



•研究报告•

长江干流鱼类功能群空间分异

王安伦^{1,2,3}, 何萍^{1,2,3*}, 龙心远^{1,2,3}

1. 中国环境科学研究院, 北京 100012; 2. 国家环境保护区域生态过程与功能评估重点实验室, 北京 100012; 3. 环境基准与风险评估国家重点实验室, 北京 100012

摘要: 河流是一个连续而整体的系统, 大型河流中的鱼类物种组成沿河流纵向随环境梯度的分异而变化。本研究采用从长江上游金沙江起点直门达至下游入海口的168种淡水鱼类分布数据, 根据鱼类的体型、形状、食性和生活史策略划分功能群, 利用层次聚类分析和排序分析方法研究了长江干流鱼类功能群分布格局及其对不同尺度的环境因子的适应性。结果显示, 长江干流鱼类功能群的分布存在一级和二级的空间分异: 一级分异以龙开口为分界点; 而二级分异以石鼓、龙开口和白鹤滩坝下为分界点。自上游到下游, 鱼类功能群的变化规律是: 体型从小型过渡到中型和大型, 形状从仅有纺锤形和圆柱形过渡到出现侧扁形, 食性从杂食性过渡到更多样性的食性, 生活史策略从机会策略过渡到周期策略和均衡策略。鱼类功能群的分布格局是适应不同尺度环境因子空间分异的结果: 在大尺度的整条长江干流中, 与气候特征相关的海拔和气温是主导影响因素; 而随着研究的尺度缩小, 与地形特征相关的河段坡降的影响显现, 在中尺度的I-1段中作为主导。本研究对认识长江干流的鱼类空间分布规律以及环境适应性特征具有参考意义。

关键词: 河流连续体; 长江; 鱼类功能群; 空间分异

王安伦, 何萍, 龙心远 (2023) 长江干流鱼类功能群空间分异. 生物多样性, 31, 23095. doi: 10.17520/biods.2023095.

Wang AL, He P, Long XY (2023) Spatial differentiation of fish functional groups in the Yangtze River. Biodiversity Science, 31, 23095. doi: 10.17520/biods.2023095.

Spatial differentiation of fish functional groups in the Yangtze River

Anlun Wang^{1,2,3}, Ping He^{1,2,3*}, Xinyuan Long^{1,2,3}

1 Chinese Research Academy of Environmental Sciences, Beijing 100012

2 State Environmental Protection Key Laboratory of Regional Ecological Processes and Functions Assessment, Beijing 100012

3 State Key Laboratory of Environmental Criteria and Risk Assessment, Beijing 100012

ABSTRACT

Aim: The composition of fish in large rivers exhibits longitudinal variation along the river influenced by environmental gradients. The River Continuum Concept revolutionized the understanding of river ecosystems by linking changes in river macro-invertebrate trophic functional groups to the differentiation of nutrient sources between upstream and downstream areas. The concept offers a novel framework for studying the distribution patterns of river biomes at large scale, from upstream to downstream. In this study, a dataset encompassing 168 species of fish were used, covering the entire range from Zhimenda, the starting point of the Jinsha River, to the estuary. Functional groups were first classified based on criteria such as body sizes, shapes, feeding habits, and life-history strategies. Subsequently, their distribution patterns as well as their adaptability to environmental factors were investigated across different scales.

Methods: A total of 14 functional groups and 59 combined function groups were classified, and 5 environmental factors were selected: elevation, mean temperature, mean annual temperature range, river width and river slope gradient. The distribution pattern of fish functional groups was analyzed using hierarchical clustering, while ordination analysis was applied to analyze the relationship between environmental factors and fish functional groups at different scales.

Results: The results revealed a primary and secondary differentiation in the distribution of fish functional groups within

收稿日期: 2023-03-31; 接受日期: 2023-06-29

基金项目: 生态环境部生物多样性调查评估项目(2019HJ2096001006)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: heping@craes.org.cn

the Yangtze River: the primary differentiation occurs at Longkaikou, acting as the dividing point, while the secondary differentiation is observed at Shigu, Longkaikou and Downstream of Baihetan Dam. Moving from the upstream to the downstream, fish body sizes transition from small to medium and large, body shapes shift from predominantly fusiform and cylindrical to include compressform appearances. Feeding habits evolve from primarily omnivorous to encompass a more diverse range of feeding functional groups, and life-history strategies transform from opportunistic to periodic and equilibrium strategies. The distribution pattern of fish functional groups is a result of adaptation to spatial differentiation of environmental factors at different scales. Across the larger scale of the entire Yangtze River, elevation and temperature, which are associated with climatic features, serve as dominant factors; whereas, as the spatial scale of the study shrinks, the influence of river slope drop associated with topographic features, becomes more prominent and plays the most important role in the I-I river section at medium scale.

Conclusion: The distribution pattern of fish functional groups is direct outcome of the fish adaptation to environmental differentiation. Furthermore, the specific environment factors that determine the distribution of fish functional groups vary at different scales, consequently affecting the corresponding functional traits of the fish. This study contributes to our understanding of the river continuum theory, the spatial distribution pattern of fish in the Yangtze River, and the environmental adaptation characteristics of fishes.

Key words: the river continuum; the Yangtze River; fish functional groups; spatial differentiation

大型河流从涓涓细流到奔腾入海, 水温、水深、流速、底质和水质等环境因子呈纵向梯度变化, 也造就了水生生物组成及其功能的梯度变化。Vannote 等 (1980) 提出了河流连续体概念(The River Continuum Concept, RCC), 描述了在流经北美东部落叶林的河流中, 从上游到下游, 河流环境及其营养来源的变化造成了大型无脊椎动物群落的食性功能群组成的变化。河流连续体概念的创新在于将河流视为沿着河流梯度的一组连续的、相互作用的生物和物理过程, 而不是离散的片段(Minshall et al, 1985; Doretto et al, 2020)。该概念提出后, 被广泛应用于预测河流系统的环境与水生生物群落的纵向变化(Leclerc & DesGranges, 2005; Burgad et al, 2017; Jäger & Borchardt, 2018), 并在一些大型河流中得到验证(Minshall et al, 1983); 但在一些建坝的河流中, 河流连续体的趋势并不明显(Ward & Stanford, 1995)。河流连续体概念启发人们从河流生态系统的整体中看待堤坝阻隔等人为干扰(Ward & Stanford, 1995), 对于理解河流纵向生态过程, 保护河流连通性和树立流域系统思维具有重要理论价值。

功能群是在一定系统中占据相似生态位并对特定环境因素有着相同或相似响应的若干物种的集合(Root, 1967; Halpern & Floeter, 2008)。鱼类的体型(Pease et al, 2012)、形状(Schaefer et al, 2011)、食性(Vannote et al, 1980)和生活史策略(Troia & Gido, 2014) 4种功能性状已被应用于河流纵向梯度研究。例如, 鱼类的大小和体型与运动能力相关: 小型鱼

类灵活, 适应复杂的地形; 而大型鱼类有耐力, 适应较深的水域(Hoeinghaus et al, 2007; Villéger et al, 2017)。纺锤形鱼类适应急流, 而侧扁形鱼类适应缓流(Townsend & Hildrew, 1994)。鱼类群落的食性组成与河流环境中的营养来源和积累程度相关: 在初级生产力较低、营养积累较低的上游, 鱼类群落以无脊椎动物食性的种类为主; 而随着下游营养来源增加以及营养积累, 鱼类食性也更多样, 草食性与肉食性鱼类在下游更加常见(Schlosser, 1987; Thorp et al, 2015)。鱼类的生活史策略与鱼类在环境干扰中的灭绝风险和恢复能力密切相关: 根据Winemiller和Rose (1992)的鱼类生活史策略框架, 机会策略者(卵径小、体型小、产卵数量较少、寿命短、初次性成熟早的鱼类)具有较高的种群恢复力, 能适应多变的环境, 例如山洪暴发频繁的河流源头; 周期策略者(卵径较大、体型大、绝对繁殖力高、寿命长、初次性成熟晚的鱼类)通常生活在周期性波动的环境, 例如季节性变化明显的温带地区(Winemiller & Rose, 1992); 而均衡策略者(卵径大、体型中等、绝对繁殖力小、亲本护幼程度极高)则通常栖息于稳定的环境中, 例如河床基底受干扰较少的或静水的区域(Mims & Olden, 2012)。生物的复合功能群(combined groups)则响应多种环境因子的共同作用(B-Béres et al, 2016)。功能群仅需要依据功能性状以及生态学属性即可划分(Hay, 1994; Violle et al, 2007), 简化了从物种水平研究大型河流的生物群落的复杂性, 已被广泛用于研究不同尺度的生物

与环境相互作用(Woodward & Cramer, 1996)。

大型河流往往跨越不同的气候和地貌区域, 不同空间尺度的环境因子对生物的影响不同(Poff, 1997; Jackson et al, 2001)。例如, 气候和地理条件在流域尺度上影响着鱼类的体型; 而在河段中, 河流深度和宽度对体型的影响则更明显(Poff, 1997)。气候控制着区域中物种所能占据的潜在范围(Jackson et al, 2001); 而更小尺度的生物地理条件则决定某一物种的具体分布(Smith & Powell, 1971)。但是由于很多鱼类研究都是在相对较小的流域或局部河段上进行的(Pease et al, 2012), 客观上影响了在大型河流中研究鱼类与环境之间的关系。

