

DOI: 10.12264/JFSC2023-0097

梯级水电站运行条件下长江上游鲢早期资源时空分布格局

蒲艳^{1,3}, 邓华堂¹, 田辉伍¹, 吴兴华², 唐锡良², 杨浩^{1,4}, 王敏^{1,3}, 段辛斌¹, 陈大庆^{1,3}

1. 中国水产科学研究院长江水产研究所, 国家农业科学重庆观测实验站, 湖北 武汉 430223;

2. 中国长江三峡集团有限公司, 湖北 武汉 430010;

3. 西南大学生命科学学院淡水鱼类资源与生殖发育教育部重点实验室, 重庆 400715;

4. 西南大学水产学院渔业与水产生物技术实验室, 重庆 400715

摘要: 为探究在金沙江梯级水电站运行的影响下, 长江上游鲢(*Hypophthalmichthys molitrix*)早期资源分布及补充机制, 选取 2017—2019 年 5—7 月长江上游早期资源调查数据, 并运用基于 Tweedie 分布的广义相加模型(GAM)分析影响其时空分布格局的主要环境因子。结果表明, 2017—2019 年鱼卵密度呈现一致的变化趋势。在空间上, 距离大坝最远, 流量、水温最高, 透明度较低的江津江段鲢鱼卵密度最高, 宜宾江段未调查到鲢鱼卵; 时间上, 6 月的鱼卵密度显著高于 5 月和 7 月, 推测 6 月为长江上游鲢的繁殖盛期。广义相加模型结果显示, 显著影响鲢鱼卵密度空间分布的主要环境因子为流量、离坝距离、透明度和水温($P<0.05$)。在水温 21~23 °C, 流量 6000~14000 m³/s, 透明度小于 50 cm 的范围内, 鲢鱼卵密度分布较为集中。综合上述结果表明, 金沙江梯级水电站运行下泄的低温、低流量和高透明度水严重影响了大坝附近江段的鲢自然繁殖, 而随着与大坝距离的增加和沿江支流的汇入, 大坝对鱼类繁殖的影响程度逐渐削弱, 从而形成纵向恢复梯度。产卵量与水文指标相关分析表明, 产卵量与涨水持续时间和流量涨幅呈正相关($P<0.05$)。当涨水时间持续 4 d 及以上, 流量累积涨幅为 5030 m³/s 及以上时, 有利于长江上游鲢自然繁殖。此外, 研究发现, 三峡大坝建成后, 鲢产卵活动呈现向上游迁移的趋势, 长江上游白沙镇至榕山镇江段为鲢的主要产卵场。因此, 建议将距坝较远的江段, 特别是库尾以上重庆至泸州江段作为重点繁殖区域加以保护, 利于鲢补充群体的维持和壮大。

关键词: 鲢; 时空分布; 环境因子; Tweedie-GAM 模型; 长江上游

中图分类号: S931

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2023)08-1015-16

长江上游地区是指位于宜昌市以上的干流河段, 长度为 4504 km, 包含金沙江、雅砻江、岷江、嘉陵江和乌江等支流, 流域总面积约 100 万 km², 约占整个长江流域的 58.9%^[1], 流域内年平均气温为 8~10 °C, 年平均降雨量在 800~1200 mm 之间, 径流量在 4510 亿 m³^[2]。长江上游生境复杂, 具有丰富的水资源和鱼类资源。据资料记载, 已

有 286 种鱼类在此生境中繁殖、生存, 其中包括特有、珍稀鱼类 124 种, 因此长江上游地区既是维系鱼类遗传多样性和生物多样性的重要保护区域^[3], 也是我国最重要的鱼类种质资源库^[4]。自 20 世纪 50 年以来, 长江上游江段修建了大量的水利工程, 截至 2021 年底, 长江上游已建成 117 座大型水库^[2]。金沙江下游梯级水电站运行显著改变

收稿日期: 2023-04-27; **修订日期:** 2023-07-19.

基金项目: 国家自然科学基金项目(U2240214, 51909271, 32202942, 51509262); 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金资助项目(2017JBF0104); 中国三峡建设管理有限公司项目(JG/18056B; JG/18057B); 中国水产科学研究院创新团队项目(2020TD09); 中国水产科学研究院中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金项目(2023TD09); 重庆市水产科技创新联盟(2021183).

作者简介: 蒲艳(1993-), 女, 博士研究生, 研究方向为渔业资源保护与利用. E-mail: puy0819@163.com

通信作者: 田辉伍, 博士, 副研究员, 研究方向为鱼类生态学. E-mail: tianhw@yfi.ac.cn

了长江上游干流江段的水文情势(水温、流量、流速等),使该江段的产漂流性卵鱼类繁殖规模下降、物种数量减少及栖息生境压缩^[5-7]。如向家坝、溪洛渡蓄水前,长江上游宜宾江段圆口铜鱼(*Coreius guichenoti*)鱼卵、仔鱼平均丰度为 0.73 ind/15 min,向家坝、溪洛渡蓄水后,该江段再未调查到圆口铜鱼鱼卵、仔鱼^[8]。另外,调查资料显示,三峡大坝运行后导致库区产漂流性鱼类产卵场向上迁移,其中重庆以上激流江段已成为产漂流性鱼类新的产卵场^[9-10]。

鱼类早期资源调查是主要以鱼类早期生活史阶段(鱼卵、仔稚鱼)为调查对象进行的资源量调查工作,其结果能够揭示鱼类繁殖动态变化和资源量情况,是研究鱼类生态学及渔业生物学的重要手段,对鱼类资源补充、开发及管理具有重要意义^[11]。王龙飞等^[12]通过调查长江上游泸州江段鱼类组成、繁殖时间、繁殖规模变化及与环境因子的关系,评估了金沙江梯级电站蓄水后对坝下江段鱼类繁殖的影响;张先炳等^[13]通过鱼类早期资源调查,探讨了长江上游宜宾至丰都江段卵苗分布差异、产卵与水文的关系及鱼卵败育的主要原因。物种分布模型(SDM)被广泛应用于分析环境对物种分布的影响,其中广义相加模型(GAM)因能有效处理因变量与多个自变量之间的非线性关系,且具有精度高、运用更加灵活等优点^[14],在渔业领域中广泛用于研究种群分布与环境之间的关系^[15-16]。然而,常规 GAM 模型概率密度函数不允许大量零值出现的情况^[17]。但在实际渔业调查中,因受取样方法、渔具选择等因素的限制,数据中存在大量零值情况。相关研究表明,Tweedie 分布在处理零值较多的因变量数据时,其预测能力优于其他分布模型^[18-19]。因此,Tweedie-GAM 在渔业中更加适合处理具有大量零值的非负数据。

