

doi: 10.7541/2015.91

基于栖息地斑块尺度的青弋江河源溪流鱼类群落的时空格局

朱仁司 春 储玲 芮明 吴添天 严云志

(安徽师范大学生命科学学院, 安徽省高校生物环境与生态安全省级重点实验室, 芜湖 241000)

摘要: 确定鱼类的栖息地利用格局是研究物种与环境关系的基础, 也是鱼类多样性保护和管理的必要前提。目前, 有关溪流鱼类群落的栖息地斑块利用格局尚存在争议。基于2012年9月至2013年8月对青弋江河源溪流的逐月调查数据, 初步研究了鱼类群落的栖息地斑块利用格局, 着重在栖息地斑块尺度上解析了鱼类群落的时空变化规律。主要研究结果显示, 深潭和急滩2类斑块间的底质、流速、水深、溶氧栖息地因子显著差异, 且深潭斑块的环境稳定性高于急滩。研究共采集鱼类15种, 其中鲤科鱼类8种, 占采集物种数50%以上。基于鱼类物种存在与否的不连续变量的分析结果显示, 鱼类物种组成的斑块间和月份间变化均不具显著性。但是, 基于鱼类物种多度的连续变量的分析结果显示, 鱼类群落结构存在有显著的斑块间变化和时间动态; 就斑块间变化而言, 原缨口鳅(*Vanmanenia stenosoma*)在急滩斑块中的多度更高, 而宽鳍鱮(*Zacco platypus*)、光唇鱼(*Acrossocheilus fasciatus*)和尖头鲮(*Phoxinus oxycephalus*)等其他关键物种则在深潭中具有更高多度。深潭斑块的鱼类物种数显著高于急滩, 但2类斑块间的个体数无显著差异。深潭斑块的鱼类物种数较稳定, 而个体数月变化显著, 可能与鱼类繁殖和群体补充以及越冬死亡等有关; 急滩鱼类物种数和个体数的月变化均显著, 除了与鱼类群体补充和越冬死亡有关以外, 还可能受越冬时栖息地斑块选择变化的影响。上述结果表明, 在栖息地斑块空间尺度上, 由于研究区域内大多数物种在栖息地斑块选择上无明显的特化性, 深潭和急滩斑块间鱼类的物种组成分布不符合前人所报道的“生境-共位群”格局, 但区域内常见种多度的变化可引起鱼类群落结构的斑块间差异和季节动态。

关键词: 河源溪流; 栖息地斑块; 鱼类群落; 时空格局; 生境-共位群

中图分类号: S932.4 文献标识码: A 文章编号: 1000-3207(2015)04-0686-09

河源溪流的水流流态多样, 根据其水文形态特征可将溪流河道划分为不同的水文形态单元, 而这些水文形态单元即可被定义为栖息地斑块(Habitat patch)^[1]。溪流中的主要栖息地斑块主要包括: 急滩(Riffle)、深潭(Pool)、湍流(Run)和回水(Backwater)等, 其中急滩和深潭是溪流中最常见、最典型的栖息地斑块类型, 两者常彼此交替重复出现, 该现象可被定义为“急滩-深潭序列(Riffle-pool sequence)”^[2]。已有研究表明, 由于急滩、深潭等栖息地斑块的水深、水流流速和底质大小等物理栖息地条件存在差异, 其鱼类群落的物种组成、群落结构、物种多样性及生态习性可能也存在差异^[1-5]。

截至目前, 溪流鱼类群落的空间分布格局已得到了大量研究, 但主要集中在沿上游至下游的纵向梯度空间尺度^[2, 6-8], 尽管近些年来有关溪流鱼类群落在河流网络体空间尺度下的分布格局也逐渐得到较多报道^[9-12], 但基于栖息地斑块这一空间尺度下的鱼类群落时空格局的研究较少, 且这些少量研究所观察到的栖息地斑块间生境条件及鱼类群落的时空变化规律存在很大争议: 如 Schlosser^[2]以及 Gorman 和 Karr^[4]发现“急滩-深潭”梯度下的物理栖息地和鱼类群落的变化规律类似于“上游-下游”梯度下的变化规律, 即: 同深潭斑块相比, 急滩的栖息地多样性、复杂性和稳定性都较低, 因而其鱼类

收稿日期: 2014-08-04; 修订日期: 2015-01-09

基金项目: 国家自然科学基金(31172120, 31372227)资助

作者简介: 朱仁(1986—), 男, 安徽宿松人; 硕士; 研究方向为鱼类生态学。E-mail: zhuren826@126.com

通信作者: 严云志, E-mail: yanyunzhi7677@126.com

多样性也相应较低,且 2 类斑块中的鱼类物种组成及其生态习性也存在差异,该现象可被描述为“生境-共位群”概念(Habitat guild concept)^[4, 13]。Martin-Smith^[5]所观察到栖息地斑块间鱼类群落的空间变化规律也基本支持了该概念。但也有研究表明,尽管急滩的物理栖息地多样性和复杂性都较深潭的低,但深潭栖息地条件的空间变异和时间动态都低于急滩(即深潭栖息地的稳定性低于急滩斑块)^[2, 14];尽管急滩的鱼类物种多样性低于深潭,但 2 类栖息地斑块间的物种组成及其生态习性并无显著性差异,因而不支持“生境-共位群”概念^[3, 15]。因此,在栖息地斑块这一空间尺度上,鱼类群落的空间变化规律尚存在明显分歧,“生境-共位群”概念尚不能完全概括栖息地斑块间的鱼类群落变化规律。