长江是世界第三大河, 长达6,300 km, 发源于青藏高原, 流经高原、山地丘陵和平原地貌区直至东海。随着长江经济带实施大保护以来, 污染和捕捞压力逐步减轻, 河流纵向阻隔对鱼类多样性的影响受关注程度日渐提高, 应用河流连续体理论深化长江生物多样性研究就更为重要。本研究采用2019–2020年长江干流鱼类多样性调查数据, 以河流连续体理论为指导, 研究不同鱼类功能群在河流上下游的空间分异及其对不同尺度环境因子的适应性, 理解长江上下游鱼类群落差异性特征, 可以为推进长江生物多样性保护提供参考依据和理论支持。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

本文研究区域自金沙江起点直门达到长江入海口上海市, 包括金沙江江段、长江上游、中游和下游干流, 不包括长江源头段(图1)。

金沙江江段的特征是高、深、曲、窄、陡, 水位在洪涝季节与干旱季节之间波动很大, 汛期流速高达7 m/s (易伯鲁, 2011)。金沙江蕴藏着极为丰富的水能资源, 目前已规划27个水电站, 已蓄水水电站共12级(崔磊等, 2022)。通常把云南省石鼓镇以上作为金沙江上游(熊明等, 2020)。金沙江上游流经青藏高原, 位于高寒气候带, 河谷平均海拔超过3,500 m, 河段长约994 km, 落差高达1,722 m。金沙江中下游流经高山峡谷, 河谷海拔范围在260–1,800 km之间, 以U型或V型河谷为主, 具有亚热带气候特征。攀枝花市是金沙江中游和下游的分

界点, 雅砻江在这里汇入, 金沙江流量倍增(陈寅, 1955)。金沙江在宜宾之后汇入长江上游干流。

长江上、中和下游干流的流速比金沙江缓和, 气候为亚热带季风气候。从宜宾至宜昌为长江上游干流, 长约1,100 km, 宽300–400 m。该段穿过丘陵地带, 在地形作用下季风气候不如中下游明显, 温和湿润; 有交错的浅滩和急流。随着江段变宽, 水位波动变小, 流速减慢(刘建康和曹文宣, 1992), 流水在宜昌附近的三峡库区被截留。宜昌是长江干流河道高程发生质变的地点: 在宜昌之后干流河道平均高程在100 m以下(董耀华和汪秀丽, 2017)。宜昌之后为长江中下游干流。该段流经平原地区, 季风气候明显, 江面宽阔, 流速锐减。宜昌市至江西省湖口县为中游, 该段河道弯曲, 与中国最大的两大湖泊洞庭湖和鄱阳湖相通, 具有复杂的江湖关系。湖口县之后为下游, 河道笔直, 直至入海。

1.2 数据来源

1.2.1 鱼类分布数据

鱼类分布数据来源于生态环境部生物多样性调查评估项目2019–2020年的长江生物多样性调查成果(附录1)。从直门达到入海口, 在长江干流上共设置63个采样点(图1), 涵盖长江干流除源头段的所有江段。采样时段分别为2019年8–9月(秋季)、2020年的1–2月(冬季)、4–5月(春季)和7–8月(夏季)。在样点放置刺网和鱼笼等捕捞网具调查鱼类, 采集到的鱼类在现场直接鉴定或者制成标本后邀请分类学专家进行鉴定。除去外来物种, 共调查到168种淡水鱼类。

1.2.2 环境数据

利用ArcGIS 10.6和各个样点的实测坐标计算各样点到上游(1号样点直门达)的河道距离, 将其视为各样点距上游的距离, 代表样点在河流中的纵向位置。

参考以往研究中对河流环境因子及其空间尺度的描述(Poff, 1997; McCluney et al, 2014), 选择5个环境因子, 其中3个为流域尺度因子, 包括平均气温、平均气温年较差和海拔; 2个为河段尺度因子, 包括河流宽度和河段坡降。

平均气温和平均气温年较差的数据来源于国家青藏高原科学数据中心的国家1 km分辨率逐月平均气温数据集(Peng et al, 2019)。选用1991–2021

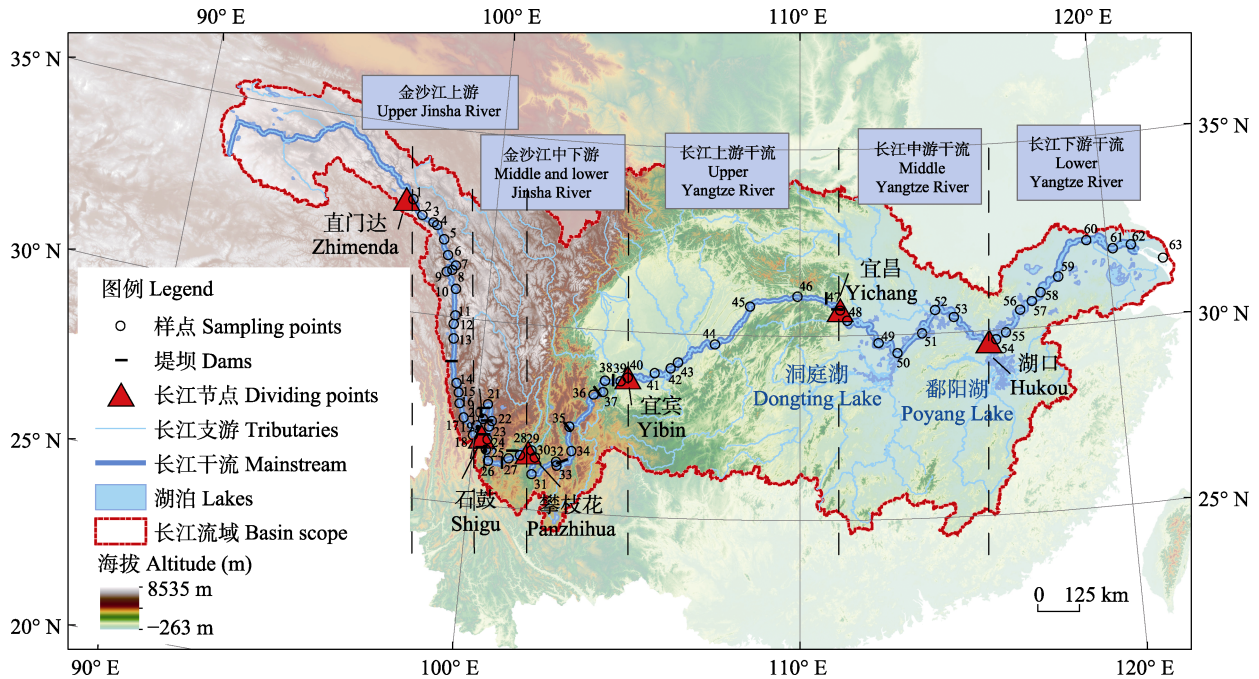


图 1 长江流域地貌与鱼类采样点分布。样点序号 1-63 所对应的地点依次为: 1. 直门达; 2. 奔达乡; 3. 洛须镇; 4. 麻呷乡; 5. 卡松渡乡; 6. 岗托; 7. 赠曲河口; 8. 金沙乡; 9. 波罗乡; 10. 叶巴滩; 11. 竹巴龙; 12. 巴塘河口; 13. 苏洼龙; 14. 奔子栏村; 15. 同普乡; 16. 五境乡; 17. 上江乡; 18. 石鼓; 19. 虎跳峡; 20. 大具乡; 21. 三江口村; 22. 下山江村; 23. 黑白水河口; 24. 金安桥坝下; 25. 龙开口; 26. 片角镇; 27. 新田村; 28. 江边村; 29. 雅砻江口; 30. 鱼鲊乡; 31. 江头村; 32. 乌东德坝上; 33. 乌东德坝下; 34. 白鹤滩坝上; 35. 白鹤滩坝下; 36. 溪洛渡坝上; 37. 溪洛渡坝下; 38. 向家坝上; 39. 向家坝下; 40. 宜宾市; 41. 沱江口; 42. 江北段; 43. 江津段; 44. 涪陵段; 45. 万州段; 46. 巫山段; 47. 宜昌葛洲坝; 48. 宜昌清江口; 49. 石首; 50. 监利; 51. 嘉鱼; 52. 武汉段; 53. 黄冈段; 54. 湖口县; 55. 望江县; 56. 安庆市; 57. 池州市; 58. 铜陵市; 59. 芜湖市; 60. 镇江市; 61. 常州市; 62. 南通市; 63. 上海市入海口。

