的生境条件;另一方面,建议开展梯级电站的联合生态调度,维持鱼类生存和繁殖所需的生态流量。物种、分类和功能多样性分别反映了生物多样性的不同方面,在今后的鱼类群落研究上,结合多种指数分析有利于更全面地了解鱼类群落对环境变化和人类干扰的生态响应。

4 附录

附表 I、II 和附图 I ~ III 见电子版 (DOI: 10.18307/2024.0132)。

5 参考文献

- [1] Magurran AE. Measuring biological diversity. *Current Biology*, 2021, **31**(19): 1174-1177. DOI: 10.1016/j.cub.2021.07.049.
- [2] García-Girón J, Fernández-Aláez M, Fernández-Aláez C. Redundant or complementary? Evaluation of different metrics as surrogates of macrophyte biodiversity patterns in Mediterranean ponds. *Ecological Indicators*, 2019, **101**: 614-622. DOI: 10.1016/j.ecolind.2019.01.062.
- [3] Koperski P. Hydrological instability of ponds reduces functional diversity of freshwater molluscs in protected wetlands. *Wetlands*, 2022, **42**(5): 1-12. DOI: 1007/s13157-022-01552-8.
- [4] Warwick RM, Clarke KR. New 'biodiversity' measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress. *Marine Ecology Progress Series*, 1995, **129**: 301-305. DOI: 10.3354/meps129301.
- [5] Tilman D. Functional diversity. *Encyclopedia of Biodiversity*. Amsterdam: Elsevier, 2001: 109-120. DOI: 10.1016/b0-12-226865-2/00132-2.
- [6] Su GH, Sha YC, Xiong Y *et al.* Changes of functional diversity in fish community before and after a dam closure in the Guanyinyan Hydro-power Station. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 2015, **24**(6): 965-970. [苏国欢, 沙永翠, 熊鹰等. 大坝截流前后金沙江观音岩水电站鱼类群落功能多样性的变化. 长江流域资源与环境, 2015, **24**(6): 965-970.]
- [7] Flynn DFB, Mirotnick N, Jain M *et al.* Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity-ecosystem-function relationships. *Ecology*, 2011, **92**(8): 1573-1581. DOI: 10.1890/10-1245.1.
- [8] Zhang QT, Hu GK, Yang RR. Application of taxonomic diversity indices in assessing ecological environment: A review. *Environmental Monitoring in China*, 2016, **32**(3): 92-98. [张青田, 胡桂坤, 杨若然. 分类学多样性指数评价生态环境的研究进展. 中国环境监测, 2016, **32**(3): 92-98.]
- [9] Wang J, Zhang CL, Xue Y *et al.* Taxonomic diversity of fish community in the Yellow River estuary. *Acta Oceanologica Sinica*, 2018, **40**(4): 86-95. [王娇, 张崇良, 薛莹等. 黄河口鱼类群落分类学多样性的研究. 海洋学报, 2018, **40**(4): 86-95.]
- [10] Mai GM, Chen ZJ, Wang XF *et al.* Spatial pattern of fish taxonomic diversity along coastal waters in northern South China Sea. *South China Fisheries Science*, 2022, **18**(3): 38-47. DOI: 10.12131/20210117. [麦广铭, 陈志勤, 王学锋等. 南海北部沿岸鱼类分类学多样性的空间格局. 南方水产科学, 2022, **18**(3): 38-47.]
- [11] Feng J, Li Y, Lin LS *et al.* Preliminary study on taxonomic diversity of fish species based on the fishing surveys in Southwestern Sea area of Nansha Islands. *Periodical of Ocean University of China*, 2020, **50**(5): 76-84. [冯佶, 李渊, 林龙山等. 基于南沙群岛西南部海域探捕调查的鱼类分类多样性初步研究. 中国海洋大学学报: 自然科学版, 2020, **50**(5): 76-84.]
- [12] Li XQ, Sun HY, He DK *et al.* Freshwater fish diversity in the upper and middle reaches of the Lancang-Mekong River. *Biodiversity Science*, 2019, **27**(10): 1090-1100. DOI: 10.17520/biods.2019195. [李雪晴, 孙赫英, 何德奎等. 澜沧江-湄公河中上游淡水鱼类多样性. 生物多样性, 2019, **27**(10): 1090-1100.]
- [13] Shang KY, Jiang M, Lin PC *et al.* River-lake disconnection on fish taxonomic distinctness in lakes from middle and lower reaches of the Yangtze River. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2023, **47**(1): 133-146. DOI: 10.7541/2022.2021.0300. [尚坤钰, 姜明, 林鹏程等. 江湖阻隔对长江中下游湖泊鱼类群落分类多样性的影响. 水生生物学报, 2023, **47**(1): 133-146.]
- [14] Xia ZJ, Liu F, Yu FD *et al.* Species, functional and taxonomic diversity of fish in the Chishui River Basin. *Journal of Hydroecology*, 2022, **43**(5): 89-98. DOI: 10.15928/j.1674-3075.202103190080. [夏治俊, 刘飞, 余梵冬等. 赤水河流域鱼类物种、功能和分类多样性研究. 水生态学杂志, 2022, **43**(5): 89-98.]
- [15] Zheng P, Jiang XM, Cao L *et al.* Long-term changes in the functional trait composition and diversity of fish assemblages in eastern plain lakes under the regime of river-lake connectivity loss. *J Lake Sci*, 2022, **34**(1): 151-161. DOI: 10.18307/2022.0114. [郑鹏, 蒋小明, 曹亮等. 江湖阻隔背景下东部平原湖泊鱼类功能特征及多样性变化. 湖泊科学, 2022, **34**(1): 151-161.]
- [16] He JY, Zhang D, Chu L *et al.* Anthropogenic disturbances affect the functional diversity of stream fishes and its longitudinal patterns in China. *Biodiversity Science*, 2021, **29**(7): 927-937. DOI: 10.17520/biods.2020434. [贺佳云, 张东, 储玲等. 人为干扰对溪流鱼类功能多样性及其纵向梯度格局的影响. 生物多样性, 2021, **29**(7): 927-937.]
- [17] Zhang Q, Zeng Y, Xiao J *et al.* Functional diversity of fish community in Peng'an section of the middle reach of Jialing River. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2022, **46**(5): 630-642. DOI: 10.7541/2022.2020.258. [张倩, 曾燊, 肖瑾等. 嘉陵江中游蓬安段鱼类群落功能多样性研究. 2022, **46**(5): 630-642.]