鲢(*Hypophthalmichthys molitrix*)属于典型的产漂流性卵鱼类,与鳙(*Hypophthalmichthys nobilis*)、青(*Mylopharyngodon piceus*)、草鱼(*Ctenopharyngodon idellus*)俗称“四大家鱼”,是长江地区特有的经济鱼类^[20-21],其资源动态可作为生态系统的指标^[22]。成熟的鲢在汛期会在产卵场形成短暂的聚集并产

卵,受精卵随水漂流数百公里,直至发育成可自由游动的仔稚鱼,随后进入湖泊育幼、生长^[23-25]。目前,关于长江上游鲢的研究主要包含遗传多样性^[26]、年龄与生长^[27]等方面,但关于金沙江梯级水库运行后,长江上游鲢早期资源时空分布格局、影响其分布格局的环境因子及其定量研究处于空白状态。

已有研究结果表明^[28-29],大坝运行后,随着离坝距离的增加,坝下江段仔鱼丰度呈现逐渐增加的趋势。笔者假设,向家坝运行后,长江上游鲢早期资源密度也具有随离坝距离的增加而呈逐渐增加的趋势。因此,本研究根据 2017—2019 年 5—7 月长江上游鲢早期资源调查数据及环境数据,分析金沙江梯级电站运行后,长江上游鲢早期资源补充现状及空间分布特征,并利用 GAM 模型确定影响鱼类资源恢复梯度的主要环境因子,以期对长江上游鲢资源补充量、栖息地修复和维持提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 采样区域与采样时间

研究表明,大多数长江鱼类的产卵季节是 5—7 月^[30]。因此,本研究于 2017—2019 年每年的 5—7 月开展鱼类早期资源调查(泸州江段:2018—2019 年),3 年共监测 607 d。结合生境特点及支流汇入等情况选取长江上游宜宾江段(YB,向家坝水电站下游 32 km,104°38'E,28°46'N)、泸州江段(LZ,向家坝水电站下游 130 km,105°22'E,28°47'N)和江津江段(JJ,向家坝水电站下游 350 km,106°15'E,29°18'N)开展调查(图 1)。在江段与江段之间均有支流汇入,如宜宾至泸州江段有岷江汇入,泸州至江津江段有赤水河和沱江汇入。本研究的调查工作已得到当地有关管理部门、行政监督管理站的批准。

1.2 样本和环境变量采集

鱼卵采集按照《长江鱼类监测手册》进行采样^[31]。使用圆锥网(网长 2.5 m,网目 0.5 mm,网口面积 0.196 m²)进行表、中层定性采集,网后连接圆柱形集苗筒(网长 20 cm,直径 12 cm)收集卵苗。采样频次为每天早上(07:00~11:00)、下午

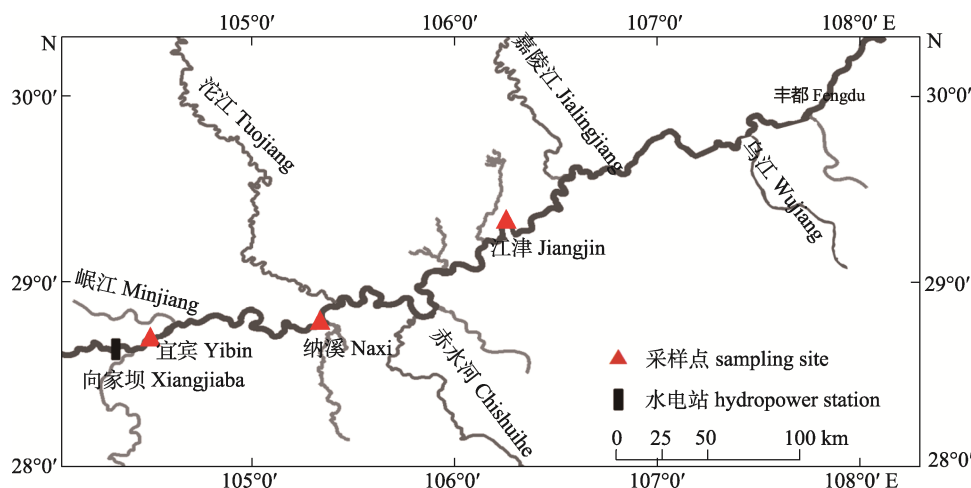


图 1 2017–2019 年长江上游江段早期资源采样点

Fig. 1 Sampling sites of early-stage resources in the upper reaches of Yangtze River from 2017 to 2019

(15:00~18:00) 2 个时段, 上、下午分别采集 8 次, 每网采集时间为 15 min。在网口系上 LS45A 流速仪测定网口流速, 以计算滤过的流量。采集的样本在 Olympus SZX16 体式显微镜下观察卵的形态特征, 记录鱼卵发育时期及形态特征, 测定卵膜、卵直径等生物学指标。然后, 将鱼卵保存在含无水乙醇的 2 mL EP 管中, 带回实验室提取 DNA, 经 PCR 扩增线粒体 Cyt *b* 并进行测序, 使用 DNASTAR 软件对测序结果进行校对, 然后将校对过的序列在 NCBI 网站进行比对, 以序列相似度最高为鉴定物种(相似度>98%)。