Fig. 1 Landforms of the Yangtze River basin and distribution of fish sampling points. The sites corresponding to the sample points with serial numbers 1-63 are: 1. Zhimenda; 2. Benda Town; 3. Luoxu Town; 4. Maxia Town; 5. Kasongdu Town; 6. Gangtuo; 7. Zengqu River estuary; 8. Jinsha Town; 9. Boluo Town; 10. Yebatan; 11. Zhubalong; 12. Batang River estuary; 13. Suwalong; 14. Benzilan Village; 15. Tongpu Town; 16. Wujing Town; 17. Shangjiang Town; 18. Shigu; 19. Tiger Leaping Gorge; 20. Daju Town; 21. Sanjiangkou Village; 22. Xiashanjiang Village; 23. Heibaishui River estuary; 24. Downstream of Jin'anqiao Dam; 25. Longkaikou; 26. Pianjiao Town; 27. Xintian Village; 28. Jiangbian Village; 29. Yalong River estuary; 30. Yuzuo Town; 31. Jiangtuo Village; 32. Upstream of Wudongde Dam; 33. Downstream of Wudongde Dam; 34. Upstream of Baihetan Dam; 35. Downstream of Baihetan Dam; 36. Upstream of Xiluodu Dam; 37. Downstream of Xiluodu Dam; 38. Upstream of Xiangjia Dam; 39. Downstream of Xiangjia Dam; 40. Yibin City; 41. Tuo River estuary; 42. Jiangbei; 43. Jiangjin; 44. Fuling; 45. Wanzhou; 46. Wushan; 47. Gezhou Dam in Yichang City; 48. Qingjiang River estuary in Yichang City; 49. Shishou; 50. Jianli; 51. Jiayu; 52. Wuhan; 53. Huanggang; 54. Hukou County; 55. Wangjiang County; 56. Anqing City; 57. Chizhou City; 58. Tongling City; 59. Wuhu City; 60. Zhenjiang City; 61. Changzhou City; 62. Nantong City; 63. The Yangtze River estuary in Shanghai.

年间所有月份的平均气温的均值作为平均气温; 所有年份1月和7月的平均气温的差值的均值作为平均气温年较差, 因为1月和7月的平均气温近似地代表了该年的极端气温(Hoeinghaus et al, 2007; 叶尔克江·霍依哈孜等, 2021)。

海拔的数据来源于美国地质勘探局的航天飞机雷达地形测绘任务(Shuttle Radar Topography Mission, SRTM) 4.1版本的90 m数字高程模型产品(SRTM-3 V4.1) (Jarvis et al, 2008)。

河段坡降的数据来源于全球河流坡度数据

(Global River Slope, GloRS) (Cohen et al, 2018)。该数据以50 km为间隔, 并考虑河流交汇点计算河段的坡降, 相比于传统坡度计算方法得到的坡度数据更适用于大型河流流域的分析(Cohen et al, 2018)。

河流宽度的数据来源于Landsat全球河流宽度(Global River Width from Landsat, GRWL)矢量产品(Allen & Pavelsky, 2018)。

1.3 分析方法

1.3.1 功能群构建

鱼类的体型、形状、食性和生活史策略这4类

功能性状所对应的功能群和划分依据见表1。体型可分为小型、中型和大型(Garrison & Link, 2000); 形状可分为纺锤型、圆柱形和侧扁形(李新辉等, 2022); 食性可分为碎屑食性、草食性、无脊椎动物食性、鱼食性和杂食性(Ibañez et al, 2009); 生活史策略可分为机会策略、周期策略和均衡策略(Winemiller & Rose, 1992; 黎明政, 2013)。4类功能性状共划分为14个功能群, 并进一步划分为59个“体型-形状-食性-生活史策略”复合功能群。鱼类的功能性状信息来自网络数据库FishBase (Froese, 2017)、鱼类志(湖北省水生生物研究所鱼类研究室编, 1976; 丁瑞华等, 1994)和相关文献。在没有可用信息时, 参考相同样点中同属的鱼类(附录2)。

1.3.2 鱼类功能群分析

(1)根据复合功能群的相似程度对样点进行层次聚类分析, 并根据聚类结果对长江干流分段。基于复合功能群在各样点中的分布数据计算Bray-Curtis相似性系数并生成相似性矩阵。Bray-Curtis相似性系数的优点是能够排除双0情况, 避免样点间根据共有的缺失值而不是存在值进行分组(Legendre & Legendre, 2012)。

(2)根据相似性矩阵, 采用类平均法进行层次

聚类(Hattab et al, 2015), 在本研究中, 该方法的结果比离差平方和法等其他方法更具有生态学意义。

(3)根据轮廓系数(silhouette coefficient)和层次聚类结果确定类别数量(Aranganayagi & Thangavel, 2007)。最后依据聚类结果, 对长江干流分段, 并统计各个分段中的功能群组成特征。

以上分析使用R语言vegan (Oksanen et al, 2013)和factoextra (Kassambara & Mundt, 2017)等程序包实现。

1.3.3 环境因子分析

(1)统一量纲, 对距上游距离和5个环境因子的数据进行归一化处理(Zhang et al, 2017), 公式如下:

$$x' = \frac{x - \min(x)}{\max(x) - \min(x)} \quad (1)$$

其中 x' 为归一化处理结果; x 为原样本数据; $\min(x)$ 和 $\max(x)$ 分别是样本数据的最小值和最大值。

(2)分析5个环境因子在长江干流及各分段中的纵向分异特征。使用R语言psych程序包(Revelle, 2015)计算Pearson's相关性, 检验环境因子与距河源距离之间的相关性, 并建立各个分段中环境因子与距河源距离的线性回归方程。

表1 鱼类的功能性状、功能群及其依据

Table 1 Fish functional traits, functional groups and their basis

功能性状 Functional traits	功能群 Functional groups	依据 Basis	参考文献 Reference
体型 Size	小型 Small	最大全长小于20 cm Maximum total length less than 20 cm	Garrison & Link, 2000
	中型 Medium	最大全长在20-50 cm之间 Maximum total length between 20 cm and 50 cm	
	大型 Large	最大全长大于50 cm Maximum total length more than 50 cm	
形状 Shape	纺锤形 Fusiform	体长 > 体高 > 体宽 Body length > body height > body width	李新辉等, 2022
	圆柱形 Cylindrical	体长 > 体高 ≈ 体宽 Body length > body height ≈ body width	
	侧扁形 Compressiform	体长 ≈ 体高 > 体宽 Body length ≈ body height > body width	
食性 Feeding habits	碎屑食性 Detritivores	以碎屑、浮游生物和藻类为食 Feeding on plankton, detritus and algae	Ibañez et al, 2009
	草食性 Herbivores	以水生高等植物为食 Feeding on aquatic higher plants	
	无脊椎动物食性 Invertivores	以甲壳类动物、寡毛类动物、软体动物和昆虫为食 Feeding on crustaceans, oligochaetes, mollusks, and insects	
	鱼食性 Piscivores	以鱼类为食 Feeding on fish	
生活史 Life-history	机会策略 Opportunistic	小, 迅速成熟, 寿命较短 Small, rapidly maturing, and short-lived	Winemiller & Rose, 1992; 黎明政, 2013
	周期策略 Periodic	大, 繁殖能力高, 寿命较长 Larger, highly fecund and longer life spans	
	均衡策略 Equilibrium	中等大小, 经常表现出亲代照顾, 产生较少但较大的后代 Intermediate size, often exhibit parental care, and produce fewer but larger offspring	

1.3.4 环境因子分异与鱼类功能群分布的相关性分析

(1)使用R语言vegan程序包分析复合功能群与环境因子之间的关系。对鱼类复合功能群和环境因子进行消除趋势对应分析(detrended correspondence analysis, DCA); 然后根据DCA结果, 采用冗余分析(redundancy analysis, RDA)分析环境因子分异与鱼类功能群分布之间的相关性(Sadyś et al, 2015)。

(2)分析对鱼类功能群分布产生重要影响的环境因子。采用Lai等(2022)的R语言rdacca.hp程序包分析各环境因子的个体重要性(individual importance)。个体重要性用于衡量单个自变量(即某个环境因子的空间分异)对因变量(即鱼类功能群的分布)的相对重要性。它考虑了该自变量的独特重要性(unique importance)及其与其他自变量的共享部分, 相比于传统的前向选择分析, 规避了因自变量顺序不同而结果不同的情况(Lai et al, 2022)。个体重要性越高, 说明该环境因子相比其他环境因子对鱼类功能群分布产生更重要的影响。

2 结果

2.1 鱼类功能群的纵向分布格局

根据各样点之间的复合功能群的相似程度(图

2), 长江干流鱼类功能群的地理分布格局存在一级分异和二级分异。相似性系数为0.80时存在一级分异, 长江干流被分为2个一级分段: I段从直门达至金安桥坝下, II段从龙开口至上海市。相似性系数为0.57时存在二级分异, 其中I段被分为I-1段(从直门达至上江乡)和I-2段(从石鼓至金安桥坝下), II段被分为II-1段(从龙开口至白鹤滩坝上)和II-2段(从白鹤滩坝下至上海市)。

排序分析结果(图3)表明: 复合功能群的分布与它们距上游的距离显著相关($P < 0.001$)。中型-纺锤形-碎屑食性-周期策略(FG22)等功能群与距上游距离负相关, 分布在长江上游; 大型-侧扁形-鱼食性-周期策略(FG59)等功能群则与距上游距离正相关, 分布在长江下游。并且, 与距上游距离呈正相关的复合功能群数量比呈负相关的更多。这些复合功能群的分布使不同分段具有独特的功能群组成特征。

