•研究报告•

青弋江鱼类分类群和功能群的 α 和 β 多样性纵向梯度格局

张 东¹ 宛凤英² 储 玲¹ 严云志¹¹ (安徽师范大学生命科学学院, 安徽省高校生物环境与生态安全省级重点实验室, 安徽芜湖 241000)² (安徽师范大学图书馆, 安徽芜湖 241000)

摘要: 确定溪流鱼类多样性的时空分布格局可为鱼类多样性保护与管理提供科学基础。尽管溪流鱼类分类群多样性的纵向梯度格局已有大量报道, 但以鱼类生物学特征为基础的功能多样性研究较少。本文基于2009–2010年4个季度对青弋江1–5级溪流共15个样点的调查数据, 利用形态特征数据和食性构建了鱼类复合功能群, 研究了不同级别溪流间鱼类分类群和功能群组成及多样性的异同, 着重探讨了鱼类分类群和功能群的 α 和 β 多样性沿溪流纵向梯度的变化规律。采集到的56种鱼类可分为4个营养功能群和5个运动功能群, 共计14个“营养–运动”复合功能群。双因素交互相似性分析结果显示, 鱼类分类群和功能群组成随河流级别显著变化, 但季节动态不显著; 双因素方差分析后发现, 鱼类分类群和功能群 α 、 β 多样性都随河流级别显著变化, 但受季节影响不显著。经回归分析, 分类群和功能群 α 多样性与河流级别大小呈显著的线性正相关, 但最大分类群 α 多样性出现于4级河流, 最大功能群 α 多样性在4级和5级河流间一致; 分类群和功能群 β 多样性与河流级别大小呈显著的二项式关系, 呈U型分布。分类群 β 多样性的空间变化主要取决于物种周转, 而功能群 β 多样性主要由嵌套所驱动。本研究表明, 沿着“上游–下游”的纵向梯度, 河流鱼类的 α 和 β 多样性的空间变化规律不同, 分类群和功能群 α 多样性的空间格局基本一致, 但分类群(主要是物种周转)和功能群 β 多样性(主要是功能嵌套)的空间变化过程的驱动机制不同。

关键词: 分类群和功能群; α 和 β 多样性; 群落周转和嵌套; 河流纵向梯度

Longitudinal patterns in α and β diversity of the taxonomic and functional organizations of stream fish assemblages in the Qingyi River

Dong Zhang¹, Fengying Wan², Ling Chu¹, Yunzhi Yan¹¹ Provincial Key Laboratory of Biotic Environment and Ecological Safety, College of Life Sciences, Anhui Normal University, Wuhu, Anhui 241000² Anhui Normal University Library, Wuhu, Anhui 241000

Abstract: Identifying the spatial and temporal patterns of fish diversity in streams is the basis for the conservation and management of stream fishes. The “upstream-downstream” pattern in the taxonomic diversity of stream fish assemblages has been widely studied. However, spatial patterns in functional diversity of stream fishes along longitudinal gradients have been given less attention. Based on data collected in 15 segments representing 1st- to 5th-order streams in the Qingyi River basin during April, July, October 2009 and January 2010, we examined the variations in taxonomic and functional organizations of stream fish assemblages across 1st- to 5th-order streams, and determined the longitudinal patterns of both taxonomic and functional diversities along the stream-order gradient. According to the feeding habits and functional morphological traits, all 56 species collected were divided into four trophic groups, five locomotion groups and 14 combined groups. Two-way crossed ANOSIM showed that both the taxonomic and functional organizations varied significantly across 1st- to 5th-order streams, but did not present significant among-season variation. Two-way ANOVA showed that both α and β diversity of the taxonomic and functional organizations differed

收稿日期: 2017-10-11; 接受日期: 2018-01-26

基金项目: 国家自然科学基金(31372227, 31500452)、安徽省水产产业技术体系项目(皖农科〔2016〕84号)和重要生物资源保护与利用研究安徽省省级重点实验室经费

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: yanyunzhi7677@126.com

significantly with stream order, but not with season. According to the results of regression analysis, α diversity of both the taxonomic and functional organizations had positive linear correlations with stream order, but the maximum α diversity occurred in 4th-order streams. β diversity of taxonomic and functional organizations showed a quadratic distribution (i.e., U-shape) with increasing stream order. The spatial variation in the taxonomic β diversity was mainly driven by species turnover, but variation in the functional β diversity was mainly driven by function nestedness. Our results suggest that, along the “upstream-downstream” gradient, α and β diversity of stream fishes may present different spatial patterns. Although the taxonomic and functional α diversity show similar longitudinal distributions, the ecological processes driving the longitudinal variations in β diversity may be different for the taxonomic (i.e., species turnover) and functional organizations (i.e., function nestedness).

Key words: taxonomic and functional organizations; α and β diversity; community turnover and nestedness; river longitudinal gradient

河流鱼类群落的物种组成及其数量的空间分布受历史过程、非生物因素和生物因素的联合影响(Gilliam et al, 1993; Hoenighaus et al, 2007; Dauwalter et al, 2008)。就非生物因素而言, 河流系统的理化因子具有极高的空间异质性和时间动态变化, 并引起河流鱼类群落组成和数量的时空变化(Grossman et al, 1990; Jackson et al, 2001)。河流理化因子和鱼类群落的空间异质性可体现在多维空间尺度上, 如栖息地斑块(Erös & Grossman, 2005; 朱仁等, 2015)、河流纵向梯度(Torgersen et al, 2006; 储玲等, 2015)、河流网络体等(Grenouillet et al, 2004; 李艳慧等, 2014), 其中, 沿“上游-下游”纵向梯度下的鱼类群落空间变化最受生态学家和鱼类学家所关注(如: Torgersen et al, 2006; Suvarnaraksha et al, 2012; 储玲等, 2015; Li et al, 2018)。

从河源至河口, 河流呈现为一个集连续性、等级性和异质性等属性于一体的线性结构(Vannote et al, 1980), 沿着这一环境梯度, 能量生产与消费、栖息地复杂性及其多样性、环境稳定性等均呈现出明显的纵向梯度变化特征(Vannote et al, 1980; Schlosser, 1982; Taylor & Warren, 2001)。鱼类物种组成及其数量也呈现出梯度变化, 其中物种组成主要以“递增”(addition)或“替代”(replacement)模式变化(Matthews, 1998), 物种数量从上游至中游逐渐增加并在中游河段达到最大值, 至下游复又相对下降(Resh et al, 1988; Oberdorff et al, 1993; Sui et al, 2014)。除了分类群(物种组成)以外, 河流鱼类的营养、运动、生活史等功能特征及其数量(功能群)也具有较为类似的纵向梯度变化(Pouilly et al, 2006; Pease & Winemiller, 2012; Costas & Pardo, 2015;