- [18] Wu J, Wu MS. An investigation of fish resources about the Jinshangjiang from Shigu to Yibin. *Journal of the Southwest Teachers College*, 1985, (1): 82-89. [吴江, 吴明森. 关于金沙江石鼓到宜宾段鱼类资源的概况及其利用问题. 西南师范大学学报: 自然科学版, 1985, (1): 82-89.]
- [19] Chen DQ, Xiong F, Wang K. Status of research on Yangtze fish biology and fisheries. *Environmental Biology of Fishes*, 2009, **85**(4): 337-357. DOI: 10.1007/s10641-009-9517-0.
- [20] Liu H, Guo CB, Qu XA *et al.* Fish diversity, endemism, threats, and conservation in the Jinsha River Basin (Upper Yangtze River), China. *North American Journal of Fisheries Management*, 2021, **41**(4): 967-984. DOI: 10.1002/nafm.10441.
- [21] Cao WX. Water ecological restoration in the cascade development of hydropower in the upper reaches of the Yangtze River. *Technology and Economy of Changjiang*, 2017, **1**(1): 25-30. [曹文宣. 长江上游水电梯级开发的水域生态保护问题. 长江技术经济, 2017, **1**(1): 25-30.]
- [22] Gao X, Fujiwara M, Zhang W *et al.* The impact of dams on the population viability of a migratory fish in the Yangtze River, China. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 2022, **32**(9): 1509-1519. DOI: 10.1002/aqc.3875.
- [23] Wang J, Su W, Yang SR *et al.* Variation characteristics of fish biodiversity in Suijiang section before and after impoundment of first phase of Jinsha River hydropower project. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 2017, **26**(3): 394-401. DOI: 10.11870/cjlyzy-hj201703009. [王俊, 苏巍, 杨少荣等. 金沙江一期工程蓄水前后绥江段鱼类群落多样性特征. 长江流域资源与环境, 2017, **26**(3): 394-401.]
- [24] Li T, Tang L, Wang L *et al.* Distribution characteristics and ecological types changes in fish communities under hydropower development from Xiluodu to Xiangjiaba reach. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, **40**(4): 1-13. DOI: 10.5846/stxb201901030025. [李婷, 唐磊, 王丽等. 水电开发对鱼类种群分布及生态类型变化的影响——以溪洛渡至向家坝河段为例. 生态学报, 2020, **40**(4): 1-13.]
- [25] 丁瑞华. 四川鱼类志. 成都: 四川科学技术出版社, 1994.
- [26] Ma ZY, Liu H, Wang HQ *et al.* Multivariate analysis of community structure on macrobenthos. *China Environmental Science*, 1997, **17**(4): 297-300. DOI: 10.1007/BF02951625. [马藏允, 刘海, 王惠卿等. 底栖生物群落结构变化多元变量统计分析. 中国环境科学, 1997, **17**(4): 297-300.]
- [27] Brazner JC, Beals EW. Patterns in fish assemblages from coastal wetland and beach habitats in Green Bay, Lake Michigan: A multivariate analysis of abiotic and biotic forcing factors. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1997, **54**(8): 1743-1761. DOI: 10.1139/f97-079.
- [28] Ludwig JA, Reynolds JF, Quartet L *et al.* Statistical ecology: A primer in methods and computing. *Journal of Applied Ecology*, 1988, **26**(3): 86-95. DOI: 10.2307/2403729.