各个二级分段的功能群组成差异说明了鱼类功能群从上游到下游的变化(图4)。上游I-1段的功能群组成以小型、纺锤型和圆柱形、杂食性和机会策略为主, 这些功能群所占的比例均超过了50%; 随着河流流向下游, 侧扁形、草食性和鱼食性鱼类在中游开始出现; 在下游II-2段, 体型以中型和大型为主, 生活史策略以周期策略和均衡策略为主, 而

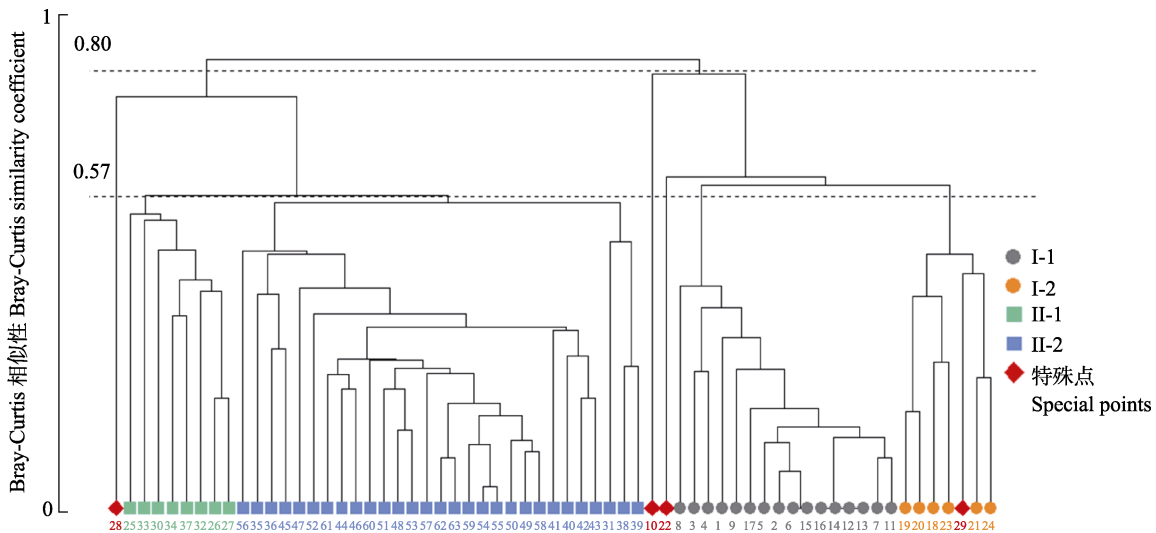


图 2 长江干流中鱼类功能群的 Bray-Curtis 相似性聚类图。调查样点自上游到下游依次以 1-63 表示, 详见图 1。I-1, I-2, II-1 和 II-2 是参考 Bray-Curtis 相似性为 0.57 的条件以及样点的空间关系划分的长江分段。特殊点指聚类分析中被单独归为一类的或者与其他同聚类的样点在空间不连续的样点。

Fig. 2 Diagrams of Bray-Curtis similarity clusters of fish functional groups in the Yangtze River. Sample points from upstream to downstream are indicated by numbers 1-63 in order, see Fig. 1 for details. I-1, I-2, II-1, and II-2 are segments of the Yangtze River with reference to the Bray-Curtis similarity of 0.57 and the spatial relationship of the sampling points. Special points refer to the points that are clustered separately of spatially discontinuous with other points of the same cluster.

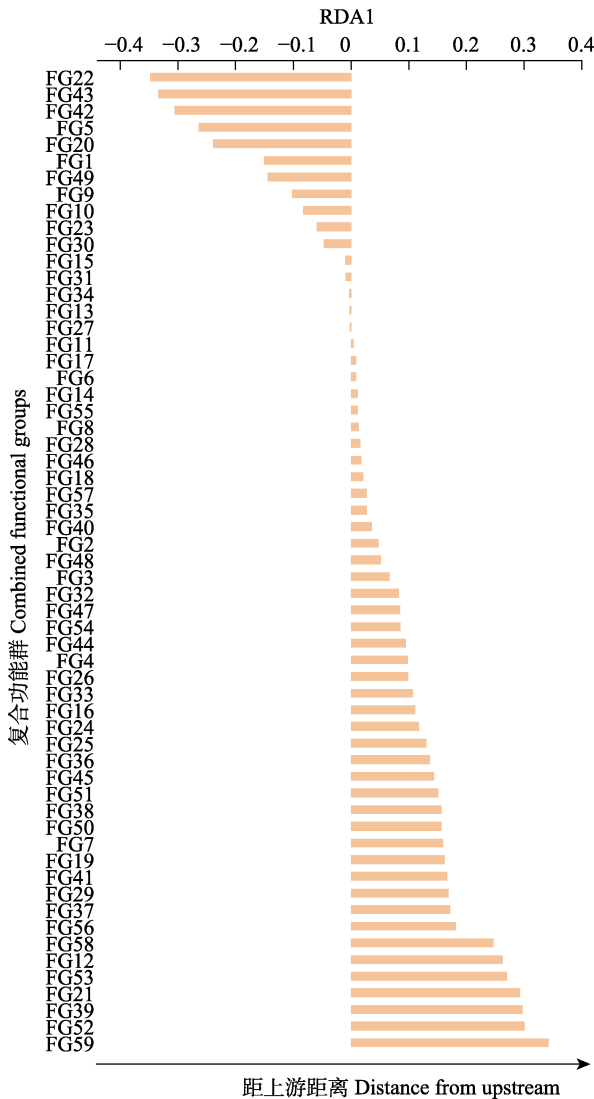


图 3 长江干流鱼类复合功能群的分布与距上游距离的排序分析结果。RDA1 表示二者之间的相关性: RDA1 为负值的复合功能群的分布越接近上游; 而正值的复合功能群则接近下游。从 FG1 到 FG59 所表示的复合功能群见附录 2。
Fig. 3 Ordination analysis of the distribution of fish combined functional groups in the Yangtze River and the distance from upstream. RDA1 indicates the correlation between them: The combined functional groups with negative values of RDA1 is closer to the upstream; while those with positive values are closer to the downstream. The combined functional groups represented from FG1 to FG59 are shown in Appendix 2.

形状功能性状中出现更大比例的侧扁形, 食性更多样化。从上游到下游, 鱼类功能群的组成特征变化为: 体型从小型过渡为中型和大型, 形状从仅有纺锤形和圆柱形过渡为出现侧扁形, 食性从杂食性过渡为更多样化的类型, 生活史策略从机会策略过渡为周期策略和均衡策略。

2.2 环境因子的纵向分异

在长江干流, 平均气温、平均气温年较差、海拔、河流宽度和河段坡降呈现显著的纵向变化($P < 0.01$)。平均气温、平均气温年较差和河流宽度与样点距上游的距离呈显著正相关, 而海拔与河段坡降则呈显著负相关(表2)。

而在I段和II段中, 环境因子呈现不同的纵向变化。平均气温在I段呈线性递增, 而在II段则线性递减(图5A); 而平均气温年较差的趋势则相反, 在I段和II段的交界处存在低谷(图5B)。海拔总体呈递减趋势, 但是I段的斜率相比II段更大, 说明I段的海拔降低的幅度更大(图5C)。I段中的河流宽度和河段坡度的线性拟合结果均不显著, 说明这两个环境因子在I段中的梯度变化不明显; 但是在II段中, 随着样点距上游的距离增加, 河流宽度显著增加, 河段坡度显著减少(图5D, E)。

2.3 环境因子对鱼类功能群分布影响的尺度效应

在长江干流内, 海拔对鱼类功能群分布的个体重要性最高, 其次是平均气温和平均气温年较差, 最后是河段坡降和河流宽度(图6A)。

在不同河流分段中, 对鱼类功能群分布起主要影响的环境因子不同。在I段内, 相比整条长江干流尺度, 河段坡降的个体重要性增加, 其他环境因子均减少(图6A); 而在I-1段内, 河段坡降是5个环境因子中个体重要性最高的(图6A)。此外, 河流宽度在I段和I-1段中的个体重要性小于0, 这是因为它在I段和I-1段中的空间分异不明显(图5D)。

在II段和II-2段中, 海拔仍是对鱼类功能群分布起最主要影响的环境因子, 但是平均气温不再是主要环境因子, 河段坡降的影响程度超过平均气温(图6B)。

综上所述, 在大尺度的整条长江干流中, 与气候特征相关的海拔和气温是鱼类功能群分布主导影响因素; 而随着研究的尺度缩小, 与地形特征相关的河段坡降的影响显现, 并且在I-1段中作为主导。