Troia & Gido, 2015)。

目前, 尽管有关河流鱼类群落结构及其多样性的纵向梯度格局已得到大量研究, 但这些研究大多着眼于局域群落的分类群/功能群多寡(即 α 多样性), 并据此来量化鱼类分类/功能多样性的纵向梯度变化(如: Torgersen et al, 2006; Pease & Winemiller, 2012; Suvarnaraksha et al, 2012; Costas & Pardo, 2015)。基于 α 多样性的研究, 尽管也能通过一些统计手段来定性描述群落间的种类组成变化(如优势种、关键种的变化), 但无法量化群落间的种类组成变化幅度。与 α 多样性不同, β 多样性可用于量化群落组成的变化幅度或群落分化程度(Whittaker, 1972; Baselga, 2010)。以分类群为例, 从一个群落到另一个群落, 其物种组成变化过程包括“物种丢失”(species loss)和/或“物种获得”(species gain)(Baselga, 2010)。若仅含其中 1 个过程(即物种丢失或物种获得), 则物种数较少的小群落呈现为大群落的子集, 符合群落嵌套(community nestedness)格局(Whittaker & Fernández-Palacios, 2007); 若同时包含物种丢失和物种获得 2 个过程, 则物种周转(species turnover)现象明显, 符合群落周转(community turnover)格局(Leprieur et al, 2011)。为了区别并量化上述 2 种群落变化过程, Baselga (2010)将 Whittaker 所定义的 β 多样性分解为 2 个指数: 嵌套指数(nestedness)和周转指数(turnover)。有研究发现, 沿着河流纵向梯度, 若环境条件呈连续的渐变过程, 鱼类群落组成往往以嵌套模式变化(Taylor & Warren, 2001); 但若环境条件呈断裂式的突然变化, 则鱼类群落组成多以周转模式变化(McGarvey & Hughes, 2008)。由于 α 多样性和 β 多样性的内涵不

同, 两者对相同环境变化的响应可能不同(Tylianakis et al, 2008), 因此, 在局域和区域尺度上比较 α 多样性和 β 多样性的空间格局, 是当前基础和应用生态学研究非常重要但却知之甚少的一个领域(Kessler et al, 2009)。近些年来, 有关河流鱼类群落 β 多样性的空间变化虽已得到诸多报道(如: Zbinden & Matthews, 2017; Li et al, 2018), 但有关其 β 多样性(尤其是功能 β 多样性)沿河流纵向梯度的分布格局研究仍然较少。

本文以安徽省南部的青弋江流域为研究区域, 根据一周年内按季度对其 1–5 级河段的鱼类群落调查数据, 研究不同级别河段间鱼类分类群和功能群结构及其多样性的异同, 分析鱼类分类和功能多样性的纵向梯度分布格局, 以期探讨溪流级别梯度下鱼类多样性的空间变化过程, 为青弋江鱼类多样性的管理和保护提供科学基础。

1 材料与方法

1.1 研究区域

青弋江流域发源于黄山北麓, 呈东北流向汇入长江, 属长江水系。流域干流全长约 309 km, 面积约 7,195 km²。属亚热带湿润季风气候, 全年四季分明; 年均气温 17.8℃(–2.1℃–27.5℃), 年降水量约 2,000 mm, 主要集中在 4–9 月, 占全年降水量的 79%。参照 Strahler (1957) 定义的河流级别, 根据 1:300,000 的安徽省地图(王文剑等, 2013), 将青弋江主干流定义为 5 级, 流域内的 1–4 级河流分别为 75 条、34 条、12 条和 4 条。

1.2 样点设置与鱼类采集

每级河流分别设置 3 个调查河段, 各河段的具体调查样点根据可抵达性和可操作性来选择, 尽可能远离(至少 1 km)明显的人为干扰(如水坝、农田、城镇等)。于 2009 年 4 月、7 月、10 月、2010 年 1 月共 4 次对各样点进行鱼类采集(附录 1)。调查渔具视水深情况而定: 水深不足 1 m 的 1–3 级河段样点, 采用背式电鱼器直接涉水取样; 水深超过 1 m 的 4–5 级河段样点, 采用船运电鱼器沿河流岸边进行鱼类采集。各样点采样河长为 100 m, 采样时间 40 min。依据 Nelson (2006) 和陈小勇(2013)的目科级分类系统, 在鱼类新鲜状态下进行鉴定(吻虾虎鱼仅鉴定至属的水平)。统计物种数和个体数。疑难种以甲醛固定后进一步鉴定。

1.3 功能群构建

在基于物种组成构建分类群的基础上, 利用 FishBase 数据信息并结合相关文献、《中国动物志》(褚新洛等, 1999)及《安徽鱼类系统检索》(姚闻卿, 2010)等资料, 确定每物种的食性, 分为次级肉食性鱼类(以小型鱼类为食)、初级肉食性鱼类(以浮游动物、底栖动物、水生昆虫等无脊椎动物为食)、杂食性鱼类(兼食无脊椎动物、植物以及腐屑)、植食性鱼类(以藻类、水生维管束植物为食)共 4 个营养功能群(trophic group, TG)。

参照 Poff 和 Allan (1995) 的方法, 使用 2 个比值性状反映鱼类的运动功能特征, 即体长/体高和最小尾柄高/最大尾鳍高, 前者反映的是鱼体的水动力学轮廓特征(如: 流线型或非流线型), 关系到鱼类在水中维持特定位置或状态所耗损的能量大小; 后者反映的是鱼类的游泳能力大小, 比值越小, 游泳能力越强。基于每物种的上述 2 组功能性状数据, 构建种间的 Bray-Curtis 相似性矩阵, 运用聚类分析来确定鱼类物种的不同运动功能群(locomotion group, LG)类型。

根据每物种的食性和运动功能群, 最终确定其“运动–摄食”复合功能群(combined group, CG)类型。

1.4 多样性计算

以每样点的物种数代表分类 α 多样性, 以每样点的复合功能群数量代表功能 α 多样性。

根据两两样点间的分类群/功能群组成, 计算其分类群/功能群 β 多样性(β_{sor}), 并参照 Baselga (2010) 的方法, 将其分解为周转(β_{sim})和嵌套(β_{nes}) 2 个成分。计算公式如下:

$$\beta_{sor} = \frac{b+c}{2a+b+c} \quad (1)$$

$$\beta_{sim} = \frac{\min(b,c)}{a+\min(b,c)} \quad (2)$$

$$\beta_{nes} = \frac{\max(b,c) - \min(b,c)}{2a + \min(b,c) + \max(b,c)} \times \frac{a}{a + \min(b,c)} \quad (3)$$

式中, a 代表两群落共有的种类数; b 、 c 分别代表两群落各自特有的种类数; $\max(b, c)$ 和 $\min(b, c)$ 分别代表特有种类数 b 和 c 中的最大值和最小值。

进一步计算两两样点间的 β 多样性, 以某样点与其他各样点的 β 多样性平均值代表该样点的 β 多样性大小。上述三类 β 多样性指数的计算在 R 软件中进行。

1.5 数据分析

根据某物种的出现样点数与总样点数的比值确定该物种的出现频率。

在 PRIMER 7.0 软件下, 运用双因素交互相似性分析(two-way crossed ANOSIM)检验河流级别和季节对鱼类分类群/功能群组成的影响。视 Global R 值确定鱼类群落的分离程度: $R > 0.75$, 群落完全分离; $0.5 < R \leq 0.75$, 群落少量重叠但仍明显分离; $0.25 < R \leq 0.5$, 群落存在一定重叠但仍可分离; $R < 0.25$, 群落完全重叠, $P < 0.05$ 为显著水平。运用非度量多维标度法(non-metric multidimensional scaling, NMS)构建鱼类分类群/功能群组成的二维双标图, 将其空间变化进行直观化。运用相似百分比分析(similarity percentages, SIMPER)确定不同级别河流中维持群落结构相似性的关键物种, 即维持组内群落相似性的累积贡献率达50%以上的物种。

