

DOI: 10.5846/stxb201808141737

程馨雨,陶捐,武瑞东,陈礼强,丁城志.淡水鱼类功能生态学研究进展及展望.生态学报,2019,39(3): - .

Cheng X Y, Tao J, Wu R D, Chen L Q, Ding C Z. Functional ecology of freshwater fish: research progress and prospects. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(3): - .

淡水鱼类功能生态学研究进展及展望

程馨雨^{1,2}, 陶 捐^{1,2}, 武瑞东^{1,2}, 陈礼强^{1,2}, 丁城志^{1,2,*}

1 云南大学国际河流与生态安全研究院, 昆明 650091

2 云南省国际河流与跨境生态安全重点实验室, 昆明 650091

摘要:在全球变化和人类活动的影响下,生物多样性正以前所未有的速度丧失,全球生物正经受第六次生物多样性危机。淡水生态系统是最脆弱的生态系统之一。淡水鱼类作为淡水生态系统的重要组成部分,承受着日趋严重的气候变化、栖息地退化、生物入侵和过度捕捞等压力,面临巨大的威胁。在此背景下,如何准确评估鱼类种群和群落对环境变化的响应,以及鱼类群落结构和功能的变化对生态系统功能的影响是淡水鱼类多样性和淡水生态系统保护的关键问题。近年来,淡水鱼类功能生态学的快速发展为解决这一问题提供了一个框架。系统地介绍了淡水鱼类功能生态学主要研究内容、方法、进展及其应用,并着重介绍了淡水鱼类功能特征及其与环境的关系、环境变化下的功能生态学响应研究。据此提出了淡水鱼类功能生态学未来的重点研究方向,指出了其在鱼类多样性保护和资源利用等领域的应用前景。

关键词:淡水鱼类;功能生态学;功能特征;生物多样性

Functional ecology of freshwater fish: research progress and prospects

CHENG Xinyu^{1,2}, TAO Juan^{1,2}, WU Ruidong^{1,2}, CHEN Liqiang^{1,2}, DING Chengzhi^{1,2,*}

1 Institute of International Rivers and Eco-security, Yunnan University, Kunming, Yunnan 650091, China

2 Key Laboratory of International Rivers and Transboundary Eco-security, Kunming, 650091, China

Abstract: Global biodiversity is currently experiencing the sixth major crisis and is declining at an unprecedented rate due to global change and anthropogenic activities. Furthermore, freshwater ecosystems are among the most vulnerable ecosystems, and freshwater fish, as the main biological components of such ecosystems, are increasingly threatened. Accurately assessing the responses of fish populations and communities to environmental changes (e.g., climate change, habitat degradation, biological invasion, and overfishing) and understanding the effect of changes in fish community structure and function on ecosystem functioning are essential to conserving freshwater fish and ecosystems. Recent studies of the functional ecology of freshwater fish have provided a framework for addressing these challenges. Here, we review the methodology, progress, and application of these studies, highlight the functional traits and responses of freshwater fish to environmental changes, discuss the application of new information to fish diversity conservation and fish resource utilization, and propose future research directions.

Key Words: freshwater fish; functional ecology; functional traits; biodiversity

生物多样性(Biodiversity)是生物及其与环境形成的生态复合体以及与此相关的各种生态过程的总和^[1]。在全球变化和人类活动的影响下,生物多样性正以前所未有的速度丧失,全球正经历第六次生物多样性危

基金项目:国家重点研发计划项目(2016YFC0502103); 国家自然科学基金项目(41867072,41807402)

收稿日期:2018-08-14; 修订日期:2018-12-04

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: chzhding@ynu.edu.cn

机^[2]。淡水生态系统作为一种重要的生态系统,不仅为人类提供食物、工农业及生活用水,而且还具有商业、交通、休闲娱乐等诸多功能^[3]。然而有数据表明,北美淡水动物每 10 年的灭绝率高达 4%,比任何陆地生物类群的灭绝率都要高 5 倍^[4-5]。淡水生态系统可能已成为世界上最脆弱的生态系统,淡水生物多样性的下降速度远远大于受影响最严重的陆地生态系统^[6]。淡水鱼类是淡水生态系统的重要组成部分,超过 10,000 种鱼类生活在淡水中,大约占全球鱼类的 40%和全球脊椎动物的四分之一^[7]。淡水鱼类对人类有着巨大的价值,淡水渔业已成为许多国家的重要经济产业,是人类重要的蛋白质来源^[8]。然而,由于人类活动和全球变化导致的水环境恶化、适宜栖息地丧失以及生物入侵等现象,给淡水鱼类带来了严重威胁,从而改变鱼类群落结构和功能^[9]。在此背景下,如何准确评估鱼类种群和群落对环境变化的响应,以及鱼类群落结构和功能的变化对生态系统功能的影响是淡水鱼类多样性和淡水生态系统保护的关键问题。

功能生态学(Functional ecology)是研究物种在其发生的群落或生态系统中所具有的功能的一个生态学的分支学科^[10]。功能生态学是选择对生态系统过程和功能起作用的物种功能特征,研究不同生物体在生态系统中的互补功能^[11-12],之后通过多样性指数来量化群落的功能多样性(Functional diversity)^[13],分析群落对环境与人为因素的响应,从而更好地评估和预测群落功能多样性如何调节各种生态系统过程和服务^[14-15]。由于功能生态学搭建起了种群/群落与环境关系的桥梁,因此越来越多地被用于评估环境变化对鱼类及其对生态系统功能的影响,近年来逐渐成为科学家应对当前淡水鱼类多样性危机的一个框架^[16-17]。

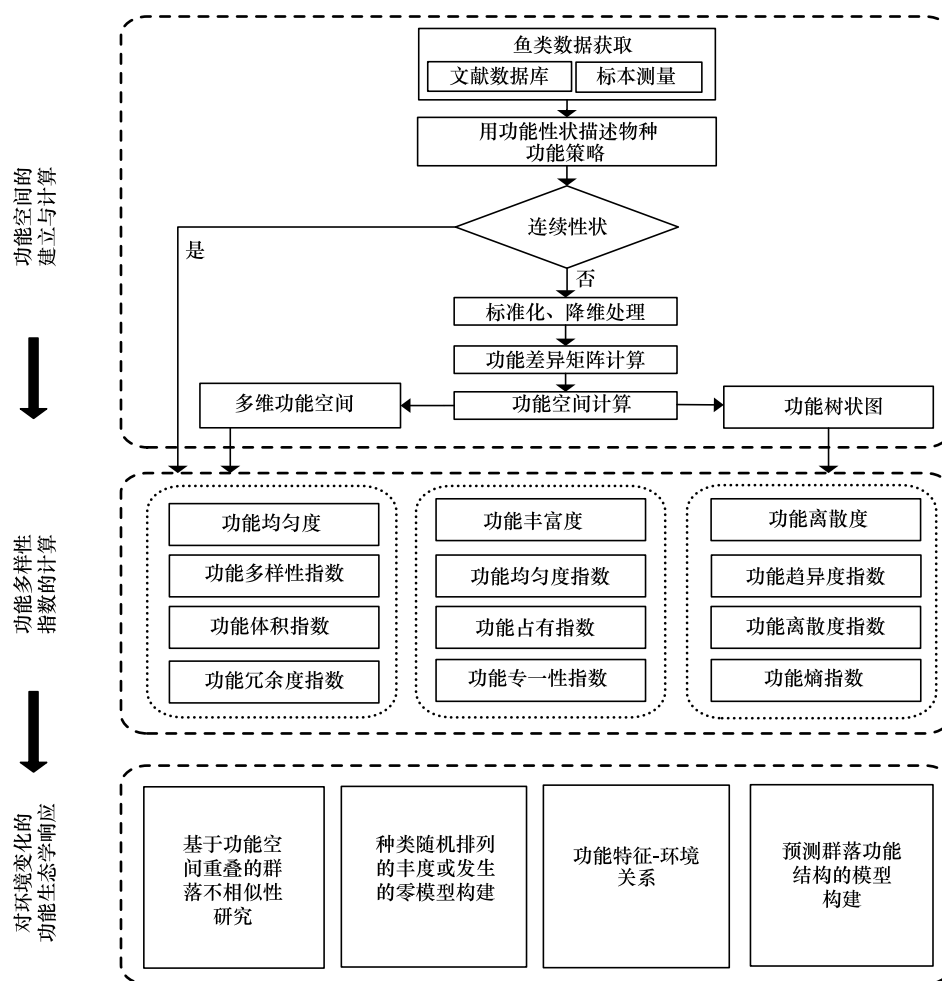
功能特征(Functional traits)是指影响生物功能的任何可测量的生物属性,这些属性的识别和选择是功能生态学的基石^[18]。在过去几十年的鱼类功能特征研究中,科学家一直关注于与运动、营养、生活史以及栖息地有关的鱼类功能特征^[19],并通过这些功能特征监测淡水生态系统状况^[20],这为解决水生生物的保护和生物多样性的管理决策提供了重要途径^[21]。使用功能特征值来量化群落的生物多样性^[13],即为功能多样性,它是生物多样性的一个重要方面,代表的是物种在群落中的功能广度^[21]。功能多样性可用于量化扰动后的生物多样性变化,并了解其对生态系统功能的影响^[22]。功能多样性是生态过程的主要驱动力^[16],并受环境条件和人为干扰的影响。鱼类是功能多样性分析的理想对象,因为它们代表了最多样化的脊椎动物群体,涵盖了一系列重要和多样化的生态角色^[23]。