3 讨论

3.1 长江干流的大尺度空间分异

在大尺度的长江干流中, 鱼类群落的功能群特征呈现纵向梯度变化, 主要受上下游气候分异的影响。25号样点龙开口是鱼类功能群一级分异的分界

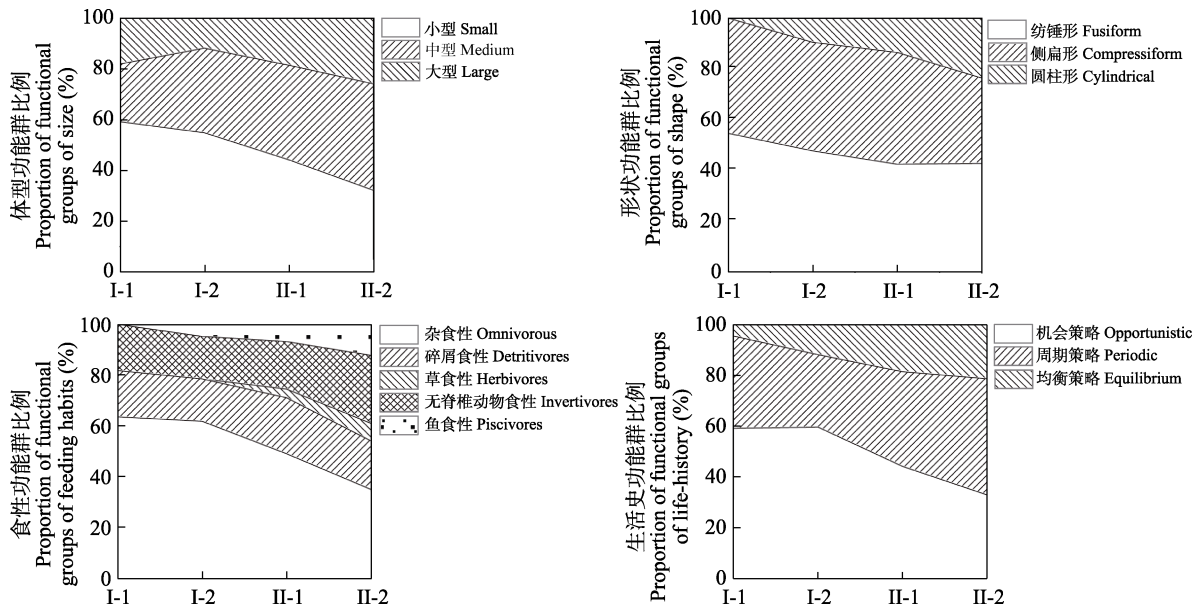


图 4 长江干流各个二级分段的鱼类功能群组成
Fig. 4 Composition of fish functional groups of each secondary segment of the Yangtze River

表2 长江干流的环境因子概况及其与距上游距离的相关性

Table 2 Summary statistic for environmental factors of the Yangtze River at the basin scale and reach scale, and their relationships with the distance from upstream

尺度 Scales	环境因子 Environmental factors	最小值-最大值 Range	平均值±标准差 Mean ± SD	与样点距上游距离的相关性 Relationship with the distance from upstream	
				R	P
流域 Basin	平均气温 Average temperature (°C)	2.65–21.24	15.71 ± 4.62	0.539	**
	平均气温年较差 Average annual range of temperature (°C)	107.00–252.00	180.32 ± 48.68	0.741	**
	海拔 Altitude (m)	0.00–3530.00	1118.51 ± 1140.59	-0.877	**
河段 Reach	河流宽度 River width (m)	60.00–6377.00	829.43 ± 1253.42	0.776	**
	河段坡降 Slope gradient	0.00–0.02	4.8×10 ⁻³ ± 4.9×10 ⁻³	-0.633	**

** P<0.01

点, 它位于金沙江中上游和下游的地理分界点攀枝花市附近(图1), 位于平均气温、平均气温年较差和海拔的交界区(图5A, B)。龙开口的上游为I段, 基本位于高寒地区; 其下游为II段, 位于亚热带气候区。在高海拔低气温的地区, 体型较小的机会策略鱼类以牺牲繁殖力和存活率为代价获得更快的世代时间, 因此在寒冷条件中占据优势; 而体型较大的周期策略鱼类以高繁殖率和幼崽存活率更适应环境压力较小的温暖气候(Perkin et al, 2017; Kirk et al, 2022), 因此上游I段相比于下游II段具有更大比例的小型和机会策略功能群。而鱼类群落的食性性状也受温度的影响, 下游的鱼类群落相比于上游具有

更多样化的食性。这是因为食性功能群特征与河流中的营养积累相关(Vannote et al, 1980), 而河流温度越高, 初级生产力越高(Ogbuagu & Okoli, 2013), 所以下游鱼类的食性功能和其他功能的多样性均提升(Thorp et al, 2006)。

3.2 江段的中尺度空间分异

在中尺度的江段中, 地形地貌的影响开始显现, 并在某些江段中作为主导。18号样点石鼓是I段内鱼类功能群二级分异的分界点, 也是金沙江上游和中下游的地理分界点。而35号样点白鹤滩坝下是II段内二级分异的分界点, 位于金沙江中下游和长江上游干流的地理分界点宜宾附近(图1)。

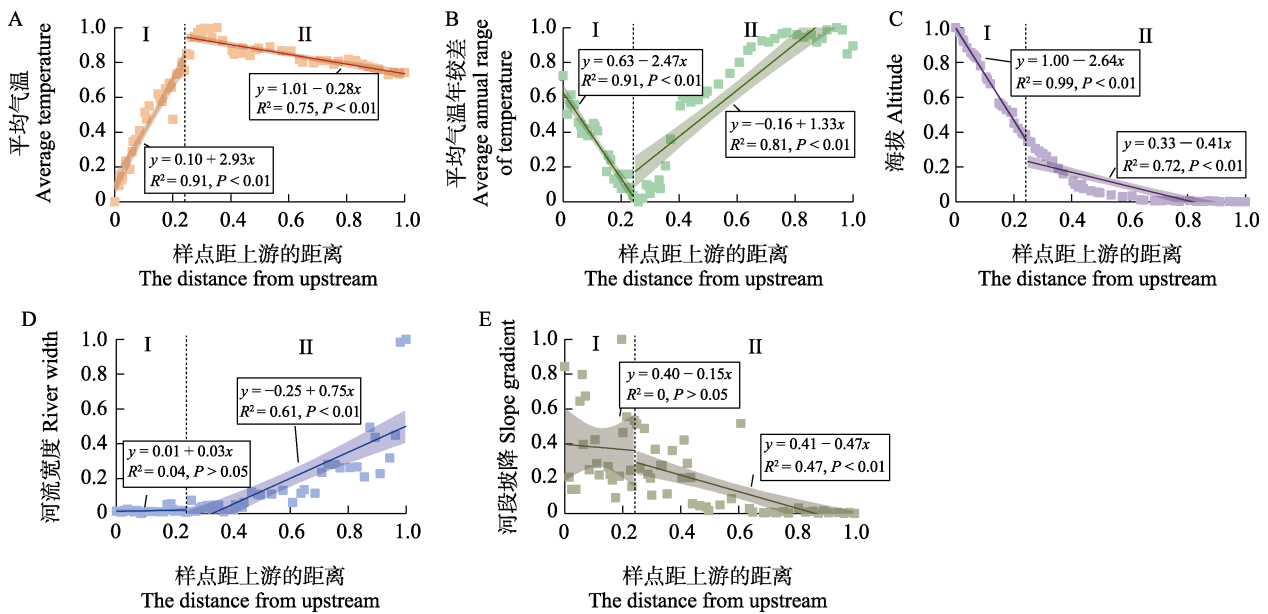


图5 距上游距离与平均气温(A), 平均气温年较差(B), 海拔(C), 河流宽度(D)以及河段坡降(E)的分段线性拟合方程。分段点是长江干流一级分异的分界点龙开口(25号样点)。为了统一量纲, 所有变量全部经过归一化处理。
 Fig. 5 Segmented linear fit equations for the distance from upstream versus average temperature (A), average annual range of temperature (B), altitude (C), river width (D) and slope gradient (E). The segment point of the is the dividing point of the primary divergence of the Yangtze River, Longkaikou (Sampling point 25). All variables were normalized for uniformity of magnitudes.

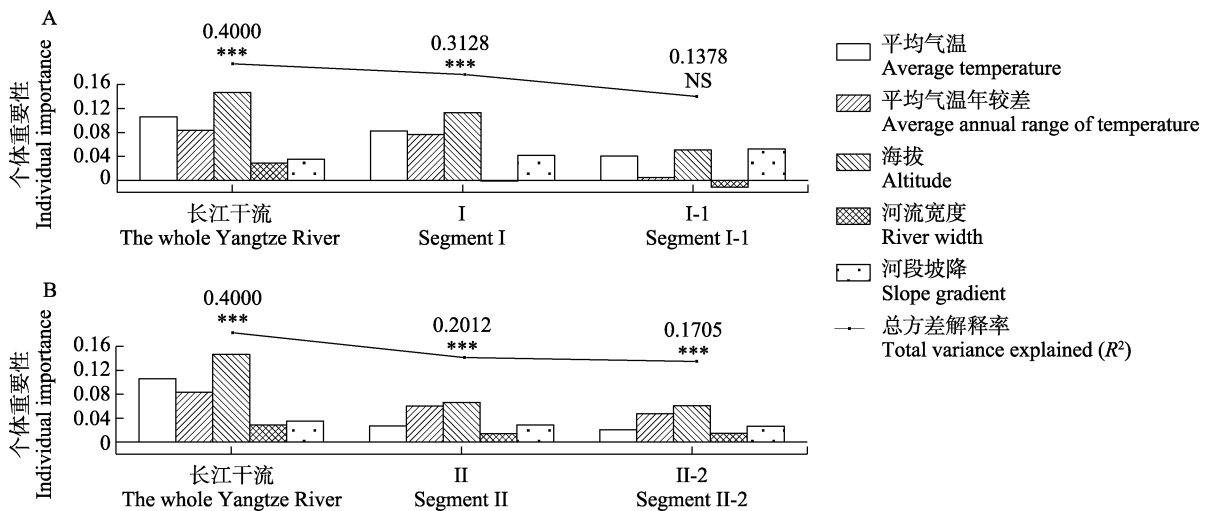


图6 不同空间尺度中5个环境因子对复合功能群分布的个体重要性(individual importance)以及它们的总方差解释率(R^2)。A: 长江干流、I段和I-1段尺度; B: 长江干流、II段和II-2段。I-2段和II-1段由于样点数量较少, 在此不进行分析。***说明5个环境因子的总方差解释率极显著($P < 0.001$); NS则说明不显著($P > 0.05$)。
 Fig. 6 Individual importance and total variance explained (R^2) of five environmental factors on the distribution of combined functional groups in different spatial scales. A: Whole Yangtze River, segment I and segment I-1 scale; B: Whole Yangtze River, segment II and segment II-2 scale. Segments I-2 and II-1 are not analyzed here due to the small number of sampling points. *** indicates that the total variance explained of the five environmental factors is highly significant ($P < 0.001$); NS indicates that it is not significant ($P > 0.05$).