采样过程中同步监测环境变量。使用便携式水质分析仪 YSI Pro ODO (T Pro ODO, YSI, USA) 测量水温 (WT, °C) 和溶解氧 (DO, mg/L), 用透明度盘测量透明度 (SD, cm)。宜宾江段的水位、流量来自于中国长江三峡集团有限公司水情信息网 (<https://www.ctg.com.cn/sxjt/sqqk/index>), 泸州和江津江段水位、流量来源于水利部全国水雨情信息网站 (<http://xxfb.hydroinfo.gov.cn>)。

1.3 数据处理

1.3.1 产卵规模估算 调查期间, 漂流经过采样江段卵苗径流量计算方法参照易伯鲁等^[32]的方法计算。

一次采集断面的卵苗径流量(M):

$$M = (Q/q)mC$$

式中, Q 为调查断面的平均江水流量(m^3/s); q 为流经网内的江水流量(m^3/s); m 为断面固定点一次采

到的卵苗数量(粒/尾); C 为断面卵苗流量系数。

断面卵苗流量系数(C)为调查断面各采集点的卵苗平均密度与常规采集点的卵苗密度之比, 即:

$$C = \bar{D} / d$$

$$\bar{D} = \sum_{i=1}^n d_i / n$$

式中, $\sum_{i=1}^n d_i$ 为采集断面所设各点密度之和; n 为采集断面所设采集点的数量。

两次采集之间非采集时间内的卵径流量(M')用插补法计算;

$$M' = t' / 2(M_1 / t_1) + M_2 / t_2$$

式中, M_1 和 M_2 为前后 2 次采集的卵苗数量(粒/尾); t_1 和 t_2 为前后 2 次采集的持续时间(s); t' 为前后 2 次采集之间的间隔时间(s)。

一昼夜通过调查断面的卵苗径流量(N_m)是 24 h 内定时采集的卵苗径流量之和($\sum M$)与前后 2 次采集间非采集时间内卵苗径流量之和($\sum M'$)的总和, 即:

$$N_m = \sum M + \sum M'$$

1.3.2 产卵场位置 产卵场位置推算根据采集的鱼卵发育时期, 并结合当时采集断面的江水流速进行推算, 计算公式如下:

$$L = V \times T$$

式中, L 表示鱼卵的漂流距离(m), V 表示采集江段的平均流速(m/s); T 表示胚胎发育所经历的时间(s)。

1.4 环境因子选择和 Tweedie-GAM 模型

1.4.1 环境因子选择 本研究以鲢鱼卵密度为响应变量,以基于 2017—2019 年 5—7 月监测期间的环境因子为解释变量进行分析。以往生态调查结果表明,江水水温、流速、水位、流量、水体透明度是影响四大家鱼产卵成功的重要水文指标^[15,33-34]。因此,本研究以离坝距离(DisD)、水温(WT)、流量(WD)、水位(WL)、透明度(SD)、溶氧(DO)为解释变量,月份作为因素变量(factors)进行建模。离坝距离是指由向家坝水电站至各个调查江段的距离,由 ArcGIS 计算。在建模之前,采用方差膨胀因子(variance inflation factor, VIF)检验剔除具有高度相关的解释变量,以避免模型拟合中的共线性问题^[35]。一般认为 $\sqrt{VIF} > 4$ 时,变量间存在多重共线性问题^[36]。

1.4.2 Tweedie-GAM 模型的构建 采用广义相加模型来分析环境因子对鲢鱼卵密度分布的影响,因鲢鱼卵密度数据具有较多的零值,其分布频率为正偏态分布(一般为左偏态)。因此本研究选择适合处理因变量过多零值的 Tweedie-GAM 作为基础模型。Tweedie 分布是指数分布族中的一类特殊的概率分布,由英国统计学家 Tweedie^[37]提出,其概率密度函数为:

$$f(y; \theta, \phi, p) = \alpha(y; \phi, p) \exp \left\{ -\frac{1}{2\sigma^2} d(y, \theta, p) \right\}$$

式中, θ 为规范参数, ϕ 为分散参数, p 为能效参数, $\alpha(y; \theta, p)$ 为单位偏差, σ 为标准差。当 $p=0, 1, 2, 3$ 时,分别对应正态分布、泊松分布、伽马分布和逆高斯分布。当 $1 < p < 2$ 时该分布为混合 Poisson-gamma 分布,此分布类型在处理大量零值时具有明显优势^[36]。

GAM 模型的一般表达式为:

$$g(Y) = \alpha + \sum_{i=1}^n f_i(x_i) + \varepsilon$$

式中, Y 为鲢鱼卵密度(ind/1000 m³); $g(Y)$ 为联系函数,本研究采用的联系函数为自然对数; x_i 为解释变量, $f_i(x_i)$ 用来描述 $g(Y)$ 与第 i 个解释变量关系的平滑函数,通过样条平滑函数来估计; α 为截距; ε 为残差。

本研究建立 Tweedie-GAM 模型如下:

$$\begin{cases} Y \sim Tw_p(\theta, \phi) \\ \mu = E(Y) \\ \ln(\mu) = X\alpha + s(\text{factors}) \end{cases}$$

式中, $\mu=E(Y)$ 为鲢鱼卵密度的期望值; 解释变量中 X 为线性部分的影响因子的指示变量; 向量 α 为模型的待估计参数; s 为自然样条平滑; factors 为因子变量。Tweedie GAM 拟合中通过限制性最大似然法(REML)估算相关系数^[38]。通过赤池信息准则(Akaike information criterion, AIC)、方差解释率等检验模型的拟合效果,其中 AIC 越低且方差解释率越高的模型为最优模型^[39]。

1.5 统计分析

数据处理和环境因子变化图在 Office 2019 中进行。使用 R 4.2.2 中 car 程序包 vif 函数检验环境因子的多重共线性, tweedie 程序包的 tweedie.profile 函数确定鲢鱼卵密度的能效参数 p , mgcv 程序包构建 Tweedie-GAM 模型。因只有少数环境变量完全满足正态性和同方差的假设,因此,采用非参数统计检验检验不同年份(2017 年、2018 年、2019 年)和不同地点(YB、LZ、JJ)之间环境变量和鱼卵密度差异的显著性。用 Mann-Whitney 检验两两比较的统计学意义;当 3 组数据比较时采用 Kruskal-Wallis 检验^[40]。使用 GraphPad Software 9.0 (GraphPad Software Inc., La Jolla, CA, USA)进行统计分析和绘图。