在 SPSS 22.0 软件下, 运用双因素方差分析(two-way ANOVA)分别检验河流级别和季节对鱼类的分类群/功能群多样性的影响, 4 个多样性指数(α 多样性、 β_{sor} 、 β_{sim} 、 β_{nes})独立进行。若河流级别对鱼类多样性存在显著影响, 则进一步使用 SNK 多重比较检验 1–5 级河流间多样性指数的差异显著性。运用曲线估计解析鱼类的分类群/功能群多样性与河流级别的关系, 4 个多样性指数(α 多样性、 β_{sor} 、 β_{sim} 、 β_{nes})独立进行。首先, 我们期待用最简单的线性模型描述“多样性–河流级别”线性关系; 其次, 若上述线性关系无显著性, 则根据 R 值大小确定最佳的“多样性–河流级别”曲线关系。上述统计分析中, 原始多样性数据经 $\log$ 转化后用于统计分析, 以满足数据的正态分布和方差齐性要求。

2 结果

2.1 分类群和功能群组成

2.1.1 分类群

共采集鱼类 56 种, 隶属 5 目 15 科, 其中鲤形目物种数最多, 占全部物种的 59.6%。1–5 级溪流采集的物种数分别为 16 种、24 种、24 种、47 种和 44 种。圆吻鲴(*Distoechodon tumirostris*)、光倒刺鲃(*Spinibarbus hollandi*)、红鳍原鲃(*Cultrichthys erythropterus*)、唇鲮(*Hemibarbus labeo*)、董氏鳅鲃(*Gobiobotia tungi*)以及福建纹胸鲃(*Glyptothorax fukiensis*)仅出现在 4 级溪流; 鲤(*Cyprinus carpio*)、青

鱼(*Mylopharyngodon piceus*)、鲮(*Hemiculter leucisculus*)、华鳊(*Sarcocheilichthys sinensis*)、钝吻棒花鱼(*Abbottina obtusirostris*)、圆尾斗鱼(*Macropodus ocellatus*)、大鳍鱮(*Mystus macropterus*)和间下鱮(*Hyporhamphus intermedius*)仅出现在 5 级溪流。1–4 级溪流中, 宽鳍鱮(*Zacco platypus*)最常见, 其出现频率均达到 100%; 5 级溪流中, 黄颡鱼(*Pelteobagrus fulvidraco*)的出现频率达 100% (表 1)。

2.1.2 功能群

56 种鱼类的营养功能群构成如下: (1) 次级肉食性鱼类(TG1), 包括鳊(*Siniperca chuatsi*)、翘嘴鲌(*Culter alburnus*)、红鳍原鲃、乌鲢(*Ophiocephalus argus*)、月鲢(*Channa asiatica*)等 12 种; (2) 初级肉食性鱼类(TG2), 包括中华刺鲃(*Sinobdella sinensis*)、马口鱼(*Opsarichthys bidens*)、青鱼、蛇鲃(*Saurogobio dabryi*)、大鳍鱮等 13 种; (3) 植食性鱼类(TG3), 包括鳊(*Parabramis pекinensis*)、高体鳊鲂(*Rhodeus ocellatus*)、短须鲃(*Acheilognathus barbatus*)、兴凯鲃(*A. chankaensis*)等 4 种; (4) 杂食性鱼类(TG4), 其余 27 种(表 1)。

聚类分析结果显示, 在相似性系数为 92.5% 时, 56 种鱼类分为 5 个运动功能群类型。LG1 和 LG2 主要由体长/体高比决定, 且两者的体长/体高比在 5 个运动功能群类型中呈两个极端, 其中 LG1 的体长/体高比最大, 比值达 12.27–18.45, 包括黄鲢(*Monopterus albus*)、中华刺鲃和间下鱮 3 种棍棒形体型物种; 而 LG2 体长/体高比最小, 仅为 2.25–2.78, 包括鳊、高体鳊鲂等 7 种侧扁形体型物种。LG3、LG4 和 LG5 由体长/体高比、最小尾柄高/最大尾鳍高比 2 组性状共同决定, LG3 的体长/体高比为 4.82–2.81、最小尾柄高/最大尾鳍高比为 3.26–2.51, 包括青鱼、马口鱼、红鳍原鲃等 26 个物种, 其身体呈纺锤形且行动迅速。LG4 和 LG5 的区别主要由最小尾柄高/最大尾鳍高比决定, 其中 LG4 的该性状比值为 2.2–3.3, 其运动相对迅速, 包括鳊(*Elopichthys bambusa*)、蛇鲃等 4 个物种; 而 LG5 的该性状比值主要集中在 1.77–1.21, 运动相对迟缓, 包括中华花鲃(*Cobitis sinensis*)、泥鳅(*Misgurnus anguillicaudatus*)等 16 个物种。

基于上述每物种的运动功能群和营养功能群类型, 将 56 个物种划分为 14 个“营养–运动”复合功

表 1 青弋江流域鱼类的物种组成、营养、运动和复合功能群类型及其在 1–5 级河流中的出现频率

Table 1 Species composition and the frequency of occurrence of fishes collected in the 1st-order–5th-order streams of the Qingyi River basin

物种 Species	营养功能群 Trophic groups	运动功能群 Locomotion groups	复合功能群 Combined groups	出现频率 Frequency of occurrence (%)				
				1 级河流 1st-order streams	2 级河流 2nd-order streams	3 级河流 3rd-order streams	4 级河流 4th-order streams	5 级河流 5th-order streams
鲤形目 Cypriniformes								
鲇科 Cobitidae								
中华花鲇 <i>Cobitis sinensis</i>	TG4	LG5	CG12	33.3	41.7	25	16.7	8.3
稀有花鲇 <i>Cobitis rarus</i>	TG4	LG5	CG12	66.7	75	58.3	33.3	
桂林薄鲇 <i>Leptobotia guilinensis</i>	TG4	LG4	CG14		25	16.7	75	33.3
泥鲇 <i>Misgurnus anguillicaudatus</i>	TG4	LG5	CG12	50	50	33.3	8.3	8.3
爬鲇科 Balitoridae								
原缨口鲇 <i>Vanmanenia stenosoma</i>	TG4	LG5	CG12	50	75	41.7	16.7	25
鲤科 Cyprinidae								
钝吻棒花鱼 <i>Abbottina obtusirostris</i>	TG2	LG5	CG6					16.7
棒花鱼 <i>Abbottina rivularis</i>	TG2	LG3	CG7	8.3	33.3	58.3	50	83.3
短须鲮 <i>Acheilognathus barbatulus</i>	TG3	LG2	CG9	8.3	16.7	66.7	41.7	58.3
兴凯鲮 <i>Acheilognathus chankaensis</i>	TG3	LG2	CG9	8.3		47.1	41.7	41.7
光唇鱼 <i>Acrossocheilus fasciatus</i>	TG4	LG5	CG12	91.7	83.3	58.3	100	25
似鲮 <i>Belligobio nummifer</i>	TG4	LG3	CG11	41.7	33.3	16.7	33.3	33.3
鲤 <i>Cyprinus carpio</i>	TG4	LG2	CG13					16.7
鲫 <i>Carassius auratus</i>	TG4	LG2	CG13		8.3	50	50	91.7
红鳍原鲃 <i>Cultrichthys erythropterus</i>	TG1	LG3	CG2				8.3	
翘嘴鲃 <i>Culter alburnus</i>	TG1	LG3	CG2				8.3	41.7
圆吻鲃 <i>Distoechodon tumirostris</i>	TG4	LG3	CG11				8.3	
鳊 <i>Elopichthys bambusa</i>	TG1	LG4	CG3				8.3	8.3
颌须鲃 <i>Gnathopogon taeniellus</i>	TG4	LG3	CG11		8.3	33.3	41.7	
董氏鲇 <i>Gobiobotia tungi</i>	TG2	LG3	CG7				16.7	
唇鲮 <i>Hemibarbus labeo</i>	TG4	LG3	CG11				25	
花鲮 <i>Hemibarbus maculatus</i>	TG2	LG3	CG7		8.3		33.3	16.7
鲮 <i>Hemiculter leucisculus</i>	TG4	LG3	CG11					75
油鲮 <i>Hemiculter bleekeri</i>	TG4	LG3	CG11		6.7	16.7	33.3	58.3
青鱼 <i>Mylopharyngodon piceus</i>	TG2	LG3	CG7					41.7
台湾白甲鱼 <i>Onychostoma barbatulum</i>	TG4	LG3	CG11	16.7				
马口鱼 <i>Opsarrichthys bidens</i>	TG2	LG3	CG7		58.3	33.3	33.3	66.7
鳊 <i>Parabramis pekinensis</i>	TG3	LG2	CG9				8.3	25
尖头鲮 <i>Phoxinus oxycephalus</i>	TG4	LG3	CG11	33.3				
麦穗鱼 <i>Pseudorasbora parva</i>	TG4	LG3	CG11		8.3	25	33.3	58.3
似鳊 <i>Pseudobrama simoni</i>	TG4	LG3	CG11				25	50
高体鲮 <i>Rhodeus ocellatus</i>	TG3	LG2	CG9	16.7	25	100	75	58.3
黑鳍鲮 <i>Sarcocheilichthys nigripinnis</i>	TG4	LG3	CG11				33.3	75
小鲮 <i>Sarcocheilichthys parvus</i>	TG4	LG3	CG11			8.3	66.7	66.7
华鲮 <i>Sarcocheilichthys sinensis</i>	TG4	LG3	CG11					8.3
蛇鲃 <i>Saurogobio dabryi</i>	TG2	LG4	CG8			16.7	8.3	8.3
光倒刺鲃 <i>Spinibarbus hollandi</i>	TG4	LG3	CG11				16.7	