I段的主要环境影响因子依然是海拔和气温, 但是地形和地貌起到局部阻隔作用。石鼓以上的I-1

段具有典型的高寒气候带特征, 鱼类组成以高原山区鱼类(例如裂腹鱼亚科鱼类)为主; 而I-2段, 石鼓

以下至龙开口, 长度仅约270 km, 受上游低温来水和东部亚热带季风气候的影响, 具有一定的气温交错区的特性, 鱼类组成独特, 同时分布着上游高原山区鱼类以及鲫(*Carassius auratus auratus*)、泥鳅(*Misgurnus anguillicaudatus*)、小黄鲃鱼(*Micropercops cinctus*)等中下游平原鱼类。石鼓附近的虎跳峡上峡口和下峡口相距仅有14 km, 河宽仅约30 m, 但是落差高达220 m, 河段坡降约2%, 河势险峻、水流湍急。峡谷的地形、流速、基底等自然因素对绝大多数平原鱼类是一道难以逾越的屏障, 使平原鱼类在此滞留。

受地形地貌影响, 在江段内部的急流和缓流的差异性生境中, 鱼类也呈现了差异。石鼓以上I-1段内河床河段坡降复杂多变。同样是高原山区鱼类, 裸腹叶须鱼(*Ptychobarbus kaznakovi*)等圆柱形鱼类分布在河段坡降较小的缓流区; 而短须裂腹鱼(*Schizothorax wangchiachii*)、细鳞裂腹鱼(*S. chongi*)等纺锤形鱼类则分布在急流区。

II段均处于亚热带季风气候区, 平均气温的分异不再明显, 但是平均气温年较差的东西向差异仍然明显, 这是因为II-1段位于金沙江中下游, 位于河谷地带和四川盆地, 地形作用下受季风气候影响小; 而II-2段位于长江上、中和下游干流, 穿过大片近海平原区, 季风气候的影响较大。地形地貌的影响开始显现, 主要表现为海拔和河段坡降在宜宾处陡然减小, 河流从西南山区流入中东部平原区(图5C, E)。河段坡降是控制流速的关键因素(Cohen et al, 2018), II-1段属于西南山区急流生境, 平均河段坡降约为1‰, 主要以适应急流的鱼类为主; 而II-2段大部分位于长江干流, 以丘陵和平原为主, 海拔和河段坡降的分异不明显, 平均河段坡降约为0.1‰, 流速缓慢, 分布着多种适应缓流的鱼类(吴江和吴明森, 1985)。一些适应急流和复杂地形的小型-纺锤形鱼类在白鹤滩坝下节点之后少见分布, 例如半鲮(*Hemiculterella sauvagei*)和宽体华沙鳅(*Sinibotia reevesae*); 而一些适应缓流和广阔地形的大型-侧扁形鱼类在白鹤滩坝上也较少分布, 例如尖头原鲃(*Chanodichthys oxycephalus*)、鳊(*Parabramis pekinensis*)。

3.3 特殊点的特征和成因

聚类分析中存在4个不符合梯度变化的特殊点,

10号样点、22号样点和28号样点在聚类分析中被单独分为一类, 29号样点被误分入I-1段, 这可能与堤坝阻隔相关。因为这些样点均在水电站附近, 水电站的截流造成上游缓流, 下游脱水, 与背景河道形成较大的差异。

10号、22号和28号样点分别位于叶巴滩水电站、金安桥水电站和金沙水电站上游的缓流区, 适应缓流的鱼类占多数, 特别是在10号样点中仅捕获到软刺裸裂尻鱼(*Schizopygopsis malacanthus*)一种鱼类。这可能是由于水电站截流破坏了适应急流的鱼类的适宜栖息地和产卵场(刘飞等, 2019)。

29号样点位于二滩水电站的下游, 物种数明显少于同一河段的其他样点, 这可能是因为脱水区的水量和养分供应减少(Forsberg et al, 2017)。机会策略性鱼类在这里的占比较大, 这可能说明了此处的鱼类生境受到水电站的干扰(Bem et al, 2021)。

本次调查的鱼类物种数量小于历史长江干流的鱼类记录(图7), 这可能影响长江干流鱼类群落的组成分析。这些未被调查到的历史记录鱼类中, 涉及极危种8种, 濒危种11种, 易危种10种以及近危种13种; 部分物种确实已经多年未见, 处于极度濒危状态, 例如白鲟(*Psephurus gladius*)、鳢(*Ochetobius elongatus*)、鮰(*Luciobrama macrocephalus*)等; 部分物种种群极小, 由于采样力度、采样位置和采样时间的不充分导致本次调查未能采集。

由于长江鱼类形态学研究仍存在许多空白, 本研究仅根据文献等资料进行定性分析, 因此功能群的构建和判别依据也可能导致误判不同江段鱼类

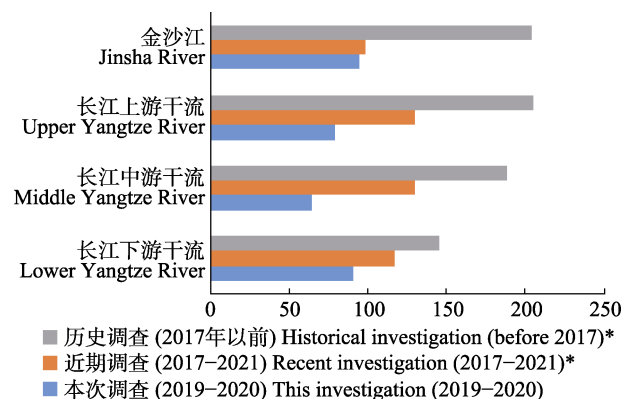


图7 长江历史与本次鱼类调查的物种数量的空间分布。* 数据来源于杨海乐等(2023)。 Fig. 7 Spatial patterns of historical and current fish species recording in Yangtze River. * Data from Yang et al (2023).

群落之间的功能群相似或相异程度。碎屑食性鱼类是以碎屑、浮游生物和藻类为食的物种,但是摄食浮游藻类和摄食着生藻类的鱼类在摄食器官结构上具有差异,前者适应长江下游环境,而后者适应长江上游环境(丁宝清和刘焕章, 2011),而这种分布的差异在本研究中被忽略。还有一些功能群难以定性。例如,大银鱼(*Protosalanx hyalocranius*)的食性有转化过程,早期阶段以浮游动物为食,达到一定体长之后开始摄食鱼、虾等,而且在不同气候和水体条件中也具有差异(唐富江等, 2013),因此将其食性简单定义为碎屑食性可能无法反映大银鱼对河流环境的适应性;纺锤形和圆柱形的差异也仅被定性地区分,而且它们之间对流速的适应性的差异不是分明的,但是这两种形状与侧扁形的空间分异在本研究中相对明显,仍然反映了鱼类对河流流速的适应性差异。总体而言,本研究所选取的功能群对认识长江干流的鱼类空间分布规律以及环境适应性特征具有参考意义。

3.4 鱼类功能群与环境因子的尺度耦合

生物的功能性状(即表型)是生物所处的环境和内在因子(包括基因型和伴生遗传)之间相互作用的产物(Notron et al, 1995)。不同尺度的因子对鱼类的功能性状产生影响不同(张堂林等, 2008)。在大尺度的流域中,气候与地理影响河流的水文情况和温度情况,进而影响鱼类的体型、生活史策略、温度耐受性等性状;而在中尺度的河段中,坡度影响河流的洪水强度,进而影响鱼类的游泳能力等性状;而在小尺度的河流微环境中,河床基底的类型影响鱼类对基底的偏好或适应(Poff, 1997)。在I-1段中,平均气温、平均气温年较差、海拔、河流宽度和河段坡降与体型、形状、食性和生活史策略的相关性不显著,这可能说明这些环境因子和功能性状与I-1段的空间尺度不匹配。因此,生态学研究需要重视环境因子与功能性状的尺度匹配问题(Jackson et al, 2001)。

致谢: 鱼类分布数据依托生态环境部生物多样性调查评估项目2019–2020年长江生物多样性调查成果。四川农业大学严大明教授团队、中国科学院水生生物研究所张鹤研究员团队、上海海洋大学刘东副教授团队和中国科学院水生生物研究所王剑伟

