DOI: 10.5846/stxb202106031466
陈康,孟子豪,李学梅,胡飞飞,杜红春,刘璐,朱永久,杨德国.江西柘林水库鱼类群落结构及功能多样性分析.生态学报,2022,42(11):4592-4602.
Chen K, Meng Z H, Li X M, Hu F F, Du H C, Liu L, Zhu Y J, Yang D G.Community structure and functional diversity of fishes in Zhelin Reservoir, Jiangxi Province.Acta Ecologica Sinica,2022,42(11):4592-4602.

江西柘林水库鱼类群落结构及功能多样性分析

陈 康[1],孟子豪[1],李学梅[1],胡飞飞[1],杜红春[1],刘 璐[2],朱永久[1],杨德国[1,*]
1 中国水产科学研究院长江水产研究所,农业农村部淡水鱼类种质资源与生物技术重点实验室, 武汉 430223
2 上海海洋大学,水产与生命学院,上海 201306

摘要:为了解江西柘林水库鱼类群落结构和多样性的时空变化特征,研究鱼类物种多样性和功能多样性的关系,于 2020 年 9 月至 2021 年 4 月在该水库调查分析了鱼类物种组成、优势度及群落物种多样性和功能多样性。结果表明,共采集鱼类 53 种,分属于 5 目 12 科 36 属。其中,鲤形目(38 种)种类最多,占调查物种数的 71.69%,柘林水库上、中、下游库区分别采集到鱼类 36、40 和 32 种,各库区均以鲤形目鱼类为主,分别占采集物种数的 72.97%、85.00% 和 75.00%。优势物种主要是鲿(*Hemiculter leucisculus*)、鳙(*Aristichthys nobilis*)和黄尾鲴(*Xenocypris davidi*),重要种主要是草鱼(*Ctenopharyngodon idella*)、鲢(*Hypophthalmichthys molitrix*)、鳊(*Parabramis pekinensis*)、鲫(*Carassius auratus*)、蒙古红鲌(*Erythroculter mongolicus*)等。鱼类群落结构季节性差异大于空间格局差异,主要表现为秋季和冬季之间;生物多样性指数 Margalef 和功能丰富度指数在上游修河水域相对较高,鱼类物种多样性和功能多样性空间格局差异性大于时间尺度下的差异性。物种多样性与功能多样性的回归分析结果显示,功能丰富度与物种多样性指数之间存在显著的正相关关系;功能冗余度与各物种多样性之间呈现负相关关系,说明物种数的增加导致了库区鱼类功能丰富度的增加和功能冗余度的降低,而功能均匀度未发生明显的变化,主要原因为调查区域内拥有不同功能性状的鱼类群体之间在个体数比例上呈现不均匀分布的模式,这一结果预示着拥有较多物种的群落生态位重叠度相对较低,生态系统受干扰后的恢复能力较差。总体而言,保护鱼类生物多样性和维护生态系统的稳定性应该通过调控鱼类种群结构达到提高鱼类群落冗余度以及资源和生境可用性的目的。

关键词:柘林水库; 鱼类群落; 物种多样性; 功能多样性

Community structure and functional diversity of fishes in Zhelin Reservoir, Jiangxi Province

CHEN Kang[1], MENG Zihao[1], LI Xuemei[1], HU Feifei[1], DU Hongchun[1], LIU Lu[2], ZHU Yongjiu[1], YANG Deguo[1,*]
1 *Yangtze River Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences; Key Laboratory of Freshwater Biodiversity Conservation, Ministry of Agriculture and Rural Affairs of China, Wuhan* 430223, *China*
2 *Shanghai Ocean University, College of Fisheries and Life Science, Shanghai* 201306, *China*

Abstract: To understand the spatial and temporal variation of fish assemblage structure and biodiversity, as well the relationships between fish taxonomical diversity and functional diversity, species compositions, the dominant species, taxonomical and functional diversity of fish communities which were captured from Zhelin Reservoir from September 2020 to April 2021 were investigated and analyzed. The results showed that a total of 53 fish species belonging to 5 orders, 12 families, and 36 genera were sampled with dominant Cyprinidae accounting for 71.69% of the total species. Among the reservoir spatial scales, 36, 40 and 32 fish species which accounting for 72.97%, 85.00% and 75.00% of the total sampled

基金项目:国家重点研发计划项目(2019YFD0900603);财政部和农业农村部:国家现代农业产业技术体系资助(CARS-46);中国水产科学研究院基本科研业务费院级湖库增殖渔业创新团队项目(2020TD57)
收稿日期:2021-06-03; **网络出版日期**:2022-02-09
* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: yangdg@yfi.ac.cn

species were captured from upper-, middle- and low-reach, respectively. *Hemiculter leucisculus*, *Aristichthys Nobilis* and *Xenocypris davidi* were dominant species, while *Ctenopharyngodon idella*, *Hypophthalmichthys molitrix*, *Parabramis pekinensis*, *Carassius auratus* and *Erythroculter mongolicus* were main species in Zhelin Reservoir. The analysis of PERMANOVA (Permutational Multivariate Analysis of Variance) using the fish assemblage matrixes showed that the seasonal variation of species compositions was more significant than the spatial scale, and the variations were mainly performed between two seasons of antum and summer. Meanwhile, biodiversity indexes and functional diversity indexes of fish assembalges performed relative higher variations among spatial scales than temporal scales. Margalef index were relatively higher in the Xiuhe River than those in other water sites, while the indexes of Shannon, Simpson and Peilou indexes showed no variation among the reaches. Functional richness possessed relative higher level in upper reach than midlle and lower reaches, while functional evenness and functional disperse performed non changes among spatial scales. Functional redundancy had no variation among spatial and temporal scales. Regression analyses showed significant positive relationships between the biodiversity index of functional richenss and functional disperse with each taxonomical diversity index, while there were negative relationships between functional redundancy and taxonomical diversity indexes, which implying the increase of species richness led to the increase of the functional richness and decrease of functional redundancy. However, functional evenness did not change obviously which can mainly be explained by the disproportionate individuals of different fish functional groups. The results implied that interference resulted in a lower niche overlap of fish community with high species richness and lower ecosystem recovery ability. In general, the species diversity level of Zhelin Reservoir is lower and the anti-interference ability of this ecosystem is relatively weaker. To protect fish biodiversity and maintain the stability of the ecosystem, it is necessary to improve the fish community redundancy and the availability of resources and habitats by regulating the fish population structure.