本文首先系统整理了功能生态学的研究框架,而后对淡水鱼类功能生态学研究的关键方面-淡水鱼类功能特征及其环境因子关系、功能多样性响应环境变化研究进展进行了综述,最后,提出了未来的主要研究方向和应用前景。本文旨在通过梳理淡水鱼类功能生态学研究进展,为淡水鱼类生态学研究提供参考。

1 淡水鱼类功能生态学研究框架

淡水鱼类功能生态学经过近几十年的发展,逐渐形成了现有的三个层面的研究框架(图 1)。第一个层面是功能空间(Functional space)的建立与计算:①使用相关功能特征描述物种的功能策略^[18]。特征数量及其类型取决于所研究的群落中存在的物种数量的多少和分类学多样性^[22]。鱼类功能特征值的获取一般有两种途径:一是从已发表的文献或数据库进行整理或由相关机构提供数据^[23],二是对采集的标本进行测量^[25]。②计算物种对之间的功能差异矩阵(Functional dissimilarity matrix)。使用的距离度量取决于功能特征的性质:连续的特征可以使用欧几里得距离(Euclidean distance)^[24],连续、分类、模糊变量等特征可以采用高尔距离(Gower's distance)赋予它们相同的权重^[26];③基于功能差异矩阵计算功能空间。最早的构建功能空间的框架是功能树状图(Functional dendrograms)^[27],即物种是节点位置,分支长度即为反映物种之间功能差异的层次结构^[28]。近几年提出了多维功能空间(Multidimensional functional space)^[29],即物种在功能特征轴上绘制,或组合特征在综合轴上表示^[29-30]。

第二个层面是功能多样性指数的计算。一些功能多样性指数可以根据特征值直接计算^[31],但大多数指标需要先将物种放置在功能空间内以确定它们的分布^[24]。Villegger 等(2008)遵循 Mason(2005)等^[32]的框架,提出了 3 个互补指标来评估功能多样性的 3 个主要和独立的方面,即功能丰富度指数(Function richness)、

图1 淡水鱼类功能生态学研究框架^[13,24]Fig.1 The research framework of functional ecology of freshwater fish^[13,24]

功能趋异度指数(Function divergence)和功能均匀度指数(Function evenness)^[30]。2011年, Mouillot等提出几个反应鱼类群落生态过程指数, 功能专一性指数(Function specialization)、功能占有指数(Function originality)、功能离散指数(Function dispersion)和功能熵指数(Function entropy)^[14]。功能多样性指数总体可分为三类^[33], 即功能丰富度(FR, Function richness)、功能均匀度(FE, Function evenness)和功能离散度(FD, Function dispersion)^[30-34]。功能丰富度代表群落占用多维空间的体积, 与物种丰富度高度相关, 当物种丰富度显著增加时, 可以考虑使用这一指数^[25]。功能均匀度衡量特征在功能空间中的均匀分布情况, 而功能离散度是衡量特征变化的指标^[35]。

第三个层面是根据物种的功能策略评估/预测物种对环境变化的功能生态学响应。评估物种在群落内的生物多样性水平是更好地理解 and 预测环境变化对生态系统功能的影响的关键^[2]。可以通过评估和比较功能群落结构指数或通过估计这些结构之间的差异性来评估干扰前后群落功能结构的变化, 这些结构之间的差异性通常被广泛称为功能 beta 多样性^[31-36]。除了评估功能群落结构变化外, 一些研究也致力于寻找能准确预测未来干扰下群落的功能结构的方法。例如, 将功能特征与干扰联系起来的第四角分析(The fourth-corner analysis)^[37], 以及旨在预测群落功能结构的 Max-Ent 模型^[38]。

2 淡水鱼类功能特征研究进展

2.1 与营养相关的功能特征

栖息于淡水生态系统中的鱼类种类数量多, 生物量大, 它们能够通过捕食关系调节其它水生生物的丰度,

从而对淡水生态系统结构和功能产生重要影响^[39]。作为捕食者,首先是对猎物的检测,而鱼类的视觉特征和眼位通常与检测猎物相关,如:眼径与鱼类的视敏度和/或光敏度有关,眼位与被捕食猎物的空间位置有关。眼位偏上的鱼类通常是生活在水底层的伏击者,或捕食水上层昆虫的鱼类^[40]。其次是与捕食者的捕食能力相关的特征,如口腔的生物力学特性,与咬合和吞食猎物的能力有关。但是,通常这些特性的测量是一个艰巨的任务,因此一些研究使用口的大小和形状(如使用口径或吻长与头部长度的比值)作为捕食能力的指标^[41-42]。口位也与捕食前的捕食位置和猎物捕获模式相关联,例如口位偏下的鱼类会倾向于从鱼体下方捕食,而口位偏上的鱼将从水上层附近捕食^[39]。鳃耙特征与摄食过程中的过滤和对鳃的保护有关^[43]。最后,是与消化过程和营养同化过程相关的功能特征。如,肠长/体长比能够反映消化过程^[44],草食性鱼类较肉食性鱼类具有较长的肠长,是为了从植物性饵料中获取营养物质^[45]。

在淡水生态系统中,鱼类除了扮演捕食者的角色之外,大多数鱼类也是其它动物的捕食对象。鱼类通常通过降低自身的可检测性(如拟色、拟态等)和增加逃离能力来躲避被捕食^[46]。例如大多数鱼类具有深色的背部和明亮的腹面,从而降低自己的被检测度,防止被上方和下方的捕食者发现^[39]。增加逃离能力一般有两种途径,一是增加运动能力,快速逃脱;二是增加体型大小,减小被成功捕食的几率。除此之外,集群行为也是一种尽量减少个体被捕食风险的策略^[47],如形成小型(3—20 个体)、中型(21—50 个体)或大型群体(超过 50 个体)^[48]。鱼类还可以通过物理或化学的方法,使捕食者无法进攻^[46],如形成骨甲壳、体刺、和膨胀的身体,或者具有毒刺或有毒器官。例如 Hodge 等人通过对比生活在珊瑚礁中的蝴蝶鱼的形态发现,在珊瑚礁外捕食的物种进化出较长的鳍棘和较大的眼径,以降低被捕食的风险;而在珊瑚礁内部捕食的物种鳍棘没有发生特化,倾向于增加逃离能力(如具有圆的尾鳍)和依赖栖息地进行防御^[49]。