表 1 (续) Table 1 (continued)

物种 Species	营养功 能群 Trophic groups	运动功 能群 Locomotion groups	复合功能群 Combined groups	出现频率 Frequency of occurrence (%)				
				1 级河流 1st-order streams	2 级河流 2nd-order streams	3 级河流 3rd-order streams	4 级河流 4th-order streams	5 级河流 5th-order streams
银鮃 <i>Squalidus argentatus</i>	TG4	LG3	CG11		6.7	33.3	33.3	33.3
宽鳍鱮 <i>Zacco platypus</i>	TG4	LG3	CG11	100	100	100	100	58.2
鲇形目 Siuriformes								
鲿科 Bagridae								
大鳍鲮 <i>Mystus macropterus</i>	TG2	LG5	CG6					8.3
黄颡鱼 <i>Pelteobagrus fulvidraco</i>	TG1	LG3	CG2				33.3	100
切尾拟鲿 <i>Pseudobagrus truncatus</i>	TG2	LG5	CG6	16.7	16.7		33.3	66.7
鲇科 Siluridae								
鲇 <i>Silurus asotus</i>	TG1	LG5	CG4		8.3		33.3	41.7
鲃科 Sisoridae								
福建纹胸鲃 <i>Glyptothorax fukiensis</i>	TG2	LG5	CG6				8.3	
钝头鲃科 Amblycipitidae								
司氏鲃 <i>Liobagrus styani</i>	TG2	LG4	CG8	16.7	50	25	8.3	
颌针鱼目 Beloniformes								
鱈科 Hemiramphidae								
间下鱈 <i>Hyporhamphus intermedius</i>	TG4	LG1	CG10					25
合鳃目 Synbranchiformes								
合鳃科 Synbranchidae								
黄鳝 <i>Monopterus albus</i>	TG1	LG1	CG1		25	50	16.7	33.3
刺鲃科 Mastacembelidae								
中华刺鲃 <i>Sinobdella sinensis</i>	TG2	LG1	CG5			33.3	25	
鲈形目 Perciformes								
鳊科 Siniperacidae								
长身鳊 <i>Slender mandarin fish</i>	TG1	LG5	CG4				16.7	33.3
鳊 <i>Siniperca chuatsi</i>	TG1	LG3	CG2		8.3		50	75
暗鳊 <i>Siniperca obscura</i>	TG1	LG3	CG2				8.3	50
沙塘鳢科 Odontobutidae								
小黄鲈 <i>Hypseleotris swinhonis</i>	TG2	LG5	CG6				16.7	8.3
河川沙塘鳢 <i>Odontobutis potamophila</i>	TG1	LG5	CG4		16.7	25	75	91.7
虾虎鱼科 Gobiidae								
吻虾虎鱼一种 <i>Rhinogobius</i> sp.	TG4	LG5	CG12	66.7	100	91.7	75	25
鳢科 Channidae								
月鳢 <i>Channa asiatica</i>	TG1	LG5	CG4				8.3	8.3
乌鳢 <i>Ophiocephalus argus</i>	TG1	LG5	CG4				25	91.7
丝足鲈科 Osphronemidae								
圆尾斗鱼 <i>Macropodus ocellatus</i>	TG4	LG2	CG9					16.7

表中营养功能群 TG1–TG4 分别表示次级肉食性、初级肉食性、植食性以及杂食性等鱼类；运动功能群 LG1–LG5 分别表示棍棒体型、侧扁形、纺锤形等体型以及运动能力较强和较弱等鱼类。复合功能群 CG1: TG1-LG1 (次级肉食性且为棍棒体型); CG2: TG1-LG3 (次级肉食性且为纺锤形体型); CG3: TG1-LG4 (次级肉食性且运动迅速); CG4: TG1-LG5 (次级肉食性且运动较迟缓); CG5: TG2-LG1 (初级肉食性且为棍棒体型); CG6: TG2-LG5 (初级肉食性且运动较迟缓); CG7: TG2-LG3 (初级肉食性且为纺锤形体型); CG8: TG2-LG4 (初级肉食性且运动迅速); CG9: TG3-LG2 (植食性且为侧扁形); CG10: TG4-LG1 (杂食性且为棍棒体型); CG11: TG4-LG3 (杂食性且体型为纺锤形); CG12: TG4-LG5 (杂食性且运动较迟缓); CG13: TG4-LG2 (杂食性且体型为侧扁形); CG14: TG4-LG4 (杂食性且运动迅速)。

Trophic groups TG1–TG4 represent secondary carnivorous, primary carnivorous, herbivores and omnivores, respectively. Locomotion groups LG1–LG5 represent cylindrical shape, compressed shape, spindle shape, strong athletic ability and weak athletic ability, respectively. Combined group CG1, TG1-LG1 (secondary carnivorous and cylindrical shape); CG2, TG1-LG3 (secondary carnivorous and spindle shape); CG3, TG1-LG4 (secondary carnivorous and strong athletic ability); CG4, TG1-LG5 (secondary carnivorous and weak athletic ability); CG5, TG2-LG1 (primary carnivorous and cylindrical shape); CG6, TG2-LG5 (primary carnivorous and weak athletic ability); CG7, TG2-LG3 (primary carnivorous and spindle shape); CG8, TG2-LG4 (primary carnivorous and strong athletic ability); CG9, TG3-LG2 (herbivores and compressed shape); CG10, TG4-LG1 (omnivores and cylindrical shape); CG11, TG4-LG3 (omnivores and spindle shape); CG12, TG4-LG5 (omnivores and weak athletic ability); CG13, TG4-LG2 (omnivores and compressed shape); CG14, TG4-LG4 (omnivores and strong athletic ability)。