- [29] Zeng Y. Taxonomic diversity of fishes in the main section of the Jialing River. *Journal of China West Normal University: Natural Sciences*, 2012, **33**(3): 246-250, 260. [曾燭. 嘉陵江干流鱼类物种分类多样性研究. 西华师范大学学报: 自然科学版, 2012, **33**(3): 246-250, 260.]
- [30] Villéger S, Brosse S, Mouchet M *et al.* Functional ecology of fish: Current approaches and future challenges. *Aquatic Sciences*, 2017, **79**(4): 783-801. DOI: 10.1007/s00027-017-0546-z.
- [31] Dong C, Yang Z, Gong Y *et al.* Fish resource status and biodiversity conservation in the main channel of Three Gorges Reservoir. *Journal of Hydroecology*, 2019, **40**(1): 15-21. DOI: 10.15928/j.1674-3075.2019.01.003. [董纯, 杨志, 龚云等. 三峡库区干流鱼类资源现状与物种多样性保护. 水生态学杂志, 2019, **40**(1): 15-21.]
- [32] 褚新洛, 郑葆珊, 戴定远. 中国动物志·硬骨鱼纲. 北京: 科学出版社, 1999.
- [33] Sander B. Post-fire structure and decomposition dynamics of coarse woody material in the western Canadian continental boreal forest [Dissertation]. Edmonton: University of Alberta, 2003.
- [34] Xu XZ, Yan FL, Ruan Y *et al.* Analysis of impact on fish resources by Wudongde Hydropower Station construction in Jinsha River. *Yangtze River*, 2016, **47**(24): 17-20. [许秀贞, 闫峰陵, 阮娅等. 浅析乌东德水电站建设对鱼类资源的影响. 人民长江, 2016, **47**(24): 17-20.]
- [35] Yang Z, Tang HY, Zhu D *et al.* Spatiotemporal patterns of fish community structures in the Three Gorges Reservoir and its upstream during the 175-m-deep impoundment. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, **35**(15): 5064-5075. DOI: 10.5846/stxb201309302395. [杨志, 唐会元, 朱迪等. 三峡水库 175 m 试验性蓄水期库区及其上游江段鱼类群落结构时空分布格局. 生态学报, 2015, **35**(15): 5064-5075.]
- [36] Liao CS, Xiong MT, Yin Z *et al.* Studies on the fishery fishing and community structure of fish in the Danjiangkou Reservoir. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2018, **46**(26): 87-90. [廖传松, 熊满堂, 殷战等. 丹江口水库渔业捕捞及鱼类群落结构研究. 安徽农业科学, 2018, **46**(26): 87-90.]
- [37] Agostinho AA, Pelicice FM, Gomes LC. Dams and the fish fauna of the Neotropical region: Impacts and management related to diversity and fisheries. *Brazilian Journal of Biology*, 2008, **68**: 1119-1132. DOI: 10.1590/s1519-69842008000500019.
- [38] Lin PC, Liu F, Li MZ *et al.* Spatial pattern of fish assemblage along the river reservoir gradient caused by Three Gorge Reservoir (TGR). *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2018, **42**(6): 1124-1134. DOI: 10.7541/2018.138. [林鹏程, 刘飞, 黎明政等. 三峡水库蓄水后长江上游鱼类群落沿河流-水库梯度的空间格局. 水生生物学报, 2018, **42**(6): 1124-1134.]
- [39] Bai JP, Huang G, Jiang CJ *et al.* Characteristics and historical changes of the fish assemblage in the Danjiangkou Reservoir. *Biodiversity Sci-*