Key Words: Zhelin Reservoir; fish assemblage; taxonomical diversity; functional diversity

物种多样性是群落多样性的关键,既体现了物种与物种之间以及物种与环境之间相关关系的复杂度,又体现了生态系统中生物资源的丰富度。生物多样性是生态系统发挥功能的前提,是人类赖以生存和持续发展的基础[1]。淡水鱼类作为水生生态系统中重要的组成成分,在维持生态系统的稳定性、为人类提供食物来源以及社会经济文化服务方面发挥了重要作用。然而,随着经济水平的不断提升,社会发展的不断进步以及人类干扰强度的不断增大,淡水生态环境恶化、鱼类栖息地丧失以及生物入侵现象不断发生,给内陆淡水鱼类带来严重威胁,改变了鱼类群落结构,降低了鱼类群落生物多样性水平[2]。

近年来,生物多样性与生态系统功能关系成为了生态学研究领域的一个重大科学问题[3],已有的研究大多使用基于分类的物种多样性指数(Taxonomical diversity)表征生态系统中生物的丰富度。然而,简单的物种多样性并不能完全体现出生态系统的复杂度[4]。随着研究的逐渐深入,研究者发现物种功能性状与群落构建和生态系统服务功能具有紧密的关系,通过对功能性状多样性的研究,可以更加清楚的理解物种多样性和生态系统功能、多样性对环境干扰的响应规律,有利于深入了解生态系统功能变化机制[5]。对鱼类群落多样性的研究工作发现,更多物种和功能性状的出现预示着群落在面对环境干扰时具有更高的抵抗力[6]。因此,鱼类群落动能性状多样性通常被用来表征水生生态系统的稳定性、复杂性以及受损后的恢复力[7]。对鱼类群落多样性的研究更应该考虑加入功能多样性维度到生物多样性研究工作中,通过分析物种多样性与功能性状多样性之间的关系,对于监测生态系统的健康状况,分析不同功能类群之间生态位重叠的程度,解决水生生物的保护和生物多样性的管理决策问题提供了重要途径[8]。

尽管功能多样性的重要性被越来越多的研究者所认同,对功能多样性的研究也逐渐增多,但是,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[9]。江西柘林水库是长江中游鄱阳湖流域的大型峡谷型水库,库区水环境、水文及水生生物群落组成差异性显著,鱼类物种组成结构复杂。本研究基于柘林水库的鱼类

季度调查数据,分析该水域鱼类群落多样性的时空格局变化特征,探讨鱼类群落物种多样性与功能多样性之间的相互关系,以期为该水域鱼类资源的合理利用和鱼类物种的多样性保护提供科学参考。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

柘林水库位于修河流域中上游,处于幕阜山脉和九岭山脉之间,西接修水、地跨永修和武宁两县,地理坐标为东经 115°04′—115°40′,北纬 29°03′—29°27′(图 1)。水库汇水区域 9340 km^2,水域面积 308 km^2,正常水位 65 m,平均水深 16.3 m,最大水深 45 m,总容量 79.2 亿 m^3,流域内大小支流有 603 条[10]。柘林水库目前规划建设有庐山西海鳤国家级水产种质资源保护区,调整后的保护区面积达到 218 km^2,对保护库区内鳤及其它保护物种包括桃花水母、鳜、蒙古鲌、似鲚等发挥了重要的作用。

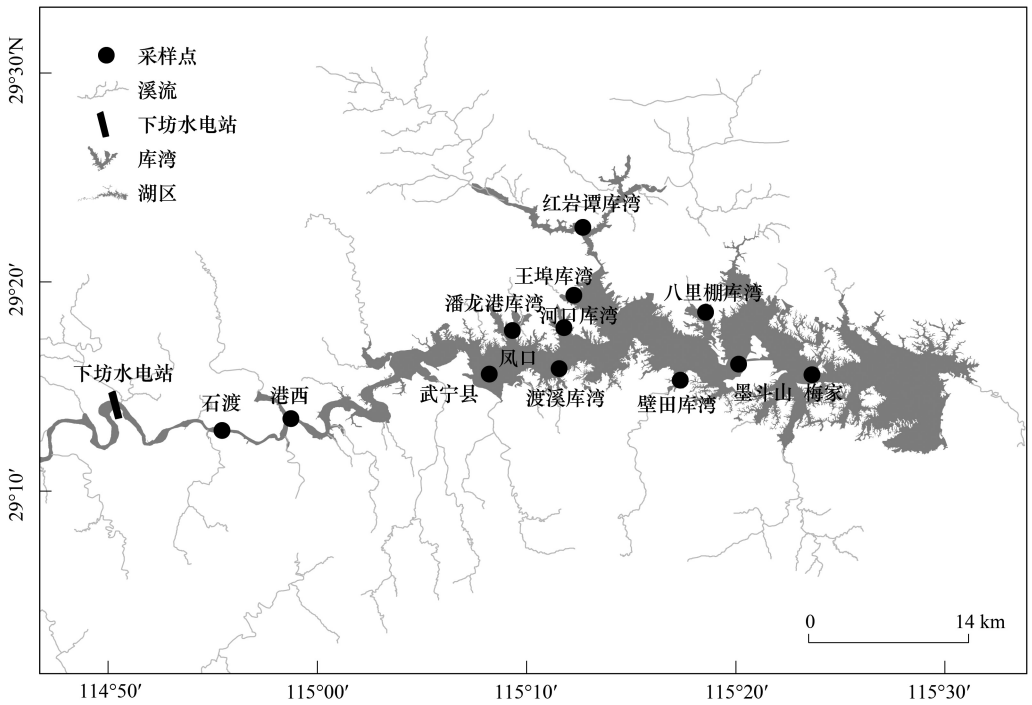

图 1 柘林水库水系及采样点图

Fig.1 Drainage in Zhelin Reservoir and sampling sites in this study

1.2 样点设置及调查方法

本研究样点分布于柘林水库的上游修河水域(石渡、港西)、中游库湾水域(潘龙港、河口、王埠、红岩潭、八里棚、壁田、渡溪)、及下游库心水域(墨斗山、梅家),于 2020 年 9 月、12 月与 2021 年 4 月对库区分三个季度进行渔获物调查;三次调查共计 28 个采样点。为保证充分收集不同栖息水层环境中鱼类标本,使用定制三层流刺网(中层网目 3 cm、8 cm、15 cm 各 50 m,网高分别为 2 m、3 m 和 5 m)和地笼(截面 30 cm×30 cm,网目 1.2 cm,长度 15 m)开展渔获物调查。网具放置过夜(12 h),对收集到的鱼类标本参照陈宜瑜[11]和朱松泉[12]进行分类鉴定,统计渔获物的全长(精确到 0.1 cm)、体长(精确到 0.1 cm)、体重(精确到 0.1 g)等生物学信息。