能群类型(CG1–CG14)。其中包括杂食性体型为纺锤型的鱼类复合成 CG11, 如似鲮(*Belligobio nummifer*)、台湾白甲鱼(*Onychostoma barbatulum*)等; 次级肉食性且运动迅速或迟缓的鱼类复合为 CG3 和 CG4, 如鳢和乌鳢、月鳢等; 植食性体型为侧扁型的鱼类复合为 CG9, 如鳊、短须鱊; 初级肉食性且为纺锤形外观的鱼类复合为 CG7, 如马口鱼、青鱼等(表 1)。

2.2 分类群和功能群组成的时空变化

双因素交互相似性分析显示, 分类群和功能群的组成随河流级别变化显著(分类群: Global $R = 0.455$, $P < 0.001$; 功能群: Global $R = 0.425$, $P < 0.001$), 且分类群的分离程度稍高于功能群(R 值 $0.455 > 0.425$); 但两者都不受季节因素的显著影响(分类群: Global $R = -0.143$, $P > 0.05$; 功能群: Global $R = -0.154$, $P > 0.05$)。1–5 级河流间, 除了 1 级与 2 级、3 级与 4 级河流间以外, 其他两两级别河流间的分类群和功能群组成均差异显著($P < 0.05$)。根据种类组成的 NMS 双标图(图 1), 无论是

分类群还是功能群, 从 1 级至 5 级河流, 群落间既相互重叠(嵌套)又彼此分离(周转)。

根据相似性百分比分析, 由 1 级至 4 级河流, 其关键物种的变化包括 2 个生态过程, 即光唇鱼(*Acrossocheilus fasciatus*)的物种丢失过程(由 2 级至 3 级河流)以及吻虾虎鱼一种(*Rhinogobius* sp.)(1 级至 2 级)、高体鳊(2 级至 3 级)和桂林薄鳊(*Leptobotia guilinensis*)(3 级至 4 级)的物种获得过程, 同时宽鳍鱮又是 1–4 级河流的共同关键物种; 由 4 级至 5 级河流, 其关键物种变化既包括宽鳍鱮、高体鳊以及桂林薄鳊的物种丢失, 也包括黄颡鱼、乌鳢、鲫(*Carassius auratus*)等的物种获得过程。因此就由 1 级到 5 级河流分类群而言, 其变化模式主要为周转。而 1 级至 4 级河流, 其关键功能群的变化仅仅包含 CG12 (1–2 级)、CG9 (2–3 级)的物种获得; 4 级至 5 级河流, 其变化既包括 CG12 的“丢失”, 同时也包括 CG2 和 CG4 的“获得”; 同时, CG11 是 1 级至 5 级河流的共同关键功能群。因此就 1 级至 5 级河流功能群而言, 其变化模式既包括嵌套(1 级至 4 级)也包括周转(4 级至 5 级)(表 2)。

2.3 分类群和功能群 α 多样性的时空变化

双因素方差分析显示, 分类群和功能群 α 多样性都受河流级别显著影响(分类群: $F = 14.16$, $P < 0.001$; 功能群: $F = 27.05$, $P < 0.01$), 但都不随季节显著变化(分类群: $F = 0.96$, $P > 0.05$; 功能群: $F = 1.60$, $P > 0.05$)。SNK 多重比较显示, 1–5 级河流间的分类群和功能群 α 多样性呈现出一致的空间变化: 1 级 $<$ 2 级 $<$ 4 级 $<$ 5 级($P < 0.05$), 3 级河流的 α 多样性介于 2 级和 4 级之间, 与两者均无显著差异($P > 0.05$)。

经曲线估计发现, 分类群和功能群 α 多样性都同河流级别呈显著的线性正相关, 随河流级别增大, α 多样性显著上升(分类群: $R^2 = 0.53$, $P < 0.01$; 功能群: $R^2 = 0.67$, $P < 0.01$)。但就 α 多样性的最大值而言, 其最大分类群和功能群 α 多样性均出现在 4 级河流(图 2)。

2.4 分类群和功能群 β 多样性

运用双因素方差分析分别检验季节和河流级别对 β 多样性的影响后发现, 3 个功能群 β 多样性指数及 3 个分类群 β 多样性指数都不随季节显著变化($P > 0.05$), 但就河流级别间的变化而言, 分类群和

图 1 1–5 级河流间鱼类的分类群(a)和功能群(b)结构 NMS 双标图

Fig. 1 Non-metric multidimensional scaling (NMS) analysis plots of taxonomic (a) and functional (b) organizations of stream fish in Qingyi River

表 2 解释分类群和功能群结构空间变化的关键物种和功能群
Table 2 Key species and functional groups explaining the spatial variations in taxonomic and functional organizations of stream fish assemblages

	1 级河流			2 级河流			3 级河流			4 级河流			5 级河流		
	1st-order streams			2nd-order streams			3rd-order streams			4th-order streams			5th-order streams		
	AA	AS	Con	AA	AS	Con	AA	AS	Con	AA	AS	Con	AA	AS	Con
分类群 Taxonomic organizations															
光唇鱼 <i>Acrossocheilus fasciatus</i>	0.92	13.51	24.01	0.83	7.86	13.88									
吻虾虎鱼一种 <i>Rhinogobius</i> sp.				1.00	11.98	21.16	0.92	8.13	15.13	0.75	5.23	10.73			
高体鲃 <i>Rhodeus ocellatus</i>							1.00	9.78	18.20	1.00	7.94	16.30			
桂林薄鳅 <i>Leptobotia guilinensis</i>										0.75	4.57	9.38			
黄颡鱼 <i>Pelteobagrus fulvidraco</i>													1.00	5.64	9.65
乌鳢 <i>Ophiocephalus argus</i>													0.92	4.75	8.13
鲫 <i>Carassius auratus</i>													0.92	4.62	7.92
河川沙塘鳢 <i>Odontobutis potamophila</i>													0.92	4.60	7.87
棒花鱼 <i>Abbottina rivularis</i>													0.83	3.92	6.70
鮡 <i>Hemiculter leucisculus</i>													0.75	2.98	5.11
黑鳍鲈 <i>Sarcocheilichthys nigripinnis</i>													0.75	2.98	5.10
功能群 Functional organizations															
CG11 Combined groups 11	1.00	38.84	48.60	1.00	22.42	34.38	1.00	18.02	25.4	1.00	15.26	21.63	1.00	12.24	14.55
CG12 Combined groups 12				1.00	22.42	34.38	1.00	18.02	25.4	1.00	15.26	21.63			
CG9 Combined groups 9							1.00	18.02	25.4	1.00	15.26	21.63	0.92	9.84	11.93
CG2 Combined groups 2													1.00	12.24	14.55
CG4 Combined groups 4													1.00	12.24	14.55

AA, AS, Con 分别表示平均多度、平均相似性以及贡献率。
AA, AS, Con represent average abundance, average similarity and contribution, respectively.