- ence, 2020, **28**(10): 1202-1212. DOI: 10.17520/biods.2020009. [白敬沛, 黄耿, 蒋长军等. 丹江口水库鱼类群落特征及其历史变化. 生物多样性, 2020, **28**(10): 1202-1212.]
- [40] Xiao Q, Duan PX, Wang XQ *et al.* Species diversity of fish and its conservation in the mainstream of the lower reaches of Wu River. *Biodiversity Science*, 2015, **23**(4): 499-506. DOI: 10.17520/biods.2014270. [肖琼, 段鹏翔, 王晓清等. 乌江下游干流鱼类物种多样性及其资源保护. 生物多样性, 2015, **23**(4): 499-506.]
- [41] Perera HACC, Li ZJ, De Silva SS *et al.* Effect of the distance from the dam on river fish community structure and compositional trends, with reference to the Three Gorges Dam, Yangtze River, China. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2014, **38**(3): 438-445. DOI: 10.7541/2013.62.
- [42] Li XY, Tian HW, Pu Y *et al.* Study on the status of the early-stage fish resources at Yibin section in the Upper reaches of the Yangtze River. *Progress in Fishery Science*, 2022, **43**(4): 93-104. [李祥艳, 田辉伍, 蒲艳等. 长江上游宜宾江段鱼类早期资源现状研究. 渔业科学进展, 2022, **43**(4): 93-104.]
- [43] Pu QT, Li X, Zhu R *et al.* Low-head dams driving the homogenization of local habitat and fish assemblages in upland streams of the Qingyi River. *Biodiversity Science*, 2017, **25**(8): 830-839. DOI: 10.17520/biods.2017108. [卜倩婷, 李献, 朱仁等. 低头坝驱动山区溪流局域栖息地和鱼类群落的同质化. 生物多样性, 2017, **25**(8): 830-839.]
- [44] Petchey OL, Gaston KJ. Functional diversity: Back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 2006, **9**(6): 741-758. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x.
- [45] Villéger S, Mason NWH, Moullot D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 2008, **89**(8): 293-305. DOI: 10.1890/07-1206.1.
- [46] Mason NWH, Moullot D, Lee WG *et al.* Functional richness, functional evenness and functional divergence: The primary components of functional diversity. *Oikos*, 2005, **111**(1): 112-118. DOI: 10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x.
- [47] Xu W, Yang Z, Wan L *et al.* Natural reproduction status of fish species producing pelagic eggs before and after impoundment of Yin-pan Hydropower Station in the lower Wujiang River. *Journal of Hydroecology*, 2019, **40**(6): 8-15. DOI: 10.15928/j.1674-3075.2019.06.002. [徐薇, 杨志, 万力等. 银盘电站蓄水前后乌江下游产漂流性卵鱼类自然繁殖变化. 水生态学杂志, 2019, **40**(6): 8-15.]
- [48] Clarke KR, Warwick RM. A further biodiversity index applicable to species lists: Variation in taxonomic distinctness. *Marine Ecology Progress Series*, 2001, **216**: 265-278. DOI: 10.3354/meps216265.
- [49] Feng CL, Li ZG, Huang HL *et al.* Application of fish behavior research in fishing. *Journal of Dalian Fisheries University*, 2009, **24**(2): 166-170. [冯春雷, 李志国, 黄洪亮等. 鱼类行为研究在捕捞中的应用. 大连水产学院学报, 2009, **24**(2): 166-170.]
- [50] Oliveira AG, Baumgartner MT, Gomes LC *et al.* Long-term effects of flow regulation by dams simplify fish functional diversity. *Freshwater Biology*, 2018, **63**(3): 293-305. DOI: 10.1111/fwb.13064.
- [51] Zhang C, Fujiwara M, Pawluk M *et al.* Changes in taxonomic and functional diversity of fish communities after catastrophic habitat alteration caused by construction of Three Gorges Dam. *Ecology and Evolution*, 2020, **10**(12): 5829-5839. DOI: 10.1002/ece3.6320.
- [52] Johnson RK, Hering D. Response of taxonomic groups in streams to gradients in resource and habitat characteristics. *Journal of Applied Ecology*, 2009, **46**(1): 175-186. DOI: 10.1111/j.1365-2664.2008.01583.
- [53] Heino J, Soininen J, Lappalainen J *et al.* The relationship between species richness and taxonomic distinctness in freshwater organisms. *Limnology and Oceanography*, 2005, **50**(3): 978-986. DOI: 10.4319/lo.2005.50.3.0978.
- [54] Petchey OL, Gaston KJ. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, 2002, **5**(3): 402-411. DOI: 10.1046/j.1461-0248.2002.00339.x.
- [55] Sasaki T, Okubo S, Okayasu T *et al.* Two-phase functional redundancy in plant communities along a grazing gradient in Mongolian rangelands. *Ecology*, 2009, **90**(9): 2598-2608. DOI: 10.1890/08-1850.1.
- [56] Kong BB, Wei XH, Du JL *et al.* Effects of clipping and fertilization on the temporal dynamics of species diversity and functional diversity and their relationships in an alpine meadow. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2016, **40**(3): 187-199. DOI: 10.17521/cjpe.2015.0343. [孔彬彬, 卫欣华, 杜家丽等. 刈割和施肥对高寒草甸物种多样性和功能多样性时间动态及其关系的影响. 植物生态学报, 2016, **40**(3): 187-199.]
- [57] Mayfield MM, Bonser SP, Morgan JW *et al.* What does species richness tell us about functional trait diversity? Predictions and evidence for responses of species and functional trait diversity to land-use change. *Global Ecology and Biogeography*, 2010, **19**(4): 423-431. DOI: 10.1111/j.1466-8238.2010.00532.x.
- [58] Wang LH, Yang L, Liu L *et al.* Species diversity and functional diversity of submerged vegetation community in response to water depth gradient in Nansi Lake, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, **40**(17): 6233-6242. DOI: 10.5846/stxb201904100715. [王丽虹, 杨磊, 刘玲等. 南四湖沉水植物物种多样性和功能多样性对水深梯度的响应. 生态学报, 2020, **40**(17): 6233-6242.]
- [59] Cadotte MW, Carscadden K, Mirotchnick N. Beyond species: Functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, 2011, **48**(5): 1079-1087. DOI: 10.1111/j.1365-2664.2011.02048.x.
- [60] Li S, Zhang J, Shangquan TL *et al.* Wetland plant taxonomic diversity in the middle reaches of the Yellow River. *Plant Science Journal*, 2015, **33**(6): 775-783. DOI: 10.11913/PSJ.2095-0837.2015.60775. [李帅, 张婕, 上官铁梁等. 黄河中游湿地植物分类学多样性研究. 植物科学学报, 2015, **33**(6): 775-783.]