1.3 数据分析

1.3.1 群落结构组成分析

使用非度量多维标尺(Nonmetric Multidimensional Scaling, NMDS)排序方法评估鱼类群落结构在时间和空间格局下的差异性。对收集的样点鱼类物种数据矩阵进行 log 转换以降低极值对统计的干扰,采用 Bray-

Curtis 相异距离构建物种在样点之间的距离矩阵。使用置换多元方差分析(Permutational Multivariate Analysis of Variance,PERMANOVA)检验鱼类群落结构在时空格局上的差异性显著水平,计算多元模型中的 Fisher's F-ratio 值,并在 999 次随机置换过程中计算显著性 P 值[13]。

1.3.2　物种多样性

为指示鱼类群落多样性的变化规律,使用以下物种多样性指数进行表示:

(1)Shannon-Wiener 多样性指数(H')

$$H' = -\sum_{i=1}^{s} P_i \ln P_i$$

式中,P_i为第 i 种鱼类个体数占总个体数的比例,S 为物种数;

(2)Simpson 多样性指数(D)

$$D = 1 - \sum_{i=1}^{s} P_i^2$$

式中,P_i为第 i 种鱼类个体数占总个体数的比例,S 为物种数;

(3)Margalef 丰富度指数(d)

$$d = (S - 1)/\ln N$$

式中,N 为总个体数,S 为样点总鱼类种数

(4)Pielou 均匀度指数(J)

$$J = H'/\ln S$$

式中,H'为 Shannon-Wiener 多样性指数,S 为样点总鱼类种数;

(5)重要性指数(IRI)

$$\mathrm{IRI} = (N\% + W\%)F\%$$

式中,$N\%$为某一物种鱼类尾数占总尾数的比例,$W\%$为某一物种鱼类生物量占总渔获物生物量比例,$F\%$为某一物种出现样点数占总样点数比例。IRI>1000 为优势种,IRI 在 100—1000 之间为重要种,IRI 在 10—100 之间为常见种,IRI 在 1—10 之间为一般种,IRI<1 为少见种[14]。

1.3.3　功能多样性分析

参照已有的鱼类功能多样性研究中所使用的功能性状,本研究通过查阅文献资料和 Fishbase 网站对采集到的鱼类物种识别其功能性状,主要包含营养等级、栖息水层(底层、中层、上层)、食性(底栖动物食性、草食性、浮游生物食性、肉食性、腐屑食性、杂食性)、运动方式(静止或运动)、身体形状(鳗鱼形、细长形、梭形、长方形、椭圆形)、感觉触须(有或无)、最大体长尺寸(等级 1:0<TL<10mm、等级 2:10<TL<20mm、等级 3:20<TL<40mm、等级 4:40<TL<80 mm、等级 5:80<TL)、生命周期等级(极低:大于 14 年、低:4.5—14 年、中:1.4—4.5 年、高:小于 1.5 年)[15]。

参照 Cornwell 等[16]和 Villeger 等[7]计算功能多样性(Functional diversity, FD)的方法,使用凸壳体积法(convex hull volume)计算鱼类群落的功能多样性。凸包体是一个群落所填充的功能空间体积,凸包体积越大,则表明组合中功能丰富度越高(Functional richness, FRic)。利用功能均匀度指数(Functional evenness, FEve)量化物种在功能空间中的分布均匀度,物种拥有的功能性状越相似则该值越低。使用 FDis 方程计算功能离散度(Functional disperse, FDis)描述群落功能性状是如何分布,功能性状越集中则该值越大。功能冗余度(Functional redundancy, FRed)指示了群落中具有相同功能性状物种数的高低[17],代表了生态位的重叠程度,通常用 Rao's 多样性指数与 Simpsion 的比值进行计算。

使用 Kruskall-Wallis 检验方法分析物种多样性及功能多样性在不同时空格局下的差异性,Dunn test 两两比较方法用来检验不同分组之间生物多样性指数的差异性。使用一般加性模型(General Additive Model)检验物种多样性指数与功能多样性两者之间的关系,显著性水平设置为 0.05。以上数据分析均在 R 语言中实

现,其中,NMDS 和 PERMANOVA 使用 vegan 包进行分析;功能多样性选择 Gower 距离矩阵在 FD 包中进行计算[18—19]。

2 结果与分析

2.1 鱼类物种组成

本次调查在柘林水库共采集到鱼类 53 种,隶属 5 目 12 科 36 属(表 1)。其中,鲤形目(38 种)种类最多,占调查物种总数的 71.69%;其次是鲈形目(7 种)和鲇形目(6 种),其他分类目种类较少。在科等级上,鲤科(37 种)种类最多,占总数的 69.81%;鲿科鱼类 4 种,鮨科鱼类 3 种,鳗鲡科、鳅科、鱵科、鲇科、鮰科、沙塘鳢科、鳢科、刺鳅科、虾虎鱼科各 1 种。柘林水库上中下游库区分别采集到鱼类 36、40 和 32 种,各库区均以鲤形目鱼类为主,分别占采集物种数的 72.97%、85.00 和 75.00%,其他分类目物种数较少。