研究员团队分别负责金沙江上游、金沙江中下游、长江中上游干流,以及长江下游干流鱼类调查,在此一并感谢。

参考文献

- Allen GH, Pavelsky TM (2018) Global extent of rivers and streams. *Science*, 361, 585–588.
- Aranganayagi S, Thangavel K (2007) Clustering categorical data using silhouette coefficient as a relocating measure. *International Conference on Computational Intelligence and Multimedia Applications (ICCIMA 2007)*, Sivakasi, India.
- B-Béres V, Lukács Á, Török P, Kókai Z, Novák Z, T-Krasznai E, Tóthmérész B, Bácsi I (2016) Combined eco-morphological functional groups are reliable indicators of colonisation processes of benthic diatom assemblages in a lowland stream. *Ecological Indicators*, 64, 31–38.
- Bem J, Ribolli J, Röpke C, Winemiller KO, Zaniboni-Filho E (2021) A cascade of dams affects fish spatial distributions and functional groups of local assemblages in a subtropical river. *Neotropical Ichthyology*, 19, e200133.
- Burgad AA, Clark S, Furr M, Lenard A, Polett M, Robinson C, Sherwood C, Spooner G, Stoughton S, Adams S (2017) Longitudinal patterns in an Arkansas River Valley stream: An application of the river continuum concept. *Journal of the Arkansas Academy of Science*, 71, 153–164.
- Chen Y (1955) Jinsha River. *Yangtze River*, (9), 22–23. (in Chinese) [陈寅 (1955) 金沙江. *人民长江*, (9), 22–23.]
- Cohen S, Wan T, Islam MT, Syvitski JPM (2018) Global river slope: A new geospatial dataset and global-scale analysis. *Journal of Hydrology*, 563, 1057–1067.
- Cui L, Gu HB, Gao F (2022) Analysis and suggestions on hydropower development utilizing the natural river sections of Jinsha River. *Water Power*, 48(1), 1–4, 129. (in Chinese) [崔磊, 顾洪宾, 高繁 (2022) 水电开发利用金沙江自然河段的分析与建议. *水力发电*, 48(1), 1–4, 129.]
- Ding BQ, Liu HZ (2011) Analysis of the fish feeding guild composition in the Yangtze River. *Sichuan Journal of Zoology*, 30, 31–35. (in Chinese with English abstract) [丁宝清, 刘焕章 (2011) 长江流域鱼类食性同资源集团组成特征分析. *四川动物*, 30, 31–35.]
- Ding RH (1994) *Fishes of Sichuan*. Sichuan Publishing House of Science and Technology, Chengdu. (in Chinese) [丁瑞华 (1994) *四川鱼类志*. 四川科学技术出版社, 成都.]
- Dong YH, Wang XL (2017) Method of river segmentation with five subzones and its application to the Changjiang River segmentation. *Journal of Yangtze River Scientific Research Institute*, 34(6), 1–6. (in Chinese with English abstract) [董耀华, 汪秀丽 (2017) 河流5区分段方法与长江干流分段实践. *长江科学院院报*, 34(6), 1–6.]
- Doretto A, Piano E, Larson CE (2020) The River Continuum Concept: Lessons from the past and perspectives for the

- future. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 77, 1853–1864.
- Erkejan H, Jiang HF, Dai AR (2021) Thought on statistics methods of temperature in the hottest and coldest month-long periods. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 42, 693–702. (in Chinese with English abstract) [叶尔克江·霍依哈孜, 姜会飞, 戴安然 (2021) 对最热月和最冷月温度统计方法的思考. *中国农业气象*, 42, 693–702.]
- Forsberg BR, Melack JM, Dunne T, Barthem RB, Goulding M, Paiva RCD, Sorribas MV, Silva UL Jr, Weisser S (2017) The potential impact of new Andean Dams on Amazon fluvial ecosystems. *PLoS ONE*, 12, e0182254.
- Froese R, Pauly D (2014) FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org. (accessed on 2023-11-18)
- Garrison LP, Link JS (2000) Diets of five hake species in the northeast United States continental shelf ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*, 204, 243–255.
- Halpern BS, Floeter SR (2008) Functional diversity responses to changing species richness in reef fish communities. *Marine Ecology Progress Series*, 364, 147–156.
- Hattab T, Albouy C, Ben Rais Lasram F, Le Loc'h F, Guilhaumon F, Leprieur F (2015) A biogeographical regionalization of coastal Mediterranean fishes. *Journal of Biogeography*, 42, 1336–1348.
- Hay ME (1994) Species as ‘noise’ in community ecology: Do seaweeds block our view of the kelp forest? *Trends in Ecology & Evolution*, 9, 414–416.
- Hoinghaus 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.
- Ibañez C, Belliard J, Hughes RM, Irz P, Kamdem-Toham A, Lamouroux N, Tedesco PA, Oberdorff T (2009) Convergence of temperate and tropical stream fish assemblages. *Ecography*, 32, 658–670.
- 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.
- Jäger CG, Borchardt D (2018) Longitudinal patterns and response lengths of algae in riverine ecosystems: A model analysis emphasising benthic-pelagic interactions. *Journal of Theoretical Biology*, 442, 66–78.
- Jarvis A, Reuter H, Nelson A, Guevara E (2008) Hole-filled SRTM for the globe Version 4, available from the CGIAR-CSI SRTM 90 m Database. <http://srtm.csi.cgiar.org>. (accessed on 2023-11-18)
- Kassambara A, Mundt F (2020) Factoextra: Extract and Visualize the Results of Multivariate Data Analyses. <https://CRAN.R-project.org/package=factoextra>. (accessed on 2023-11-18)
- Kirk MA, Rahel FJ, Laughlin DC (2022) Environmental filters of freshwater fish community assembly along elevation and latitudinal gradients. *Global Ecology and Biogeography*, 31, 470–485.
- Fish Research Laboratory, Hubei Institute of Aquatic Biology (1976) *Fishes of Yangtze River*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [湖北省水生生物研究所鱼类研究室 (1976) 长江鱼类. 科学出版社, 北京.]
- Lai JS, Zou Y, Zhang JL, Peres-Neto PR (2022) Generalizing hierarchical and variation partitioning in multiple regression and canonical analyses using the rdacca.hp R package. *Methods in Ecology and Evolution*, 13, 782–788.
- Leclerc J, DesGranges JL (2005) Exploratory multiscale analysis of the fish assemblages and habitats of the lower St. Lawrence River, Québec, Canada. *Biodiversity & Conservation*, 14, 1153–1174.
- Legendre P, Legendre L (2012) *Numerical Ecology*. Elsevier, Amsterdam.
- Li MZ (2013) Study on the Life History Strategies of Fishes in the Yangtze River and Its Adaption to Environment during Early Life History Stage. PhD dissertation, Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan. (in Chinese with English abstract) [黎明政 (2013) 长江鱼类生活史对策及其早期生活史阶段对环境的适应. 博士学位论文, 中国科学院水生生物研究所, 武汉.]
- Li XH, Lai ZN, Yu YM (2022) *Fish Morphological Models and Community Studies*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [李新辉, 赖子尼, 余煜棉 (2022) 鱼类形态学模型与群落研究. 科学出版社, 北京.]
- Liu F, Lin PC, Li MZ, Gao X, Wang CL, Liu HZ (2019) Situations and conservation strategies of fish resources in the Yangtze River Basin. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 43(S1), 144–156. (in Chinese with English abstract) [刘飞, 林鹏程, 黎明政, 高欣, 王春伶, 刘焕章 (2019) 长江流域鱼类资源现状与保护对策. *水生生物学报*, 43(S1), 144–156.]
- Liu JK, Cao WX (1992) Fish resources of the Yangtze River Basin and the tactics for their conservation. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 1, 17–23. (in Chinese with English abstract) [刘建康, 曹文宣 (1992) 长江流域的鱼类资源及其保护对策. *长江流域资源与环境*, 1, 17–23.]
- McCluney KE, Poff NL, Palmer MA, Thorp JH, Poole GC, Williams BS, Williams MR, Baron JS (2014) Riverine macrosystems ecology: Sensitivity, resistance, and resilience of whole river basins with human alterations. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 12, 48–58.
- Mims MC, Olden JD (2012) Life history theory predicts fish assemblage response to hydrologic regimes. *Ecology*, 93, 35–45.
- Minshall GW, Petersen RC, Cummins KW, Bott TL, Sedell JR, Cushing CE, Vannote RL (1983) Interbiome comparison of stream ecosystem dynamics. *Ecological Monographs*, 53, 1–25.
- Minshall GW, Cummins KW, Petersen RC, Cushing CE, Bruns