附表I 本研究所使用的鱼类功能特征
Attached tab.I Functional traits of fish in this study

功能类别	功能性状	功能性状描述
摄食	食性	分类型变量: 草食性、底栖生物食性、肉食性、杂食性、浮游生物食性
	营养级	连续型变量: 2.00~5.00
	口位	分类型变量: 上位口、端位口、下位口
	生活水层	分类型变量: 上层、中层、下层
	头长/眼径	连续型变量: 2.75~17.95
	头长/眼间距	连续型变量: 1.59~11.00
	头长/吻长	连续型变量: 0.34~5.60
	头长/体长	连续型变量: 0.08~0.62
运动	体型	分类型变量: 侧扁形、纺锤形、圆筒形
	生态类型	分类型变量: 流水性、静水性、广适性
	最大体长/cm	连续型变量: 4.70~236.00
	体长/尾柄长	连续型变量: 1.67~17.80
	体长/尾柄高	连续型变量: 1.72~59.45
	体长/体高	连续型变量: 1.53~24.3
繁殖	平均绝对繁殖力/粒	连续型变量: 114.00~656053.00
	平均相对繁殖力/(粒/g)	连续型变量: 4.37~69044.6
	初次性成熟年龄/a	连续型变量: 1.00~11.00
	初次性成熟体长/cm	连续型变量: 2.52~85.00
	繁殖季节	分类型变量: 春季(3—5月)、夏季(6—8月)、秋季(9—11月)、冬季(12—2月)
	产卵类型	分类型变量: 粘性卵、漂流性卵、沉性卵、浮性卵、产在河蚌鳃瓣内、口育型

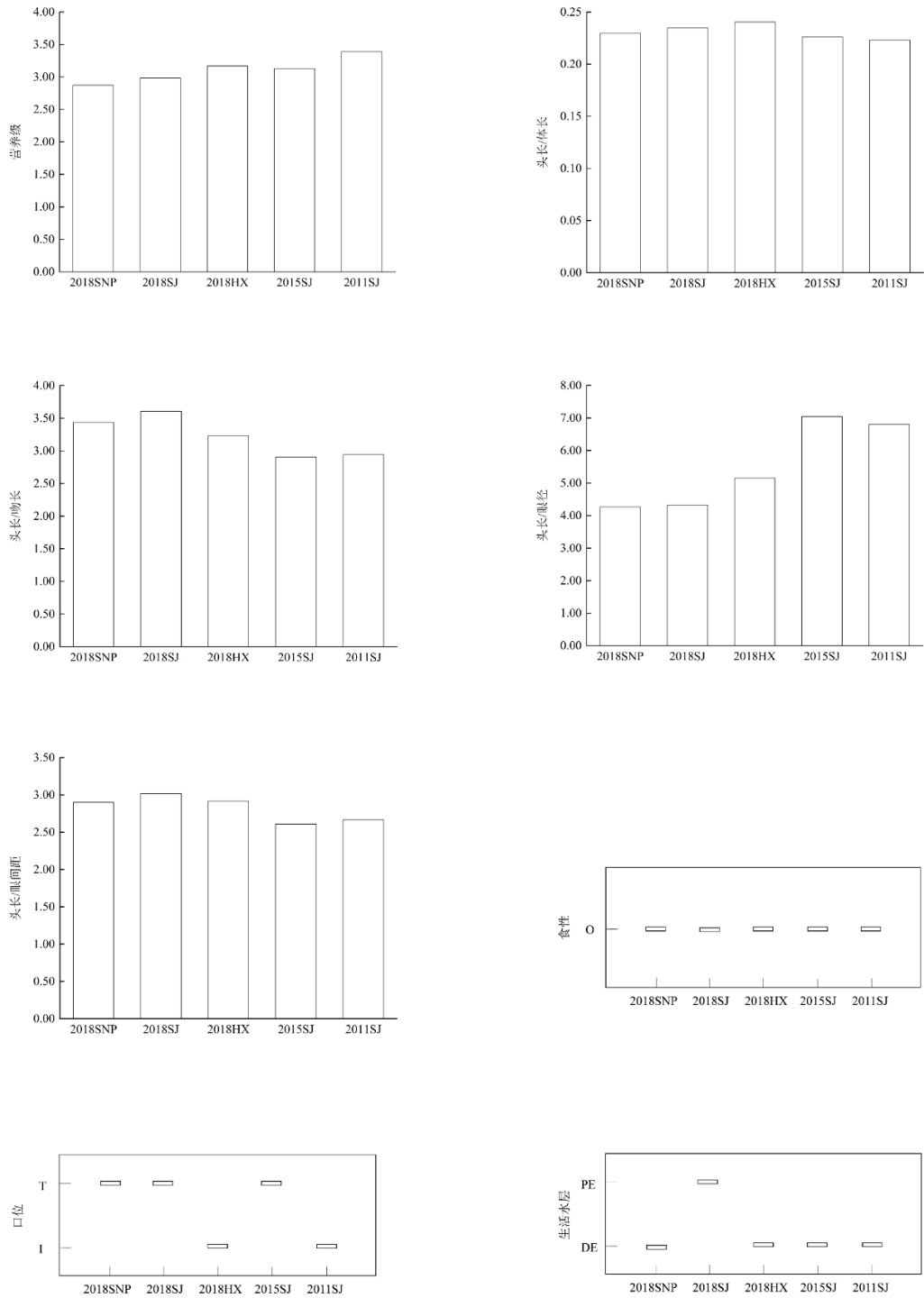
附表II 向家坝库区不同江段鱼类名录
Attached tab.II Fish list in different river sections of Xiangjiaba Reservoir area