2 结果与分析

2.1 鲢卵径流量及密度时空动态

本次通过 2017—2019 年 3 年调查时间,在长江上游宜宾江段、泸州江段和江津江段共采集到鱼卵 6349 粒,其中四大家鱼共 295 粒,鲢 143 粒。泸州江段和江津江段分别采集到鲢鱼卵 11 粒和 132 粒,分别占鱼卵总数的 0.17% 和 2.08%,在宜宾江段未采集到鲢鱼卵。根据所采的鱼卵数量及江段流量估算,2017—2019 年江津江段鲢卵径流量分别为 1.47×10^8 粒、 1.45×10^8 粒和 0.41×10^8 粒;2018—2019 年估算泸州江段鲢卵径流量分别为 0.14×10^8 粒和 0.05×10^8 粒。2017 年,江津江段共出现 2 次产卵高峰,分别为 6 月 14—15 日、6 月

24 日, 对应的鲢鱼卵密度分别为 $39.65 \text{ ind}/1000 \text{ m}^3$ 、 $27.25 \text{ ind}/1000 \text{ m}^3$ 。2018 年, 泸州江段共出现 2 次产卵高峰, 分别为 5 月 22 日、7 月 11—13 日, 对应的鱼卵密度分别为 $3.81 \text{ ind}/1000 \text{ m}^3$ 、 $4.88 \text{ ind}/1000 \text{ m}^3$; 江津江段 2 次产卵高峰期分别为 5 月 24 日、6 月 23—24 日, 对应的卵密度分别为 $40.59 \text{ ind}/1000 \text{ m}^3$ 、 $80.94 \text{ ind}/1000 \text{ m}^3$ 。2019 年, 泸州江段 1 次产卵高峰期为 6 月 29 日, 对应的卵密度为 $3.22 \text{ ind}/1000 \text{ m}^3$; 江津江段 2 次出现高峰期的时间分别为 6 月 16 日、6 月 29 日, 对应的卵密度分别为 $13.13 \text{ ind}/1000 \text{ m}^3$ 、

$13.90 \text{ ind}/1000 \text{ m}^3$ 。2018 年和 2019 年泸州江段监测到鱼卵时间均晚于江津断面。泸州江段, 2018—2019 年首次采集到鱼卵的时间分别为 5 月 22 日和 6 月 23 日(图 2a, 2b)。江津江段, 2017—2019 年首次采集到鱼卵的时间分别为 5 月 25 日、5 月 20 日和 5 月 16 日(图 2c, 2d, 2e)。

因宜宾江段未调查到鲢鱼卵, 因此在比较不同江段鱼卵密度时不纳入分析。非参数检验显示, 泸州江段和江津江段之间的鱼卵密度具有显著的空间差异, 即江津江段鱼卵平均密度 $[(1.55 \pm 5.85) \text{ ind}/1000 \text{ m}^3]$