2.2 与运动相关的功能特征

运动能力包括耐力、速度、加速度和机动性^[41,50],它影响鱼类的几乎所有的生态过程。耐力是鱼类维持长距离高速游泳的能力。加速度是指鱼类在短时间(几毫秒内)达到非常快的游泳速度的能力,有助于提高捕食效率或避免被捕食。机动性反映了进行精确快速移动的能力,如快速转向或向后游动,这对于在地形复杂的环境中捕食和躲避捕食者很重要^[51]。鱼体大小和体型是影响鱼类运动能力的首要因素。较大的鱼类通常会比较小的鱼类速度更快,耐力更强。相反,小型鱼类的机动性更好,因此可以在地形复杂的环境(例如珊瑚礁或水生植物,树枝或河流底部)中移动^[39]。鱼类运动能力还与鱼鳍有关,如能够短距离飞行的鱼类通常具有长鳍^[52]。

2.3 与栖息地相关的功能特征

淡水鱼类栖息地包含鱼类所需生存空间和满足鱼类生存、生长、繁殖的全部环境因子^[53]。根据运动能力和偏好的不同,鱼类可以分为定栖(一天中很少游泳的鱼),在栖息地内移动(鱼类进行短距离游泳),或在栖息地之间移动等类型^[54],或因选择适宜的温度、流速和底质等在水体中移动。按鱼类栖息的水层,一般可以分为:底层鱼类,中下层鱼类和上层鱼类^[54]。鱼类栖息的水层对于鱼类生态位是至关重要的,因为这影响到它对潜在的猎物的获取和对垂向水层之间养分转移的影响。

除了对栖息地的选择偏好,鱼类也可以改变栖息地条件。鱼类的觅食或游泳对水流的扰动增加了水和沉积物之间的交换^[55],这对沉积物物理化学过程以及最终对有机物再矿化有重要影响^[56]。另外,通过鱼类运动和营养相互作用,鱼类使营养物质空间分布发生变化。例如,鱼类摄食底层生物,并将代谢物排入水体中,这个过程可以将底层生物中的营养物质转移到水中,被浮游植物所利用。这些养分的垂直迁移有助于提高浮游生物生产力^[54]。鱼类对营养物质的转移作用也可能发生在生态系统内不同栖息地之间,不同水生生态系统之间,甚至水生生态系统和陆地生态系统之间^[57]。

2.4 与生活史相关的功能特征

淡水鱼类生活史特征通常包括身体大小、性成熟体长、年龄、寿命、繁殖力、卵径以及亲代抚育等^[58-59]。生活史是解释和预测不同鱼类对环境胁迫反应的基本因素,与其灭绝风险和恢复潜力密切相关^[60]。繁殖影

响鱼类种群数量及其健康,从而间接影响群落抵抗力和对干扰的抵御能力,而鱼类群落又能够影响生态系统过程^[19,61]。鱼类的生活史特征会随着环境的变化而变化,例如,鱼类后代的大小通常受环境条件(如温度、饵料资源、竞争等)影响,亲鱼在质量差的环境胁迫下通常产生较大的后代^[62]。由于较大的后代的干重,蛋白质和能量含量较大^[63],因而具有较高的成活率^[64]。依据生存,繁殖力,后代大小,繁殖时间和繁殖持续时间等之间的权衡关系,鱼类学家将鱼类生活史对策分为三种基本类型^[58]。机会主义对策者的特点是性成熟年龄小,繁殖力低,幼体存活率低,采用这种生活史对策的鱼类通常栖息于多变的环境中;周期性对策者的特点是性成熟年龄大,繁殖力高,幼体存活率低,采用这种对策的鱼类通常生活在周期性波动的环境中。平衡对策者的特点是性成熟年龄大,繁殖力低,幼体存活率高,采用这种策略的鱼类通常栖息于稳定的环境中^[63]。在这三个极端之间的多变量特征空间内,存在连续的中间鱼类生活史对策组合^[61],形成三边连续体模型(trilateral continuum),并已经被全球范围内实际观测数据所验证。根据上述讨论,表 1 列出了已开展研究的鱼类功能特征及其测量方法。

表 1 鱼类功能生态研究涉及的功能特征及测量方式(内容参照^[19, 41, 65-69])

Table 1 Fish function traits and measurement methods (content reference^[19, 41, 65-69])

功能类别 Functional category	鱼类特征 Trait	特征描述 Trait definition
营养 Trophic	口位	口的位置,上下颌的长短,可分为下位、亚下位、端位、亚上位、上位
	体重	鱼体的重量
	头高	头的最大高度
	口径	口完全打开状态下内部的垂直距离
	口裂	口自然闭合状态下左右嘴角间的距离
	眼径	眼眶前缘到后缘的直线距离
	眼位	眼的位置
	吻长	眼眶前缘到吻端的直线长度
	肠长	从食管开始到肛门之间肠的长度
	鳃耙长	最长鳃耙的长度
	食性	主要分为:肉食性、底栖生物食性、浮游植物食性、浮游动物食性、细菌腐屑食性、草食性、杂食性
	可检测性	一般分为高、中等、低三个标准
	集群行为	小型、中型、大型
	防御机制	无物理或化学防御、骨甲壳、无毒刺、有毒刺、有毒器官等
运动 Locomotion	体宽	从鱼体一侧到另一侧最大宽度
	尾柄长	从臀鳍最后一根鳍条基部到最后一个尾椎骨或尾鳍基部的距离
	尾柄高	尾柄最窄处的高度
	尾柄宽	尾柄一侧到另一侧的宽度
	背鳍长	从背鳍起点到背鳍基部末端的距离
	背鳍高	背鳍基部至远侧边缘的最大距离
	臀鳍长	从臀鳍起点到臀鳍基部末端的距离
	臀鳍高	臀缘基部至远侧边缘的最大距离
	尾鳍高	完全展开的尾鳍高度
	尾鳍长	从尾鳍起点到尾鳍基部末端的距离
	体型	一般分为纺锤形、侧扁形、扁平形、鳗形等
	体长	从吻端到最后一枚尾椎骨或到尾鳍基部的距离
	体高	身体最大高度,通常采用背鳍起点处的垂直高度
	头长	由吻端到鳃盖骨后缘的距离
	胸鳍长	从胸鳍起点到胸鳍基部末端的距离
	腹鳍长	从腹鳍起点到腹鳍基部末端的直线长度

续表

功能类别 Functional category	鱼类特征 Trait	特征描述 Trait definition
生活史 Life history	卵径	成熟卵母细胞直径
	繁殖力	每一尾雌鱼在一个繁殖季节中怀卵量
	寿命	最大潜在寿命
	性成熟年龄	初次达到性成熟年龄
	性成熟体长	初次达到性成熟的个体体长
	亲代抚育	胎生、口腔孵化、卵孵或巢守护等
栖息地 habitat	水温偏好	一般分为冷水性(10—17℃)温水性(18—26℃)或热带性(> 26℃)等
	底物偏好	按偏好的低质类型,可分为瓦砾、鹅卵石、碎石、沙、淤泥等
	流水依赖性	生活史过程(繁殖、生长、洄游等)对流水的依赖性
	流速偏好	鱼类喜好的栖息地水流速度,一般分为慢、稍慢、中等、稍快、快速
	在水体中的位置	上层、中下层、底层
	移动性	定栖、在栖息地内移动、在栖息地之间移动