表 1 柘林水库鱼类名录及功能性状

Table 1 List of fishes and its functional traits in Zhelin Reservoir

物种 Species	食性 Food type	营养级 Trophic guild	最大体长等级 Maximum size	栖息水层 Location	运动性 Motility	身体形态 Body shape	感觉触须 Sensorial barbel	种群恢复力 Life span
颌针鱼目 Beloniformes								
间下鱵 *Hyporhamphus intermedius*	浮游生物食性	3.4	等级 3	上层	游动型	细长形	无	高
鳗鲡目 Anguilliformes								
鳗鲡 *Anguilla japonica*	肉食性	3.6	等级 5	底层	静止型	鳗鱼形	无	低
鲤形目 Cypriniformes								
草鱼 *Ctenopharyngodon idella*	草食性	2.0	等级 5	中层	游动型	梭形	无	低
青鱼 *Mylopharyngodon piceus*	底栖动物食性	3.2	等级 5	底层	游动型	梭形	无	低
鲫 *Carassius auratus*	杂食性	2.0	等级 4	中层	游动型	椭圆形	无	中
鲤 *Cyprinus carpio*	杂食性	3.1	等级 5	底层	游动型	梭形	有	中
鲢 *Hypophthalmichthys molitrix*	浮游生物食性	2.0	等级 5	中层	游动型	梭形	无	中
鳙 *Hypophthalmichthys nobilis*	浮游生物食性	2.8	等级 5	中层	游动型	梭形	无	中
似鳊 *Pseudobrama simoni*	杂食性	2.7	等级 2	中层	游动型	梭形	无	中
银鲴 *Xenocypris macrolepis*	腐屑食性	2.6	等级 3	底层	游动型	梭形	无	中
黄尾鲴 *Xenocypris davidi*	腐屑食性	2.6	等级 3	底层	游动型	梭形	无	中
唇鲭 *Hemibarbus labeo*	底栖动物食性	3.4	等级 4	底层	静止型	细长形	无	中
花鲭 *Hemibarbus maculatus*	底栖动物食性	3.5	等级 4	底层	静止型	细长形	有	中
棒花鱼 *Abbottina rivularis*	底栖动物食性	3.3	等级 2	底层	静止型	长方形	有	中
短须颌须鮈 *Gnathopogon imberbis*	杂食性	3.3	等级 2	底层	静止型	梭形	无	中
光唇蛇鮈 *Saurogobio gymnocheilus*	底栖动物食性	3.3	等级 2	底层	静止型	细长形	有	高
黑鳍鳈 *Sarcocheilichthys nigripinnis*	杂食性	3.3	等级 2	底层	静止型	细长形	无	高
华鳈 *Sarcocheilichthys sinensis*	底栖动物食性	3.3	等级 3	底层	游动型	长方形	有	中
麦穗鱼 *Pseudorasbora parva*	浮游生物食性	3.1	等级 2	上层	游动型	梭形	无	中
蛇鮈 *Saurogobio dabryi*	底栖动物食性	3.3	等级 3	底层	静止型	细长形	有	中
银鮈 *Squalidus argentatus*	杂食性	3.3	等级 2	底层	静止型	梭形	有	中
鱎 *Hemiculter leucisculus*	浮游生物食性	2.8	等级 3	上层	游动型	梭形	无	中
贝氏鱎 *Hemiculter bleekeri*	浮游生物食性	2.1	等级 2	上层	游动型	长方形	无	中
赤眼鳟 *Squaliobarbus curriculus*	杂食性	2.7	等级 4	底层	游动型	梭形	有	中
红鳍原鲌 *Cultrichthys erythropterus*	肉食性	4.4	等级 5	中层	游动型	梭形	无	低
达氏鲌 *Culter dabryi*	肉食性	3.3	等级 4	中层	游动型	梭形	无	低
尖头红鲌 *Erythroculter oxycephalus*	肉食性	3.3	等级 3	中层	游动型	梭形	无	中
蒙古红鲌 *Erythroculter mongolicus*	肉食性	3.4	等级 5	中层	游动型	梭形	无	极低

续表

物种 Species	食性 Food type	营养级 Trophic guild	最大体长等级 Maximum size	栖息水层 Location	运动性 Motility	身体形态 Body shape	感觉触须 Sensorial barbel	种群恢复力 Life span
拟尖头鲌 *Erythroculter oxycephaloides*	肉食性	3.3	等级 2	中层	游动型	梭形	无	中
翘嘴红鲌 *Erythroculter alburnus*	肉食性	3.4	等级 5	中层	游动型	梭形	无	中
鳊 *Parabramis pekinensis*	草食性	2.0	等级 4	中层	游动型	椭圆形	无	低
华鳊 *Sinibrama wui*	草食性	3.2	等级 3	中层	游动型	梭形	无	中
团头鲂 *Megalobrama amblycephala*	草食性	3.4	等级 5	中层	游动型	椭圆形	无	极低
中华鳑鲏 *Rhodeus sinensis*	杂食性	2.7	等级 1	中层	游动型	椭圆形	无	高
斑条鱊 *Acheilognathus taenianalis*	杂食性	2.1	等级 2	中层	游动型	椭圆形	无	中
大鳍鱊 *Acheilognathus macropterus*	杂食性	2.0	等级 3	中层	游动型	椭圆形	有	中
短须鱊 *Acheilognathus barbatulus*	杂食性	2.2	等级 1	中层	游动型	椭圆形	有	中
无须鱊 *Acheilognathus gracilis*	杂食性	2.4	等级 1	中层	游动型	椭圆形	无	中
兴凯鱊 *Acanthorhodeus chankaensis*	杂食性	2.1	等级 2	中层	游动型	椭圆形	无	高
短体条鳅 *Homatula potanini*	腐屑食性	2.7	等级 2	底层	静止型	细长形	有	高
鲇形目 Siluriformes								
大口鲶 *Silurus meridionalis*	肉食性	4.2	等级 5	底层	静止型	细长形	有	极低
黄颡鱼 *Tachysurus fulvidraco*	肉食性	3.5	等级 3	底层	静止型	长方形	有	中
瓦氏黄颡鱼 *Pseudobagrus vachellii*	肉食性	3.5	等级 4	底层	静止型	长方形	有	中
细体拟鲿 *Pseudobagrus pratti*	肉食性	3.5	等级 2	底层	静止型	细长形	有	中
圆尾拟鲿 *Pseudobagrus tenuis*	肉食性	3.5	等级 3	底层	静止型	细长形	有	中
斑点叉尾鮰 *Leporinus punctatus*	肉食性	2.3	等级 5	底层	静止型	细长形	有	中
鲈形目 Perciformes								
鳜 *Siniperca chuatsi*	肉食性	4.5	等级 4	中层	游动型	椭圆形	无	中
大眼鳜 *Siniperca knerii*	肉食性	3.9	等级 3	中层	游动型	梭形	无	中
长体鳜 *Siniperca roulei*	肉食性	3.7	等级 2	中层	游动型	梭形	无	中
黄黝鱼 *Micropercops swinhonis*	浮游生物食性	3.2	等级 1	底层	静止型	长方形	无	中
乌鳢 *Channa argus*	肉食性	4.4	等级 5	底层	静止型	细长形	无	低
中华棘鳅 *Sinobdella sinensis*	底栖动物食性	3.3	等级 3	底层	静止型	鳗鱼形	无	高
子陵吻虾虎鱼 *Rhinogobius giurinus*	底栖动物食性	3.2	等级 2	底层	静止型	长方形	无	高