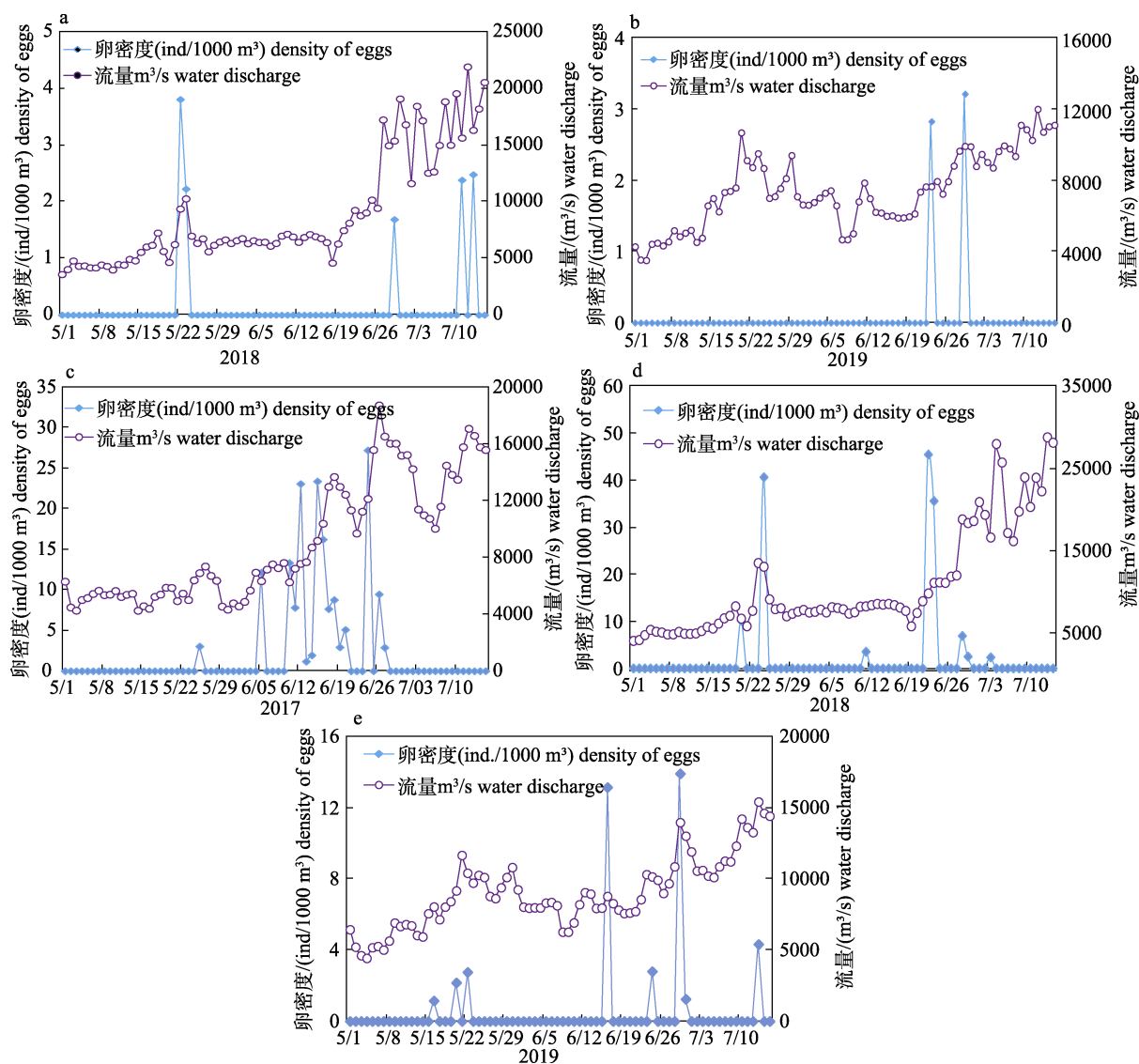


图 2 2017—2019 年长江上游各调查江段鱼卵密度与流量变化趋势

a-b. 泸州江段(LZ); c-e. 江津江段(JJ).

Fig. 2 The variation trend of egg density and water discharge in sampling sections of the upper reach of the Yangtze River from 2017 to 2019

a-b. Luzhou section (LZ); c-e. Jiangjin section (JJ).

显著高于泸州江段 $[(0.12 \pm 0.58) \text{ ind}/1000 \text{ m}^3](P < 0.05)$ 。年际变化显示, 2017—2019 年泸州江段与江津江段年际之间鱼卵密度无显著性差异 $(P > 0.05)$ 。不同江段的鱼卵月密度表现出不同的时间差异特征。Kruskal-Wallis 检验显示, 泸州江段月份间无显著差异 $(P > 0.05)$, 但 7 月鱼卵密度高于 5 月和 6 月(图 3a)。江津江段月份间有显著差异 $(P < 0.05)$, 6 月的卵密度显著高于 5 月和 7 月(图 3b)。3 年月平均鱼卵密度变化显示, 6 月的平均鱼卵密度显著高于其他月份 $(P < 0.05)$ (图 3c), 推测 6 月为鲢的主要繁殖盛期。

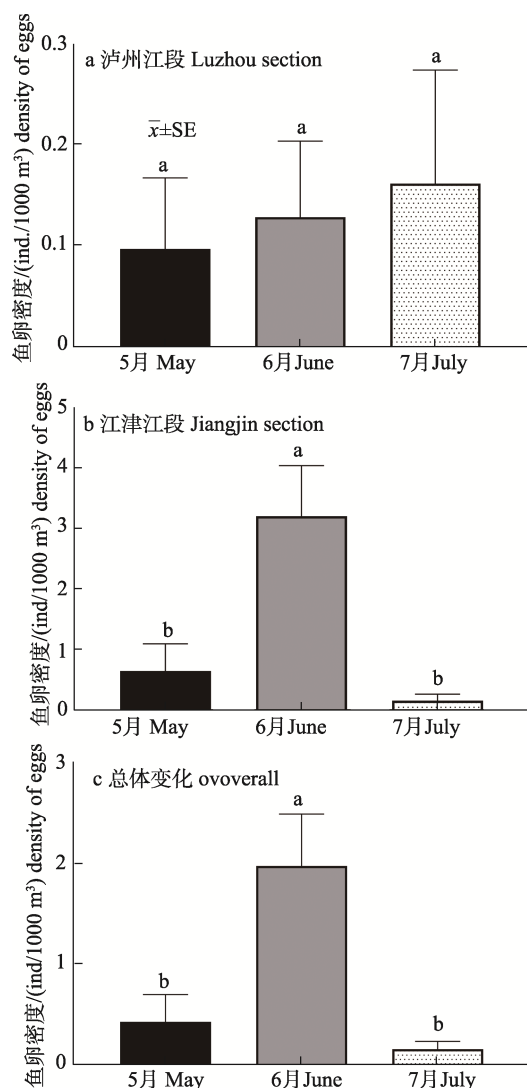


图 3 长江上游各调查江段月平均鱼卵密度变化
小写字母代表不同月份之间具有显著性差异 $(P < 0.05)$ 。
Fig. 3 Monthly variation of average fish egg density in the upper reach of the Yangtze River
Lowercase letters represent significant differences between months $(P < 0.05)$.

2.2 环境因子

2017—2019 年 3 个江段的水温变化呈现一致的规律, 5 月最低, 之后逐渐上升, 7 月水温最高。宜宾江段: 2017—2019 年水温范围分别为 $16.9 \sim 22.1$ °C、 $17.2 \sim 22.9$ °C、 $16.9 \sim 22.9$ °C; 泸州江段: 2018—2019 年水温范围分别为 $18.5 \sim 22.9$ °C 和 $18.3 \sim 22.7$ °C; 江津江段: 2017—2019 年水温范围分别为 $18.8 \sim 23.3$ °C、 $19.7 \sim 24.0$ °C、 $18.7 \sim 24$ °C。宜宾江段与泸州江段平均水温相差 0.8 °C, 宜宾江段和江津江段平均水温相差 1.5 °C, 泸州江段和江津江段平均水温相差 0.7 °C。非参数检验显示, 2017—2019 年长江上游江段水温呈现相似的变化趋势, 即江津江段平均水温 (21.5 ± 1.2) °C 显著高于泸州江段 (20.8 ± 1.2) °C 和宜宾江段 (20.0 ± 1.7) °C $(P < 0.05)$ (图 4a~4c)。宜宾江段水温上升到鲢产卵所需求的最低水温(18 °C)在 5 月中下旬, 比泸州和江津江段晚了半个多月。