3 功能生态学在淡水鱼类响应环境变化研究中的应用

3.1 鱼类对水文条件状况的功能生态学响应研究

水文系统是淡水生态系统中构建栖息地物理模块、连通性和生物相互作用的主要驱动力,并对淡水生物的生活史特征具有筛选作用^[70]。水文以及降水方式的变化是决定鱼类群落种类和功能组成的影响因素。沿着河流梯度从上游高海拔地区到下游低海拔地区^[71],水文多样性表现出梯度性,这些梯度性对群落结构和功能产生影响,例如,鱼类群落的身体形态、繁殖力和栖息地偏好等特征表现出对栖息地的水文条件的适应性^[72];相应地,鱼类群落的种类和功能组成也发生变化,鱼类群落的功能多样性随物种丰富度增加^[67]。Oliveira 等人对巴西 Paran 河进行的评估显示,大坝下游自然流量的变化将对鱼类产生负面影响,从而导致鱼类群落的功能简化^[25],而就营养和底层偏好方面而言,水文条件复杂的水域可能含有兼具各种营养和低质偏好特性的种类。水文系统也与鱼类生活史特征息息相关,Winemiller 等人的研究发现美国 Sabine 河上游流量的变化导致下游河流中许多鱼类消失,并且机会主义对策鱼类减少,卵径和亲代抚育程度等特征随着水文季节性梯度而变化^[60]。

3.2 鱼类对气候变化的功能生态学响应研究

2013 年联合国政府间气候变化专门委员会第一工作组第五次评估报告指出,全球气候变化对环境的不利影响正在加速,包括大气和海洋的温度升高(全球地表持续升温,1880—2012 年全球平均温度已平均升高 0.85℃)、冰雪覆盖面积减少(1993—2009 年期间冰川冰量损失平均速率很可能达到 275×109 t/a)、海平面上升(在 1901—2010 年间,全球海平面平均上升了 0.19 m),以及大气中的 CO₂ 等温室气体浓度的增加(大气中 CO₂、CH₄、N₂O 浓度已经上升到过去 800 ka 来的最高水平,CO₂ 浓度已经比工业革命前上升了 40%)^[73]。已有研究表明,气候变化已经引起了鱼类物种和群落水平上的功能生态学变化,从而可能导致鱼类群落的分类学和生物学特征的重大变化。例如,Kuczynski 等人通过对法国 332 条河流中的鱼类在历史和现在时期的变化进行研究发现,气候变化导致了本地物种灭绝,外来物种入侵,土著种减少和外来种增加会造成群落结构和功能的重组^[74]。大多数生物体对气候变化的反应主要是由于它们已达到或超过生理耐受限度^[75]。这些生理限制与生活史策略密切相关,例如繁殖力,成熟年龄或卵径大小^[23]。因此,可以预期生活史对未来气候变化的敏感性要比形态特征更为敏感^[23]。另有研究发现,鱼类对气候变化的反应不仅仅是改变它们的活动范围,还可以通过调整它们的行为(例如热避难所的选择,繁殖物候提前)来适应未来的气候条件^[76]。鱼类群落对气候变化的响应预测可能对淡水生态系统管理措施的制定具有重要意义^[23]。

3.3 鱼类对人类活动的功能生态学响应研究

人类活动对淡水生态系统和水生生物的影响可分为积极影响和消极影响两种,积极影响方式有生态保护工程、渔业资源管理等;消极影响包括有:建坝、水资源开发利用、土地利用、森林采伐、捕鱼、城市化与工业化等^[77]。对淡水鱼类的捕捞压力和外来鱼类的引入^[78],在区域/流域尺度上重塑鱼类种类空间格局和群落功能结构^[66, 79-80]。捕捞压力可能会根据捕捞方式、网具类型、捕捞时间等的不同而影响不同的鱼类种类,通常会由于过度捕捞而造成大型鱼类种群数量减小,种类小型化或种群内个体小型化的现象^[81];而外来鱼类入侵,被认为是由人类活动引起的对鱼类多样性的主要威胁之一^[82]。通常是由于渔业部门等为提高渔业产量,人为引入产量高的外来经济鱼类,或在引种时夹带小型野杂鱼,导致大规模生物入侵^[79]。由于本地和非本地物种在功能特征上可能相似,但竞争优势可能允许非本地物种建立并最终消灭本地物种^[13]。此外,在湖泊水体或河流水库中进行的网箱养殖,也会对水域中的鱼类功能群产生负面影响^[83]。

水电工程建设是一种对河流生态系统和鱼类影响最为严重的人类活动^[84-85]。水电工程的建设史,同时也是其影响下的河流鱼类研究和保护史^[86-88]。由于梯级水电开发改变河流环境,阻断鱼类迁徙路径,导致鱼类栖息地丧失^[88-90],大坝建设对鱼类多样性的影响成为梯级水电开发所引起的环境问题中最主要的问题^[84-85]。水电工程对坝上和坝下鱼类群落的影响是两个不同的过程。在坝上库区,蓄水改变了渠道化的河流环境,使得水环境由流水变为静水^[91],增加喜流水型鱼类灭绝和外来鱼类入侵的风险^[92-93]。在坝下河段,自然河流的季节性水位波动过程和水体理化性质的变化^[94-95],引起鱼类生理、生态和行为等功能特征的改变^[96],导致一些鱼类的产卵机会和幼鱼成活率降低^[97-98],造成种群生物量减少,土著种灭绝和群落同质化的现象^[99]。此外,大坝阻断了一些鱼类的洄游路线,导致产卵场及关键栖息地的减少或丧失^[93, 100],种群基因流破碎化而提高物种的灭绝风险^[97, 101]。

4 淡水鱼类功能生态学的未来研究展望

淡水生态系统面临过度捕捞、生物入侵、气候变暖以及栖息地丧失等威胁^[102],对淡水鱼类产生了极大的影响^[103]。为应对淡水生态系统变化对鱼类多样性的威胁,科学家越来越重视淡水鱼类功能生态学研究。过去十多年中,科学家从局部到全球的空间尺度上,对栖息于河流湖泊等各类水体中的鱼类开展了功能生态学研究^[16-17, 104],这些研究评估了环境变化对功能多样性的影响^[105-106],明确了生物地理和环境因素对鱼类功能多样性的驱动作用^[58, 107-109],建立了鱼类功能多样性与生态系统功能之间的联系^[110-111]。科学家还研究了生物多样性的三个层面,即分类、功能和系统发育多样性之间的关系,探讨了区域内种类多样性热点与功能多样性热点的关系,特别关注于种类数量与功能冗余的关系^[17, 112]。因为高功能冗余可能表明生态系统功能对物种损失具有高度抵抗力,较低的功能冗余意味着生态系统功能非常容易受到物种损失的影响^[54, 113]。此外,科学家也关注到,人类活动引起的外来鱼类入侵,导致了不同区域淡水鱼类群落之间功能相似性的增加趋势,即功能同质化(Functional homogeneity)的现象^[114-115]。淡水功能生态学的理论方法在鱼类生态学研究中得到广泛的应用。目前,淡水鱼类生态学已经形成了3个主要研究方向:1) 鱼类功能特征的研究;2) 鱼类功能多样性研究;3) 鱼类功能多样性(功能群)与环境(变化)关系的研究。然而,目前淡水鱼类功能生态学的理论和实践研究仍然非常薄弱,研究的热点和薄弱点并存,尚不能满足全球变化和人类活动干扰下的鱼类资源保护的需要。未来,鱼类功能生态学研究仍需要在如下方面加强研究:

(1) 淡水鱼类功能特征数据的规范化测量与数据库构建

鱼类生态学家已经测量了近40年的鱼类功能特征^[41]。但是,由于不同研究者测量方法、测量功能特征类型不同,测量数据发表的文献或出版书籍所采用的语言的不同,导致研究者难以收集鱼类功能特征的数据。因此,研究者在进行流域尺度、区域尺度乃至全球尺度的鱼类功能生态学研究时,数据的获取成为开展这类研究的障碍^[39]。因此,对于淡水鱼类,未来需要规范鱼类功能特征测量方法^[24],通过出版鱼类功能生态学数据册或建立网络数据库,以提高鱼类功能特征数据的规范性和可获得性。

(2) 淡水鱼类特征与功能关系的研究

淡水鱼类特征与功能关系的是鱼类功能生态学研究的基础。过去三十年中,与食物获取、运动和营养过程相关的鱼类特征是功能特征研究的重点^[19],因为它们是鱼类生态功能的关键。然而,鱼类生态学的其它重要方面,如鱼类形态、生理、行为、习性等方面的大量特征仍然没有与其功能联系起来,这制约了应用功能生态学解释鱼类在鱼类群落、水生态系统功能中的作用。因此,鱼类特征与功能之间对应关系的构建,是未来淡水鱼类功能生态学的重要基础性研究方向。

(3) 淡水鱼类功能特征(或功能组合)与环境变化关系研究

鱼类功能特征与环境关系,是阐明鱼类对环境变化响应机理的纽带。在此基础上,我们可以探索环境变化下功能特性的一般性变化规律,从而提高我们预测环境变化对鱼类群落变化的驱动机理,从而应用于鱼类资源保护^[12, 66, 116]。过去十多年来,科学家研究了鱼类功能特征对环境梯度(控制实验条件改变、河流纵向梯度环境连续变化、气候变化等)的响应,并明确了少数几种鱼类的繁殖特征、生长特征、营养等与环境条件的关系^[68, 117-118]。然而,在鱼类的数十种功能特征中,已明确与环境关系的功能特征仍是少数,远远不能满足气候变化、人类活动干扰下的淡水鱼类响应机制研究的需求。

(4) 人类活动和环境变化对淡水鱼类功能多样性和生态系统功能影响研究

栖息地过滤假说(Habitat filtering hypothesis)^[119]认为,非生物环境只选择那些功能特征能够适应环境的物种,而淘汰其它不能适应环境的物种,因而物种功能特征与其对应的栖息地的环境因子具有内在的关系。因此,环境变化下的功能特征和功能多样性研究,很可能成为揭开环境变化对鱼类多样性影响机制的重要途径^[120]。更重要的是,如何通过已有的生态学理论,建立和揭示各种干扰(捕捞、生物入侵等)和环境变化(气候变化、建坝、水污染等)与受影响功能特征组合的关系^[13]。进一步地,还需要阐明这些功能组合的变化如何引起生态系统功能变化^[106, 121-122]。反之,若掌握了某种干扰与功能特征之间的内在关系,就可以预测这种干扰对其它类似功能组合鱼类群落的影响,从而提出有效的缓解影响的措施。

(5) 与渔业管理相关的功能生态学研究

由于功能生态学独特的优势,功能生态学方法在防治生物入侵、渔业捕捞管理等方面具有广泛的前景。例如,几十年来,科学家对渔业捕捞的影响进行了研究,并揭示出大多数捕捞技术会降低鱼类群落的分类和功能多样性^[123],但是仍然没有直接评估捕捞对象的功能多样性所受的影响。因此,评估渔获物(包括目标物种和非目标物种)的功能多样性,量化不同渔业捕捞方式对渔业对象的影响,可以优化捕捞方式和提高渔业管理水平;此外,目前全球有 200 多种鱼类是淡水或海洋养殖种类^[124]。将养殖种类的功能特征与非养殖物种的功能特征进行比较,以阐明养殖种类如何适应人工环境或驯化过程,从而可用于识别未来的水产养殖候选物种^[124]。当然,若将某一地区养殖种类的功能特征进行研究,就可用于筛选适宜于该地区的养殖新种类。

与国际上广泛开展的淡水鱼类功能生态学研究相比,我国对于淡水鱼类功能生态学研究尚处于起步阶段,这与我国淡水鱼类的丰富度和当前面临的巨大环境压力不相匹配。国际功能生态学的理论、方法和应用等可以为我国淡水功能生态研究者所借鉴。然而,我国的淡水鱼类组成以鲤科鱼类为主^[125],鱼类区系组成与功能生态学研究热点地区(北美或欧洲)的鱼类区系组成存在较大差异。因此,我国淡水鱼类功能特征数据积累,功能特征与环境关系构建等方面还需要开展大量的基础性研究。

参考文献(References):

- [1] 马克平. 试论生物多样性的概念. 生物多样性, 1993, 1(1): 20-22.
- [2] Cardinale B J, Duffy J E, Gonzalez A, Hooper D U, Perrings C, Venail P, Narwani A, Mace G M, Tilman D, Wardle D A, Kinzig A P, Daily G C, Loreau M, Grace J B, Larigauderie A, Srivastava D S, Naeem S. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 2012, 486(7401): 59-67.
- [3] Dodds W K, Perkin J S, Gerken J E. Human impact on freshwater ecosystem services: a global perspective. *Environmental Science & Technology*, 2013, 47(16): 9061-9068.