功能群 β_{sor} 多样性都随河流级别显著变化(分类群: $F = 5.03$, $P < 0.01$; 功能群: $F = 3.69$, $P < 0.01$); 河流级别间的分类群 β_{sim} 多样性显著变化($F = 3.59$, $P < 0.05$), 但分类群 β_{nes} 多样性无显著差异($F = 1.50$, $P > 0.05$); 而功能群 β_{nes} 多样性随河流级别显著变化($F = 10.73$, $P < 0.01$), 但功能群 β_{sim} 多样性无显著差异($F = 3.53$, $P > 0.05$)(图 2)。

此外, 季节与河流级别对分类群和功能群 β 多样性均无显著的交互影响($P > 0.05$)。SNK 多重比较显示, 1–5 级河流间的分类群 β_{sor} 和 β_{sim} 多样性及功能群 β_{sor} 和 β_{nes} 多样性的变化, 都仅体现在 1 级河流与其他 4 个级别河流之间($P < 0.05$), 而其他 4 个级别河流间无显著差异($P > 0.05$)。

经曲线估计发现, 分类群和功能群 β_{sor} 多样性与河流级别呈显著的二项式关系, 呈现为 U 型分布(分类群: $R^2 = 0.22$, $P < 0.01$; 功能群: $R^2 = 0.19$, $P < 0.01$), 但两者的空间过程不同, 其中分类群 β_{sor} 多

样性的空间变化主要因群落周转引起, 而功能群 β_{sor} 多样性的空间变化主要因群落嵌套引起。主要是由于分类群 β_{sim} 沿着 1–5 级河流也呈 U 型分布($R^2 = 0.15$, $P < 0.05$), 但分类群 β_{nes} 与河流级别无显著相关($P > 0.05$); 相反, 功能群 β_{nes} 沿 1–5 级河流呈 U 型分布($R^2 = 0.35$, $P < 0.01$), 但功能群 β_{sim} 的分布与河流级别无显著相关($P > 0.05$)(图 2)。

3 讨论

已有研究表明, 从河流上游至下游, 鱼类物种数逐渐增多, 但往往在中游河段达到最大值, 因而呈现为典型的“钟形($\cap$)”分布(Oberdorff et al, 1993; Mazzoni & Lobón-Cerviá, 2000; Roberts & Hitt, 2010; Li et al, 2018)。本研究发现, 青弋江鱼类物种数(分类群 α 多样性)在 1–5 级河流间差异显著, 且与河流级别呈显著的线性正相关, 但最大物种数出现在 4 级河流中, 而非 5 级河流。此外, 本研究通过构建

图 2 分类群和功能群的 α 和 β 多样性与河流级别的关系图
Fig. 2 Relationship between α and β diversity of taxonomic and functional organizations and stream order

鱼类的“食性-运动”功能群研究了鱼类功能群 α 多样性沿 1-5 级河流的分布特点, 发现青弋江鱼类的功能群 α 多样性的纵向梯度变化特征与分类群 α 多样性基本一致, 即功能群 α 多样性也与河流级别呈显著正相关, 且最大多样性数值在 4 级河流和 5 级河流中一致。河流鱼类多样性的纵向梯度分布规律可从栖息地多样性(Vannote et al, 1980)、中域效应

(Dunn et al, 2006)、人类干扰(Oberdorff et al, 1993; Li et al, 2018)等方面加以解释。一般认为, 从上游至下游, 河流的栖息地多样性和复杂性逐渐增加, 并往往在河流中游达到最大值, 这很好地解释了鱼类多样性的纵向梯度格局(Resh et al, 1988)。此外, 河流下游多位于平原地区, 该处人口居住较为密集, 因而下游河段所受人类活动影响的强度加大, 可能

造成下游河段鱼类多样性相对下降,并低于中游河段(Oberdorff et al, 1993; Li et al, 2018)。尽管有关河流鱼类功能多样性的纵向梯度格局报道较少,但也有部分研究报道了河流鱼类的食性特征及其空间变化特点:从上游至下游,由于水体初级和次级生产力的上升,河流鱼类食物组成类型也逐渐多样化;上游的鱼类主要以无脊椎动物为食,至河流中下游,杂食性、植食性和肉食性鱼类增多,但无脊椎动物食性鱼类所占比例减少(Angermeier & Karr, 1983; Goldstein & Meador, 2004; Pouilly et al, 2006),这在一定程度上能够解释为何青弋江鱼类功能群 α 多样性沿河流级别上升。

传统的 α 多样性描述的是局域生物群落种类多寡,仅能量化一个群落到另一个群落数量特征变化,却无法量化群落间的种类组成变化幅度——该变化幅度可由 β 多样性来量化。目前,有关河流鱼类 β 多样性的纵向梯度格局研究极少,仅Jaramillo-Villa等(2010)、Tisseuil等(2012)和Li等(2018)报道了河流鱼类 β 多样性的纵向梯度分布特征。这些研究发现,河流鱼类 β 多样性的纵向梯度分布与 α 多样性完全不同:至少是在山地河源溪流中,沿着上游—下游纵向梯度,鱼类 α 多样性呈上升趋势但 β 多样性呈下降趋势(Jaramillo-Villa et al, 2010; Li et al, 2018)。本研究也发现,沿着青弋江流域1—5级河流的纵向梯度,尽管分类群和功能群 α 多样性基本呈上升趋势,但其 β 多样性却呈U型分布,由上游至中游逐渐下降但由中游至下游复又上升。究其原因,首先, α 多样性和 β 多样性的内涵不同,两者沿着同一空间梯度可能呈现出不同的空间格局(Tylianakis et al, 2008)。其次,与河流中—下游相比,上游河段的鱼类虽然物种数量较低,但多由高度适应急流、低温的物种组成,因而在区系组成上与中下游河段区别明显。譬如,本研究所采集的尖头鲮(*Phoxinus oxycephalus*)、台湾白甲鱼属典型的冷水性物种,仅分布在研究区域内海拔较高的1级支流中。本研究所观察到的 β 多样性由上游至中游河段的下降趋势,可能反映了高度适应急流、低温等环境条件的一些特化物种及其功能特征逐渐减少、进而导致群落特质逐渐下降这一生态过程。第三,我们还发现,青弋江5级河流的关键物种与1—4级河流明显不同,前者的关键物种主要包括黄颡鱼、乌鳢和鲫等,而后的关键物种主要是宽鳍

鱈、光唇鱼和吻虾虎鱼一种等,该关键物种的周转过程提高了5级河流的分类群 β 多样性。此外,在本研究中,黄颡鱼、大鳍鱬等物种仅见于5级河流,而乌鳢、月鳢、鳊、长身鳊(*Slender mandarin fish*)等也仅见于4级和5级河流,而这些物种大多属于次级肉食性鱼类。正是由于这些肉食性鱼类在4级和5级河流中的出现,造成了功能群组成的相应变化,如:本研究中的CG2和CG4等功能群仅是5级河流的关键功能群,而2—4级河流中所共有的CG12功能群在5级河流中消失,这样相应增加了5级河流的功能 β 多样性。有理由推测,可能因青弋江5级干流的环境条件与中上游河段明显差异,也可能因研究区域内的次级肉食性鱼类主要分布于4—5级河流,研究区域内鱼类的分类群和功能群 β 多样性由中游至下游河段呈现出明显的上升趋势。由此可见,由上游至中游河段,高度适应低温和急流条件的物种减少过程可能导致了鱼类 β 多样性的下降过程;由中游至下游,次级肉食性物种的增多过程可能导致了鱼类 β 多样性的相对上升过程,进而形成了鱼类 β 多样性沿河流纵向梯度呈现出U形分布格局。

从一个群落到另一个群落,其物种组成变化表现为物种丢失和(或)物种获得(Baselga, 2010),若仅是物种丢失或物种获得,则小群落呈现为大群落的一个嵌套子集,符合群落嵌套格局(Whittaker & Fernández-Palacios, 2007);若兼有物种丢失和物种获得,则群落间存在物种周转现象,符合群落周转格局(Leprieur et al, 2011)。已有研究表明,沿着特定环境梯度(如海拔、纬度等),群落嵌套和群落周转对群落 β 多样性空间变化的贡献大小,在一定程度上取决于分类群或功能群属性,如Bishop等(2014)研究了南非Maloti-Drakensberg山区蚂蚁群落分类群和功能群的周转和嵌套指数空间格局,发现分类群 β 多样性的空间变化主要由物种周转所驱动,但功能群 β 多样性的空间变化则由周转和嵌套共同驱动。本研究发现,沿1—5级河流的纵向梯度,尽管分类群和功能群的 β 多样性都呈U形分布,但分类群的空间变化主要表现为物种周转,而功能群主要表现为功能嵌套。之前,我们从两个过程探讨了分类群 β 多样性沿河流纵向梯度呈U形分布的潜在机制:一是由上游至中游的尖头鲮、台湾白甲鱼等冷水性鱼类的丢失过程,二是由中游至下游的乌鳢、