调查期间溶氧与透明度表现出一致的变化趋势, 5 月最高, 随后逐渐降低, 7 月为最低。宜宾江段的溶解氧 $[(8.64 \pm 0.54) \text{ mg/L}]$ 、透明度 $[(87.82 \pm 47.37) \text{ cm}]$ 显著高于泸州江段[溶解氧: $(7.86 \pm 0.52) \text{ mg/L}$; 透明度: $44.63 \pm 20.29 \text{ cm}]$ 和江津江段[溶氧: $(7.71 \pm 0.45) \text{ mg/L}$; 透明度: $(38.12 \pm 18.44) \text{ cm}]$ $(P < 0.05)$ (图 4d~4i)。2018 年泸州江段溶解氧显著高于江津江段 $(P < 0.05)$, 2019 年则相反 $(P < 0.05)$; 图 4e, 4f)。

长江上游监测江段流量呈现逐渐增加的趋势, 5 月流量最低, 此后逐渐增加, 7 月为最高。2017—2019 年江津江段的流量显著高于泸州和宜宾江段, 宜宾江段显著低于泸州江段 $(P < 0.05)$; 图 4j~4l)。水位则呈现相反的空间格局, 宜宾江段的水位 $(269.23 \pm 2.03) \text{ m}$ 显著高于泸州江段 $(228.69 \pm 2.63) \text{ m}$ 和江津江段 $(200.67 \pm 2.20) \text{ m}$ $(P < 0.05)$; 图 4m~4o)。

2.3 产卵场规模与位置

调查结果显示, 2017—2019 年江津江段共采集到鱼卵 132 粒, 泸州江段 11 粒。因泸州江段在 2019 年只调查到 2 粒鱼卵, 因此 2019 年的数据不纳入产卵场推算。通过采集到的鲢鱼卵的发育时期显示, 49.52%处于囊胚早期-胚孔封闭期, 40%

处于眼基出现期–尾鳍出现期。根据其发育时期并结合各江段流速分析推算, 2017—2019 年鲢来自采样点上游的 5 个江段(表 1): 2017 年产卵场主要分布在白沙镇–温山坪村和榕山镇–弥陀镇江段, 产卵规模分别为 0.43×10^8 粒和 0.44×10^8 粒; 2018 年主要分布在白沙镇–榕山镇江段和南溪区–盐坪坝江段, 产卵规模分别为 0.83×10^8 粒和 0.06×10^8 粒; 2019 年主要分布在白沙镇–榕山镇江段, 产卵规模为 0.24×10^8 粒。经统计, 产卵场位置在各年间略有差异, 与 2017 年相比, 2018 年长江上游鲢

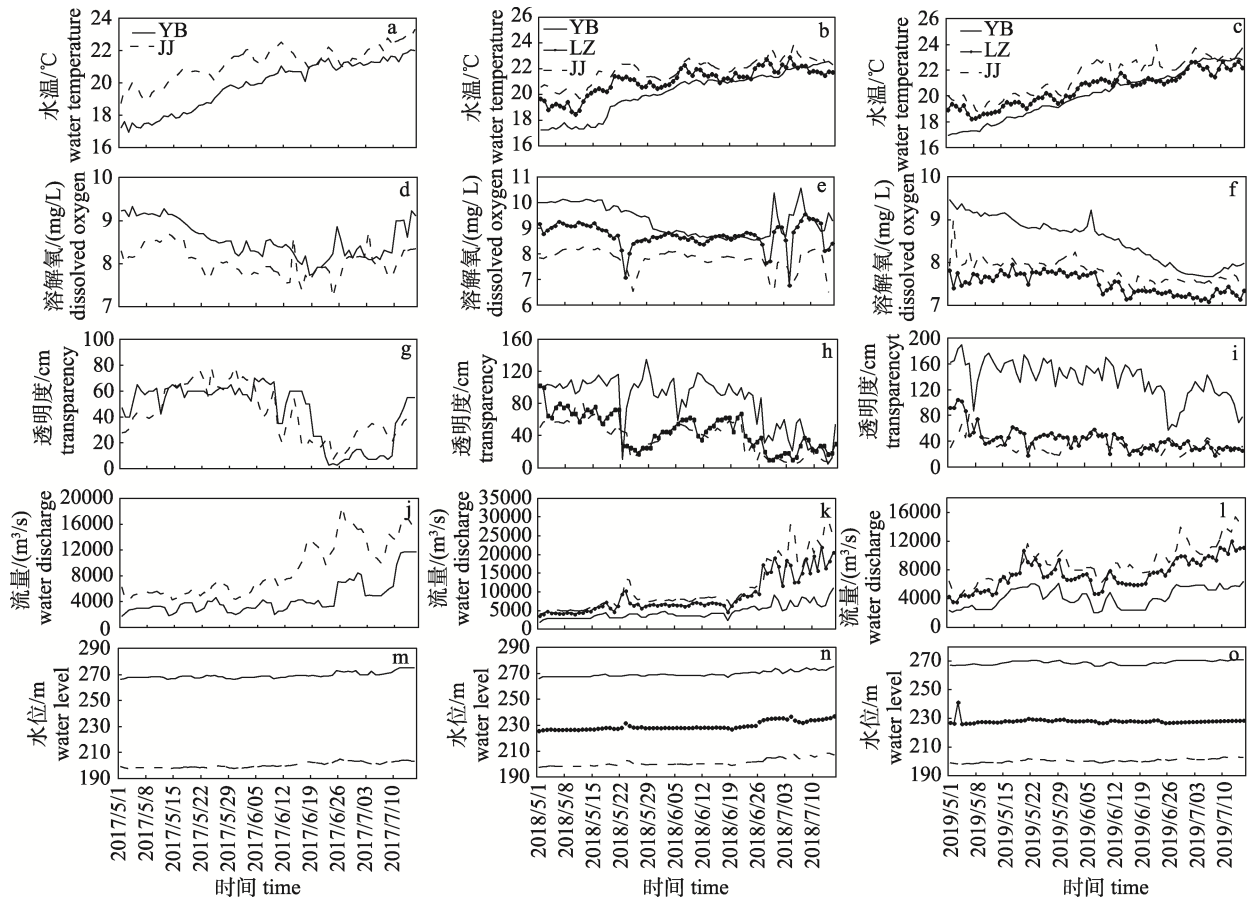


图 4 2017–2019 年 5–7 月长江上游宜宾(YB)、泸州(LZ)和江津(JJ) 3 个江段环境因子变化
Fig. 4 Environmental variables at the three sampling sites at Yinbin (YB), Luzhou (LZ) and Jiangjin (JJ) sections in the upper reach of the Yangtze River during May through July from 2017 to 2019