Bart^[16]曾指出,溪流栖息地斑块间的物种组成是否存在差异,这取决于研究区域内鱼类物种的栖息地选择是否存在特化性,即:若大多数物种为栖息地特化种,则“生境-共位群”格局明显;若大多数物种为栖息地泛化种,则不易观察到该格局。Peterson 和 Rabeni^[17]进一步指出,栖息地斑块间鱼类物种组成的空间变化大小主要取决于栖息地泛化种和特化种的相对数量。已有大量研究表明,大多数鲤科鱼类在个体发育过程中常存在营养和空间上的转化,就营养而言,其仔稚鱼和幼鱼一般摄食浮游动物,至成鱼阶段则转为各自固有食性^[18]。就其空间而言,溪流中的鲤科鱼类幼鱼一般生活在水体较浅的水域,至成鱼时则选择深水水域^[5, 19, 20]。但是,从物种层次上来看,溪流型鲤科鱼类多为栖息地泛化种^[5, 19, 20]。已有研究表明,在长江下游的青弋江流域,其鱼类区系组成特征之一是鲤科鱼类数量多,占全部物种数的 50%以上^[12, 21—23],这也缩影出我国长江中下游流域的鱼类区系特点^[24]。基于此,我们有理由推测:在青弋江流域的河源溪流中,由于鲤科鱼类是其鱼类组成的主体,那么,考虑到这些溪流型鲤科鱼类多为栖息地泛化种,该区域内鱼类群落的栖息地斑块利用可能不存在明显的“生境-共位群”格局。

为验证上述推测,本研究以青弋江上游的一级溪流——殷溪为研究区域,设置了急滩和深潭 2 类斑块调查样点,2012 年 9 月至 2013 年 8 月对设置样点进行调查研究,着重研究了:(1)不同栖息地斑块间的环境条件差异及其季节稳定性,(2)鱼类物种组

成及其数量的空间变化和时间动态,(3)鱼类群落同局域栖息地环境之间的联系。

1 材料与方法

1.1 研究区域

殷溪发源于黄山北麓的九龙峰,呈东北向流,经青弋江汇入长江,属长江水系。殷溪位于安徽省九龙峰自然保护境内,河长约 8 km,流域面积约 20 km²;植被茂盛,覆盖面积达 95%。地处我国亚热带季风气候区,四季分明,年平均气温 15.5℃(-13.5—36.0℃),年降雨充沛,达 1800 mm/年,但主要降雨(79%)集中在春夏季,而冬季降雨不足 5%。

1.2 样点设置

参照 Schlosser^[2]、Erös 等^[3]、Gorman 和 Karr^[4]、Bart^[16]等所定义的急滩和深潭斑块的水文形态特征(急滩:水浅、水流流速快、底质粗糙;深潭:水深、水流流速慢、底质较细),在殷溪中游河段自上游至下游每间隔 200—400 m 设置共 5 个调查位点,每位点分别设置急滩和深潭斑块各 1 个,共 5 个急滩斑块和 5 个深潭斑块。

1.3 鱼类采集

2012 年 9 月至 2013 年 8 月,逐月对上述设置样点进行鱼类采集,采集渔具为背式电鱼器。由于本研究所设置的 5 个深潭样点的水深均不超过 1 m,所以全部样点直接涉水采样。根据调查样点河长和采样时间将每栖息地斑块、每月份的渔获物捕捞努力标准化,即:每斑块调查河长 20 m,采样时间 30min。采集标本在新鲜状态下进行物种鉴定(受检索工具的限制,吻虾虎鱼属鱼类仅鉴定至属),统计并记录每次取样的物种组成、物种数和个体数。处理的后的活体标本直接释放至采集地。

1.4 栖息地因子测度

每次采样时,现场测度 8 组局域栖息地因子:水深(m; water depth, WD)、水宽(m; water width, WW)、流速(m/s; current velocity, CV)、溶氧(ppm; dissolved oxygen, DO)、水温(℃; water temperature, WT)、pH、电导率(mS/cm; conductivity, Co)和底质粗糙度(substrate coarseness, SC)。沿调查栖息地斑块的河道,取 3 个等距截面并测量水宽;沿每截面,取 5 个等距点并测量水深;于每等距点的 60%水深处测量流速(便携式流速仪,FP111 美国)。现场测度水温、电导率、溶氧和 pH(JENCO6350, JENCO9010)。

参照 Bain^[15]的方法, 根据底质结构的直径大小以目测打分法估算底质类型, 共 6 类(0. <0.06 mm; 1. 0.06—1 mm; 2. 2—5 mm; 3. 6—63 mm; 4. 64—256; 5. >256 mm); 沿着采样点中间截面, 将河道分为 10 等分对其底质打分, 共 10 个数据, 取其平均值反映底质粗糙度。

1.5 数据统计

根据特定物种的出现频率(Frequency of occurrence, F_i)确定其常见性: $F_i = 100 \times (\text{该物种的出现样点数} / \text{全部样点数})\%$, 根据特定物种的相对多度(P)确定其优势度: $P_i = 100 \times (\text{该物种的个体数} / \text{全部物种的个体数})\%$ 。根据变异系数(Coefficient of variability, CV)确定特定样点的栖息地变量和鱼类多样性(包括物种数和个体数)的月变化大小: $CV = \text{标准差} / \text{平均值}$ 。

以 SPSS 11.5 为软件, 运用主成分分析(PCA)解析了栖息地条件的斑块间变化及其关键贡献变量; 运用配对 t -检验分析了 5 个河段栖息地变量与鱼类多样性变量的变异系数在深潭和急滩斑块间的差异显著性; 运用单因素方差分析(One-way ANOVA)分别解析深潭和急滩斑块中的鱼类物种数和个体数的时间动态, 再运用双因素方差分析(Two-way ANOVA)解析了空间因素(斑块)和时间因素(月份)对鱼类物种数和个体数的影响, 若存在显著性的时间变化, 进一步运用 post-hoc 多重比较检验其逐月变化显著性。为满足数据的正态性和方差齐性, 对全部变量数据进行 $\lg(x+1)$ 转换。视 $P < 0.05$ 为显著水平。

