



## 赤水河流域样点独特性对鱼类 $\beta$ 多样性的贡献

夏治俊<sup>1,2</sup>, 余梵冬<sup>1,2</sup>, 唐永忠<sup>3</sup>, 张友钊<sup>3</sup>, 邓伯龙<sup>4</sup>,  
刘定明<sup>4</sup>, 刘飞<sup>1\*</sup>, 王剑伟<sup>1\*</sup>

(1. 中国科学院水生生物研究所, 湖北 武汉 430072;

2. 中国科学院大学, 北京 100049;

3. 长江上游珍稀特有鱼类国家级自然保护区云南管护局, 云南 昭通 657000;

4. 贵州省长江上游珍稀特有鱼类国家级自然保护区保护中心, 贵州 贵阳 550000)

**摘要:** 分析了赤水河流域鱼类多维度  $\beta$  多样性的纵向空间格局, 以期为鱼类资源的保护和科学管理提供依据。基于 2019 和 2020 年赤水河流域 40 个样点的调查数据, 研究了各个样点对鱼类物种、功能、分类和环境  $\beta$  多样性的贡献程度 (又称样点独特性), 同时对各个指数间的互补和冗余程度进行了分析。结果显示, 调查期间赤水河共采集到鱼类 125 (亚) 种, 隶属于 7 目 20 科 80 属, 其中土著鱼类 112 (亚) 种, 外来鱼类 13 (亚) 种。鱼类物种  $\beta$  多样性的值为 0.719, 样点 S1、S2、S22 和 S27 的物种独特性显著不同于其他样点。鱼类功能  $\beta$  多样性的值为 0.009, 样点 S10、S20、S21、S28 和 S36 功能独特性与其他样点存在显著差异。鱼类分类  $\beta$  多样性的值为 0.004, 样点 S20、S21、S28 和 S32 的分类独特性显著高于其他样点。样点环境独特性的变异范围为 0.010~0.058, 最高的 4 个点为 S22、S29、S33 和 S34 样点。随着鱼类丰富度的增加, 样点物种独特性呈现出先降低再增加的 U 型变化趋势。不同维度的样点独特性指数间互补程度较高, 然而样点功能独特性和样点分类独特性比样点物种独特性解释了较多的多样性变异。研究表明,  $\beta$  多样性能够揭示淡水鱼类群落结构的时空变化格局及维持机制, 鱼类多样性评估需要综合考虑不同维度的生物和非生物多样性。

**关键词:** 鱼类; 样点独特性; 多样性维度; 赤水河

中图分类号: S 931

文献标志码: A

理解生物多样性的时空分布格局及其维持机制是群落生态学和生物地理学的中心论题<sup>[1]</sup>。生物多样性分为  $\alpha$ 、 $\beta$  和  $\gamma$  多样性 3 个层次。 $\beta$  多样性旨在度量研究区域内采样点之间的物种组成差异, 能够揭示群落构建的关键驱动力, 从而为生物多样性的保护提供重要参考<sup>[2]</sup>。 $\beta$  多样性研究主

要利用加性和倍性分配两种方法<sup>[3]</sup>, 但是二者均在计算上依赖  $\alpha$  和  $\gamma$  多样性<sup>[4]</sup>。因此, Legendre 等<sup>[5]</sup>提出可通过物种分布矩阵的方差评估总  $\beta$  多样性, 并将总  $\beta$  多样性进一步分解成单个样点的贡献程度 LCBD (Local Contribution to  $\beta$  Diversity) 指数, 又称样点独特性。此种方法能够甄别出对区域  $\beta$

收稿日期: 2022-09-30 修回日期: 2023-01-09

资助项目: 农业农村部财政专项“长江渔业资源与环境调查 (2017—2021)”; 云南省科技厅科技计划项目“赤水河流域绿色治理和发展技术研究及应用示范” (202203AC100001); 生态环境部生物多样性调查评估项目 (2019HJ2096001006); 中国长江三峡集团公司科研项目 (0799574)

第一作者: 夏治俊 (照片), 从事水生生物多样性保护与利用研究, E-mail: xiashijun@ihb.ac.cn

通信作者: 刘飞, 从事水生生物多样性保护与利用研究, E-mail: liufei@ihb.ac.cn;

王剑伟, 从事水生生物多样性保护与利用研究, E-mail: wangjw@ihb.ac.cn



多样性变化影响较大的重点区域, 为生物多样性保护提供建议。例如, 一个样点的 LCBD 值越大, 对  $\beta$  多样性贡献程度越高, 其物种组成和其他样点相比差异越大, 具有一定的保护价值<sup>[5]</sup>。然而, 使用 LCBD 方法分析水生生物多样性的研究尚不多见<sup>[6]</sup>。

生物多样性包含物种、功能、分类和环境多样性多个维度。其中, 物种多样性在生物多样性的监测和保护计划中得到广泛的应用, 但是其忽视了不同物种在形态、生理、生态和进化关系方面的差异<sup>[7-8]</sup>, 因而不能灵敏地反映环境变化对生物多样性的影响。功能多样性考虑群落中物种功能性状的数值和范围, 将物种的功能性状、生态系统过程和服务功能联系起来<sup>[9-10]</sup>。分类多样性则量化物种间亲缘关系的远近程度, 能够反映群落中生物种系发生的多样性<sup>[11-12]</sup>。不同维度的生物多样性指数间不仅有一定程度的相关性, 还包含各自独特的变异成分<sup>[13]</sup>, 综合使用物种、功能和分类多样性能够为揭示群落结构变化提供互补的生物学信息<sup>[14-15]</sup>。

非生物环境和生物多样性之间联系紧密, 因此相关的研究和保护计划应该兼顾生物多样性和非生物环境特征<sup>[16]</sup>。生物多样性调查通常会受到时间尺度<sup>[17]</sup>以及采样力度<sup>[18]</sup>的不利影响, 而非生物环境多样性比存在时间变异的物种分布特征更稳定, 可以用来表征生物多样性<sup>[19]</sup>。例如, 同等的时间间隔内(如 1 年), 与物种分布信息相比, 地形特征更加稳定且时空变化小<sup>[17]</sup>。因此, 在分析样点物种独特性(LCBDs)、样点功能独特性(LCBDf)和样点分类独特性(LCBDt)的同时, 还需要整合样点环境独特性(LCEH)指数。

赤水河是长江上游唯一一条干流未修建大坝的大型一级支流, 同时也是长江上游珍稀特有鱼类国家级自然保护区的重要组成部分, 在长江上游珍稀特有鱼类保护方面发挥着重要作用<sup>[20-23]</sup>。从 2017 年 1 月 1 日零时起, 赤水河流域开始实施为期十年的全面禁渔, 是长江大保护的先行示范区。近年来, 有关赤水河鱼类的研究成果逐渐开始见诸报道, 包括种类组成<sup>[20]</sup>、资源量估算<sup>[24]</sup>、基础生物学特征<sup>[25-26]</sup>、早期资源现状<sup>[27-28]</sup>和遗传多样性<sup>[29]</sup>等。之前的研究者虽然也开展了赤水河鱼类物种多样性、群落结构等方面的研究, 但未涉及样点独特性对不同维度的  $\beta$  多样性贡献程度, 以及不同维度的多样性指数间的互补性和冗余性。

本研究基于 2019 和 2020 年对赤水河流域 40 个采样点的调查数据, 分析了鱼类 LCBDS、LCBDF、LCBDT 和 LCEH 的纵向空间格局以及它们之间的关系, 以期对赤水河鱼类资源的保护和管理提供科学依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 数据采集

在赤水河(104°45'~106°51'E, 27°20'~28°50'N)干流及 11 条重要支流(从上游到下游依次为扎西河、倒流河、铜车河、白沙河、二道河、五马河、桐梓河、古蔺河、同民河、大同河和习水河)设置了 40 个样点进行鱼类本底调查工作(图 1)。调查时间为 2019 年的秋季(9—10 月)、冬季(12 月)以及 2020 年的春季(4—5 月)、夏季(6—7 月)和秋季(9—10 月)。由于赤水河目前已经全面禁渔, 所有的商业捕捞均已被取缔。因此, 鱼类样品的收集主要通过自主采样的方式进行。调查网具主要为定置刺网(网长 50 m, 网高 3.5 m, 网目 4~12 cm)。通常于前一天的傍晚约 17:00 布置网具, 次日凌晨约 5:00 收取; 根据具体江段的栖息地特点和可达性原则, 分别采用了地笼、小钩和其他有效采样工具。参考权威文献资料对收集到的鱼类标本进行种类鉴定<sup>[30-31]</sup>, 逐尾测量体长(精确至 1 mm)和体重(精确至 0.1 g)等生物学数据, 并记录捕捞渔具、作业时间和地点等相关信息。大部分鱼类样品鉴定和测量完毕后当场放生, 对于现场不能确定的种类, 以 10% 福尔马林溶液固定, 带回实验室进一步鉴定。