表 1 长江上游宜宾至江津江段鲢产卵场分布

Tab. 1 Distribution of spawning grounds of *Hypophthalmichthys molitrix* from Yibin to Jiangjin in the upper reaches of the Yangtze River

序号 serial number	产卵场位置 location of spawning ground	漂流距离/km drift distance	年份 year	产卵规模/($\times 10^8$ 粒) spawning scale	占比/% proportion
1	白沙镇–温山坪村 Baishazhen-Wenshanpingcun	39.35–80.73	2017	0.43	32.59
2	榕山镇–弥陀镇 Rongshanzhen-Mituozen	98.2–139.11		0.44	33.69
3	白沙镇–榕山镇 Baishazhen-Rongshanzhen	39.35–98.2	2018	0.83	66.32
4	南溪区–盐坪坝 Nanxiqu-Yanpingba	61.7–98.34		0.06	44.49
5	白沙镇–榕山镇 Baishazhen- Rongshanzhen	39.35–98.2	2019	0.24	31.46

产卵场增加了南溪区至盐坪坝江段, 2018—2019 年白沙镇至弥陀镇江段产卵场范围有所缩小, 缩小了约 30.0%。2017—2019 年 5 个产卵场中白沙镇—榕山镇江段重叠度最高, 产卵规模最大, 为 1.50×10^8 粒, 占总产卵规模的 75.0%。因此, 推测长江上游鲢产卵场主要分布在白沙镇至榕山镇江段。

2.4 鲢早期资源对水文过程的响应

2017—2019 年 3 个监测江段共监测到 8 次产卵高峰期, 2017 年江津江段监测到 2 次产卵高峰期; 2018 年共监测到 3 次产卵高峰期, 其中泸州江段 2 次, 江津江段 1 次; 2019 年监测到 3 次产卵高峰期, 其中泸州江段 1 次, 江津江段 2 次(表 2)。对鲢产卵高峰期的水文指标进行统计显示: 涨水持续时间范围为 3~10 d, 初始流量范围为 4656~16340 m^3/s , 洪峰流量范围为 8770~20565 m^3/s , 流量涨幅范围为 840~12975 m^3/s , 流量增长率范围为 280.00~1808.00 $\text{m}^3/(\text{s}\cdot\text{d})$ (表 2)。水文指标与高峰期产卵量相关性分析显示, 涨水持续时间和流量涨幅与鲢产卵量成显著的正相关($P<0.05$)(表 3), 说明一定的涨水时间和流量涨幅对鲢早期资

源量具有影响效应。

当涨水持续时间为 3 d, 流量涨幅为 4225 m^3/s 时, 鲢卵径流量仅为 0.035×10^8 粒, 占该年调查江段总卵量的 25.00%; 当涨水持续时间为 4 d, 流量涨幅为 5030 m^3/s 时, 鲢卵径流量为 0.168×10^8 粒, 占该年调查江段总卵量的 40.68%; 当涨水持续时间为 5 d, 流量涨幅为 9040 m^3/s 时, 鲢卵径流量为 0.287×10^8 粒, 占该年调查江段总卵量的 19.51%; 当涨水持续时间为 9 d, 流量涨幅为 7430 m^3/s 时, 鲢卵径流量为 0.186×10^8 粒, 占该年调查江段总卵量的 12.64%; 当涨水持续时间为 10 d, 流量涨幅为 12975 m^3/s 时, 鲢卵径流量为 0.385×10^8 粒, 占该年调查江段总卵量的 26.48%。由此推测, 当涨水时间持续 4 d 及以上, 流量涨幅为 5030 m^3/s 及以上时, 有利于促进长江上游江段鲢繁殖。

2.5 环境因子与鲢鱼卵密度分布的影响

对采集到的环境因子进行多种共线性筛选后显示, 流量、水温、透明度、溶氧和离坝距离的 $\sqrt{\text{VIF}}$ 值均小于 4, 不存在多重性共线性问题, 进

表 2 监测江段涨水时段水文指标
Tab. 2 Ecological hydrology indexes in the survy sections

年份 year	监测江段 section	涨水时间 time of flow increase (T_{zs})	涨水持续时间/d duration of flow increase (T_{dur})	洪峰初始 流量/(m^3/s) initial flow (Q_{in})	洪峰流量/ (m^3/s) peak flow (Q_{max})	流量涨幅/ (m^3/s) flow increase (Q_{inc})	流量 增长率/ [$\text{m}^3/(\text{s}\cdot\text{d})$] the rate of flow increase (Q_{rinc})	高峰期鲢卵径 流量/($\times 10^8$ 粒) sliver carps' eggs abundance
2017	江津 JJ	6.10~6.18	9	6270	13700	7430	825.56	0.186
	江津 JJ	6.22~6.26	5	9710	18750	9040	1808.00	0.287
2018	泸州 LZ	5.20~5.23	4	4656	10281	5625	1406.3	0.031
	泸州 LZ	7.13~7.15	3	16340	20565	4225	1408.33	0.035
	江津 JJ	6.19~6.28	10	5825	18800	12975	1297.50	0.385
2019	泸州 LZ	6.25~6.29	5	7240	9925	2685	537.00	0.028
	江津 JJ	6.14~6.16	3	7930	8770	840	280.00	0.100
	江津 JJ	6.26~6.29	4	8920	13950	5030	1257.50	0.168

表 3 监测断面水文指标与鲢产卵量的相关系数
Tab. 3 Correlation coefficient between ecological hydrology indexes and spawning amount of *Hypophthalmichthys molitrix*

指标 item	生态水文指标 ecological hydrology index				
	涨水持续时间/d duration of flow increase (T_{dur})	初始流量/(m^3/s) initial flow (Q_{in})	洪峰流量/(m^3/s) peak flow (Q_{max})	流量涨幅/(m^3/s) flow increase (Q_{inc})	流量增长率/[$\text{m}^3/(\text{s}\cdot\text{d})$] the rate of flow increase (Q_{rinc})
鲢产卵量 spawning amount	0.711*	-0.239	0.527	0.858**	0.372

注: *表示相关性显著($P<0.05$).
Note: * represents significant correlation ($P<0.05$).