以 PRIMER 5.0 为软件, 基于 Bray-Curtis 相似性系数构建鱼类群落结构的相似性矩阵, 运用双因素交互相似性分析(Two-way crossed ANOSIM)解析空间因素和时间因素分别对物种组成和群落结构的影响: 物种组成分析时采用物种存在与否的不连续变量—以“1”代表该物种存在, 以“0”代表该物种不存在; 群落结构分析时采用物种多度这一连续变量, 为降低极端数据的负面权重, 个体数数据 $\lg(x+1)$ 转化后用于分析。视 $P < 0.05$ 为差异显著, 视 R 值大小判别群落结构分离程度: $R > 0.75$, 群落完全分离; $0.5 < R \leq 0.75$, 群落少量重叠但仍明显分离; $0.25 < R \leq 0.5$, 群落存在明显重叠但仍部分分离; $R \leq 0.25$, 群落重叠明显几乎不可分。进一步, 运用相似性百分比(SIMPER)分析解析造成深潭和急滩鱼类群落结构差异的关键贡献物种。

2 结果

2.1 局域栖息地条件

根据栖息地变量的逐月平均值, 运用主成分分析检验了栖息地条件的整体性空间变化, 结果显示, 主成分轴 1—4 的特征值分别为 0.587、0.245、0.118 和 0.222, 它们分别解析了环境因子空间变异的 58.7%、24.6%、11.7%和 2.3%。底质、流速和溶氧与 PC1 负相关但与 PC2 正相关, 水深与 PC1 正相关但与 PC2 负相关; 其他 4 组环境变量与 PC1 和 PC2 均正相关。由主成分分析双标图可见, 底质、流速、溶氧和水深是深潭和急滩 2 类斑块环境条件差异的关键因子, 深潭斑块的特点为水较深、底质小、流速缓、溶氧低, 而急滩则相反(图 1)。

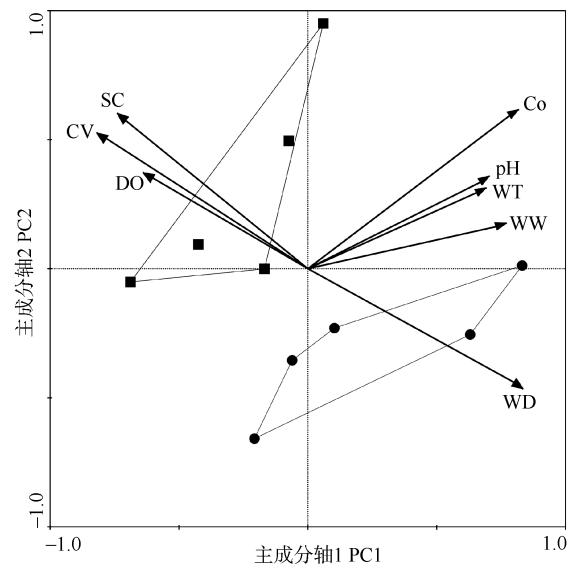


图 1 栖息地因子空间变化的主成分分析(圆形, 深潭; 方形, 急滩)

Fig. 1 The principal component analysis on the spatial variations in local habitat variables (circles and squares represented pools and riffles respectively)

根据不同月份间的变异系数确定每栖息地变量的季节稳定性, 结果显示, 深潭和急滩斑块的底质粗糙度非常稳定, 其变异系数均低于 1%; 溶氧、导电率、pH、水宽和水深的变异系数介于 0.1 和 0.5 之间, 而水温和流速的变异系数超过 0.5。运用配对 t -检验解析深潭和急滩间的栖息地因子变异系数差异, 结果显示, 急滩斑块中的水深、流速和溶氧的变异系数均显著高于急滩斑块($P < 0.05$), 说明了这些栖息地变量在深潭中的季节稳定性更高, 但导电率、pH、水温、水宽和底质的变异系数的稳定性均无显著性的斑块间差异($P > 0.05$)(表 1)。

2.2 渔获物概况

本研究共采集鱼类 1658 尾, 计 15 种, 隶属 14 属、6 科、3 目; 鲤科鱼类 8 种, 占全部物种数的 53.3%。平均每样点采集物种(6.47 ± 3.49) (平均值 $\pm$ 标准差)种, 鱼类(32.31 ± 25.64)尾。整体上, 宽鳍鱮 (*Zacco platypus*) 的出现频率(63.56%)和相对多度(32.75%)都最大, 为研究区域内的优势种; 光唇鱼 (*Acrossocheilus fasciatus*) 和吻虾虎鱼 (*Ctenogobius*

spp.) 的出现频率 $>40\%$, 相对多度 $>10\%$, 也属优势种; 原缨口鳅 (*Vanmanenia stenosoma*)、尖头鳅 (*Phoxinus oxycephalus*) 和稀有花鳅 (*Cobitis rarus*) 的出现频率 $10\% < F < 40\%$, 属偶见种。马口鱼 (*Opsr-richthys bidens*) 和银鮡 (*Squalidus argentatus*) 仅 1 次采集到, 且数量仅为 1 尾; 棒花鱼 (*Abbottina rivularis*) 仅采集到 2 次, 数量仅为 2 尾, 这 3 种鱼类为研究区域内的稀有种(表 2)。

表 1 急滩和深潭斑块中局域栖息地变量的变异系数

Tab. 1 The coefficients of variability of local habitat variables in the two habitat-patches

栖息地变量 Habitat variable	急滩 Riffle		深潭 Pool		<i>t</i>	<i>P</i>
	范围 Range	均值 Mean	范围 Range	均值 Mean		
溶氧 Dissolved oxygen	0.30—0.36	0.33 $\pm$ 0.03	0.29—0.34	0.31 $\pm$ 0.02	3.19	*
电导率 Conductivity	0.22—0.33	0.29 $\pm$ 0.04	0.20—0.32	0.26 $\pm$ 0.05	1.83	ns
pH	0.08—0.25	0.14 $\pm$ 0.08	0.04—0.24	0.11 $\pm$ 0.07	2.47	ns
水温 Water temperature	0.43—0.60	0.50 $\pm$ 0.08	0.42—0.60	0.51 $\pm$ 0.07	-0.61	ns
水宽 Wetted width	0.18—0.43	0.27 $\pm$ 0.10	0.11—0.36	0.23 $\pm$ 0.10	2.12	ns
水深 Water depth	0.39—0.66	0.47 $\pm$ 0.11	0.28—0.39	0.33 $\pm$ 0.05	2.94	*
流速 Current velocity	0.66—0.89	0.77 $\pm$ 0.08	0.55—0.71	0.60 $\pm$ 0.06	4.09	*
底质 Substrate	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	0.02	ns