在采集鱼类样品的同时测定了一系列水体理化参数, 水温(°C)、溶解氧(mg/L)、pH 和电导率( $\mu\text{S}/\text{cm}$ )使用 YSI 便携式多参数水质分析仪(YSI Professional Plus)当场测量。水样测量平行进行 3 次, 取平均值。流速(m/s)使用 LJD 型流速仪现场测定; 水深(m)和河宽(m)分别用长直尺和激光测距仪测量。海拔(m)采用手持式 GPS 测量。此外, 每个样点采集水面 0.5 m 以下的水样存于 2 L 聚乙烯瓶中, 然后于 24 h 内对水样进行分析, 以确定总氮(mg/L)、总磷(mg/L)、可溶性活性磷(mg/L)、总溶解氮(mg/L)、总溶解磷(mg/L)和叶绿素 *a* 浓度( $\mu\text{g}/\text{L}$ )。各样点的土地利用类型数据使用 ArcGIS 软件从 30 m 空间分辨率的 Landsat 遥感影像中提取。选用人工神经网络算法对遥感影

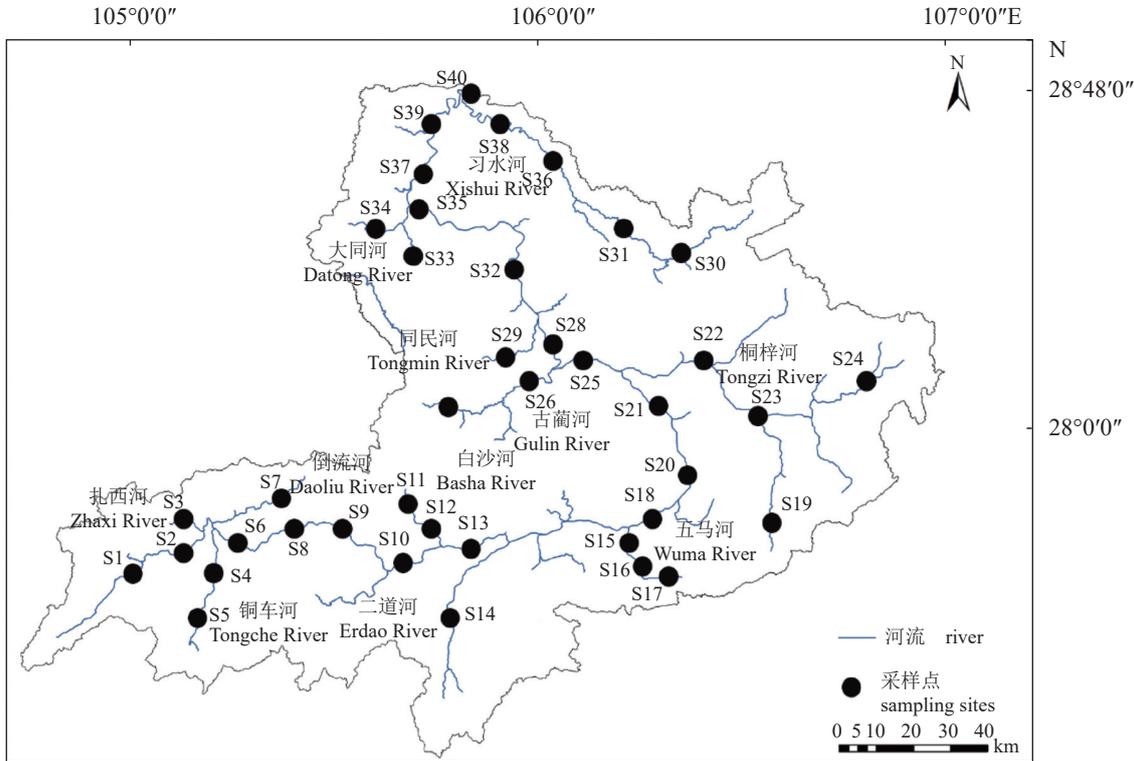


图 1 赤水河鱼类资源调查样点图

Fig. 1 Sampling sites for fish assemblages in the Chishui River

像进行监督分类, 可分为以下几大类: 农田 (%), 森林 (%), 灌草 (%), 城镇 (%), 水域 (%) 和其他类型 (%).

1.2 数据分析

样点物种独特性 根据 Legendre 等<sup>[5]</sup> 的研究, 物种分布矩阵的总方差用来衡量群落的总 β 多样性 (BD<sub>total</sub>), 进而计算各样点对总 β 多样性的贡献程度。计算公式:

$$SS_{total} = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^p (y_{ij} - \bar{y}_j)^2$$

$$BD_{total} = SS_{total} / (n-1)$$

$$SS_i = \sum_{j=1}^p (y_{ij} - \bar{y}_j)^2$$

$$LCBD_i = SS_i / SS_{total}$$

式中, *n* 和 *p* 分别为样点数和物种数, *y<sub>ij</sub>* 为物种 *j* 在群落 *i* 中的出现度,  $\bar{y}_j$  为物种 *j* 在所有样点的均值。通过计算分布矩阵中每行的方差 *SS<sub>i</sub>* 占群落的总方差 *SS<sub>total</sub>* 的比重, 可以计算出每个样点对 β 多样性的贡献程度 (LCBD<sub>s</sub>)。样点物种独特性的计算使用 R 语言程序包 *adespatial* 中 *beta.div* 函数完成。使用置换检验分析各样点间的物种独特性值是否存在显著差异。

样点功能独特性 样点功能独特性

(LCBD<sub>f</sub>) 的计算和样点物种独特性的计算类似, 但是使用功能距离对样点物种矩阵进行加权。功能性状的选择标准主要参考 Villéger 等<sup>[32]</sup> 的建议, 选取最大体长、体型、摄食类群、营养级、初次性成熟时间、初次性成熟体长、寿命、生长速率和栖息水层等 9 个生态学参数进行表征 (表 1)。具体数值参考鱼类数据库 FishBase 和功能多样性文献<sup>[8, 33-36]</sup>。由于功能性状同时具有分类型和连续型数值, 应用 Gower 距离计算物种间的功能性状距离矩阵。基于得到的功能性状距离矩阵, 使用相应的代码计算样点功能独特性<sup>[37]</sup>, 并使用置换检验判断各样点间的功能独特性值是否存在显著差异。

样点分类独特性 分类多样性指数的计算与鱼类的样点功能独特性类似。首先计算物种间的分类距离, 然后对样点分布矩阵进行加权。本研究中分类等级确定为纲、目、科、属、种共 5 个水平。鱼类的分类水平根据 Nelson<sup>[38]</sup> 的分类系统进行检查和确定。通过物种间的分类距离矩阵, 计算最后的样点分类独特性 (LCBD<sub>t</sub>) 及置换检验的 *P* 值。一个样点的分类独特性值越高, 代表该样点的分类组成越独特。

样点环境独特性 对于单个样点对环境异质性的贡献程度, 即样点环境独特性 (LCEH), 先

表 1 本研究中鱼类的功能性状描述

Tab. 1 Functional traits of fish species used in this study

| 功能性状<br>functional traits             | 变量类型<br>variable type | 描述(赋值)<br>description (range)  |
|---------------------------------------|-----------------------|--------------------------------|
| 最大体长<br>maximum body length           | 连续型<br>continuous     | 鱼类最大标准体长(5.1~250.0 cm)         |
| 体型<br>body type                       | 分类<br>categorical     | 圆筒型、纺锤型、平扁型、卵圆型、鳗型、侧扁型         |
| 摄食类群<br>trophic guild                 | 分类<br>categorical     | 杂食性、草食性、底栖动物食性、浮游生物食性、肉食性、碎屑食性 |
| 营养级<br>trophic level                  | 连续型<br>continuous     | 鱼类在食物链中所处的营养位置(2.0~4.5)        |
| 初次性成熟年龄<br>age at first maturation    | 连续型<br>continuous     | 鱼类成熟可以繁殖的最早时间(0.9~9.4年)        |
| 初次性成熟体长<br>length at first maturation | 连续型<br>continuous     | 鱼类可以繁殖的体长(3.9~120.0 cm)        |
| 寿命<br>lifespan                        | 连续型<br>continuous     | 鱼类潜在的最长存活时间(2.7~48.6年)         |
| 生长速率<br>growth rate                   | 连续型<br>continuous     | 鱼类生长速率(0.06~1.02/年)            |
| 栖息水层<br>vertical position             | 分类<br>categorical     | 底层、中下层、上层                      |

对测量的环境因子矩阵进行标准化(均值为 0, 标准差为 1)<sup>[17]</sup>; 然后计算不同采样点间环境因子的欧式距离; 最后使用 R 程序包 `adespatial` 中的 `LCBD.comp` 函数计算样点环境独特性, 其数值越高, 说明该样点的环境状况越独特。