- DA, Sedell JR, Vannote RL (1985) Developments in stream ecosystem theory. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 42, 1045–1055.
- Norton SF, Luczkovich JJ, Motta PJ (1995) The role of ecomorphological studies in the comparative biology of fishes. *Environmental Biology of Fishes*, 44, 287–304.
- Ogbuagu D, Okoli C (2013) What influence does removal of riparian vegetation have on primary productivity of a river. *European Journal of Experimental Biology*, 2, 5–12.
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O'hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Wagner H (2013) *vegan: Community Ecology Package*. Software. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>. (accessed on 2023-11-18)
- Pease AA, González-Díaz AA, Rodiles-Hernández R, Winemiller KO (2012) Functional diversity and trait-environment relationships of stream fish assemblages in a large tropical catchment. *Freshwater Biology*, 57, 1060–1075.
- Peng SZ, Ding YX, Liu WZ, Li Z (2019) 1 km monthly temperature and precipitation dataset for China from 1901 to 2017. *Earth System Science Data*, 11, 1931–1946.
- Perkin JS, Knorp NE, Boersig TC, Gebhard AE, Hix LA, Johnson TC (2017) Life history theory predicts long-term fish assemblage response to stream impoundment. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 74, 228–239.
- Poff NL (1997) Landscape filters and species traits: Towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society*, 16, 391–409.
- Revelle W (2015) *psych: Procedures for Psychological, Psychometric, and Personality Research*. <https://CRAN.R-project.org/package=psych>. (accessed on 2023-11-18)
- Root RB (1967) The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecological Monographs*, 37, 317–350.
- Sadyś M, Strzelczak A, Grinn-Gofroń A, Kennedy R (2015) Application of redundancy analysis for aerobiological data. *International Journal of Biometeorology*, 59, 25–36.
- Schaefer J, Duvernell D, Kreiser B (2011) Shape variability in topminnows (*Fundulus notatus* species complex) along the river continuum. *Biological Journal of the Linnean Society*, 103, 612–621.
- Schlosser I (1987) A conceptual framework for fish communities in small warmwater streams. In: *Community, and Evolutionary Ecology of North American Stream Fishes* (eds Matthews WJ, Heins DC), pp. 17–24. University of Oklahoma Press, Norman.
- Smith C, Powell CR (1971) The summer fish communities of Brier Creek, Marshall County, Oklahoma. *American Museum Novitates*, 2458, 1–30.
- Tang FJ, Liu W, Wang JL, Li Z, Xie SG (2013) Diet composition and transition of clearhead icefish (*Protosalanx hyalocranius*) in Lake Xingkai. *Zoological Research*, 34, 493–498. (in Chinese with English abstract) [唐富江, 刘伟, 王继隆, 李哲, 谢松光 (2013) 兴凯湖大银鱼食物组成与食性转化. *动物学研究*, 3, 493–498.]
- Thorp JH, Thoms MC, Delong MD (2006) The riverine ecosystem synthesis: Biocomplexity in river networks across space and time. *River Research and Applications*, 22, 123–147.
- Thorp J, Thoms M, Delong M (2015) *The Riverine Ecosystem Synthesis: Toward Conceptual Cohesiveness in River Science*. Elsevier, Amsterdam.
- Townsend CR, Hildrew AG (1994) Species traits in relation to a habitat template for river systems. *Freshwater Biology*, 31, 265–275.
- Troia MJ, Gido KB (2014) Towards a mechanistic understanding of fish species niche divergence along a river continuum. *Ecosphere*, 5, art41.
- Vannote RL, Minshall GW, Cummins KW, Sedell JR, Cushing CE (1980) The River Continuum Concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37, 130–137.
- Villéger S, Brosse S, Mouchet M, Mouillot D, Vanni MJ (2017) Functional ecology of fish: Current approaches and future challenges. *Aquatic Sciences*, 79, 783–801.
- Violle C, Navas ML, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882–892.
- Ward JV, Stanford JA (1995) The serial discontinuity concept: Extending the model to floodplain rivers. *Regulated Rivers: Research & Management*, 10, 159–168.
- Winemiller KO, Rose KA (1992) Patterns of life-history diversification in North American fishes: Implications for population regulation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49, 2196–2218.
- Woodward FI, Cramer W (1996) Plant functional types and climatic change: Introduction. *Journal of Vegetation Science*, 7, 306–308.
- Wu J, Wu MS (1985) An investigation of fish resources about the Jinshajiang from Shigu to Yibin. *Journal of the Southwest Teachers College*, (1), 80–87. (in Chinese with English abstract) [吴江, 吴明森 (1985) 关于金沙江石鼓到宜宾段鱼类资源的概况及其利用问题. *西南师范学院学报(自然科学版)*, (1), 80–87.]
- Xiong M, Li J, Chen Y (2020) Runoff trend and natural driving force in the upper Jinsha River. *Journal of Water Resources Research*, 9, 14. (in Chinese with English abstract) [熊明, 李珏, 陈雅莉 (2020) 金沙江上游径流演变趋势及自然驱动力. *水资源研究*, 9, 14.]
- Yang HL, Shen L, He YF, Tian HW, Gao L, Wu JM, Mei ZG, Wei N, Wang L, Zhu TB, Hu FF, Gong JL, Du HC, Duan XB, Deng HT, Wang DQ, Zhu FY, Li YF, Wu F, Ru HJ, Zhang Y, Li JY, Yang JL, Zhou YT, Fang DD, Wang YP, Lin DQ, Yang YP, Li PJ, Liu SL, Yang J, Zhuang P, Wang SK, Zhang T, Yang G, Yang WB, Yuan LL, Cao K, Xu S, Liu HY, Liang ZQ, Wang CR, Li H, Yuan XP, Yang X, Fu YL, Zhang YP, Zhang HX, Tao ZY, Wang S, Gao XP, Jin

BS, Li KM, Wang GJ, Jian SL, Li YQ, Xue CJ, Lei CY, Xue SW, Sun Y, Zhu B, Shao K, Hu XK, Xiong MH, Du J, He B, Yan T, Huang YY, Zou YC, Xie BW, Wang YM, Li B, Liu F, Zhang YY, Fan F, Wang ZJ, Huang J, Gu HR, Ge HL, Dan Y, Li Y, Wang SQ, Zhang C, Zhou L, Wang X, Zeng S, Xiang Y, He XG, Qin JH, Xia CX, Hou J, Shi YF, Gao LF, Zhu ZQ, Shen HB, Du Y, Duan XJ, Xiong JW, Yang DG, Liu SP, Ni ZH, Zhang H, Liu K, Zhao F, Li YR, Wang JW, Wei QW (2023) Status of aquatic organisms resources and their environments in the Yangtze River system (2017–2021). *Journal of Fisheries of China*, 47(2), 3–30. (in Chinese with English abstract) [杨海乐, 沈丽, 何勇凤, 田辉伍, 高雷, 吴金明, 梅志刚, 魏念, 王琳, 朱挺兵, 胡飞飞, 龚进玲, 杜红春, 段辛斌, 邓华堂, 王导群, 朱峰跃, 李云峰, 吴凡, 茹辉军, 张燕, 李君轶, 杨俊琳, 周运涛, 方冬冬, 王银平, 蔺丹清, 杨彦平, 李佩杰, 刘思磊, 杨健, 庄平, 王思凯, 张涛, 杨刚, 杨文波, 袁立来, 曹坤, 徐硕, 刘慧媛, 梁志强, 王崇瑞, 李鸿, 袁希平, 杨鑫, 傅义龙, 张燕萍, 章海鑫, 陶志英, 王生, 高小平, 金斌松, 李柯懋, 王国杰, 简生龙, 李英钦, 薛晨江, 雷春云, 薛绍伟, 孙映, 朱滨, 邵科, 胡兴坤, 熊美华, 杜

军, 何斌, 颜涛, 黄颖颖, 邹远超, 谢碧文, 王永明, 李斌, 刘飞, 张瑶瑶, 范飞, 王志坚, 黄静, 辜浩然, 葛海龙, 但言, 李燕, 王恕桥, 张闯, 周路, 王雪, 曾圣, 向燕, 何绪刚, 覃剑晖, 夏成星, 侯杰, 石义付, 高立方, 朱志强, 沈红保, 杜耘, 段学军, 熊嘉武, 杨德国, 刘绍平, 倪朝辉, 张辉, 刘凯, 赵峰, 李应仁, 王剑伟, 危起伟 (2023) 长江水生生物资源与环境本底状况调查 (2017–2021). *水产学报*, 47(2), 3–30.]
Yi BL (2011) *Anthology of Yi Bolu*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [易伯鲁 (2011) 易伯鲁文集. 科学出版社, 北京.]
Zhang TL, Li ZJ, Cao WX (2008) Advances in studies on the ecomorphology of fish. *Journal of Fisheries of China*, 32, 152–160. (in Chinese with English abstract) [张堂林, 李钟杰, 曹文宣 (2008) 鱼类生态形态学研究进展. *水产学报*, 32, 152–160.]
Zhang XH, Wang H, Wang SL, Wang RQ, Wang YT, Liu JA (2017) Factors affecting alien and native plant species richness in temperate nature reserves of northern China. *Polish Journal of Ecology*, 65, 320–333.

(责任编辑: 陈小勇 责任编辑: 周玉荣)

附录 Supplementary Material

附录1 本次调查中鱼类物种在长江干流的分布

Appendix 1 Distribution of fish species in the Yangtze River in this investigation
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2023095-1.xlsx>

附录2 鱼类“体型-形状-食性-生活史策略”复合功能群及其包括的物种

Appendix 2 The combined functional groups of the “sizes-shapes-feeding habits-life history strategies” and the species they include
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2023095-2.xlsx>