表 2 殷溪鱼类的物种组成、出现频率和相对多度

Tab. 2 The species composition, the frequency of occurrence and the relative abundance of fish collected from the Yinxi Stream

目/科/物种 Order/Family/Species	出现频率 Frequency of occurrence (%)			相对多度 Relative abundance (%)		
	深潭 Pool	急滩 Riffle	平均值 Means	深潭 Pool	急滩 Riffle	平均值 Means
鲤形目 Cypriniformes						
鲤科 Cyprinidae						
宽鳍鱮 <i>Zacco platypus</i>	72.88	54.24	63.56	28.65	39.28	32.75
光唇鱼 <i>Acrossocheilus fasciatus</i>	61.02	37.29	49.15	14.43	11.74	13.39
尖头鳅 <i>Phoxinus oxycephalus</i>	33.90	23.73	28.81	14.62	9.23	12.55
马口鱼 <i>Opsr-richthys bidens</i>	1.69	/	0.85	0.10	/	0.06
棒花鱼 <i>Abbottina rivularis</i>	3.39	/	1.69	0.20	/	0.12
似鮡 <i>Pseudogobio vaillanti</i>	11.86	5.09	8.47	1.18	0.47	0.90
台湾白甲鱼 <i>Varicorhinus barbatulus</i>	6.78	11.86	9.32	0.39	1.10	0.66
银鮡 <i>Squalidus argentatus</i>	1.69	/	0.85	0.10	/	0.06
鳅科 Cobitidae						
泥鳅 <i>Misgurnus anguillicaudatus</i>	16.95	1.69	9.32	2.26	0.31	1.51
稀有花鳅 <i>Cobitis rarus</i>	28.81	5.08	16.95	9.62	3.13	7.12
中华花鳅 <i>Cobitis sinensis</i>	22.03	1.69	11.86	3.34	0.16	2.11
平鳍鳅科 Homalopteridae						
原缨口鳅 <i>Vanmanenia stenosoma</i>	28.81	40.68	34.75	3.24	13.46	7.18
鲇形目 Siluriformes						
鲿科 Bagridae						
切尾拟鲿 <i>Pseudobagrus truncatus</i>	5.08	3.39	4.24	0.29	0.63	0.42
钝头鲿科 Amblycipitidae						
司氏[鱼央] <i>Liobagrus styani</i>	8.47	5.08	6.78	0.69	0.47	0.60
鲈形目 Perciformes						
虾虎鱼科 Gobiidae						
吻虾虎鱼 <i>Ctenogobius</i> spp.	49.15	33.90	41.53	21.00	19.88	20.57

2.3 鱼类物种组成与群落结构

运用双因素交互相似性分析(Two-way crossed ANOSIM)解析时间因素(月份)和空间因素(栖息地斑块)对鱼类物种组成和群落结构的影响,结果显示,当以物种存在与否这一非连续变量用于分析时,鱼类物种组成在不同月份间高度重叠且无显著差异(Global $R=0.02$, $P>0.05$)、在深潭和急滩间也表现出高度重叠且无显著差异(Global $R=0.03$, $P>0.05$)。当以物种多度这一连续变量用于分析时,尽管不同月份间和不同斑块间的群落结构高度重叠(Global $R=0.07$, 月份; Global $R=0.09$, 斑块),但均存在显著性差异($P<0.05$, 月份; $P<0.01$, 斑块)。

进一步,运用相似性百分比分析(SIMPER)解析造成急滩和深潭斑块间鱼类群落结构显著差异的关键物种,结果显示,斑块间鱼类群落结构差异主要由宽鳍鱮、吻虾虎鱼、尖头鲈、光唇鱼、原缨口鳅、稀有花鳅、中华花鳅(*Cobitis sinensis*)和泥鳅(*Misgurnus anguillicaudatus*)的多度变化所引起,这 8 种鱼类的多度空间变化共解释了斑块间鱼类群落

结构差异的 90%以上,其中仅原缨口鳅在急滩斑块中具有更高的多度,而其他 7 种鱼类则在深潭斑块中多度更高(表 3)。

2.4 鱼类物种数和个体数

运用单因素方差分析分别解析深潭和急滩斑块中的鱼类物种数和个体数的时间动态,结果显示,急滩斑块的鱼类物种数和个体数均存在显著性的时间动态($F=4.36$, $P<0.01$, 物种数; $F=6.48$, $P<0.01$, 个体数),但深潭斑块仅鱼类个体数存在显著性时间动态($F=0.84$, $P>0.05$),而物种数的时间变化无显著性($F=2.35$, $P<0.05$)。post-hoc 多重比较结果显示,深潭鱼类个体数的逐月显著性变化出现于 9—10 月份和 11—12 月份,即:由 9 月份至 10 月份个体数显著上升,但由 11 至 12 月份却显著性下降($P<0.05$)。深潭鱼类物种数的逐月显著性变化仅出现于 3—4 月份,即由 3 月至 4 月物种数显著上升($P<0.05$);个体数的逐月显著变化出了与深潭类似的 9—10 月份和 11—12 月份以外,还出现于 3—4 月份($P<0.05$)(图 2)。

表 3 深潭和急滩斑块中鱼类群落结构差异的关键贡献物种

Tab. 3 The key species contributing to the difference in fish assemblages between the pools and riffles