2.2　鱼类优势种组成

柘林水库鱼类优势物种分析结果显示(表 2),不同季节优势物种组成不同。秋季调查渔获物优势种主要是鲚(*Hemiculter leucisculus*)、鳙(*Aristichthys nobilis*)、黄尾鲴(*Xenocypris davidi*);重要种主要是红鳍原鲌(*Cultrichthys erythropterus*)、翘嘴红鲌(*Erythroculter alburnus*)、鲢(*Hypophthalmichthys molitrix*)、似鳊(*Pseudobrama simoni*)、鳊(*Parabramis pekinensis*)、无须鱊(*Acheilognathus gracilis*)、银鲌(*Squalidus argentatus*)。冬季调查渔获物优势种与秋季结果相似,主要为鲚、鳙,重要种有草鱼(*Ctenopharyngodon idella*)、鲫(*Carassius auratus*)、蒙古红鲌(*Erythroculter mongolicus*)、斑条鱊(*Acheilognathus taenianalis*)、黄尾鲴、银鲌。春季渔获物优势种与秋季结果相似,重要种主要有草鱼、贝氏鲚(*Hemiculter bleekeri*)、蒙古红鲌、鲤、鲢、鳊、银鲌。综合三次调查结果,优势物种主要是鲚、鳙、黄尾鲴,重要种主要为草鱼、鲢、鳊、鲫、蒙古红鲌等物种。

2.3　物种组成时空格局变化

基于物种组成的非度量多维排序结果分析发现,空间格局下鱼类物种组成差异性不显著,上游、中游与下游区域物种组成结构相似,分离现象不明显(图 2),置换方差检验结果未达到显著水平($F = 0.724$, $P = 0.792$);季节梯度下,物种组成结构存在明显的分离现象,差异性达到极显著水平($F = 2.565$, $P = 0.002$),两两比较结果显示鱼类群落结构的差异主要表现为秋季和冬季之间,达到显著水平($F = 3.270$, $P = 0.018$)。综上,

柘林水库鱼类物种组成结构在时间尺度上的差异性大于空间格局下的差异性。

表 2 柘林水库不同季节鱼类优势种组成

Table 2 Index of relative importance of fish species among seasons in Zhelin Reservoir

物种 Species	秋季 Autumn	冬季 Winter	春季 Spring	综合 Integration
草鱼 *Ctenopharyngodon idella*	95	150	417	186
鲦 *Hemiculter leucisculus*	5181	5689	7532	6004
贝氏鲦 *Hemiculter bleekeri*	0	7	452	56
鲫 *Carassius auratus*	91	604	71	148
红鳍原鲌 *Cultrichthys erythropterus*	435	0	0	94
蒙古红鲌 *Erythroculter mongolicus*	15	238	520	150
翘嘴红鲌 *Erythroculter alburnus*	198	12	63	94
鲤 *Cyprinus carpio*	33	0	543	95
鳙 *Aristichthys nobilis*	7103	7860	3184	6232
鲢 *Hypophthalmichthys molitrix*	482	95	385	361
似鳊 *Pseudobrama simoni*	270	10	53	115
鳊 *Parabramis pekinensis*	393	5	203	190
无须鱊 *Acheilognathus gracilis*	152	0	0	30
斑条鱊 *Acheilognathus taenianalis*	0	354	5	24
黄尾鲴 *Xenocypris davidi*	1714	921	2258	1624
银鮈 *Squalidus argentatus*	110	169	276	166

表中仅列出了优势度大于 100 的物种

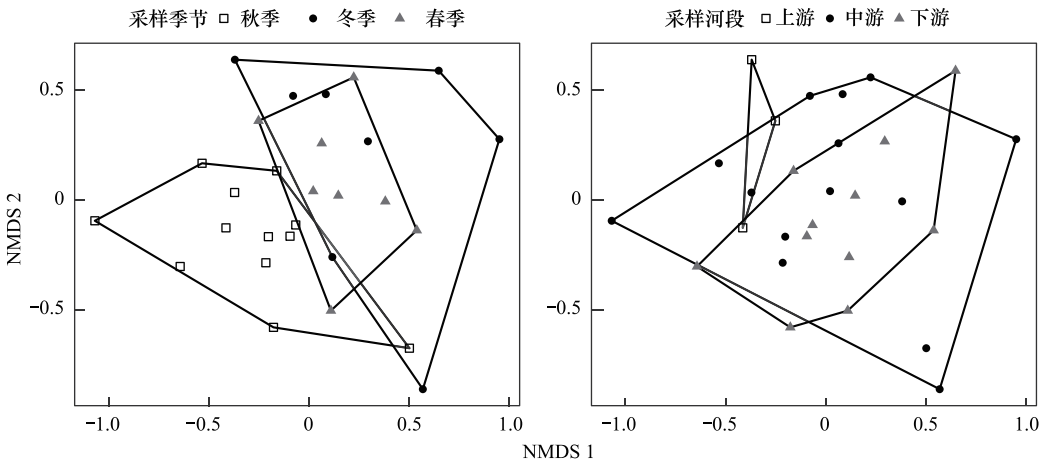

图 2 基于鱼类物种组成结构的非度量多维排序图

Fig.2 Nonmetric Multidimensional Scaling based on species abundance data according to temporal-spatial patterns

2.4 物种多样性指数变化

鱼类物种多样性分析结果显示(图 3),上游修河水域 Margalef 指数显著高于中下游水域($P=0.046$),Shannon、Simpson 与 Peilou 多样性指数在不同区域之间差异不明显($P>0.05$);生物多样性指数在不同采样季节变化不显著。鱼类功能多样性分析结果显示,功能丰富度指数在空间格局下差异显著,上游修河水域鱼类功能丰富度显著高于中下游库区($P=0.044$);功能均匀度、功能离散度在时间和空间格局下差异性不显著($P>0.05$);鱼类群落功能冗余度相对较高,时空差异性不明显。总体而言,鱼类物种多样性和功能多样性空间格局差异性大于时间尺度下的差异性。