**变异和互补成分的计算** 整个多样性维度框架的计算包括 3 个主要的步骤<sup>[13]</sup>。第一步获得一个矩阵  $M$ , 该矩阵包括不同类型和不同层面的生物和非生物多样性指数。在本研究中则是 `LCBDs`、`LCBDf`、`LCBDt` 和 `LCEH` 四个指数。第二步对标准化的矩阵  $M$  进行主成分分析降维。变异成分的降维使用多样性指数的最大值<sup>[39]</sup>, 而互补成分的降维最后得到的指数均值为 0 且标准差相等<sup>[40]</sup>。第三步计算相应的变异成分和互补成分, 计算公式:

$$\text{互补成分} = 1 - \left[ \sum_{p=1}^{A(A-1)/2} |e_{ip} - e_{jp}| \right] / A$$

式中,  $A$ 、 $e_{ip}$  和  $e_{jp}$  分别代表了主成分分析的排序轴和各自的特征值,  $p$  为多样性指数的数量。互补成分的值越大, 指数之间的互补程度越高。

$$\text{变异成分} = \sum r_{ij}^2 \times R_j^2$$

式中,  $r_{ij}^2$  代表了多样性指数  $i$  和显著的特征根数目  $j$  之间相关的平方和,  $R_j^2$  指排序轴  $j$  在排序空间中的变异数目。变异成分的取值为 0~1, 数值越高, 则该指数在考虑的多样性空间中解释的变异数目越多。

为研究不同维度的多样性指数的纵向空间格局, 利用线性模型研究 `LCBDs`、`LCBDf`、`LCBDt`

和 `LCEH` 与  $\log$  变化后的鱼类丰富度(非正态分布)之间的关系。

本研究使用 8 种不同的指数组合构建矩阵  $M$ : ①样点物种独特性、样点功能独特性、样点分类独特性和样点环境独特性; ②样点物种独特性、样点功能独特性和样点分类独特性; ③样点物种独特性和样点功能独特性; ④样点物种独特性和样点分类独特性; ⑤样点功能独特性和样点分类独特性; ⑥样点物种独特性和样点环境独特性; ⑦样点功能独特性和样点环境独特性; ⑧样点分类独特性和样点环境独特性。该步骤是为了分析多样性维度是否会随着指数组合的不同而发生变化, 试图为生物多样性指数的选择提供参考。用 `Bootstrap` 的方法对矩阵  $M$  进行 999 次的重复抽样, 然后分别计算变异和互补成分, 得到这两个指标的平均值和 95% 的置信区间<sup>[13]</sup>。所有的数据分析过程均在开源软件 R 语言中完成。

## 2 结果

### 2.1 鱼类物种组成

调查期间, 在赤水河流域采集到鱼类 125 种(亚种), 隶属于 7 目、20 科、80 属(表 2)。其中, 土著鱼类 112 种(亚种), 隶属于 6 目 17 科 71 属; 外来鱼类 13 种(亚种), 隶属于 5 目 6 科 11 属。从目级分类水平来看, 流域内土著鱼类以鲤形目鱼类数量最多, 有 96 种, 占总物种数的 76.8%;

表 2 2019—2020 年赤水河流域采集到的鱼类名录

Tab. 2 List of fish species captured in the Chishui River basin (2019—2020)

| 物种<br>species                              | 上游<br>upstream | 中游<br>midstream | 下游<br>downstream |
|--|----------------|-----------------|------------------|
| <b>鲟形目 Acipenseriformes</b>                |                |                 |                  |
| <b>鲟科 Acipenseridae</b>                    |                |                 |                  |
| *长江鲟 <i>Acipenser dabryanus</i>            |                |                 | +                |
| *杂交鲟 <i>bester</i>                         |                |                 | +                |
| <b>鳗鲡目 Anguilliformes</b>                  |                |                 |                  |
| <b>鳗鲡科 Anguillidae</b>                     |                |                 |                  |
| 鳗鲡 <i>Anguilla japonica</i>                |                |                 | +                |
| <b>鲤形目 Cypriniformes</b>                   |                |                 |                  |
| <b>鲤科 Cyprinidae</b>                       |                |                 |                  |
| 宽鳍鳊 <i>Zacco platypus</i>                  | +              | +               | +                |
| 马口鱼 <i>Opsariichthys bidens</i>            | +              | +               | +                |
| *丁鲋 <i>Tinca tinca</i>                     |                |                 | +                |
| *尖头鲋 <i>Rhynchocypris oxycephalus</i>      | +              |                 |                  |
| 青鱼 <i>Mylopharyngodon piceus</i>           |                | +               |                  |
| 草鱼 <i>Ctenopharyngodon idella</i>          | +              | +               | +                |
| 赤眼鲮 <i>Squaliobarbus curriculus</i>        |                | +               | +                |
| 飘鱼 <i>Pseudolaubuca sinensis</i>           |                | +               | +                |
| 寡鳞飘鱼 <i>Pseudolaubuca engraulis</i>        |                |                 | +                |
| 大眼华鲮 <i>Sinibrama macrops</i>              |                | +               |                  |
| *四川华鲮 <i>Sinibrama taeniatus</i>           |                | +               | +                |
| *高体近红鲮 <i>Ancherythroculter kurematsui</i> |                | +               | +                |
| *汪氏近红鲮 <i>Ancherythroculter wangi</i>      |                |                 | +                |
| *黑尾近红鲮 <i>Ancherythroculter nigrocauda</i> |                | +               | +                |
| *半鲮 <i>Hemiculterella sauvagei</i>         | +              | +               | +                |
| 鲮 <i>Hemiculter leucisculus</i>            |                | +               | +                |
| *张氏鲮 <i>Hemiculter tchangi</i>             |                | +               | +                |
| 贝氏鲮 <i>Hemiculter bleekeri</i>             |                |                 | +                |
| 红鳍原鲮 <i>Cultrichthys erythropterus</i>     |                |                 | +                |
| 翘嘴鲮 <i>Culter alburnus</i>                 | +              |                 | +                |
| 蒙古鲮 <i>Cultermongolicus mongolicus</i>     |                | +               | +                |
| *厚颌鲮 <i>Megalobrama pellegrini</i>         |                | +               | +                |
| *团头鲮 <i>Megalobrama amblycephala</i>       |                | +               |                  |
| *长体鲮 <i>Megalobrama elongata</i>           |                |                 | +                |
| 黄尾鲮 <i>Xenocypris davidi</i>               |                | +               |                  |
| 细鳞鲮 <i>Xenocypris microlepis</i>           |                |                 | +                |
| 圆吻鲮 <i>Distoechodon tumirostris</i>        |                | +               | +                |
| 似鲮 <i>Pseudobrama simony</i>               |                | +               | +                |
| 鲢 <i>Hypophthalmichthys molitrix</i>       |                | +               | +                |
| 鳙 <i>Aristichthys nobilis</i>              |                |                 | +                |
| 唇鲮 <i>Hemibarbus labeo</i>                 | +              | +               | +                |
| 花鲮 <i>Hemibarbus maculatus</i>             |                | +               | +                |
| 麦穗鱼 <i>Pseudorasbora parva</i>             | +              | +               | +                |

· 续表 2 ·

| 物种<br>species                             | 上游<br>upstream | 中游<br>midstream | 下游<br>downstream |
|---|----------------|-----------------|------------------|
| 华鯪 <i>Sarcocheilichthys sinensis</i>      |                | +               | +                |
| 黑鳍鯪 <i>Sarcocheilichthys nigripinnis</i>  |                | +               |                  |
| 短须颌须鲃 <i>Gnathopogon imberbis</i>         |                | +               |                  |
| *嘉陵颌须鲃 <i>Gnathopogon herzensteini</i>    |                |                 | +                |
| 银鲃 <i>Squalidus argentatus</i>            | +              | +               | +                |
| *圆口铜鱼 <i>Coreius guichenoti</i>           |                |                 | +                |
| 吻鲃 <i>Rhinogobio typus</i>                |                | +               | +                |
| *圆筒吻鲃 <i>Rhinogobio cylindricus</i>       |                |                 | +                |
| *裸腹片唇鲃 <i>Platysmacheilus nudiventris</i> | +              | +               | +                |
| 棒花鱼 <i>Abbottina rivularis</i>            | +              |                 |                  |
| 细尾蛇鲃 <i>Saurogobio gracilicaudatus</i>    |                |                 | +                |
| 蛇鲃 <i>Saurogobio dabryi</i>               | +              | +               | +                |
| 光唇蛇鲃 <i>Saurogobio gymnocheilus</i>       |                |                 | +                |
| 斑点蛇鲃 <i>Saurogobio punctatus</i>          |                | +               | +                |
| 宜昌鳅鲈 <i>Gobiobotia filifer</i>            |                | +               | +                |
| 高体翘鲌 <i>Rhodeus ocellatus</i>             | +              | +               | +                |
| 中华翘鲌 <i>Rhodeus sinensis</i>              |                | +               | +                |
| 无须鲮 <i>Acheilognathus gracilis</i>        |                |                 | +                |
| 兴凯鲮 <i>Acheilognathus chankaensis</i>     |                |                 | +                |
| 大鳍鲮 <i>Acheilognathus macropterus</i>     |                |                 | +                |
| *峨眉鲮 <i>Acheilognathus omeiensis</i>      |                |                 | +                |
| 短须鲮 <i>Acheilognathus barbatulus</i>      |                |                 | +                |
| 中华倒刺鲃 <i>Spinibarbus sinensis</i>         | +              | +               | +                |
| *光倒刺鲃 <i>Spinibarbus hollandi</i>         |                |                 | +                |
| *大鳞鲃 <i>Barbus capito</i>                 |                |                 | +                |
| *鲈鲤 <i>Percocypris pingi</i>              | +              |                 |                  |
| 花鲈鲤 <i>Percocypris regani</i>             | +              |                 |                  |
| *宽口光唇鱼 <i>Acrossocheilus monticolus</i>   | +              | +               | +                |
| 云南光唇鱼 <i>Acrossocheilus yunnanensis</i>   | +              | +               | +                |
| 白甲鱼 <i>Onychostoma sima</i>               | +              | +               | +                |
| *麦瑞加拉鲮 <i>Cirrhinus mrigala</i>           |                |                 | +                |
| *伦氏孟加拉鲮 <i>Bangana rendahli</i>           |                | +               | +                |
| 泉水鱼 <i>Pseudogyrinocheilus procheilus</i> | +              |                 |                  |
| *宽唇华缨鱼 <i>Sinocrossocheilus labiata</i>   | +              | +               |                  |
| 墨头鱼 <i>Garra imberba</i>                  | +              | +               |                  |
| *条纹异黔鲮 <i>Paraqianlabeo lineatus</i>      | +              |                 |                  |
| *昆明裂腹鱼 <i>Schizothorax grahami</i>        | +              | +               |                  |
| *四川裂腹鱼 <i>Schizothorax kozlovi</i>        | +              |                 |                  |
| *岩原鲤 <i>Procypris rabaudi</i>             | +              | +               | +                |
| 鲤 <i>Cyprinus carpio</i>                  | +              | +               | +                |
| *散鳞镜鲤 <i>Cyprinu carpio specularis</i>    |                |                 | +                |
| 鲫 <i>Carassius auratus</i>                | +              | +               | +                |
| *湘云鲫 <i>Carassius auratus triploid</i>    |                |                 | +                |
| <b>胭脂鱼科 Catostomidae</b>                  |                |                 |                  |