物种 Species	平均多度 Average abundance (%)		平均不相似性 Average dissimilarity (%)	贡献率 Contribution (%)	累积贡献率 Cumulative contributions (%)
	深潭 Pool	急滩 Riffle			
宽鳍鱮 <i>Z. platypus</i>	5.96	5.70	11.73	18.34	18.34
吻虾虎鱼 <i>Ctenogobius</i> spp.	4.37	2.89	10.65	16.66	35.00
尖头鲈 <i>P. oxycephalus</i>	3.04	1.34	9.80	15.33	50.33
光唇鱼 <i>A. fasciatus</i>	3.00	1.70	9.25	14.47	64.80
原缨口鳅 <i>V. stenosoma</i>	0.67	1.95	7.37	11.53	76.33
稀有花鳅 <i>C. rarus</i>	2.00	0.45	5.40	8.45	84.78
中华花鳅 <i>C. sinensis</i>	0.69	0.02	3.15	4.92	89.70
泥鳅 <i>M. anguillicaudatus</i>	0.47	0.05	2.16	3.38	93.08

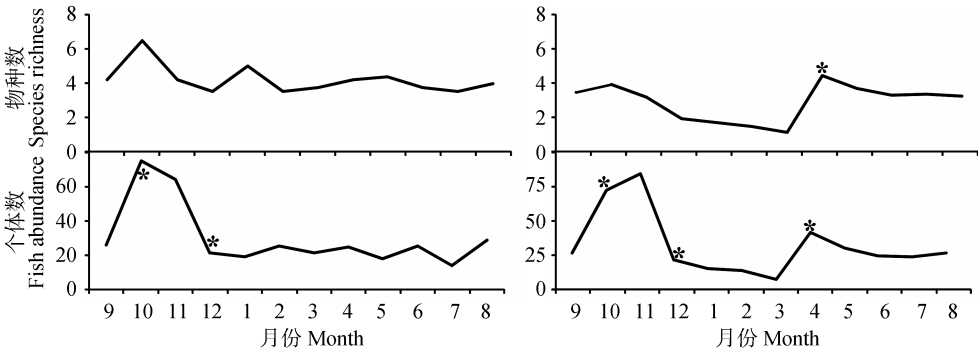


图 2 深潭和急滩鱼类物种数和个体数的月变化(左侧, 深潭斑块; 右侧, 急滩斑块)

Fig. 2 Monthly changes in the species diversity and abundance of fish collected from the pools and riffles (The left and the right represented the pools and riffles respectively)

*表示显著性变化 * representing the significant changes

根据 5 个调查河段的鱼类物种数和个体数的月变异系数确定了其季节稳定性, 并运用配对 t 检验分析了 2 类栖息地斑块间变异系数的差异, 结果显示, 深潭斑块中鱼类物种数和个体数的变异系数 ($36.21\% \pm 4.8\%$, 物种数; $57.78\% \pm 11.17\%$, 个体数) 显著低于急滩斑块 ($53.46\% \pm 5.0\%$, 物种数; $88.27\% \pm 17.69\%$, 个体数) ($t = -4.67$, $P < 0.01$, 物种数; $t = -5.32$, $P < 0.01$, 个体数)。

运用双因素方差分析检验斑块和月份因素对鱼类物种数和个体数的影响, 结果显示, 鱼类物种数的斑块间变化和月份动态均具有显著性 ($F = 9.91$, $P < 0.01$, 空间; $F = 3.78$, $P < 0.01$, 时间), 而个体数仅月份动态显著 ($F = 5.25$, $P < 0.01$) 而斑块间变化不显著 ($F = 2.10$, $P > 0.05$); 月份和斑块因素对物种数无显著性交互影响 ($F = 10.11$, $P < 0.01$), 但对个体数有显著性交互影响 ($F = 0.74$, $P > 0.05$)。深潭的物种数 (4.22 ± 1.62) 显著高于急滩 (3.02 ± 1.58) ($P < 0.01$)。

3 讨论

已有研究表明, 溪流中的深潭、急滩等常见栖息地斑块的物理环境变化主要体现在 3 个环境变量, 包括流速、水深和底质大小^[3-5, 25]。同深潭相比, 急滩的水体浅, 水流快, 水体冲刷作用大, 因而底质以鹅卵石、圆石等类型为主。根据主成分分析结果, 本研究显示, 深潭和急滩的环境差异主要由底质、流速、水深和溶氧的空间变化所引起, 该结果与前人研究结果基本一致。河源溪流的初级生产力较低, 水生植被极少, 因而水体中的溶解氧主要来源于空气中氧气的渗入和溶解^[26]; 急滩水流较急、水体较浅且水面多有水花, 同空气接触的相对面积大, 因而水体中的溶解氧也相应高于深潭斑块。此外, 根据不同时间序列下栖息地因子的变异系数, 本研究还显示急滩的很多栖息地因子的时间变化较深潭的大, 其中水深、流速和溶氧的变异系数存在斑块间的显著差异, 说明了急滩斑块的环境稳定性低于深潭斑块。Schlosser^[2]曾报道了北美地区溪流中栖息地条件沿“急滩-深潭”梯度的变化特征, 发现其变化规律类似于环境条件沿“上游-下游”的空间变化规律, 即: 由急滩至深潭或上游至下游, 栖息地多样性和稳定性均逐渐增大。但是, 也有研究报道, 欧洲地区溪流中深潭斑块的环境季节变化大于急滩^[1, 2, 5]。本研究结果支持了 Schlosser^[2]所报道的“急滩-深潭”梯