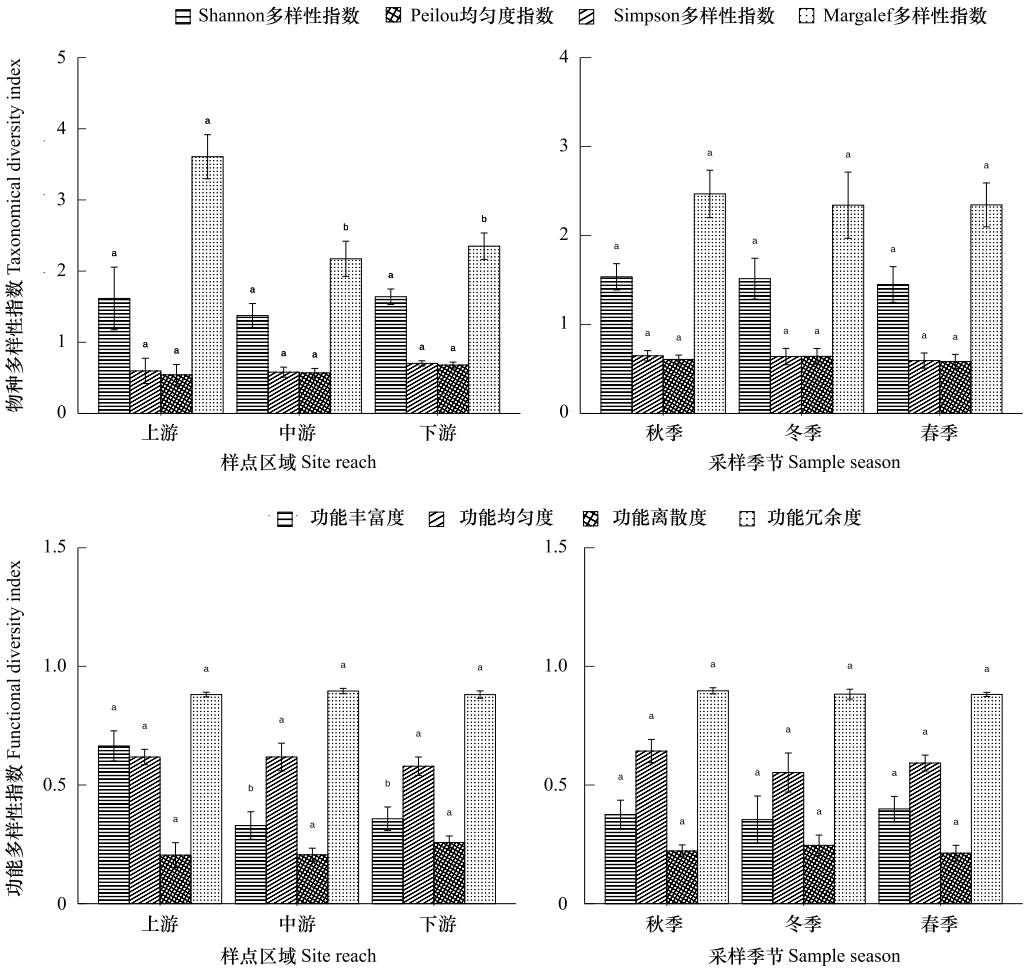

图 3　柘林水库鱼类物种多样性与功能多样性指数的时空格局差异性

Fig.3　Temporal-spatial distribution patterns of fish taxonomical and functional diversity in Zhelin Reservoir

相同小写字母表示无显著性差异(P>0.05)

2.5　物种多样性与功能多样性关系

柘林水库鱼类群落物种多样性与功能多样性分析结果显示,两者之间存在显著的相关关系(图 4);其中,功能丰富度 FRic 与物种多样性指数之间存在显著的正相关关系(P<0.05),与 Margalef 指数的相关系数 R^2最高为 0.735;功能均匀度与物种多样性指数之间的相关性不显著;功能离散度 FDis 与物种多样性指数之间存在显著的正相关关系,与 Simpson 多样性指数的相关系数 R^2最高,达到 0.803;功能冗余度 FRed 与各物种多样性之间呈现负相关关系,随物种多样性的升高而下降(表 3)。

表 3　物种多样性指数与功能多样性指数线性可加模型分析

Table 3　Additive models of taxonomical diversity and functional diversity

多样性指数 Biodiversity indices	功能丰富度 FRic		功能均匀度 FEve		功能离散度 FDis		功能冗余度 FRed	
	adj R^2	P	adj R^2	P	adj R^2	P	adj R^2	P
物种丰富度 Species richness	0.701	0.001	0.003	0.834	0.113	0.044	0.153	0.022
Shannon 多样性指数 Shannon index	0.323	0.001	0.013	0.143	0.796	0.001	0.271	0.002
Simpson 多样性指数 Simpson index	0.163	0.002	0.003	0.305	0.788	0.001	0.207	0.008
Peilou 均匀度指数 Peilou index	0.055	0.119	0.058	0.114	0.761	0.001	0.196	0.011
Margalef 多样性指数 Margalef idex	0.735	0.001	0.008	0.227	0.353	0.001	0.299	0.001

FRic: 功能丰富度 Functional richness; FEve: 功能均匀度 Functional evenness; FDis: 功能离散度 Functional disperse; Fred: 功能冗余度 Functional redundancy; adj R^2:校正后的相关系数 adjusted R^2