· 续表 2 ·

| 物种<br>species                               | 上游<br>upstream | 中游<br>midstream | 下游<br>downstream |
|---|----------------|-----------------|------------------|
| 胭脂鱼 <i>Myxocyprinus asiaticus</i>           |                | +               | +                |
| <b>条鳅科 Nemacheilidae</b>                    |                |                 |                  |
| *董氏须鳅 <i>Barbatula toni</i>                 | +              |                 |                  |
| 红尾副鳅 <i>Paracobitis variegates</i>          | +              | +               | +                |
| *短体副鳅 <i>Paracobitis potanini</i>           |                |                 | +                |
| *乌江副鳅 <i>Paracobitis wujiangensis</i>       |                | +               | +                |
| 贝氏高原鳅 <i>Triplophysa bleekeri</i>           | +              |                 |                  |
| <b>沙鳅科 Botiidae</b>                         |                |                 |                  |
| 中华沙鳅 <i>Botia superciliaris</i>             | +              | +               | +                |
| *宽体沙鳅 <i>Botia reevesae</i>                 | +              |                 |                  |
| 花斑副沙鳅 <i>Parabotia fasciata</i>             | +              | +               | +                |
| *双斑副沙鳅 <i>Parabotia bimaculata</i>          |                | +               | +                |
| *长薄鳅 <i>Leptobotia elongate</i>             |                |                 | +                |
| 紫薄鳅 <i>Leptobotia taeniops</i>              |                |                 | +                |
| *红唇薄鳅 <i>Leptobotia rubrilabris</i>         |                |                 | +                |
| <b>花鳅科 Cobitinae</b>                        |                |                 |                  |
| 泥鳅 <i>Misgurnus anguillicaudatus</i>        | +              | +               | +                |
| 大鳞副泥鳅 <i>Paramisgurnus dabryanus</i>        | +              |                 | +                |
| <b>爬鳅科 Balitoridae</b>                      |                |                 |                  |
| *侧沟爬岩鳅 <i>Beaufortia liui</i>               | +              |                 |                  |
| *短身金沙鳅 <i>Jinshaia abbreviate</i>           |                |                 | +                |
| *西昌华吸鳅 <i>Sinogastromyzon sichangensis</i>  | +              | +               | +                |
| *四川华吸鳅 <i>Sinogastromyzon szechuanensis</i> |                | +               | +                |
| 峨嵋后平鳅 <i>Metahomaloptera omeiensis</i>      | +              |                 |                  |
| <b>鲇形目 Siluriformes</b>                     |                |                 |                  |
| <b>鲿科 Bagridae</b>                          |                |                 |                  |
| 黄颡鱼 <i>Pelteobagrus fulvidraco</i>          | +              | +               | +                |
| 长须黄颡鱼 <i>Pelteobagrus eupogon</i>           |                |                 | +                |
| 瓦氏黄颡鱼 <i>Pelteobagrus vachelli</i>          | +              | +               | +                |
| 光泽黄颡鱼 <i>Pelteobagrus nitidus</i>           |                | +               | +                |
| 长吻鮠 <i>Leiocassis longirostris</i>          |                | +               | +                |
| 粗唇鮠 <i>Leiocassis crassilabris</i>          | +              | +               | +                |
| 乌苏拟鲿 <i>Pseudobagrus ussuriensis</i>        |                |                 | +                |
| 切尾拟鲿 <i>Pseudobagrus truncates</i>          | +              | +               | +                |
| 凹尾拟鲿 <i>Pseudobagrus emarginatus</i>        |                |                 | +                |
| 大鳍鲮 <i>Mystus macropterus</i>               | +              | +               | +                |
| <b>鲇科 Siluridae</b>                         |                |                 |                  |
| 鲇 <i>Silurus asotus</i>                     |                | +               | +                |
| 南方鲇 <i>Silurus meridionalis</i>             |                |                 | +                |
| <b>钝头鮠科 Amblycipitidae</b>                  |                |                 |                  |
| 白缘鮠 <i>Liobagrus marginatus</i>             | +              |                 |                  |
| *拟缘鮠 <i>Liobagrus marginatoides</i>         |                | +               | +                |
| <b>鲃科 Sisoridae</b>                         |                |                 |                  |
| 中华纹胸鲃 <i>Glyptothorax sinensis</i>          | +              | +               | +                |

· 续表 2 ·

| 物种<br>species                           | 上游<br>upstream | 中游<br>midstream | 下游<br>downstream |
|---|----------------|-----------------|------------------|
| *青石爬鮡 <i>Euchiloglanis davidi</i>       | +              |                 |                  |
| <b>胡子鲇科 Clariidae</b>                   |                |                 |                  |
| *革胡子鲇 <i>Clarias gariepinus</i>         |                |                 | +                |
| <b>鲮形目 Cyprinodontiformes</b>           |                |                 |                  |
| <b>胎鲮科 Poeciliidae</b>                  |                |                 |                  |
| *食蚊鱼 <i>Gambusia affinis</i>            |                |                 | +                |
| <b>鲈形目 Perciformes</b>                  |                |                 |                  |
| <b>真鲈科 Percichthyidae</b>               |                |                 |                  |
| 鳊 <i>Siniperca chuatsi</i>              | +              | +               | +                |
| 斑鳊 <i>Siniperca scherzeri</i>           |                | +               |                  |
| <b>沙塘鳢科 Odontobutidae</b>               |                |                 |                  |
| 河川沙塘鳢 <i>Odontobutis obscurus</i>       |                |                 | +                |
| <b>虾虎鱼科 Gobiidae</b>                    |                |                 |                  |
| 子陵吻虾虎鱼 <i>Rhinogobius giurinus</i>      | +              | +               | +                |
| 波氏吻虾虎鱼 <i>Rhinogobius cliffordpopei</i> |                | +               | +                |
| <b>鱧科 Channidae</b>                     |                |                 |                  |
| 乌鱧 <i>Channa argus</i>                  |                |                 | +                |
| <b>鲈科 Percidae</b>                      |                |                 |                  |
| *梭鲈 <i>Sander lucioperca</i>            |                |                 | +                |
| <b>合鳃目 Synbranchiformes</b>             |                |                 |                  |
| <b>合鳃科 Synbranchidae</b>                |                |                 |                  |
| 黄鳝 <i>Monopterus albus</i>              |                |                 | +                |

注: +, 该鱼类在调查中出现; ★, 长江上游特有鱼类; \*, 外来鱼类  
Notes: +, captured fish; ★, fish endemic to the Upper Yangtze River; \*, exotic fish

其次为鲇形目, 有 17 种, 占总物种数的 13.6%; 再次为鲈形目, 有 7 种, 占总物种数的 5.6%。从科级分类水平来看, 赤水河土著鱼类以鲤科物种数量最多, 有 76 种, 占鱼类物种总数的 60.8%; 其次为鳅科, 有 10 种, 占鱼类物种总数的 8%。至于外来鱼类, 其中 9 种属于鲤形目, 另外 4 种分别属于鲟形目、鲈形目、鲢形目和鲂形目。

赤水河鱼类丰富度表现出典型的纵向经度变化格局, 即从上游 (49 种) 到中游 (68 种) 和下游 (101 种) 呈显著增加的趋势 (表 2)。宽鳍鱮、云南光唇鱼和中华倒刺鲃是分布范围最广的物种, 分别在 28 个、20 个和 20 个样点采集到。外来鱼类则分布范围窄、丰度低, 主要出现在河口江段, 属于偶见种; 但是支流白沙河中尖头鳊和董氏须鳊属于优势物种。