物种名称	2018SNP	2018SJ	2018HX	2015SJ	2011SJ
鲟形目 Acipenseriformes					
鲟科 Acipenseridae					
1 俄罗斯鲟★ <i>Acipenser gueldenstaedti</i>		+			
鲑形目 Salmoniformes					
银鱼科 Salangidae					
2 太湖新银鱼★ <i>Neosalanx taihuensis</i>			+	+	
鲤形目 Cypriniformes					
鳅科 Cobitidae					
3 短体荷马条鳅▲ <i>Homatula potamini</i>			+		
4 红尾荷马条鳅 <i>H. variegatus</i>					+
5 前鳍高原鳅 <i>Triplophysa anterodorsalis</i>					+
6 贝氏高原鳅 <i>T. bleekeri</i>	+		+		
7 横纹南鳅 <i>Schistura fasciolatus</i>	+				
8 中华沙鳅 <i>Botia superciliaris</i>		+	+		+
9 宽体沙鳅▲ <i>B. reevesae</i>					+
10 长薄鳅▲ <i>Leptobotia elongata</i>					+
11 泥鳅 <i>Misgurnus anguillicaudatus</i>					+
鲤科 Cyprinidae					
12 马口鱼 <i>Opsariichthys bidens</i>	+	+	+	+	+
13 宽鳍鱮 <i>Zacco platypus</i>	+	+	+	+	+
14 泉水鱼 <i>Pseudogyrincheilus procheilus</i>					+
15 草鱼 <i>Ctenopharyngodon idella</i>	+	+	+	+	+
16 丁鲷★ <i>Tinca tinca</i>	+		+	+	
17 鳊 <i>Aristichthys nobilis</i>	+	+	+	+	+
18 鲢 <i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	+	+	+	+	+
19 兴凯鲌 <i>Acheilognathus chankaensis</i>		+	+		
20 高体鳊 <i>Rhodeus ocellatus</i>	+	+			
21 中华鳊 <i>R. sinensis</i>	+	+	+	+	+
22 彩石鳊 <i>R. lighti</i>	+				
23 飘鱼 <i>Pseudolaubuca sinensis</i>	+			+	+
24 寡鳞飘鱼 <i>P. engraulis</i>	+	+	+	+	+
25 鳊 <i>Hemiculter leucisculus</i>	+	+	+	+	+
26 张氏鳊▲ <i>H. tchangi</i>					+
27 红鳍原鲌 <i>Chanodichthys erythropterus</i>	+	+	+	+	
28 蒙古鲌 <i>Culter mongolicus</i>					+
29 翘嘴鲌 <i>C. alburnus</i>	+	+			+
30 鳊 <i>Parabramis pekinensis</i>					+
31 唇鲮 <i>Hemibarbus labeo</i>		+			
32 麦穗鱼 <i>Pseudorasbora parva</i>	+	+	+	+	+
33 棒花鱼 <i>Abbottina rivularis</i>				+	+
34 钝吻棒花鱼▲ <i>A. obtusirostris</i>	+	+	+	+	