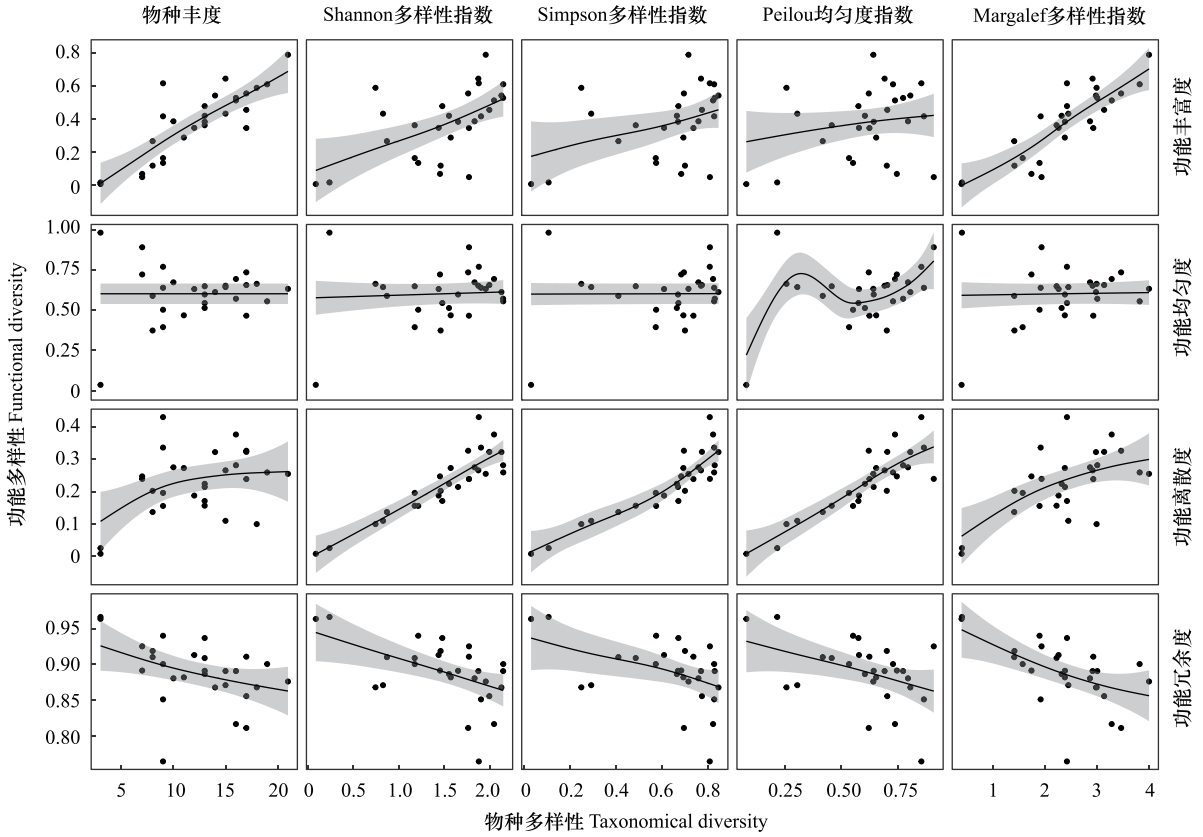

图 4 物种多样性指数与功能多样性指数线性模型

Fig.4 Regression models between taxonomical and functional diversity

3 讨论

3.1 鱼类群落结构变化

柘林水库自 20 世纪 70 年代建成以后,缺乏较为全面的鱼类群落调查数据。水产部门对柘林水库的调查共记录鱼类 73 种,主要为鲤形目鱼类,占到了 65.8%[19—20];陈旭[20—21]对柘林水库的调查共采集鱼类 42 种,鲤形目鱼类占到了 78.5%;刘雄军等[21—22]对柘林水库及修河的调查共记录鱼类 43 种,鲤形目占到了 69.7%。本次调查渔获物共采集鱼类 53 种,物种组成主要以鲤形目为主,占 71.6%;与已有的研究结果相似,优势物种主要是鳙、鲿、黄尾鲴等鱼类,鲿的个体数比例在春季最高达到了 60.11%,鳙的生物量占比在冬季最高达到了 70.78%。鱼类群落结构的变化往往根据所研究区域的不同而表现各异,柘林水库秋、冬、春季鱼类群落结构分析结果显示,空间格局尺度下的鱼类群落结构变异小于时间尺度上的变化,主要是原因是柘林水库作为长江中下游狭长形人工水库,其库区联通性相对较好,作为国家鳜水产种质资源保护区,不同水域之间并未设置屏障阻碍鱼类的交流,因此鱼类群落结构空间组成相似度较高。

时间尺度下,秋冬两季物种组成存在显著的分离现象,产生此结果的主要原因通常是内源性的鱼类自身生活史过程以及外源性因素,包括环境因子的改变、人类活动的干扰等共同作用的结果[23]。不同季节水位波动和温度、溶解氧等因子的差异改变了鱼类的栖息环境,影响了鱼类饵料资源量,进而导致不同栖息水层和不同食性鱼类群体个体数和生物量的变化[24],这一现象与千岛湖鱼类群落结构的研究结果相似[25];其次,人类活动干扰的存在将导致不同鱼类物种个体数和生物量组成结构的变化。目前,柘林水库正致力于发展生态渔业模式,通过投放和捕捞滤食性鲢鳙鱼类,充分利用库区内浮游生物饵料资源达到改善库区水质环境的目的。研究发现,捕捞活动将导致鱼类资源向个体较小、营养层次较低、经济价值不高的种类转变,最终会改变库区

鱼类群落结构[26]。从秋季到第二年春季的监测结果显示,柘林水库内鰲、贝氏鰲、银鲴等小型鱼类的优势度呈现上升的趋势,证实了捕捞作业通过移除较大规格鱼类导致库区内鱼类小型化现象的结论。

3.2　生物多样性时空变化

柘林水库各样点鱼类群落的生物多样性指数 Shannon-Wiener(0.08—2.14)、Peilou(0.07—0.91)、Margalef(0.41—4.00)均表现较低,Shannon 多样性指数低于 Magurran[27]提出的一般范围之间(1.5—3.5),低于长江中下游湖泊洪泽湖(1.72—2.22)[28]、洞庭湖(1.68—2.52)[29]、鄱阳湖(1.54—2.58)[30]鱼类多样性水平,高于太湖(0.21—0.99)[26]鱼类多样性水平。时间尺度下物种多样性指数与功能多样性指数均未表现出显著的差异性,相反,空间格局下两者表现出不同程度的空间格局差异,主要为上游修河水域拥有相对较高的 Margalef 值以及 FRic 指数分布范围。产生这一结果的主要原因为上游单个样点渔获物种类数均高于其他样点,加之较低的个体数水平,从而导致了上游区域样点的 Margalef 指数高于中下游样点。此外,上游较高的 FRic 指数预示着较高的功能性状的丰富度,主要原因为上游修河水文形态和环境因子与库心区及库湾区存在明显差异性,石渡与港西采样点水体具有一定流速,基质类型主要为沙石,从而庇护了更多物种,包含喜好静水游动型鱼类(鲢、鳙、黄尾鲴等)和喜好流水底栖型鱼类(鳗鲡、子陵吻鰕虎鱼、蛇鮈等)的生存,增加了区域内鱼类功能性状结构复杂度,导致该区域功能多样性的上升。

3.3　功能多样性与物种多样性指数关系

基于物种分类的多样性指数已被广泛应用于群落结构的描述和环境梯度变化的评估,然而,该类指数只考虑了物种的丰度和多度信息,而忽略了物种的功能特性及其在生态系统中的作用,从而降低了该指数对群落结构和功能的预测能力[31]。研究指出,功能多样性代表了生物多样性重要维度,更应该被考虑用来表征生物多样性的组成结构变化[32]。一方面,通过分析物种多样性与功能多样性之间的关系可以更好地描述和理解生物群落的结构。本研究发现,物种数的增加导致了功能丰富度的上升和功能冗余度的下降,而不会改变群落功能均匀度指数的变化,与 Tolonen 等[33]的研究结果一致。主要原因为调查区域内拥有不同功能性状的鱼类群体之间在个体数比例上呈现不均匀分布的模式,比如中上层藻食性鱼类鰲、中下层刮食性鱼类黄尾鲴,以及杂食性的鲿属鱼类个体数在库区占有较大的比例(分别为 55.03%、9.81%和 1.58%),而中下层肉食性鱼类鳜、乌鳢、拟鲿类等物种仅采集到 1—10 尾不等,因此,物种数上升对功能丰富度和冗余度有影响,而不会改变群落的功能均匀度。另一方面,确定物种多样性和功能多样性之间的关系意味着分析功能冗余,这对于预测人类干扰或管理制度对特定生态系统功能的影响具有重要意义[32]。柘林水库鱼类功能多样性研究结果显示,物种数的增加导致了功能冗余度的降低,预示着拥有较多物种的群落生态位重叠度相对较低,单个物种的丧失即会引起功能结构的改变,同时从侧面反映了该生态系统受干扰后的恢复能力较差。因此,物种多样性指数和功能多样性指数更应该结合起来评价功能冗余度,作为监测、影响评估和规划创建保护单元的重要参考依据。