## 2.2 $\beta$ 多样性的样点独特性

赤水河鱼类物种  $\beta$  多样性的值为 0.719, 各 LCBDs 的变异范围为 0.019~0.036 (图 2-a)。置换检验表明, 源头江段的 S1 和 S2 样点, 桐梓河的

S22 样点以及古蔺河的 S27 样点的 LCBDs 值均达到显著水平, 与其他样点存在明显不同 (表 3)。鱼类功能  $\beta$  多样性的值为 0.009, 各 LCBDf 的变异范围为 0.006~0.070 (图 2-b)。置换检验表明, 源头的 S10 样点, 中游的 S20、S21 和 S28 样点以及习水河的 S36 样点的 LCBDf 值均与其他样点存在显著差异 (表 3)。鱼类分类  $\beta$  多样性的值为 0.004, 各 LCBDt 的变异范围为 0.004~0.195 (图 2-c)。置换检验表明, 位于中游的 S20、S21、S28 和 S32 这 4 个样点的 LCBDt 显著高于其他样点 (表 3)。LCEH 的变异范围为 0.010~0.058, 值最高的 4 个点分别为桐梓河的 S22 样点、同民河的 S29 样点, 以及大同河的 S33 和 S34 样点 (表 3) (图 2-d)。

鱼类的 LCBDs 与物种丰富度之间呈显著的 U 型分布格局 ( $P < 0.05$ ), 即随着鱼类丰富度的增加, LCBDs 值呈现出先降低再增加的变化趋势 (图 3)。

## 2.3 样点独特性的维度

鱼类的 LCBDs、LCBDf、LCBDt 和 LCEH 间的互补成分值为 0.603 (图 4), 表明它们之间存在

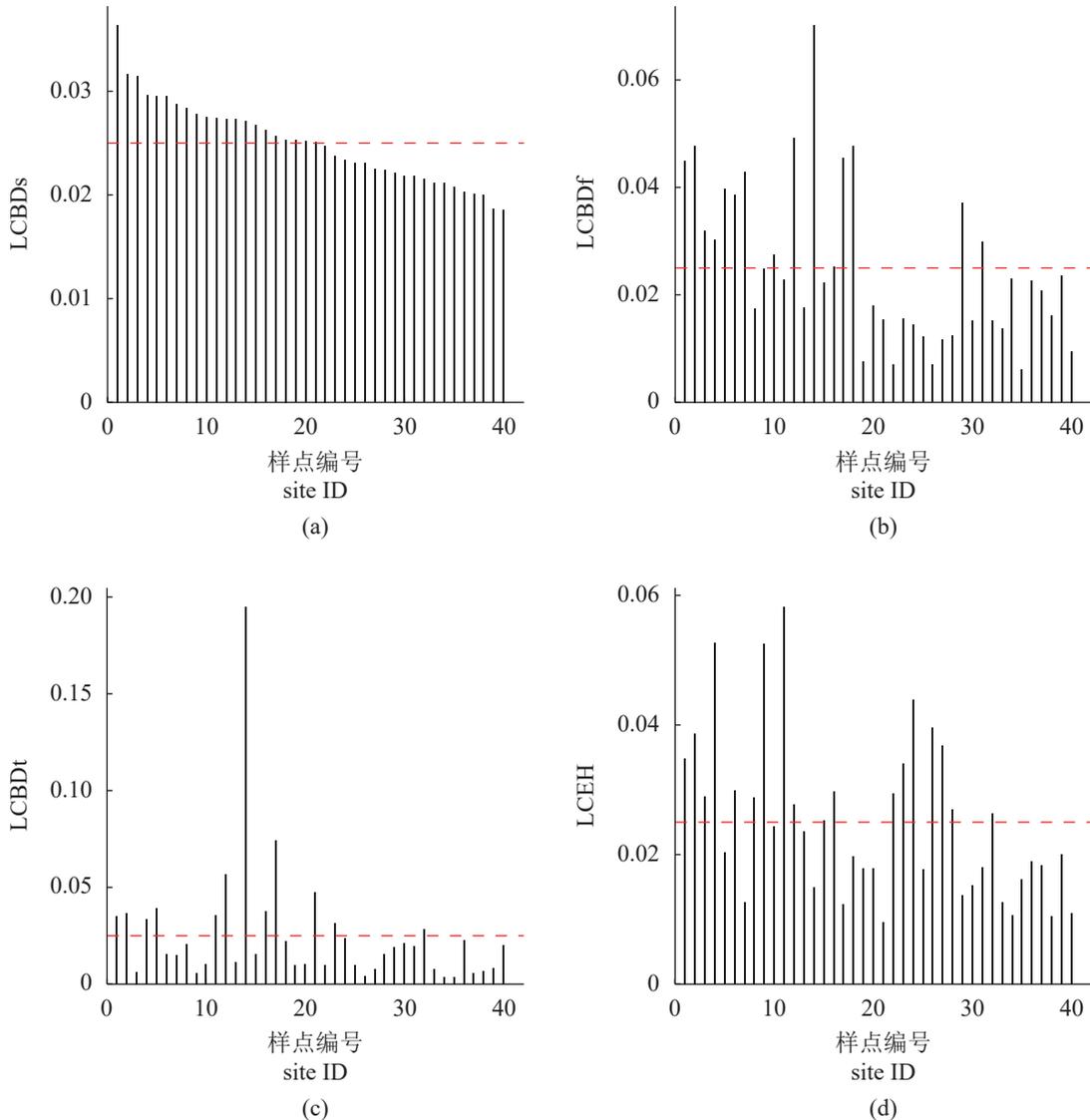


图 2 赤水河流域不同维度的样点独特性指数

图中红色虚线代表多样性指数的平均值。LCBDs. 样点物种独特性, LCBDF. 样点功能独特性, LCBDT. 样点分类独特性, LCEH. 样点环境独特性, 下同

Fig. 2 Histogram of multiple facets of site uniqueness indices in the Chishui River

The red dashed lines represent mean values of calculated diversity indices. LCBDs. local contribution to species diversity; LCBDF. local contribution to functional diversity; LCBDT. local contribution to taxonomic diversity; LCEH. local contribution to environmental heterogeneity, the same below

中等程度的互补。此外, 四个指数的变异成分值分别为 0.044、0.314、0.202 和 0.256, 表明样点物种独特性解释了最少的生物多样性变异, 而 LCBDF 解释了最多的生物多样性变异。只考虑 LCBDs、LCBDF 和 LCBDT 时, 矩阵 M 的互补和变异成分均值分别为 0.613 和 0.635, 表明这三个指数间存在中等程度的互补和冗余。考虑 LCBDF 和 LCEH 或 LCBDT 和 LCEH 时, 指数间的互补程度最高 (互补成分均值: 0.944; 0.933) 且冗余程度中等 (变异成分均值: 0.649)。而考虑 LCBDF

和 LCBDT 时, 二者的互补和冗余程度均较高 (互补和变异成分均值: 0.686 和 0.873)。此外, LCBDs 和 LCBDF、LCBDs 和 LCBDT 以及 LCBDs 和 LCEH 均有着较高程度的指数互补 (互补成分均值: 0.722、0.860、0.781) 和中等程度的指数冗余 (变异成分均值: 0.598、0.556、0.583) (图 5)。

### 3 讨论

#### 3.1 样点独特性的空间格局

赤水河源头的鱼洞村和罗甸村、桐梓河的二

表 3 样点独特性值显著的样点

Tab. 3 Sampling sites having significant site uniqueness values

| 样点 sites | 江段 sections         | 区域 regions | 样点物种独特性 LCBDS | 样点功能独特性 LCBDF | 样点分类独特性 LCBDT | 样点环境独特性 LCEH |
|----------|---------------------|------------|---------------|---------------|---------------|--------------|
| S1       | 鱼洞村 Yudong Village  | 干流源头       | √             |               |               |              |
| S2       | 罗甸村 Luodian Village | 干流源头       | √             |               |               |              |
| S10      | 赤水镇 Chishui Town    | 干流上游       |               | √             |               |              |
| S20      | 合马镇 Hema Town       | 干流上游       |               | √             | √             |              |
| S21      | 美酒河镇 Meijiuhe Town  | 干流中游       |               | √             | √             |              |
| S22      | 二郎镇 Erlang Town     | 支流桐梓河      | √             |               |               | √            |
| S27      | 永吉村 Yongji Village  | 支流古蔺河      | √             |               |               |              |
| S28      | 土城镇 Tucheng Town    | 干流中游       |               | √             | √             |              |
| S29      | 儒维村 Ruwei Village   | 支流同民河      |               |               |               | √            |
| S32      | 葫市镇 Hushi Town      | 干流中游       |               |               | √             |              |
| S33      | 回龙村 Huilong Village | 支流大同河      |               |               |               | √            |
| S34      | 水尾镇 Shuiwei Town    | 支流大同河      |               |               |               | √            |
| S36      | 长期镇 Changqi Town    | 支流习水河      |               | √             |               |              |

注: √. 该样点的独特性值显著不同于其他样点  
Notes: √. the focal site having significant site uniqueness values