度下环境稳定性变化规律。

根据双因素方差分析结果, 本研究显示, 整体上, 鱼类物种数具有显著性的栖息地斑块间变化和时间动态, 而个体数仅时间变化显著。就物种数而言, 深潭斑块的物种数高于急滩, 这一观察结果也见于其他有关研究^[1, 2, 4, 5, 14]。在溪流生态系统中, 栖息地容纳量和水深是影响鱼类物种多样性的关键因素之一, 在一般情况下, 随着水深增加, 栖息地容纳量增大, 因而物种数也相应增多^[27-29]。鱼类多样性的季节动态, 受外界环境条件的季节变化与鱼类自身生活史事件的联合影响^[30-32]。在溪流中, 干旱与洪涝等自然干扰可引起环境条件适合度的变化, 因而造成鱼类多样性具有明显的季节动态^[32]。在本研究结果中, 就鱼类个体数的时间动态而言, 以急滩为例, 由 9 月至 10 月个体数显著上升, 但由 11 月至 12 月却显著性下降。究其原因, 可从鱼类的群体补充和越冬死亡 2 个生态过程来进行解释。在本研究区域所在的皖南山区, 绝大多数的鱼类都在春夏季产卵^[33-37], 其产卵事件集中在 4—8 月份。因此, 从 9—10 月个体数显著上升应与鱼类繁殖、群体补充事件有关 (尽管 6、7、8 月份也存在当年生幼鱼, 但由于生长期较短、个体较小而未能捕获)。在本研究区域内, 冬季的气候特点主要表现为气温低、降雨极少, 因而 11—12 月时的个体数显著性下降极有可能是进入越冬时鱼类的批量死亡所致。此外, 本研究还显示, 由 3—4 月, 急滩鱼类物种数和个体数显著上升, 该现象可能与越冬时与越冬后鱼群的迁出和迁入行为有关。已有大量研究表明, 溪流中的深潭水斑块是极端环境条件下鱼类群落的避难所^[38-41], 那么, 我们有理由认为, 当冬季来临时, 急滩斑块中的大多数鱼类逐渐迁至深潭斑块, 而当越冬期结束时, 这些鱼群重新又迁入急滩, 因而造成急滩斑块中鱼类个体数和物种数在 3—4 月份时显著增多这一现象。可能也正因为如此, 3—4 月份时, 深潭斑块的鱼类物种数和个体数无明显变化 (根据调查数据, 由 3—4 月时, 深潭鱼类个体数相对下降, 但该变化未达到显著水平)。

在溪流生态系统中, 随着急滩-深潭梯度下的物理栖息地条件的变化, 鱼类物种组成也相应变化, 且不同栖息地斑块的鱼类物种的生态习性也不相同, 该现象可以被描述为“生境-共位群”格局^[2, 4, 5, 13]; 究其原因, 是因为很多溪流鱼类的栖息地选择具有

特化性, 特定的栖息地条件决定了其中的鱼类物种组成及其生态习性。但是, 上述“生境-共位群”概念存在明显的局限性, 如: Erös 等^[1]、Prend 等^[14]和 Bart^[16]的研究结果表明, 急滩和深潭等栖息地斑块间的鱼类物种组成及生态习性并无显著性差异。为何“生境-共位群”概念存在局限性呢? Bart^[16]认为, 在栖息地斑块空间尺度上, 溪流鱼类是否符合“生境-共位群”格局, 取决于特定研究区域内的鱼类物种的栖息地选择性特点, 即: 若物种大多为栖息地特化种, 则该格局明显, 否则不易观察到该格局; Peterson 和 Rabeni^[17]还进一步指出, 溪流栖息地斑块间鱼类物种组成的变异大小, 在很大程度上取决于栖息地泛化种和特化种的相对数量。本研究区域地处我国长江下游流域, 而长江中下游流域的鱼类区系特点之一是鲤科鱼类占物种组成的大部分^[24], 根据 Yan 等^[12, 23, 42]的报道, 青弋江水系的鲤科鱼类占全部物种数的 50% 以上, 本研究结果与之一致: 在采集到的 15 种鱼类中, 鲤科鱼类计 8 种。已有大量研究表明, 很多溪流型鲤科鱼类的栖息地选择尽管可能存在个体大小限制性(如在溪流中, 幼鱼常栖息于浅水水域, 而成鱼往往栖息于深水水域), 但就其整个生命阶段来说, 可以被定义为栖息地泛化种^[5, 20]。因此, 基于栖息地特化种和泛化种相对数量对“生境-共位群”格局的潜在影响^[16, 17]以及本研究区域内栖息地泛化种较多这一现象, 本研究表明, 在栖息地斑块空间尺度上, 研究区域内(乃至长江中下游流域的其他河源溪流)的鱼类物种组成的空间变化不符合“生境-共位群”格局^[2, 4, 25]。

此外, 本研究还显示, 就群落结构而言, 研究区域内鱼类群落尽管明显重叠但仍存在显著性的空间变化和时间动态; 考虑到物种组成不存在明显的斑块间和月份间变化这一特点, 该群落结构的显著变化应由鱼类物种的相对多度的空间变化和时间动态所引起。上述讨论所阐述的当地鱼类的繁殖和群体补充以及越冬时的批量死亡所引起的鱼类个体数的时间动态, 应是鱼类群落结构时间动态显著的关键原因。就群落结构的斑块间变化而言, 根据相似性百分比分析结果, 宽鳍鱲、光唇鱼、原缨口鳅等 8 种鱼类的相对多度变化是引起深潭和急滩斑块间群落结构变化的关键贡献物种, 其中仅原缨口鳅在急滩斑块中具有更高多度, 而其他 7 种鱼类均是在深潭中具有更高多度。原缨口鳅隶属于平鳍鳅科, 该

类物种的形态特征主要表现为: 身体前方平扁, 腹部平直, 胸鳍和腹鳍向左右平展; 属底栖型鱼类, 绝大多数物种生活在山涧急流水域, 对急流条件有着很好的适应性^[34], 因此, 原缨口鳅应属研究区域内的急滩斑块特化种。在其他 7 种鱼类中, 以尖头鳊为例, 该物种在我国东南部地区的分布均局限于海拔较高的山区溪流, 但究其栖息地选择来看, 主要栖息于流速较缓的、底质有木质碎屑的水域^[43], 因此在深潭斑块中的多度较急滩要高, 但该物种对于深潭和急滩斑块的选择仍无明显的特化性。

参考文献:

- [1] Erös T, Botta-Dukát Z, Grossman G D. Assemblage structure and habitat use of fishes in a Central European submontane stream: a patch-based approach [J]. *Ecology of Freshwater Fish*, 2003, **12**(2): 141—150
- [2] Schlosser I J. Fish community structure and function along two habitat gradients in a headwater stream [J]. *Ecological Monograph*, 1982, **52**(4): 395—414
- [3] Erös T, Grossman G D. Effects of within-patch habitat structure and variation on fish assemblage characteristics in the Bernecei stream, Hungary [J]. *Ecology of Freshwater Fish*, 2005, **14**(3): 256—266
- [4] Gorman O T, Karr J R. Habitat structure and stream fish communities [J]. *Ecology*, 1978, **59**(3): 507—515
- [5] Martin-Smith K M. Relationships between fishes and habitat in rainforest streams in Sabah, Malaysia [J]. *Journal of Fish Biology*, 1998, **52**(3): 458—482
- [6] Mazzoni R, Lobón-Cerviá J. Longitudinal structure, density and production rates of a neotropical stream fish assemblage: the river Ubatiba in the Serra do Mar, southeast Brazil [J]. *Ecography*, 2000, **23**(5): 588—602
- [7] Suvarnaksha A, Lek S, Lek-Ang S, *et al.* Fish diversity and assemblage patterns along the longitudinal gradient of a tropical river in the Indo-Burma hotspot region (Ping-Wang River Basin, Thailand) [J]. *Hydrobiologia*, 2012, **694**(1): 153—169
- [8] Torgersen C E, Baxter C V, Li H W, *et al.* Landscape influences on longitudinal patterns of river fishes: spatially continuous analysis of fish-habitat relationships [J]. *American Fisheries Society*, 2006, **48**: 473—492
- [9] Grenouillet G, Pont D, Hérissé C. Within-basin fish assemblage structure: the relative influence of habitat versus stream spatial position on local species richness [J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2004, **61**(1): 93—102
- [10] Osborne L L, Wiley M J. Influence of tributary spatial position on the structure of warmwater fish communities [J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1992,

- 49(4): 671—681
- [11] Smith T A, Kraft C E. Stream fish assemblages in relation to landscape position and local habitat variables [J]. *Transactions of the American Fisheries Society*, 2005, **134**(2): 430—440
- [12] Yan Y Z, Xiang X Y, Chu L, *et al.* Influences of local habitat and stream spatial position on fish assemblages in a dammed watershed, the Qingyi Stream, China [J]. *Ecology of Freshwater Fish*, 2011, **20**(2): 199—208
- [13] Herbold B. Structure of an Indiana stream fish association: choosing an appropriate model [J]. *The American Naturalists*, 1984, **124**(4): 561—572
- [14] Prenda J, Armitage P D, Grayston A. Habitat use by the fish assemblages of two chalk streams [J]. *Journal of Fish Biology*, 1997, **51**(1): 64—79
- [15] Bain M B. Substrate [A]. In: Bethesda M D (Eds.), *Aquatic Habitat Assessment: Common Methods* [C]. American Fisheries Society, 1999, 95—103
- [16] Bart H L. Fish habitat association in an Ozark stream [J]. *Environmental Biology of Fishes*, 1989, **24**(3): 173—186
- [17] Peterson J T, Rabeni C F. The relation of fish assemblages to channel units in an Ozark stream [J]. *Transactions of the American Fisheries Society*, 2001, **130**(5): 911—926
- [18] Yin M C. *Ecology of Fish* [M]. Beijing: China Agriculture Press, 1993, 69—71 [殷名称. 鱼类生态学. 北京: 中国农业出版社, 1993, 69—71]
- [19] Copp G H. Comparative microhabitat use of cyprinid larvae and juveniles in a lotic floodplain channel [J]. *Environmental Biology of Fishes*, 1992, **33**(1-2): 181—193
- [20] Grossman G D, Freeman M C. Microhabitat use in a stream fish assemblage [J]. *Journal of Zoology (London)*, 1987, **212**(1): 151—176
- [21] Chu L, Wang W J, Yan L L, *et al.* Fish assemblages and longitudinal patterns in the headwater streams of the Chencun Reservoir of the Huangshan Area [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, Doi: 10.5846/stxb201304140706 [储玲, 王文剑, 闫莉莉, 等. 黄山陈村水库上游河源溪流的鱼类群落及其纵向梯度格局. 生态学报, 2015, Doi: 10.5846/stxb201304140706]
- [22] Chu L, Wang W J, Zhu R, *et al.* Variation in fish assemblages across impoundments of low-head dams in headwater streams of the Qingyi River, China: effects of abiotic factors and native invaders [J]. *Environmental Biology of Fishes*, 2015, **98**(1): 101—122
- [23] Yan Y Z, Wang H, Zhu R, *et al.* Influences of low-head dams on the fish assemblages in the headwater streams of the Qingyi watershed, China [J]. *Environmental Biology of Fishes*, 2013, **96**(4): 495—506
- [24] Liu H Z, Chen Y Y. Distributional pattern of freshwater fishes in China and evolution freshwater fishes in Eastern Ais [J]. *Acta Zootaxonomica Sinica*, 1998, **23**(2): 10—16 [刘焕章, 陈宜瑜. 中国淡水鱼类的分布格局与东亚淡水鱼类的起源演化. 动物分类学报, 1998, **23**(2): 10—16]
- [25] Schlosser I J. Flow regime, juvenile abundance, and the assemblage structure of stream fishes [J]. *Ecology*, 1985, **66**(5): 1484—1490
- [26] Vannote R L, Minshall G W, Cummins K W, *et al.* The river continuum concept [J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1980, **37**(1): 130—137
- [27] Harvey B C, Stewart A J. Fish size and habitat depth relationships in headwater streams [J]. *Oecologia*, 1991, **87**(3): 336—342
- [28] Mahon R, Portt C B. Local size related segregation of fishes in streams [J]. *Archiv für Hydrobiologie*, 1985, **103**(2): 267—271
- [29] Schlosser I J. The role of predation in age- and size-related habitat use by stream fishes [J]. *Ecology*, 1987, **68**(3): 651—659
- [30] Grossman G D, Moyle P B, Whitaker Jr J O. Stochasticity in structural and functional characteristics of an Indian stream fish assemblage: a test of community theory [J]. *The American Naturalists*, 1982, **120**(4): 423—454
- [31] Matthews W J. Fish faunal structure in an Ozark stream: stability, persistence and a catastrophic flood [J]. *Copeia*, 1986, (2): 388—397
- [32] Tallent-Halsell N G, Walker L R. Responses of *Salix gooddingii* and *Tamarix ramosissima* to flooding [J]. *Wetlands*, 2002, **22**(4): 776—785
- [33] Sui X Y, Yan Y Z, Chen Y F. Age, growth, and reproduction of *Opsariichthys bidens* (Cyprinidae) from the Qingyi River at Huangshan Mountain, China [J]. *Zoological Studies*, 2012, **51**(4): 476—483
- [34] Wang W J, Chu L, Si C, *et al.* Spatial and temporal patterns of stream fish assemblages in the Qiupu Headwaters National Wetland Park [J]. *Zoological Research*, 2013, **34**(4): 417—428 [王文剑, 储玲, 司春, 等. 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]
- [35] Yan Y Z, Guo L L, Xiang X Y, *et al.* Breeding strategy of *Acrossocheilus fasciatus* in the Puxi Stream of the Huangshan Mountain [J]. *Current Zoology*, 2009, **55**(5): 350—356
- [36] Yan Y Z, Zhu R, He S, *et al.* Life-history strategies of *Acrossocheilus fasciatus* in the Huishui Stream of the Qingyi watershed, China [J]. *Ichthyological Research*, 2012, **59**(3): 202—211
- [37] Yan Y Z, Yan L L, Chu L, *et al.* Age, growth and reproduction of *Zacco platypus* in the Huishui Stream [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2012, **36**(3): 474—481 [严云志, 闫莉莉, 储玲, 等. 徽水河宽鳍鱲的年龄、生长和繁殖. 水生生物学报, 2012, **36**(3): 474—481]
- [38] Langeani F, Casatti L, Gameiro H S, *et al.* Riffle and pool fish communities in a large stream of southeastern Brazil [J]. *Neotropical Ichthyology*, 2005, **3**(3): 305—311