总体而言,柘林水库部分库区物种多样性水平较低且生态系统抗干扰能力相对较弱,保护生物多样性和维护生态系统的稳定性应该寻求如何提高鱼类群落的冗余度以及资源和生境的可用性。首先,确定脆弱的鱼类功能群及其冗余水平,并突出哪些物种需要维持功能组分是实现这些目标的关键;其次,恢复特定功能类群鱼类的种群数量、调控鱼类种群结构、增加鱼类群落冗余度,使得生态位空间被充分的填充利用,达到提高生态系统的抗干扰能力的目的。

参考文献(References):

[1] Pimm S L, Russell G J, Gittleman J L, Brooks T M. The future of biodiversity. Science, 1995, 269(5222): 347-350.

[2] 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. 生态学报, 2019, 39(3): 810-822.

[3] 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.

[4] Diaz S, Cabido M. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. Trends in Ecology & Evolution, 2001, 16(11): 646-655.

[5] 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.

[6] Olden J D, Kennard M J, Leprieur F, Tedesco P A, Winemiller K O, García-Berthou E. Conservation biogeography of freshwater fishes: recent progress and future challenges. Diversity and Distributions, 2010, 16(3): 496-513.

[7] Villéger 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.

[8] Henderson C J, Gilby B L, Schlacher T A, Connolly R M, Sheaves M, Maxwell P S, Flint N, Borland H P, Martin T S H, Gorissen B, Olds A D. Landscape transformation alters functional diversity in coastal seascapes. Ecography, 2020, 43(1): 138-148.

[9] Alahuhta J, Erös T, Kärnä O M, Soininen J, Wang J J, Heino J. Understanding environmental change through the lens of trait-based, functional, and phylogenetic biodiversity in freshwater ecosystems. Environmental Reviews, 2019, 27(2): 263-273.

[10] 戴国飞, 刘慧丽, 张伟, 廖兵, 钟家有, 陈宏文. 江西柘林湖富营养化现状与藻类时空分布特征. 湖泊科学, 2015, 27(2): 275-281.

[11] 陈宜瑜. 中国动物志·硬骨鱼纲·鲤形目(中卷). 北京: 科学出版社, 1998.

[12] 朱松泉. 中国淡水鱼类检索. 南京: 江苏科学技术出版社, 1995.

[13] Anderson M J. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. Austral Ecology, 2001, 26(1): 32-46.

[14] 高孜娟, 于洪贤, 马成学, 王建国, 卞少伟. 西泉眼水库鱼类多样性与群落结构初步研究. 水产学杂志, 2012, 25(1): 19-24.

[15] Whittier T R, Hughes R M, Stoddard J L, Lomnicky G A, Peck D V, Herlihy A T. A structured approach for developing indices of biotic integrity: three examples from streams and rivers in the western USA. Transactions of the American Fisheries Society, 2007, 136(3): 718-735.

[16] Cornwell W K, Schwilk D W, Ackerly D D. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. Ecology, 2006, 87(6): 1465-1471.

[17] Ricotta C, de Bello F, Moretti M, Caccianiga M, Cerabolini B E, Pavoine S. Measuring the functional redundancy of biological communities: a quantitative guide. Methods in Ecology and Evolution, 2016, 7(11): 1386-1395.

[18] Laliberté E, Legendre P. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. Ecology, 2010, 91(1): 299-305.

[19] Cailliez F. The analytical solution of the additive constant problem. Psychometrika, 1983, 48(2): 305-308.

[20] 王少斌, 王伟萍. 武宁县庐山西海建立长江江豚迁地保护区的初步分析. 江西水产科技, 2018, (2): 3-5.

[21] 陈旭. 柘林水库鱼类群落特征及应用 eDNA 技术检测鱼类多样性的初步研究[D]. 南昌: 南昌大学, 2020.

[22] 刘雄军, 秦佳军, 敖雪夫, 郭琴, 肖文磊, 吴小平, 欧阳珊. 罗霄山脉地区鱼类物种多样性. 生物多样性, 2020, 28(7): 889-895.

[23] 王文剑, 储玲, 司春, 朱仁, 陈文豪, 陈方明, 严云志. 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, 2013, 34(4): 417-428.

[24] 邓朝阳, 朱仁, 严云志. 长江芜湖江段鱼类多样性及其群落结构的时空格局. 淡水渔业, 2013, 43(1): 28-36.

[25] 郝雅宾, 刘金殿, 郭爱环, 张爱菊, 原居林, 练青平, 顾志敏. 千岛湖国家级水产种质资源保护区(梓桐核心区)鱼类群落结构. 上海海洋大学学报, 2019, 28(4): 587-596.

[26] 毛志刚, 谷孝鸿, 曾庆飞, 周露洪, 王小林, 吴林坤, 曹萍, 孙明波. 太湖鱼类群落结构及多样性. 生态学杂志, 2011, 30(12): 2836-2842.

[27] Magurran A E. Ecological Diversity and Its Measurement. Dordrecht: Springer, 1988.

[28] 毛志刚, 谷孝鸿, 龚志军, 曾庆飞, 陈辉辉, 李红敏, 张胜宇, 穆欢. 洪泽湖鱼类群落结构及其资源变化. 湖泊科学, 2019, 31(4): 1109-1119.

[29] 杨喜生, 齐增湘, 李涛. 洞庭湖鱼类群落结构和生物多样性分析. 安徽农业科学, 2016, 44(17): 117-119.

[30] 胡茂林, 吴志强, 刘引兰. 鄱阳湖湖口水域鱼类群落结构及种类多样性. 湖泊科学, 2011, 23(2): 246-250.

[31] Mokany K, Ash J, Roxburgh S. Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland. Journal of Ecology, 2008, 96(5): 884-893.

[32] Da Silva Camilo G, De Freitas Terra B, Araújo F G. Using the relationship between taxonomic and functional diversity to assess functional redundancy in streams of an altered tropical watershed. Environmental Biology of Fishes, 2018, 101(9): 1395-1405.

[33] Tolonen K T, Vilmi A, Karjalainen S M, Hellsten S, Heino J. Do different facets of littoral macroinvertebrate diversity show congruent patterns in a large lake system?. Community Ecology, 2017, 18(1): 109-116.