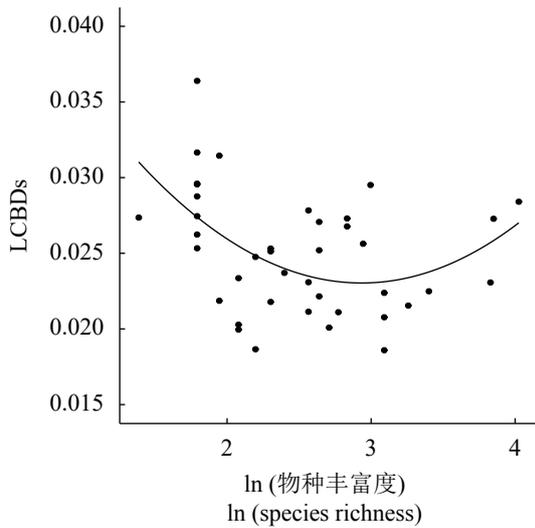


图 3 赤水河鱼类样点物种独特性与物种丰富度之间的关系

Fig. 3 Relationships between fish LCBDS and species richness in the Chishui River

郎镇以及古蔺河的永吉村 LCBDS 值显著高于其他样点, 说明这 4 个点的鱼类组成与其他样点存在显著不同。例如, 源头江段主要由贝氏高原鳅、昆明裂腹鱼、鲈鲤和宽唇华缨鱼等适应高原环境的鱼类组成; 桐梓河与古蔺河样点物种组成同样较为简单, 主要由宽鳍鱲、马口鱼、子陵吻虾虎鱼、西昌华吸鳅和中华倒刺鲃等适应支流特殊生境(流速高、溶解氧丰富、河道较窄、森林盖度高)的广布性鱼类组成<sup>[20, 23]</sup>。此外, 受非生物环境

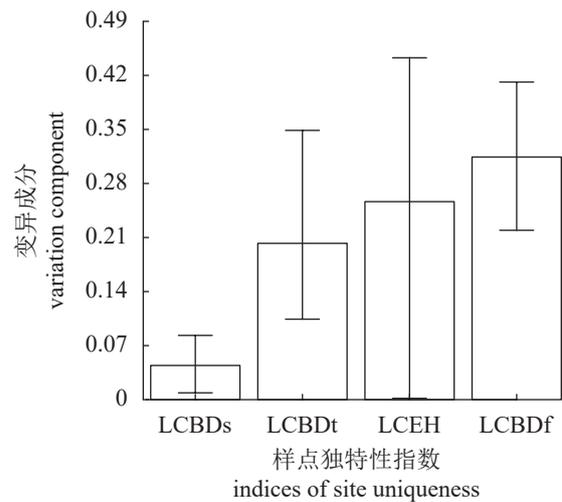


图 4 赤水河流域样点独特性指数的变异成分值

条形图的高度对应每个指数变异成分的平均值, 误差线代表 95% 的置信区间

Fig. 4 Variation component of site uniqueness indices in the Chishui River

Bar height corresponds to mean value of variation component of each metric, whereas error bar represents 95% confidence intervals

的纵向梯度变化影响, LCBDS 和鱼类丰富度存在显著的 U 型关系, 即物种贫乏或丰富的样点对总 β 多样性的贡献均较高。沿着河流的“上游-下游”梯度, 赤水河两岸陆地景观和环境特征呈现梯度变化, 鱼类群落组成也发生了相应的周转<sup>[23]</sup>。中游江段处于过渡地带, 同时包含上游和下游的鱼类物种, 因此相对于源头和河口江段, 其 LCBDS

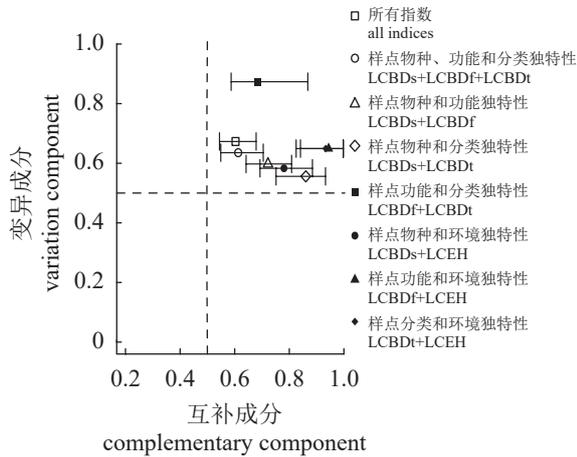


图5 不同组合下的样点独特性指数的互补和变异成分值

点代表每个指数互补成分的平均值, 误差线代表 95% 的置信区间

Fig. 5 Complementary and variation components of site uniqueness indices in the Chishui River

Symbols denote mean value of complementary component of each metric, whereas error bar represents 95% confidence intervals

普遍较低。此外, 群落内常见种和稀有种的比例可能同样决定着 LCBDS 和丰富度的关系<sup>[41-42]</sup>。比如, 河口宽阔的河道、缓慢的流速和丰富的饵料资源为一些栖息于长江干流的鱼类进入赤水河提供了摄食条件, 如长江鲟、圆筒吻鲈和圆口铜鱼等, 导致该样点的 LCBDS 较高。最后, 源头江段高比例的特有鱼类可能同样决定了较高的 LCBDS 值。

赤水河干流中游的合马镇、美酒河镇和土城镇, 源头赤水镇以及习水河长期镇的 LCBDF 与其他样点存在显著差异, 是因为这些样点的鱼类具有适应特定环境状况的功能性状<sup>[17]</sup>。以食性为例, 赤水河源头的高流速和单一的底质类型(鹅卵石或砾石)为水生昆虫的生存奠定了良好条件, 使得以昆虫食性的鱼类比例较高<sup>[43]</sup>, 从而导致高水平的样点功能独特性。中游合马镇、美酒河镇与土城镇样点主要由鲮科的鱼类构成, 包括底栖习性和肉食性的瓦氏黄颡鱼、光泽黄颡鱼和粗唇鲃等, 因而其样点功能独特性较高。习水河长期镇地处习水河的下游区域, 即四川盆地的边缘地带, 河道宽阔, 水流缓慢, 使得一些鲤科鱼类(如杂食性的鲮属)和肉食性的鲮科鱼类增多<sup>[44]</sup>, 从而导致样点功能独特性增高。

LCBDt 显著较高的 4 个样点中, 有 3 个和 LCBDF 较高的样点重合, 且这些样点均处于赤水河的中游区域。随着海拔的下降, 沿河两岸景观

逐渐由悬崖峭壁组成的高原环境转变为开阔平坦的四川盆地, 适应缓流的鲮科和鲈亚科的鱼类数量增多, 群落分类组成随之发生变化, 进而使得 LCBDt 值升高。

LCEH 最高的 4 个点分别处于支流同民河儒维村、习水河二郎镇及大同河的回龙村和水尾镇。这些支流样点的河道窄、水体浅、流速中等、溶解氧较丰富, 且草地盖度占比较高, 因此不同于研究区域内的其他样点, 导致 LCEH 较高。此外, LCEH 的分布格局与 LCBDS、LCBDF 和 LCBDt 指数极为不同, 表明鱼类的物种、功能和分类组成没有很好地反映出特定样点的环境独特程度。

### 3.2 样点独特性的维度

本研究中两两组合的生物多样性指数的互补程度均较高, 因此多样性的研究需要兼顾不同层面的生物多样性; 同时多样性指数的变异成分值中等或较高, 说明其中一个指数可以解释较多的变异, 但是兼顾另一个指数能够更有效地表征整体的生物多样性<sup>[13]</sup>。Heino 等<sup>[17]</sup>对芬兰湖泊无脊椎动物的研究得到了相似的结果, 即样点物种独特性和样点功能独特性的相关程度较低。然而, 对南美洲小型哺乳动物的研究发现, 物种和系统发育  $\alpha$  多样性指数间互补程度较低但冗余程度较高, 所以单一维度的指数能表征整体的多样性<sup>[13]</sup>。当同时考虑鱼类 LCBDS、LCBDF 和 LCBDt 这三个指数时, 它们之间的互补程度和变异成分均为中等, 表明这三个维度的多样性能够提供互补且不冗余的生物学信息。此外, 鱼类 LCBDF 和 LCBDt 比 LCBDS 解释了较多比例的生物多样性, 说明功能和分类多样性比物种多样性对非生物环境的梯度变化更加敏感。这一结论与 Nakamura 等<sup>[45]</sup>对巴西溪流鱼类群落的研究一致。因此, 仅关注物种层面的多样性会低估整体的生物多样性, 未来的生态学研究需要综合考虑三个维度的多样性。

LCEH 与 LCBDS、LCBDF 和 LCBDt 的分布格局极为不同, 表明这些指数间互补程度较高且冗余程度中等。Castro 等<sup>[46]</sup>在对巴西溪流无脊椎动物和硅藻的研究中有类似的发现, LCBDS 和 LCEH 间相关性较低, 即环境最独特的样点并不能够孕育出最独特的物种组合。对湖泊无脊椎动物和水生植物进行研究, Heino 等<sup>[17]</sup>发现 LCBDS 和 LCBDF 均和 LCEH 呈弱相关。这种格局出现的可能原因: ①缺失了一些重要的环境因子(如底质