35	蛇鮈 <i>Saurogobio dabryi</i>	+	+	+	+	+
36	光唇蛇鮈 <i>S. gymnocheilus</i>			+		+
37	长鳍吻鮈 ▲ <i>Rhinogobio ventralis</i>					+
38	铜鱼 <i>Coreius heterodon</i>				+	+
39	圆口铜鱼 ▲ <i>Coreius. guichenoti</i>			+	+	+
40	嘉陵颌须鮈 <i>Gnathopogon herzensteini</i>		+			
41	银鮈 <i>Squalidus argentatus</i>	+	+	+		+
42	乐山小鰾鮈 <i>Microphysogobio kiatingensis</i>				+	+
43	异鰾鮈 ▲ <i>Xenophysogobio boulengeri</i>					+
44	中华倒刺鲃 <i>Spinibarbus sinensis</i>	+	+		+	+
45	云南光唇鱼 <i>Acrossocheilus yunnanensis</i>		+			
46	白甲鱼 <i>Onychostoma sima</i>					+
47	墨头鱼 <i>Garra pingi pingi</i>			+		+
48	齐口裂腹鱼 <i>Schizothorax prenanti</i>					+
49	岩原鲤 ▲ <i>Procypris rabaudi</i>	+			+	+
50	鲤 <i>Cyprinus carpio</i>	+	+	+	+	+
51	镜鲤 ★ <i>C. carpio var. specularis</i>	+	+	+		
52	鲫 <i>Carassius auratus</i>	+	+	+	+	+
53	白鲫 ★ <i>C. auratus caviere</i>			+		
平鳍鳅科 Balitoridae						
54	犁头鳅 <i>Lepturichthys fimbriata</i>					+
55	中华金沙鳅 ▲ <i>Jinshaia sinensis</i>					+
鲇形目 Siluriformes						
鲿科 Bagridae						
56	乌苏拟鲿 <i>Pseudobagrus ussuriensis</i>					+
57	细体拟鲿 <i>P. pratti</i>		+			
58	凹尾拟鲿 <i>P. emarginatus</i>				+	
59	切尾拟鲿 <i>P. truncatus</i>		+		+	+
60	光泽黄颡鱼 <i>Pelteobagrus nitidus</i>	+	+	+	+	+
61	黄颡鱼 <i>P. fulvidraco</i>	+	+		+	+
62	瓦氏黄颡鱼 <i>P. vachelli</i>	+	+	+	+	+
63	粗唇鲿 <i>Leiocassis crassilabris</i>	+	+	+	+	
64	长吻鲿 <i>L. longirostris</i>		+	+	+	+
鲇科 Siluridae						
65	南方鲇 <i>Silurus meridionalis</i>	+	+	+	+	+
66	鲇 <i>S. asotus</i>	+	+	+	+	+
67	革胡子鲇 ★ <i>Clarias lazera</i>	+				
钝头鲇科 Amblycipitidae						
68	白缘鲇 <i>Liobagrus marginatus</i>			+		+
鮰科 Ictaluridae						
69	斑点叉尾鮰 ★ <i>Ictalurus punctatus</i>		+			+
鮡科 Sisoridae						
70	中华纹胸鮡 <i>Glyptothorax sinense</i>					+

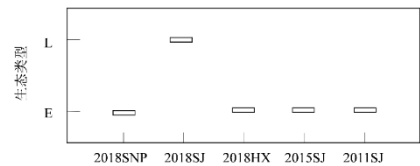
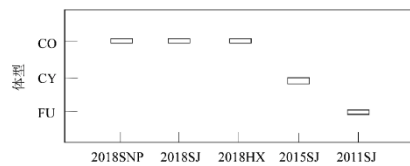
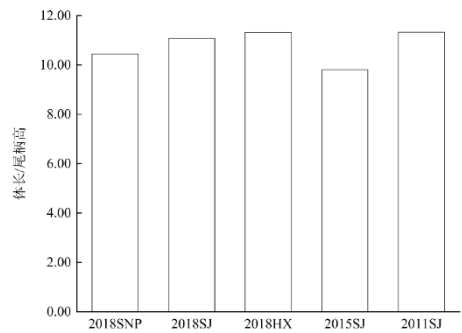
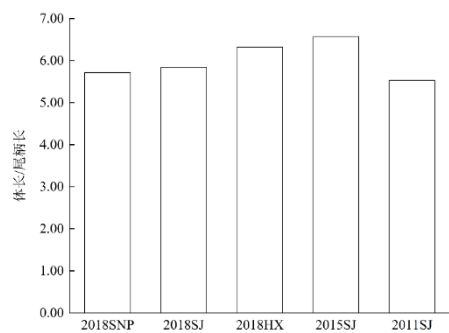
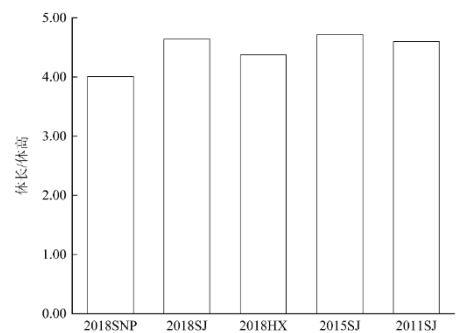
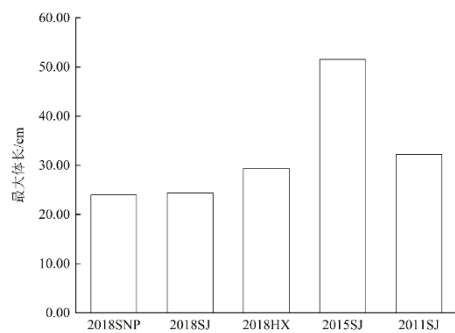
颌针鱼目 Beloniformes						
鱖科 Hemiramphidae						
71 间下鱖 <i>Hyporhamphus intermedius</i>	+					+
合鳃鱼目 Synbranchiformes						
合鳃鱼科 Synbranchidae						
72 黄鳝 <i>Monopterus albus</i>						+
鲈形目 Perciformes						
丽鱼科 Cichlidae						
73 尼罗罗非鱼★ <i>Oreochromis niloticus</i>	+					+
74 红腹罗非鱼★ <i>Coptodon zillii</i>			+			
鰕虎鱼科 Gobiidae						
75 子陵吻鰕虎鱼 <i>Rhinogobius giurinus</i>	+	+	+	+		+
太阳鱼科 Centrarchidae						
76 加州鲈★ <i>Micropterus salmoides</i>	+	+		+		
鲈科 Percidae						
77 梭鲈★ <i>Sander lucioperca</i>	+					+
鳢科 Channidae						
78 乌鳢 <i>Channa argus</i>	+	+				
鲢科 Serranidae						
79 鳊 <i>Siniperca chuatsi</i>						+