- [4] Ricciardi A, Rasmussen J B. Extinction rates of North American freshwater fauna. *Conservation Biology*, 1999, 13(5): 1220-1222.
- [5] Groombridge B, Jenkins M D. *Global Biodiversity: Earth's Living Resources in the 21st Century*. Cambridge: World Conservation Press, 2000.
- [6] Sala O E, Stuart Chapin III F, Armesto J J, Berlow E, Bloomfield J, Dirzo R, Huber-Sanwald E, Huenneke L F, Jackson R B, Kinzig A, Leemans R, Lodge D M, Mooney H A, Oesterheld M, Poff N L, Sykes M T, Walker B H, Walker M, Wall D H. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 2000, 287(5459): 1770-1774.
- [7] Lundberg J G, Kottelat M, Smith G R, Stiassny M L J, Gill A C. So many fishes, so little time: an overview of recent ichthyological discovery in continental waters. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 2000, 87(1): 26-62.
- [8] Nelson J S. *Fishes of the World*. 4th ed. Hoboken, New Jersey: John Wiley & Sons, Inc., 2006: 1-622.
- [9] Dudgeon D, Arthington A H, Gessner M O, Kawabata Z I, Knowler D J, L  v  que C, Naiman R J, Prieur-Richard A H, Soto D, Stiassny M L J, Sullivan C A. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews*, 2006, 81(2): 163-182.
- [10] Calow P. Towards a definition of functional ecology. *Functional Ecology*, 1987, 1(1): 57-61.
- [11] Jax K. Function and "functioning" in ecology: what does it mean? *Oikos*, 2005, 111(3): 641-648.
- [12] McGill B J, Enquist B J, Weiher E, Westoby M. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 2006, 21(4): 178-185.
- [13] Mouillot D, Graham N A J, Vill  ger S, Mason N W H, Bellwood D R. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution*, 2013, 28(3): 167-177.
- [14] Mouillot D, Vill  ger S, Scherer-Lorenzen M, Mason N W H. Functional structure of biological communities predicts ecosystem multifunctionality. *PLoS One*, 2011, 6(3): e17476.
- [15] Diaz S, Lavorel S, de Bello F, Qu  tier F, Grigulis K, Robson T M. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104(52): 20684-20689.
- [16] Vill  ger S, Miranda J R, Hernandez D F, Mouillot D. Low functional β -diversity despite high taxonomic β -diversity among tropical estuarine fish communities. *PLoS One*, 2012, 7(7): e40679.
- [17] Parravicini V, Vill  ger S, Mcclanahan T R, Arias - Gonz  lez J E, Bellwood D R, Belmaker J, Chabanet P, Floeter S R, Friedlander A M, Guilhaumon F, Vigliola L, Kulbicki M, Mouillot D. Global mismatch between species richness and vulnerability of reef fish assemblages. *Ecology Letters*, 2014, 17(9): 1101-1110.
- [18] Violle C, Navas M L, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E. Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 2007, 116(5): 882-892.
- [19] Winemiller K O, Fitzgerald D B, Bower L M, Pianka E R. Functional traits, convergent evolution, and periodic tables of niches. *Ecology Letters*, 2015, 18(8): 737-751.
- [20] Menezes S, Baird D J, Soares A M V M. Beyond taxonomy: a review of macroinvertebrate trait-based community descriptors as tools for freshwater biomonitoring. *Journal of Applied Ecology*, 2010, 47(4): 711-719.
- [21] Lima A C, Wrona F J, Soares A M V M. Fish traits as an alternative tool for the assessment of impacted rivers. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 2017, 27(1): 31-42.
- [22] Petchey O L, Gaston K J. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letter*, 2006, 9(6): 741-758.
- [23] Buisson L, Grenouillet G, Vill  ger S, Canal J, Laffaille P. Toward a loss of functional diversity in stream fish assemblages under climate change. *Global Change Biology*, 2013, 19(2): 387-400.
- [24] Maire E, Grenouillet G, Brosse S, Vill  ger S. How many dimensions are needed to accurately assess functional diversity? A pragmatic approach for assessing the quality of functional spaces. *Global Ecology and Biogeography*, 2015, 24(6): 728-740.
- [25] Oliveira A G, Baumgartner M T, Gomes L C, Dias R M, Agostinho A A. Long-term effects of flow regulation by dams simplify fish functional diversity. *Freshwater Biology*, 2018, 63(3): 293-305.
- [26] Gower J C. Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. *Biometrika*, 1966, 53(3/4): 325-338.
- [27] Petchey O L, Gaston K J. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, 2002, 5(3): 402-411.
- [28] Petchey O L, Gaston K J. Dendrograms and measuring functional diversity. *Oikos*, 2007, 116(8): 1422-1426.
- [29] Cornwell W K, Schilck D W, Ackerly D D. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology*, 2006, 87(6): 1465-1471.
- [30] Vill  ger S, Mason N W H, Mouillot D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 2008, 89(8): 2290-2301.
- [31] Ricotta C, Szeidl L. Diversity partitioning of Rao's quadratic entropy. *Theoretical Population Biology*, 2009, 76(4): 299-302.
- [32] Mason N W H, Mouillot D, Lee W G, Wilson J B. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, 2005, 111(1): 112-118.

- [33] 帅方敏, 李新辉, 陈方灿, 李跃飞, 杨计平, 李捷, 武智. 淡水鱼类功能多样性及其研究方法. 生态学报, 2017, 37(15): 5228-5237.
- [34] Schleuter D, Daufresne M, Massol F, Argillier C. A user's guide to functional diversity indices. Ecological Monographs, 2010, 80(3): 469-484.
- [35] Schleuter D, Daufresne M, Veslot J, Mason N W H, Lanoiselée C, Brosse S, Beauchard O, Argillier C. Geographic isolation and climate govern the functional diversity of native fish communities in European drainage basins. Global Ecology and Biogeography, 2012, 21(11): 1083-1095.
- [36] de Bello F, Lavergne S, Meynard C N, Lepš J, Thuiller W. The partitioning of diversity: showing Theseus a way out of the labyrinth. Journal of Vegetation Science, 2010, 21(5): 992-1000.
- [37] Legendre P, Galzin R, Harmelin-Vivien M. Relating behavior to habitat: solutions to the fourth-corner problem. Ecology, 1997, 78(2): 547-562.
- [38] Shipley B, Vile D, Garnier E. From plant traits to plant communities: a statistical mechanistic approach to biodiversity. Science, 2006, 314(5800): 812-814.
- [39] Villéger S, Brosse S, Mouchet M, Mouillot D, Vanni M J. Functional ecology of fish: current approaches and future challenges. Aquatic Sciences, 2017, 79(4): 783-801.
- [40] Winemiller K O. Ecomorphological diversification in lowland freshwater fish assemblages from five biotic regions. Ecological Monographs, 1991, 61(4): 343-365.
- [41] Gatz A J Jr. Ecological morphology of freshwater stream fishes. Tulane Studies in Zoology and Botany, 1979, 21(2): 91-124.
- [42] Bellwood D R, Goatley C H R, Brandl S J, Bellwood O. Fifty million years of herbivory on coral reefs: fossils, fish and functional innovations. Proceedings of the Royal Society B, 2014, 281(1781): 20133046.
- [43] Tanaka H, Aoki I, Ohshimo S. Feeding habits and gill raker morphology of three planktivorous pelagic fish species off the coast of northern and western Kyushu in summer. Journal of Fish Biology, 2006, 68(4): 1041-1061.
- [44] Kramer D L, Bryant M J. Intestine length in the fishes of a tropical stream: 2. relationships to diet — the long and short of a convoluted issue. Environmental Biology of Fishes, 1995, 42(2): 129-141.
- [45] Cleveland A, Montgomery W. Gut characteristics and assimilation efficiencies in two species of herbivorous damselfishes (Pomacentridae: *Stegastes dorsopunicans* and *S. planifrons*). Marine Biology, 2003, 142(1): 35-44.
- [46] Price S A, Friedman S T, Wainwright P C. How predation shaped fish: the impact of fin spines on body form evolution across teleosts. Proceedings of the Royal Society B, Life history strategies, population regulation, and implications for fisheries management 2015, 282(1819): 20151428.
- [47] Brandl S J, Bellwood D R. Pair-formation in coral reef fishes: an ecological perspective//Hughes RN, Hughes D J, Smith I P, eds. Oceanography and Marine Biology: An Annual Review 52. United Kingdom: Taylor & Francis, 2014: 1-80.
- [48] Brandl S J, Bellwood D R. Morphology, sociality, and ecology: can morphology predict pairing behavior in coral reef fishes? Coral Reefs, 2013, 32(3): 835-846.
- [49] Hodge J R, Alim C, Bertrand N G, Lee W, Price S A, Tran B, Wainwright P C. Ecology shapes the evolutionary trade-off between predator avoidance and defence in coral reef butterflyfishes. Ecology Letters, 2018, 21(7): 1033-1042.
- [50] Blake R W. Fish functional design and swimming performance. Journal of Fish Biology, 2004, 65(5): 1193-1222.
- [51] Fulton C, Bellwood D, Wainwright P. The relationship between swimming ability and habitat use in wrasses (Labridae). Marine Biology, 2001, 139(1): 25-33.
- [52] Wainwright P C, Bellwood D R, Westneat M W. Ecomorphology of locomotion in labrid fishes. Environmental Biology of Fishes, 2002, 65(1): 47-62.
- [53] 杨宇, 严忠民, 乔晔. 河流鱼类栖息地水力学条件表征与评述. 河海大学学报: 自然科学版, 2007, 35(2): 125-130.
- [54] Mouillot D, Villéger S, Parravicini V, Kulbicki M, Arias-González J E, Bender M, Chabanet P, Floeter S R, Friedlander A, Vigliola L, Bellwood D R. Functional over-redundancy and high functional vulnerability in global fish faunas on tropical reefs. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2014, 111(38): 13757-13762.
- [55] Scheffer M, Portielje R, Zambrano L. Fish facilitate wave resuspension of sediment. Limnology and Oceanography, 2003, 48(5): 1920-1926.
- [56] Yahel G, Yahel R, Katz T, Lazar B, Herut B, Tunnicliffe V. Fish activity: a major mechanism for sediment resuspension and organic matter remineralization in coastal marine sediments. Marine Ecology Progress Series, 2008, 372: 195-209.
- [57] Janetski D J, Chaloner D T, Tiegs S D, Lamberti G A. Pacific salmon effects on stream ecosystems: a quantitative synthesis. Oecologia, 2009, 159(3): 583-595.
- [58] Mims M C, Olden J D, Shattuck Z R, Poff N L. Life history trait diversity of native freshwater fishes in North America. Ecology of Freshwater Fish, 2010, 19(3): 390-400.
- [59] Hu W J, Ye G Q, Lu Z B, Du J G, Chen M R, Chou L M, Yang S Y. Study on fish life history traits and variation in the Taiwan Strait and its adjacent waters. Acta Oceanologica Sinica, 2015, 34(2): 45-54.
- [60] Winemiller K O. Life history strategies, population regulation, and implications for fisheries management. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic

- Sciences, 2005, 62(4): 872-885.
- [61] Marshall D J, Pettersen A K, Cameron H. A global synthesis of offspring size variation, its eco-evolutionary causes and consequences. *Functional Ecology*, 2018, 32(6): 1436-1446.
- [62] Winemiller K O, Rose K A. Patterns of life-history diversification in North American fishes; implications for population regulation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1992, 49(10): 2196-2218.
- [63] Fox C W, Thakar M S, Mousseau T A. Egg size plasticity in a seed beetle: an adaptive maternal effect. *American Naturalist*, 1997, 149(1): 149-163.
- [64] Wootton R J, Smith C. *Reproductive Biology of Teleost Fishes*. Bognor Regis, UK: Wiley-Blackwell, 2014: 81-126.
- [65] Webb P W. Body form, locomotion and foraging in aquatic vertebrates. *Integrative and Comparative Biology*, 1984, 24(1): 107-120.
- [66] Pool T K, Olden J D, Whittier J B, Paukert C P. Environmental drivers of fish functional diversity and composition in the Lower Colorado River Basin. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2010, 67(11): 1791-1807.
- [67] Pease A A, González-Díaz A A, Rodiles-Hernández R, Winemiller K O. Functional diversity and trait-environment relationships of stream fish assemblages in a large tropical catchment. *Freshwater Biology*, 2012, 57(5): 1060-1075.
- [68] Wiedmann M A, Aschan M, Certain G, Dolgov A, Greenacre M, Johannesen E, Planque B, Primicerio R. Functional diversity of the Barents sea fish community. *Marine Ecology Progress Series*, 2014, 495: 205-218.
- [69] 熊鹰. 中国淡水鱼类功能多样性方法与格局的研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2015.
- [70] Mims M C, Olden J D. Life history theory predicts fish assemblage response to hydrologic regimes. *Ecology*, 2012, 93(1): 35-45.
- [71] Horwitz R J. Temporal variability patterns and the distributional patterns of stream fishes. *Ecological Monographs*, 1978, 48(3): 307-321.
- [72] Stuart-Smith R D, Bates A E, Lefcheck J S, Duffy J E, Baker S C, Thomson R J, Stuart-Smith J F, Hill N A, Kininmonth S J, Airolidi L, Becerro M A, Campbell S J, Dawson T P, Navarrete S A, Soler G A, Strain E M A, Willis T J, Edgar G J. Integrating abundance and functional traits reveals new global hotspots of fish diversity. *Nature*, 2013, 501(7468): 539-542.
- [73] Intergovernmental Panel on Climate Change. *Climate Change 2013: the Physical Science Basis*. Cambridge: Cambridge University Press, 2014.
- [74] Kuczynski L, Legendre P, Grenouillet G. Concomitant impacts of climate change, fragmentation and non-native species have led to reorganization of fish communities since the 1980s. *Global Ecology and Biogeography*, 2018, 27(2): 213-222.
- [75] Parmesan C. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2006, 37: 637-669.
- [76] Parmesan C, Yohe G. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 2003, 421(6918): 37-42.
- [77] 郑华, 欧阳志云, 赵同谦, 李振新, 徐卫华. 人类活动对生态系统服务功能的影响. *自然资源学报*, 2003, 18(1): 118-126.
- [78] Chapin III F S, Sala O E, Burke I C, Grime J P, Hooper D U, Lauenroth W K, Lombard A, Mooney H A, Mosier A R, Naeem S, Pacala S W, Roy J, Steffen W L, Tilman D. Ecosystem consequences of changing biodiversity: experimental evidence and a research agenda for the future. *Bioscience*, 1998, 48(1): 45-52.
- [79] Ding C Z, Jiang X M, Xie Z C, Brosse S. Seventy-five years of biodiversity decline of fish assemblages in Chinese isolated plateau lakes: widespread introductions and extirpations of narrow endemics lead to regional loss of dissimilarity. *Diversity and Distributions*, 2017, 23(2): 171-184.
- [80] Zhang C, Ding L Y, Ding C Z, Chen L Q, Sun J, Jiang X M. Responses of species and phylogenetic diversity of fish communities in the Lancang River to hydropower development and exotic invasions. *Ecological Indicators*, 2018, 90: 261-279.
- [81] Genner M J, Sims D W, Southward A J, Budd G C, Masterson P, Mchugh M, Rendle P, Southall E J, Wearmouth V J, Hawkins S J. Body size-dependent responses of a marine fish assemblage to climate change and fishing over a century-long scale. *Global Change Biology*, 2010, 16(2): 517-527.
- [82] Vitousek P M, D'Antonio C M, Loope L L, Rejmanek M, Westbrooks R G. Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology*, 1997, 21(1): 1-16.
- [83] 夏治俊, 蒋冠雄, 谢涵, 郭婉昀, 王朝. 华阳湖群鱼类功能群及其对围网养殖的响应. *生态学杂志*, 2018, 37(2): 438-445.
- [84] Ziv G, Baran E, Nam S, Rodríguez-Iturbe I, Levin S A. Trading-off fish biodiversity, food security, and hydropower in the Mekong River Basin. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 2012, 109(15): 5609-5614.
- [85] 谢平. 长江的生物多样性危机——水利工程是祸首, 酷渔乱捕是帮凶. *湖泊科学*, 2017, 29(6): 1279-1299.
- [86] Baxter R M. Environmental effects of dams and impoundments. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1977, 8: 255-283.
- [87] Poff N L, Olden J D, Merritt D M, Pepin D M. Homogenization of regional river dynamics by dams and global biodiversity implications. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 2007, 104(14): 5732-5737.
- [88] Cheng F, Li W, Castello L, Murphy B R, Xie S G. Potential effects of dam cascade on fish: lessons from the Yangtze River. *Reviews in Fish*