鳊、黄颡鱼等次级肉食性鱼类的获得过程。需要指出的是, 由上游至中游的鱼类物种组成变化过程, 除了包含有尖头鲮、台湾白甲鱼等的物种丢失过程, 还包含有吻虾虎鱼一种、高体鲮等关键物种的获得过程(表2); 类似地, 由中游至下游, 除了包含有乌鳢、鳊、黄颡鱼等的物种获得过程, 还包含有光唇鱼、宽鳍鱮等关键物种的丢失过程。由此可见, 从上游至下游, 鱼类分类群的物种组成变化过程同时包含物种丢失和物种获得两个生态过程, 故分类群群落间的物种周转成分较高, 分类群 β 多样性的空间变化主要由群落周转所驱动。但就功能群而言, 仅以食性为例, 已有研究表明, 山区河流鱼类的食性特征沿纵向梯度变化, 表现为由无脊椎动物食性(主要以水生昆虫为食物, 如本研究中的切尾拟鲮(*Pseudobagrus truncatus*)等)、植食性(以水生维管束植物等为食物, 如本研究中的高体鲮等)、杂食性(兼食水生植物和无脊椎动物, 如本研究中的鲫、鲤等)、凶猛肉食性(以鱼虾等为食物, 如本研究中的乌鳢、鳊等)的依次变化过程(Pouilly et al, 2006; 朱仁等, 2012)。此外, 相对于上游河段而言, 下游河段由于植食性、凶猛肉食性等物种的出现, 造成无脊椎动物食性鱼类的比例下降, 但下游河段无脊椎动物食性鱼类并不会消失(Angermeier & Karr, 1983; Goldstein & Meador, 2004)。因此, 由上游至下游, 河流鱼类的食性功能类型的变化主要表现为食性功能群的逐渐获得过程, 并未出现明显的食性功能类型的丢失过程, 进而导致功能群 β 多样性的空间变化主要由功能嵌套所驱动。

诚然, 本研究基于课题组前期积累数据, 运用分类群与功能群、 α 与 β 多样性、群落周转与嵌套等研究手段和方法, 比较研究了群落多样性沿青弋江 1–5 级河流的纵向梯度变化规律。但是, 本研究尚存在一些不足, 譬如: (1) 河流系统具有连续性、等级性和异质性, 本文使用河流级别来反映纵向梯度, 这尽管能体现河流等级性和异质性但无法真正反映河流连续性的特点, 因此, 在后续的研究工作中, 有必要通过从河源至河口连续设置样点来开展有关河流鱼类多样性的纵向梯度格局研究。(2) 本文功能群的构建是参照 Poff 和 Allan (1995) 的方法, 尽管这一方法在鱼类生态学中得到广泛的应用, 但从目前看来, 该方法存在一些不足, 如: 测度的功能性状较少, 能反映的生态信息含量较少; 呈现的

功能多样性实际上是功能群的数量, 这与基于连续的功能性状而计算出的功能多样性(如功能丰富度、功能均匀度、功能离散度)存在本质上的区别, 无法呈现同一功能类型(如草食性鱼类)不同物种间(如草鱼和高体鲮)、尤其是同一物种不同种群间的功能特征变异, 进而导致其研究结果所反映的生态系统功能等信息不完整。因此, 在后续的研究工作中, 有必要针对多功能性状进行测度并基于这些连续性性状构建功能多样性指数来开展有关河流鱼类的功能多样性研究。

参考文献

- Angermeier PL, Karr JR (1983) Fish communities along environmental gradients in a system of tropical streams. *Environmental Biology of Fishes*, 9, 117–135.
- Baselga A (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 134–143.
- Bishop TR, Robertson MP, Rensburg BJ, Parr CL (2014) Elevation–diversity patterns through space and time: Ant communities of the Maloti-Drakensberg Mountains of southern Africa. *Journal of Biogeography*, 41, 2256–2268.
- Chen XY (2013) Checklist of fishes of Yunnan. *Zoological Research*, 34, 281–343. (in Chinese with English abstract) [陈小勇 (2013) 云南鱼类名录. 动物学研究, 34, 281–343.]
- Chu L, Wang WJ, Yan LL, Yan YZ, Zhu R, Si C (2015) Fish assemblages and longitudinal patterns in the headwater streams of the Chencun Reservoir in the Huangshan Area. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 900–910. (in Chinese with English abstract) [储玲, 王文剑, 闫莉莉, 严云志, 朱仁, 司春 (2015) 黄山陈村水库上游河源溪流的鱼类群落及其纵向梯度格局. 生态学报, 35, 900–910.]
- Chu XL, Zheng BS, Dai DY (1999) *Fauna Sinica, Osteichthyes*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [褚新洛, 郑葆珊, 戴定远 (1999) 中国动物志·硬骨鱼纲. 科学出版社, 北京.]
- Costas N, Pardo I (2015) Isotopic variability in a stream longitudinal gradient: Implications for trophic ecology. *Aquatic Sciences*, 77, 231–260.
- Dauwalter DC, Splinter DK, Fisher WL, Marston RA (2008) Biogeography, ecoregions, and geomorphology affect fish species composition in stream of eastern Oklahoma, USA. *Environmental Biology of Fishes*, 82, 237–249.
- Dunn RR, Gavin MC, Sanchez MC (2006) The pigeon paradox: Dependence of global conservation on urban nature. *Conservation Biology*, 20, 1814–1816.
- Erös T, Grossman GD (2005) Effects of within-patch habitat structure and variation on fish assemblage characteristics in the Bernecei stream, Hungary. *Ecology of Freshwater Fish*,