类型<sup>[17]</sup>; ②样点独特性可能更和大尺度环境变量相关<sup>[46]</sup>; ③物种的高扩散速率(源-库动态)弱化了多样性和环境间的关系<sup>[17]</sup>; ④随机干扰事件导致的物种库减小<sup>[46]</sup>。有关样点独特性的研究仍需要加强, 因此这些推论需要进一步证实。鉴于非生物环境与生物多样性的互补, 且解释了较多的整体多样性, 本研究认为赤水河鱼类多样性评估框架应将非生物多样性纳入度量范围。

### 3.3 总结和展望

整体来看, 赤水河流域鱼类多样性仍然维持在一个较高的水平, 且群落组成与长江上游鱼类区系特征(以鲤科和鲮科鱼类为主)保持一致。然而, 外来物种数目的增加需要得到足够的重视。尖头鲮和董氏须鳅已成为支流白沙河的绝对优势物种, 对当地土著鱼类造成了极其不利的影响。未来的生物多样性调查和评估项目亟待厘清这两种入侵鱼类的基础生物学特征、入侵机制和扩散途径等, 以期为生物防治和科学管理提供本底资料。

通过对赤水河流域鱼类 LCBDS、LCBDF、LCBDt 和 LCEH 分析, 不同维度的多样性指数间存在高度的互补, 且功能和分类多样性比物种多样性解释了更多的多样性变异。此外, 整合非生物与生物多样性指数能够为揭示鱼类群落结构的时空变化提供互补视角。多样性的保护与管理需要同时考虑不同维度的生物与非生物多样性, 特别是物种、功能、分类和环境组成极为独特的样点。

尽管本研究关注  $\beta$  多样性, 多样性维度框架同样适用于  $\alpha$  多样性层面, 特别是判断不同成分(如丰富度、均匀度和离散度)的  $\alpha$  多样性指数间是否互补或者冗余。此外, 如基因和蛋白质多样性等其他维度的多样性指数同样可以应用于本研究使用的框架。

(作者声明本文无实际或潜在的利益冲突)

### 参考文献 (References):

- [1] Socolar J B, Gilroy J J, Kunin W E, *et al.* How should beta-diversity inform biodiversity conservation?[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2016, 31(1): 67-80.
- [2] Whittaker R H. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California[J]. *Ecological Monographs*, 1960, 30(3): 279-338.
- [3] Chao A N, Chiu C H, Hsieh T C. Proposing a resolution to debates on diversity partitioning[J]. *Ecology*, 2012,

93(9): 2037-2051.

- [4] Kraft N J B, Comita L S, Chase J M, *et al.* Disentangling the drivers of  $\beta$  diversity along latitudinal and elevational gradients[J]. *Science*, 2011, 333(6050): 1755-1758.
- [5] Legendre P, De Cáceres M. Beta diversity as the variance of community data: dissimilarity coefficients and partitioning[J]. *Ecology Letters*, 2013, 16(8): 951-963.
- [6] 王魏根, 李永民. 长江中下游湖泊蚌类  $\beta$  多样性分解及其保护对策探讨[J]. 井冈山大学学报(自然科学版), 2020, 41(2): 39-47.
- Wang W G, Li Y M. Beta diversity partition of bivalves in the mid-lower reaches of the Yangtze River lakes[J]. *Journal of Jinggangshan University (Natural Science Edition)*, 2020, 41(2): 39-47 (in Chinese).
- [7] 曾燊. 嘉陵江干流鱼类物种分类多样性研究[J]. *西华师范大学学报(自然科学版)*, 2012, 33(3): 246-250,260.
- Zeng Y. Taxonomic diversity of fishes in the main section of the Jialing River[J]. *Journal of China West Normal University (Natural Sciences Edition)*, 2012, 33(3): 246-250,260 (in Chinese).
- [8] 王朝, 周立志, 戴秉国, 等. 水位洪枯变化对菜子湖江湖过渡带鱼类物种和功能多样性的影响[J]. *湖泊科学*, 2019, 31(5): 1403-1414.
- Wang C, Zhou L Z, Dai B G, *et al.* The impacts of water level fluctuations between wet and dry seasons on taxonomic and functional diversity of fish communities in the ecotone floodplain of Lake Caizi[J]. *Journal of Lake Sciences*, 2019, 31(5): 1403-1414 (in Chinese).
- [9] McGill B J, Enquist B J, Weiher E, *et al.* Rebuilding community ecology from functional traits[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2006, 21(4): 178-185.
- [10] Violle C, Navas M L, Vile D, *et al.* Let the concept of trait be functional!![J]. *Oikos*, 2007, 116(5): 882-892.
- [11] Clarke K R, Warwick R M. A taxonomic distinctness index and its statistical properties[J]. *Journal of Applied Ecology*, 1998, 35(4): 523-531.
- [12] Clarke K R, Warwick R M. The taxonomic distinctness measure of biodiversity: weighting of step lengths between hierarchical levels[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1999, 184: 21-29.
- [13] Nakamura G, Gonçalves L O, Duarte L D S. Revisiting the dimensionality of biological diversity[J]. *Ecography*, 2020, 43(4): 539-548.
- [14] Heino J, Soininen J, Lappalainen J, *et al.* The relationship between species richness and taxonomic distinctness in freshwater organisms[J]. *Limnology and Oceanography*

- graphy, 2005, 50(3): 978-986.
- [15] García-Girón J, Fernández-Aláez M, Fernández-Aláez C. Redundant or complementary? Evaluation of different metrics as surrogates of macrophyte biodiversity patterns in Mediterranean ponds[J]. *Ecological Indicators*, 2019, 101: 614-622.
- [16] Astudillo-Scalia Y, Albuquerque F, Polidoro B, et al. Environmental diversity as a reliable surrogacy strategy of marine biodiversity: a case study of marine mammals[J]. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 2021, 19(4): 429-434.
- [17] Heino J, Girón J G, Hämäläinen H, et al. Assessing the conservation priority of freshwater lake sites based on taxonomic, functional and environmental uniqueness[J]. *Diversity and Distributions*, 2022, 28(9): 1966-1978.
- [18] Beck J, Takano H, Ballesteros-Mejia L, et al. Field sampling is biased against small-ranged species of high conservation value: a case study on the sphingid moths of East Africa[J]. *Biodiversity and Conservation*, 2018, 27(13): 3533-3544.
- [19] Beier P, De Albuquerque F S. Environmental diversity as a surrogate for species representation[J]. *Conservation Biology*, 2015, 29(5): 1401-1410.
- [20] 吴金明, 赵海涛, 苗志国, 等. 赤水河鱼类资源的现状与保护[J]. *生物多样性*, 2010, 18(2): 162-172.  
Wu J M, Zhao H T, Miao Z G, et al. Status and conservation of fish resources in the Chishui River[J]. *Biodiversity Science*, 2010, 18(2): 162-172 (in Chinese).
- [21] 曹文宣. 长江上游特有鱼类自然保护区的建设及相关问题的思考[J]. *长江流域资源与环境*, 2000, 9(2): 131-132.  
Cao W X. The natural reserve construction of endemic fishes in the upper Yangtze River and its related problems[J]. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 2000, 9(2): 131-132 (in Chinese).
- [22] 王忠锁, 姜鲁光, 黄明杰, 等. 赤水河流域生物多样性保护现状和对策[J]. *长江流域资源与环境*, 2007, 16(2): 175-180.  
Wang Z S, Jiang L G, Huang M J, et al. Biodiversity status and its conservation strategy in the Chishui River basin[J]. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 2007, 16(2): 175-180 (in Chinese).
- [23] Wu J, Wang J, He Y, et al. Fish assemblage structure in the Chishui River, a protected tributary of the Yangtze River[J]. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 2011, 11(400): 14.
- [24] 吴金明, 娄必云, 赵海涛, 等. 赤水河鱼类资源量的初步估算[J]. *水生生态学杂志*, 2011, 32(3): 99-103.  
Wu J M, Lou B Y, Zhao H T, et al. Preliminary assessment of fish stock in the Chishui River[J]. *Journal of Hydroecology*, 2011, 32(3): 99-103 (in Chinese).
- [25] 刘飞, 吴金明, 王剑伟. 高体近红鲃的生长与繁殖[J]. *水生生物学报*, 2011, 35(4): 586-595.  
Liu F, Wu J M, Wang J W. Growth and reproductive characteristics of *Ancherythroculter kurematsui* Kimura[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2011, 35(4): 586-595 (in Chinese).
- [26] 吴金明, 张富铁, 刘飞, 等. 赤水河大鳍鱊的年龄与生长[J]. *淡水渔业*, 2011, 41(4): 21-25, 31.  
Wu J M, Zhang F T, Liu F, et al. Age and growth of *Mystus macropterus* in the Chishui River[J]. *Freshwater Fisheries*, 2011, 41(4): 21-25, 31 (in Chinese).
- [27] 王芊芊, 吴金明, 张富铁, 等. 赤水河银鮡的早期发育与仔鱼的耐饥饿能力[J]. *动物学杂志*, 2010, 45(3): 11-20.  
Wang Q Q, Wu J M, Zhang F T, et al. Early development and starvation tolerance of the larva *Squalidus argentatus* in Chishui River[J]. *Chinese Journal of Zoology*, 2010, 45(3): 11-20 (in Chinese).
- [28] 吴金明, 王芊芊, 刘飞, 等. 赤水河四川华吸鳅的早期发育[J]. *四川动物*, 2011, 30(4): 527-529, 536.  
Wu J M, Wang Q Q, Liu F, et al. Early development of *Sinogastromyzon szechuanensis* in the Chishui River[J]. *Sichuan Journal of Zoology*, 2011, 30(4): 527-529, 536 (in Chinese).
- [29] 刘瑞成, 张富铁, 但胜国, 等. 宽口光唇鱼微卫星位点的筛选与特征分析[J]. *四川动物*, 2013, 32(2): 161-166.  
Liu R C, Zhang F T, Dan S G, et al. Isolation and characterization analysis of microsatellite loci in *Acrossocheilus monticola*[J]. *Sichuan Journal of Zoology*, 2013, 32(2): 161-166 (in Chinese).
- [30] 伍律. 贵州鱼类志 [M]. 贵阳: 贵州人民出版社, 1989.  
Wu L. The fishes of Guizhou Province, China[M]. Guiyang: Guizhou People's Press, 1989 (in Chinese).
- [31] 丁瑞华. 四川鱼类志 [M]. 成都: 四川科学技术出版社, 1994.  
Ding R H. The fishes of Sichuan, China[M]. Chengdu: Sichuan Science and Technology Press, 1994 (in Chinese).
- [32] Villéger S, Brosse S, Mouchet M, et al. Functional ecology of fish: current approaches and future challenges[J]. *Aquatic Sciences*, 2017, 79(4): 783-801.
- [33] 夏治俊, 蒋忠冠, 谢涵, 等. 华阳湖群鱼类功能群及其对围网养殖的响应[J]. *生态学杂志*, 2018, 37(2): 438-