- [39] Pires D F, Pires A M, Collares-Pereira M J, *et al.* Variation in fish assemblages across dry-season pools in a Mediterranean stream: effects of pool morphology, physicochemical factors and spatial context [J]. *Ecology of Freshwater Fish*, 2010, **19**(1): 74—86
- [40] Taylor C M. Fish species richness and incidence patterns in isolated and connected stream pools: effects of pool volume and spatial position [J]. *Oecologia*, 1997, **110**(4): 560—566
- [41] Taylor C M. A large-scale comparative analysis of riffle and pool fish communities in an upland stream system [J]. *Environmental Biology of Fishes*, 2000, **58**(1): 89—95
- [42] Yan Y Z, He S, Chu L, *et al.* Spatial and temporal variation of fish assemblages in a subtropical small stream of the Huangshan Mountain [J]. *Current Zoology*, 2010, **56**(6): 670—677
- [43] Yu D, Chen M, Zhou Z C, *et al.* Global climate change will severely decrease potential distribution of the East Asian coldwater fish *Rhynchocypris oxycephalus* (Actinopterygii, Cyprinidae) [J]. *Hydrobiologia*, 2013, **700**(1): 23—32

THE SPATIO-TEMPORAL DISTRIBUTION OF FISH POPULATION IN THE HEADWATERS OF THE QINGYI RIVER: A STUDY BASED ON THE HABITAT PATCHS

ZHU Ren, SI Chun, CHU Ling, RUI Ming, WU Tian-Tian and YAN Yun-Zhi

(Provincial Key Laboratory of Biotic Environmental and Ecological Safety, College of Life Sciences, Anhui Normal University, Wuhu 241000, China)

Abstract: The knowledge on the habitual preference of stream fish is the key to understand the species-environment relationship and is important for the protection and management of the diversity in fish. However, to date it is still unclear how a fish population varies in different habitat patches in the shallow streams. In this study, we investigated the fish species diversity and the population structures in different patches and months in local habitual conditions, based on the data collected monthly in 10 habitat patches (involving five pools and five riffles) in the headwaters of the Qingyi River from September 2012 to August 2013. The principal component analysis showed that pools and riffles varied substantially in local habitual conditions, such as the substrate size, the current velocity, the water depth and the concentration of dissolved oxygen. According to the results of paired *t*-test, the coefficients of the variability of the water depth, the current velocity and the concentration of dissolved oxygen in the riffles were significantly higher than those in the pools. This suggested that the habitual conditions in the pools were more stable than those in the riffles. Fifteen species were collected including 8 species of Cyprinidae fish that accounted for more than 50% of the entire samples in this study. We applied two-way crossed ANOSIM based on discontinuous variables of the occurrence of fish and found that the habitat patches and time (months) did not significantly affect the species composition. However, analysis based on continuous variables of the abundance of each species showed that the assemblage structure varied significantly in different patches and months. We performed SIMPER analysis to identify the key species that contributed to the inter-patch dissimilarity of the assemblage structure, and found that *Vanmanenia stenosoma* was more abundant in the riffles, and that other seven key species (e.g., *Zacco platypus*, *Acrossocheilus fasciatus* and *Phoxinus oxycephalus*) were more abundant in the pools. According to the results of ANOVA test there were more species in the pools than in the riffles, but there was no difference in fish abundance between the two patches. We observed that there were marked monthly changes in the fish abundance in the pools, and this may be associated with the fish cohort recruitment and the overwintering death which caused an increase in the abundance in October and a decrease in December. We also found that both the diversity and the abundance of fish in the riffles varied significantly over months, which may be caused by the cohort recruitment and death, as well as the overwintering shift in the habitat-patch. These suggested that in this area the distribution of fish species in different habitat patches might not conform to the conventional ‘habitat-guild’ model because most fish species were habitat-generalists. However, the spatial and temporal changes in fish abundance may lead to a dynamic assemblage structure in different patches and months.

Key words: Headwater stream; Habitat patch; Fish assemblage; Spatio-temporal pattern; Habitat-guild