- 14, 256–266.
- Gilliam JF, Fraser DF, Alkins-Koo M (1993) Structure of a tropical stream fish community: A role for biotic interactions. *Ecology*, 74, 1856–1870.
- Goldstein RM, Meador MR (2004) Comparisons of fish species traits from small streams to large rivers. *Transactions of The American Fisheries Society*, 133, 971–983.
- Grenouillet G, Pont D, Hérisse C (2004) Within-basin fish assemblage structure: The relative influence of habitat versus stream spatial position on local species richness. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61, 93–102.
- Grossman GD, Dowd JF, Crawford M (1990) Assemblage stability in stream fish: A review. *Environmental Management*, 14, 661–671.
- Hoeninghaus DJ, Winemiller KO, Birnbaum JS (2007) Local and regional determinants of stream fish assemblage structure: Inferences based on taxonomic vs. functional groups. *Journal of Biogeography*, 34, 324–338.
- Jackson DA, Peres-Neto PR, Olden JD (2001) What controls who is where in freshwater fish communities the roles of biotic, abiotic, and spatial factors. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58, 157–170.
- Jaramillo-Villa U, Maldonado-Ocampo JA, Escobar F (2010) Altitudinal variation in fish assemblage diversity in streams of the central Andes of Colombia. *Journal of Fish Biology*, 76, 2401–2417.
- Kessler M, Abrahamczyk S, Bos M, Buchori D, Putra DD, Gradstein SR, Tschamtké AT (2009) Alpha and beta diversity of plants and animals along a tropical land-use gradient. *Ecological Applications*, 19, 2142–2156.
- Leprieux F, Tedesco PA, Huguéy B, Beauchard O, Durr HH, Brosse S, Oberdorff T (2011) Partitioning global patterns of freshwater fish beta diversity reveals contrasting signatures of past climate change. *Ecology Letters*, 14, 325–334.
- Li YH, Yan YZ, Zhu R, Zhou K, Chu L, Wan A, Wang XS (2014) Spatial variations in fish assemblages within the headwater streams of the Wanhe watershed: A river network-based approach. *Journal of Fishery Sciences of China*, 21, 988–999. (in Chinese with English abstract) [李艳慧, 严云志, 朱仁, 周科, 储玲, 万安, 汪小三 (2014) 基于河流网络体尺度的皖河源溪流鱼类群落的空间格局. *中国水产科学*, 21, 988–999.]
- Li YR, Tao J, Chu L, Yan YZ (2018) Effects of anthropogenic disturbances on α and β diversity of fish assemblages and their longitudinal patterns in subtropical streams, China. *Ecology of Freshwater Fish*, 27, 433–441.
- Matthews WJ (1998) *Patterns in Freshwater Fish Ecology*. Chapman and Hall, London.
- Mazzoni R, Lobón-Cerviá J (2000) Longitudinal structure, density and production rates of a neotropical stream fish assemblage: The river Ubatiba in the Serra Do Mar, Southeast Brazil. *Ecography*, 23, 588–602.
- McGarvey DJ, Hughes RM (2008) Longitudinal zonation of Pacific Northwest (USA) fish assemblages and the species–discharge relationship. *Copeia*, 2008, 311–321.
- Nelson JS (2006) *Fishes of the World*, 4th edn. John Wiley & Sons, Hoboken, New Jersey.
- Oberdorff T, Guilbert E, Lucchetta JC (1993) Patterns of fish species richness in the Seine River Basin, France. *Hydrobiologia*, 259, 157–167.
- Pease AA, Winemiller KO (2012) Functional diversity and trait–environment relationships of stream fish assemblages in a large tropical catchment. *Freshwater Biology*, 57, 1060–1075.
- Poff NL, Allan JD (1995) Functional organization of stream fish assemblages in relation to hydrological variability. *Ecology*, 76, 606–627.
- Pouilly M, Barrera S, Rosales C (2006) Changes of taxonomic and trophic structure of fish assemblages along an environmental gradient in Upper Beni watershed (Bolivia). *Journal of Fish Biology*, 68, 137–156.
- Resh VH, Brown AV, Covich AP, Gurtz ME, Li HW, Minshall GW (1988) The role of disturbance in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society*, 7, 433–455.
- Roberts JH, Hitt NP (2010) Longitudinal structure in temperate stream fish communities: Evaluating conceptual models with temporal data. *American Fisheries Society Symposium*, 73, 281–299.
- Schlosser IJ (1982) Fish community structure and function along two habitat gradients in a headwater stream. *Ecological Monographs*, 52, 395–414.
- Strahler AN (1957) Quantitative analysis of watershed geomorphology. *Eos, Transactions American Geophysical Union*, 38, 913–920.
- Sui XY, Lu Z, Yan YZ, Chen YF, Jia YT (2014) Influence of a large dam on the longitudinal patterns of fish assemblages in Qingyi Stream. *Zoological Research*, 35, 362–372.
- Suvarnaksha A, Lek S, Lek-Ang S, Jutagate T (2012) Fish diversity and assemblage patterns along the longitudinal gradient of a tropical river in the Indo-Burma hotspot region (Ping-Wang River Basin, Thailand). *Hydrobiologia*, 694, 153–169.
- Taylor CM, Warren ML Jr (2001) Dynamics in species composition of stream fish assemblages: Environmental variability and nested subsets. *Ecology*, 82, 2320–2330.
- Tisseuil C, Leprieux F, Grenouillet G, Vrac M, Lek S (2012) Projected impacts of climate change on spatio-temporal patterns of freshwater fish beta diversity: A deconstructing approach. *Global Ecology & Biogeography*, 21, 1213–1222.
- Torgersen CE, Baxter CV, Li HW, McIntosh BA (2006) Landscape influences on longitudinal patterns of river fishes: Spatially continuous analysis of fish–habitat relationships. *American Fisheries Society Symposium*, 48, 473–492.
- Troia MJ, Gido KB (2015) Functional strategies drive community assembly of stream fishes along environmental gradi-

- ents and across spatial scales. *Oecologia*, 177, 545–559.
- Tylianakis JM, Klein AM, Tschamntke T (2008) Spatiotemporal variation in the diversity of Hymenoptera across a tropical habitat gradient. *Ecology*, 86, 3296–3302.
- Vannote RL, Minshall GW, Cumins KW, Sedell JR, Cushing CE (1980) The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37, 130–137.
- Wang WJ, Chu L, Si C, Zhu R, Chen WH, Chen FM, Yan YZ (2013) Spatial and temporal patterns of stream fish assemblages in the Qiupu Headwater National Wetland Park. *Zoological Research*, 34, 417–428. (in Chinese with English abstract) [王文剑, 储玲, 司春, 朱仁, 陈文豪, 陈方明, 严云志 (2013) 秋浦河源国家湿地公园溪流鱼类群落的时空格局. *动物学研究*, 34, 417–428.]
- Whittaker RH (1972) Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21, 213–251.
- Whittaker RJ, Fernández-Palacios JM (2007) *Island Biogeography: Ecology, Evolution, and Conservation*. Oxford University Press, Oxford.
- Yao WQ (2010) *Systematic Synopsis of Fishes in Anhui Province*. Anhui University Press, Hefei. (in Chinese) [姚闻卿 (2010) 安徽鱼类系统检索. 安徽大学出版社, 合肥.]
- Zbinden ZD, Matthews WJ (2017) Beta diversity of stream fish assemblages: Partitioning variation between spatial and environmental factors. *Freshwater Biology*, 62, 1460–1471.
- Zhu R, Si C, Chu L, Rui M, Wu TT, Yan YZ (2015) The spatio-temporal distribution of fish population in the headwaters of the Qingyi River: A study based on the habitat patches. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 39, 686–694. (in Chinese with English abstract) [朱仁, 司春, 储玲, 芮明, 吴添天, 严云志 (2015) 基于栖息地斑块尺度的青弋江河源溪流鱼类群落的时空格局. *水生生物学报*, 39, 686–694.]
- Zhu R, Yan YZ, Sun JJ, Huang HL, Tan XL, Lin L (2012) Feeding habits of fish assemblage in headwater streams of Chencun Reservoir in Huangshan Mountain. *Chinese Journal of Ecology*, 31, 359–366. (in Chinese with English abstract) [朱仁, 严云志, 孙建建, 黄海玲, 谈小龙, 林璐 (2012) 黄山陈村水库河源溪流鱼类群落的食性. *生态学杂志*, 31, 359–366.]

(责任编辑: 陈小勇 责任编辑: 闫文杰)

附录 Supplementary Material

附录1 青弋江流域调查样点示意图(改自Sui et al, 2014)

Appendix 1 Map of the Qingyi River watershed in Anhui Province, China. (revised from Sui et al, 2014)

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2017263-1.pdf>

张东, 宛凤英, 储玲, 严云志. 青弋江鱼类分类群和功能群的 α 和 β 多样性纵向梯度格局. 生物多样性, 2018, 26 (1): 1–13.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2017263>

附录1 青弋江流域调查样点示意图(改自Sui et al, 2014)

Appendix 1 Map of the Qingyi River watershed in Anhui Province, China. (revised from Sui et al, 2014)