445.  
Xia Z J, Jiang Z G, Xie H, *et al.* Functional groups of fish community in the Huayang Lake group and their response to enclosure culture[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2018, 37(2): 438-445 (in Chinese).
- [34] Kang B, Huang X X, Yan Y Z, *et al.* Continental-scale analysis of taxonomic and functional fish diversity in the Yangtze River[J]. *Global Ecology and Conservation*, 2018, 15: e00442.
- [35] 古辰, 姜美彤, 蒋忠冠. 生境过滤作用对长江下游菜子湖鱼类物种和功能组成的影响[J]. *湖泊科学*, 2020, 32(1): 124-133.  
Gu C, Jiang M T, Jiang Z G. Impacts of habitat filtering on taxonomic and functional composition of fish communities in Lake Caizi, lower reaches of the Yangtze River[J]. *Journal of Lake Sciences*, 2020, 32(1): 124-133 (in Chinese).
- [36] Jiang Z G, Dai B G, Wang C, *et al.* Multifaceted biodiversity measurements reveal incongruent conservation priorities for rivers in the upper reach and lakes in the middle-lower reach of the largest river-floodplain ecosystem in China[J]. *Science of the Total Environment*, 2020, 739: 140380.
- [37] Nakamura G, Vicentin W, Suárez Y R, *et al.* A multifaceted approach to analyzing taxonomic, functional, and phylogenetic  $\beta$  diversity[J]. *Ecology*, 2020, 101(10): e03122.
- [38] Nelson J S. *Fishes of the world*[M]. 4th ed. Hoboken: Wiley, 2006.
- [39] Wilsey B J, Chalcraft D R, Bowles C M, *et al.* Relationships among indices suggest that richness is an incomplete surrogate for grassland biodiversity[J]. *Ecology*, 2005, 86(5): 1178-1184.
- [40] Camargo J A. Must dominance increase with the number of subordinate species in competitive interactions?[J]. *Journal of Theoretical Biology*, 1993, 161: 537-542.
- [41] Qiao X J, Li Q X, Jiang Q H, *et al.* Beta diversity determinants in Badagongshan, a subtropical forest in central China[J]. *Scientific Reports*, 2015, 5: 17043.
- [42] 李捷, 陈莹莹, 乔福云, 等. 高原鼠兔干扰对高寒草甸 $\beta$ 多样性的影响[J]. *植物生态学报*, 2021, 45(5): 476-486.  
Li J, Chen Y Y, Qiao F Y, *et al.* Effects of disturbance by plateau pika on the  $\beta$  diversity of an alpine meadow[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2021, 45(5): 476-486 (in Chinese).
- [43] Liu F, Wang X, Wang M R, *et al.* Diet partitioning and trophic guild structure of fish assemblages in Chishui River, the last undammed tributary of the upper Yangtze River, China[J]. *River Research and Applications*, 2019, 35(9): 1530-1539.
- [44] 刘飞, 杨光辉, 刘定明, 等. 习水河鱼类资源现状与保护对策[J]. *淡水渔业*, 2019, 49(5): 36-43.  
Liu F, Yang G H, Liu D M, *et al.* Current situation and conservation strategies of fish resources in the Xishui River[J]. *Freshwater Fisheries*, 2019, 49(5): 36-43 (in Chinese).
- [45] Nakamura G, Vicentin W, Suárez Y R. Functional and phylogenetic dimensions are more important than the taxonomic dimension for capturing variation in stream fish communities[J]. *Austral Ecology*, 2018, 43(1): 2-12.
- [46] Castro E, Siqueira T, Melo A S, *et al.* Compositional uniqueness of diatoms and insects in subtropical streams is weakly correlated with riffle position and environmental uniqueness[J]. *Hydrobiologia*, 2019, 842(1): 219-232.

## Site uniqueness contributions to fish $\beta$ diversity in the Chishui River basin, Southwestern China

XIA Zhijun<sup>1,2</sup>, YU Fandong<sup>1,2</sup>, TANG Yongzhong<sup>3</sup>, ZHANG Youzhao<sup>3</sup>, DENG Bolong<sup>4</sup>,  
LIU Dingming<sup>4</sup>, LIU Fei<sup>1\*</sup>, WANG Jianwei<sup>1\*</sup>

(1. Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072, China;

2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China;

3. Yunnan Management and Conservation Bureau of National Nature Reserve of Rare and Endemic Fishes in the Upper Reaches of Yangtze River, Zhaotong 657000, China;

4. Guizhou Conservation Center of the National Nature Reserve of Rare and Endemic Fishes in the Upper Reaches of the Yangtze River, Guiyang 550000, China)

**Abstract:** Understanding the patterns and ecological determinants of  $\beta$  diversity is critical for community ecology and conservation biology. However, only few studies have investigated fish  $\beta$  diversity in large rivers, and even fewer have included multiple facets of biotic and abiotic diversity indices simultaneously. Based on sampling data from the Chishui River basin in 2019 and 2020, we calculated fish species, functional, taxonomic, and environmental  $\beta$  diversity, as well as the relative contribution of individual sampling site to each facet of  $\beta$  diversity (also known as site uniqueness). Further, we assessed the degree of complementarity and redundancy between the calculated indices of site uniqueness. By doing these, we tried to provide a scientific basis for the conservation and management of fish resources in the Chishui River basin, which is a pioneer area for the protection of the upper Yangtze River. The results showed that a total of 125 fish (sub) species belonging to 7 orders, 20 families and 80 genera were collected from the Chishui River basin, including 112 native fish (sub) species and 13 exotic (sub) species. Species  $\beta$  diversity of fish assemblages were 0.719, and species uniqueness of sampling sites S1, S2, S22 and S27 was significantly different from other sites. Functional  $\beta$  diversity of fish assemblages were 0.009, with sampling sites S10, S20, S21, S28 and S36 having significantly different functional uniqueness values compared with other sites. Taxonomic  $\beta$  diversity of fish assemblages were 0.004, with sample sites S20, S21, S28 and S32 having significantly higher taxonomic uniqueness in comparison with other sites. Environmental uniqueness of sampling sites ranged from 0.010 to 0.058, and the four highest sites were S22, S29, S33 and S34. Fish species uniqueness of sampling sites showed a significant U-shaped relationship with fish richness, that is, species uniqueness of sampling sites firstly decreased and then increased with fish richness. There was a high degree of complementarity between different facets of diversity indices, and functional and taxonomic uniqueness of sampling sites explained more diversity variation than species uniqueness of sampling sites. This study suggests that fish diversity assessments need to integrate different facets of biotic and abiotic diversity indices, as they can be useful in revealing spatial and temporal variation of freshwater fish community structure and the underlying mechanisms.

**Key words:** fishes; site uniqueness; multiple facets of diversity; the Chishui River

**Corresponding authors:** LIU Fei. E-mail: liufei@ihb.ac.cn;

WANG Jianwei. E-mail: wangjw@ihb.ac.cn

**Funding projects:** Specific Financial Fund of Ministry of Agriculture, “Investigation of Fishery Resources and Environment in the Yangtze River (2017–2021)”；National Key Research & Development Program of Yunnan Province (202203AC100001); Biodiversity Survey and Assessment Project of the Ministry of Ecology and Environment, China (2019HJ2096001006); China Three Gorges Corporation (0799574)