▲表示长江上游特有鱼类，★表示外来鱼类。



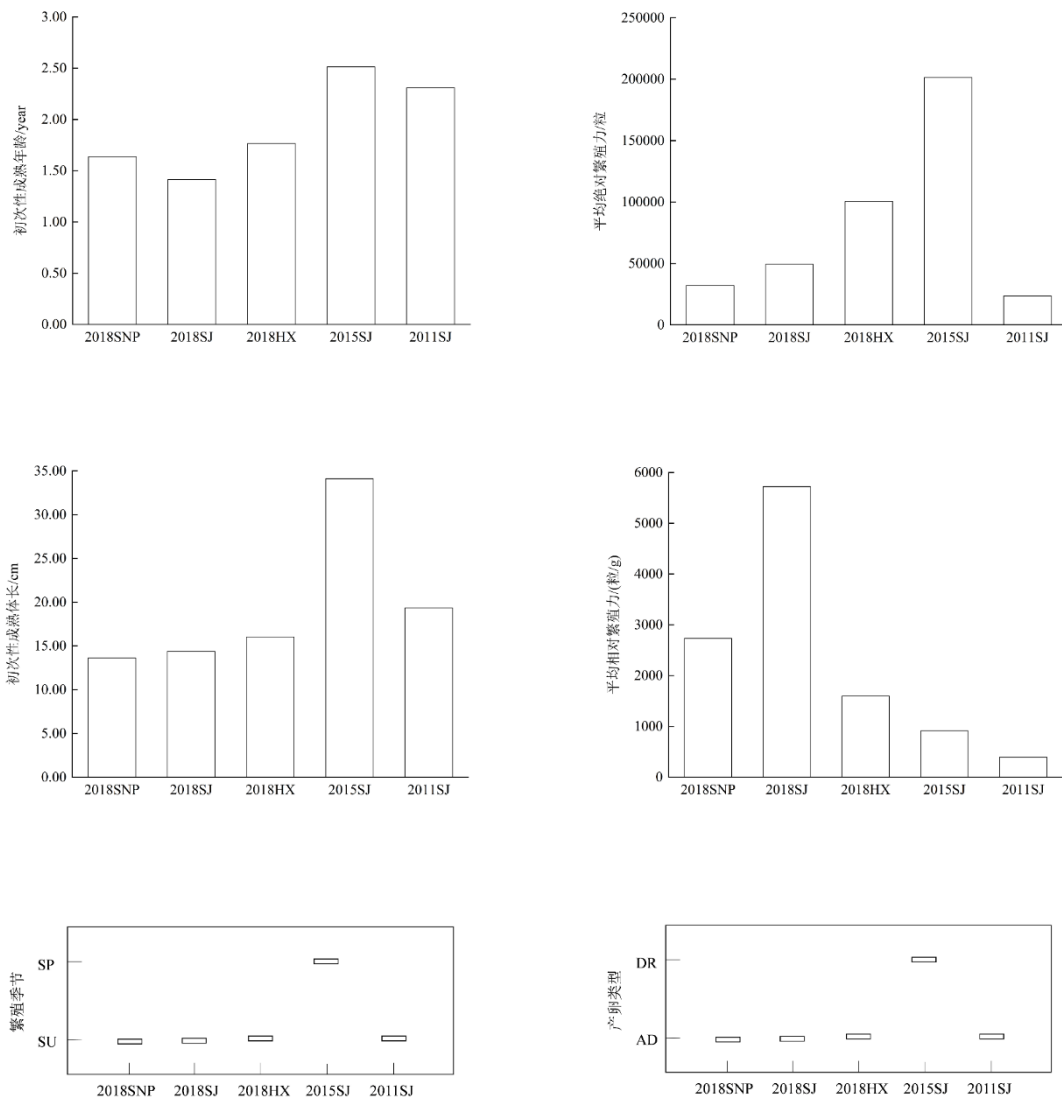
附图I 蓄水前后向家坝库区鱼类摄食功能群落特征加权平均数指数的变化
(O: 杂食性; T: 端位口; I: 下位口; PE: 上层; DE: 下层)

Attached fig.I Changes of community weighted mean index of the food acquisition function diversity of fish communities in the Xiangjiaba Reservoir before and after impoundment



附图II 蓄水前后向家坝库区鱼类运动功能群落特征加权平均数指数的变化
 (CO: 侧扁形; CY: 圆筒形; FU: 纺锤形; L: 静水性; E: 广适性)

Attached fig.II Changes of community weighted mean index of the locomotion functional diversity of fish communities in the Xiangjiaba Reservoir before and after impoundment



附图III 蓄水前后向家坝库区鱼类繁殖功能群落特征加权平均数指数的变化 (SP: 春; SU: 夏; DR: 漂流性卵; AD: 粘性卵)

Attached fig.III Changes of community weighted mean index of the reproduction functional diversity of fish communities in the Xiangjiaba Reservoir before and after impoundment