- Biology and Fisheries, 2015, 25(3): 569-585.
- [89] Li J P, Dong S K, Peng M C, Yang Z F, Liu S L, Li X Y, Zhao C. Effects of damming on the biological integrity of fish assemblages in the middle Lancang-Mekong River basin. *Ecological Indicators*, 2013, 34: 94-102.
- [90] Sabo J L, Ruhi A, Holtgrieve G W, Elliott V, Arias M E, Ngor P B, Räsänen T A, Nam S. Designing river flows to improve food security futures in the Lower Mekong Basin. *Science*, 2017, 358(6368): eaao1053.
- [91] Martinez P J, Chart T E, Trammell M A, Wulschleger J G, Bergersen E P. Fish species composition before and after construction of a main stem reservoir on the White River, Colorado. *Environmental Biology of Fishes*, 1994, 40(3): 227-139.
- [92] Yan Y Z, Wang H, Zhu R, Chu L, Chen Y F. Influences of low-head dams on the fish assemblages in the headwater streams of the Qingyi watershed, China. *Environmental Biology of Fishes*, 2013, 96(4): 495-506.
- [93] Sá - Oliveira J C, Hawes J E, Isaac - Nahum V J, Peres C A. Upstream and downstream responses of fish assemblages to an eastern Amazonian hydroelectric dam. *Freshwater Biology*, 2015, 60(10): 2037-2050.
- [94] Wang Y K, Rhoads B L, Wang D. Assessment of the flow regime alterations in the middle reach of the Yangtze River associated with dam construction: potential ecological implications. *Hydrological Processes*, 2016, 30(21): 3949-3966.
- [95] Räsänen T A, Someth P, Lauri H, Koponen J, Sarkkula J, Kumm M. Observed river discharge changes due to hydropower operations in the Upper Mekong Basin. *Journal of Hydrology*, 2017, 545: 28-41.
- [96] Helms B S, Werneke D C, Gangloff M, Hartfield E, Feminella J. The influence of low-head dams on fish assemblages in streams across Alabama. *Journal of the North American Benthological Society*, 2011, 30(4): 1095-1106.
- [97] Dudley R K, Platania S P. Flow regulation and fragmentation imperil pelagic-spawning riverine fishes. *Ecological Applications*, 2007, 17(7): 2074-2086.
- [98] Zhang G, Wu L, Li H T, Liu M, Cheng F, Murphy B R, Xie S G. Preliminary evidence of delayed spawning and suppressed larval growth and condition of the major carps in the Yangtze River below the Three Gorges Dam. *Environmental Biology of Fishes*, 2012, 93(3): 439-447.
- [99] Moyle P B, Mount J F. Homogenous rivers, homogenous faunas. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 2007, 104(14): 5711-5712.
- [100] 吴金明, 王成友, 张书环, 张辉, 杜浩, 刘志刚, 危起伟. 从连续到偶发: 中华鲟在葛洲坝下发生小规模自然繁殖. *中国水产科学*, 2017, 24(3): 425-431.
- [101] Tsuboi J I, Endou S, Morita K. Habitat fragmentation by damming threatens coexistence of stream-dwelling charr and salmon in the Fuji River, Japan. *Hydrobiologia*, 2010, 650(1): 223-232.
- [102] Vörösmarty C J, McIntyre P B, Gessner M O, Dudgeon D, Prusevich A, Green P, Glidden S, Bunn S E, Sullivan C A, Liermann C R, Davies P M. Global threats to human water security and river biodiversity. *Nature*, 2010, 467(7321): 334.
- [103] Myers R A, Worm B. Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. *Nature*, 2003, 423(6937): 280-283.
- [104] Nicolas D, Lobry J, Le Pape O, Boët P. Functional diversity in European estuaries: relating the composition of fish assemblages to the abiotic environment. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2010, 88(3): 329-338.
- [105] Villéger S, Miranda J R, Hernández D F, Mouillot D. Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications*, 2010, 20(6): 1512-1522.
- [106] Layman C A, Allgeier J E, Rosemond A D, Dahlgren C P, Yeager L A. Marine fisheries declines viewed upside down: human impacts on consumer - driven nutrient recycling. *Ecological Applications*, 2011, 21(2): 343-349.
- [107] Brind'Amour A, Boisclair D, Dray S, Legendre P. Relationships between species feeding traits and environmental conditions in fish communities: a three - matrix approach. *Ecological Applications*, 2011, 21(2): 363-377.
- [108] Villéger S, Grenouillet G, Brosse S. Decomposing functional β -diversity reveals that low functional β -diversity is driven by low functional turnover in European fish assemblages. *Global Ecology and Biogeography*, 2013, 22(6): 671-681.
- [109] Montaña C G, Winemiller K O, Sutton A. Intercontinental comparison of fish ecomorphology: null model tests of community assembly at the patch scale in rivers. *Ecological Monographs*, 2014, 84(1): 91-107.
- [110] McIntyre P B, Flecker A S, Vanni M J, Hood J M, Taylor B W, Thomas S A. Fish distributions and nutrient cycling in streams: can fish create biogeochemical hotspots. *Ecology*, 2008, 89(8): 2335-2346.
- [111] Allgeier J E, Layman C A, Mumby P J, Rosemond A D. Consistent nutrient storage and supply mediated by diverse fish communities in coral reef ecosystems. *Global Change Biology*, 2014, 20(8): 2459-2472.
- [112] Mouillot D, Albouy C, Guilhaumon F, Ben Rais Lasram F, Coll M, Devictor V, Meynard C N, Pauly D, Tomasini J A, Troussellier M, Velez L, Watson R, Douzery E J P, Mouquet N. Protected and threatened components of fish biodiversity in the Mediterranean sea. *Current Biology*, 2011, 21(12): 1044-1050.

- [113] Bellwood D R, Hughes T P, Folke C, Nyström M. Confronting the coral reef crisis. *Nature*, 2004, 429(6994): 827-833.
- [114] Clavero M, García-Berthou E. Homogenization dynamics and introduction routes of invasive freshwater fish in the Iberian peninsula. *Ecological Applications*, 2006, 16(6): 2313-2324.
- [115] Villéger S, Grenouillet G, Brosse S. Functional homogenization exceeds taxonomic homogenization among European fish assemblages. *Global Ecology and Biogeography*, 2014, 23(12): 1450-1460.
- [116] Olden J D, Poff N L, Bestgen K R. Life-history strategies predict fish invasions and extirpations in the Colorado River Basin. *Ecological Monographs*, 2006, 76(1): 25-40.
- [117] Ding C Z, Jiang X M, Chen L Q, Juan T, Chen Z M. Growth variation of *Schizothorax dulongensis* Huang, 1985 along altitudinal gradients: implications for the Tibetan Plateau fishes under climate change. *Journal of Applied Ichthyology*, 2016, 32(4): 729-733.
- [118] Tao J, He D K, Kennard M J, Ding C Z, Bunn S E, Liu C L, Jia Y T, Che R X, Chen Y F. Strong evidence for changing fish reproductive phenology under climate warming on the Tibetan Plateau. *Global Change Biology*, 2018, 24(5): 2093-2104.
- [119] Bazzaz F A. Habitat selection in plants. *The American Naturalist*, 1991, 137(S1): S116-S130.
- [120] Franssen N R, Harris J, Clark S R, Schaefer J F, Stewart L K. Shared and unique morphological responses of stream fishes to anthropogenic habitat alteration. *Proceedings of the Royal Society B*, 2013, 280(1752): 20122715.
- [121] McIntyre P B, Jones L E, Flecker A S, Vanni M J. Fish extinctions alter nutrient recycling in tropical freshwaters. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 2007, 104(11): 4461-4466.
- [122] Bellwood D R, Hoey A S, Hughes T P. Human activity selectively impacts the ecosystem roles of parrotfishes on coral reefs. *Proceedings of the Royal Society B*, 2012, 279(1733): 1621-1629.
- [123] D'Agata S, Mouillot D, Kulbicki M, Andréfouët S, Bellwood D R, Cinner J E, Cowman P F, Kronen M, Pinca S, Vigliola L. Human-mediated loss of phylogenetic and functional diversity in coral reef fishes. *Current Biology*, 2014, 24(5): 555-560.
- [124] Teletchea F, Fontaine P. Levels of domestication in fish: implications for the sustainable future of aquaculture. *Fish and Fisheries*, 2014, 15(2): 181-195.
- [125] 隋晓云. 中国淡水鱼类分布格局研究[D]. 北京: 中国科学院大学, 2010.