一步纳入 GAM 模型构建。以鲢鱼卵密度为响应变量, 采用逐步回归构建 Tweedie-GAM 模型, 利用 AIC 最小原则, 得到 GAM 最优模型为:

$\ln(Y+1)=\alpha+s(WD)+s(Dis\ D)+s(SD)+s(WT)+\varepsilon$
式中, α 为截距, WD 为流量, Dis D 为离坝距离, SD 为透明度, WT 为水温, ε 为残差。
GAM 模型偏差分析显示, 所有解释变量对鲢鱼卵密度的总偏差解释率为 48.9%, 其中流量对卵密度的偏差解释率最高, 为 29.4%, 其次是离坝距离(8.7%)。F 检验表明, 所有解释变量均与鲢

鱼卵密度显著相关($P<0.05$)(表 4)。
从 GAM 模型中得出, 鱼卵密度与流量、离坝距离、透明度和水温等环境之间均呈显著的非线性关系(图 5)。随着流量的增加, 鲢鱼卵密度呈现先上升后下降的趋势。鲢鱼卵密度集中分布在 6000~14000 m³/s 流量范围内, 在流量大于 15000 m³/s 时, 鲢鱼卵密度呈下降趋势(图 5a)。随着离坝距离的增加, 鲢鱼卵密度呈增加趋势(图 5b)。随着透明度的增加, 鲢鱼卵密度呈现下降趋势, 多集中分布于透明度低于 50 cm 的范围内(图 5c)。在

表 4 表 GAM 模型拟合结果的偏差分析
Tab. 4 Analysis of deviance for generalized additive models (GAM)

解释变量 explanatory variable	AIC	累计偏差解释率/% cumulative deviance explained	偏差解释率/% deviance explanation	P
WD 流量	337.485	29.4	29.4	$2.8\times10^{-5**}$
+ Dis D 离坝距离	321.365	38.1	8.7	0.0045*
+ SD 透明度	310.458	43.5	5.4	0.0041*
+ WT 水温	304.289	48.9	5.4	0.0020*

注: **表示差异极显著($P<0.01$), *表示差异显著($P<0.05$).
Notes: ** denotes extremely significant difference ($P<0.01$), * denotes significant difference ($P<0.05$).

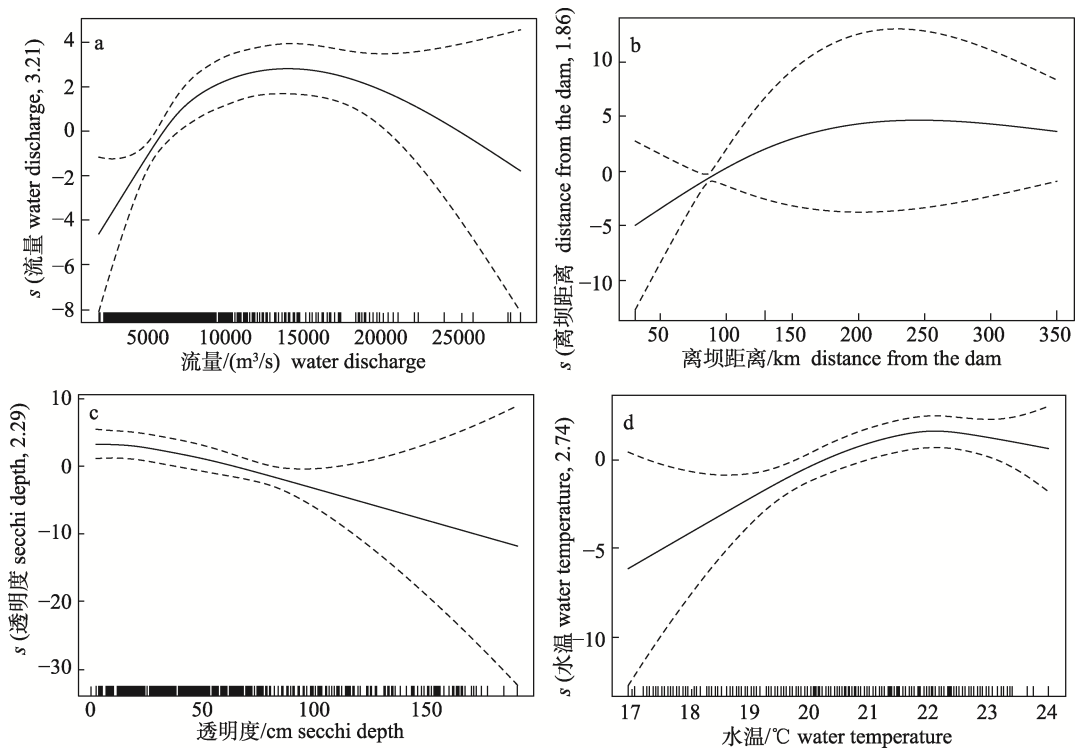


图 5 环境因子对长江上游鲢卵密度的影响
实线表示预测值, 虚线表示 95%置信区间, X 轴上竖线表示解释变量数据集内的数据元素。
Fig. 5 Effects of environmental factors on density of *Hypophthalmichthys molitrix* eggs from the GAM analysis in the upper reaches of the Yangtze River
Solid curve indicates the predicted values. Dotted curves indicase the 95% confidence interval, and the vertical bars on the X axes indicate the data elements in data sets of the explanatory variables.

17~24 °C 的水温范围内, 鲢鱼卵密度随水温的升高呈先上升后缓慢下降的趋势, 水温高于 23 °C 时, 鲢鱼卵密度呈下降趋势, 在水温范围为 21~23 °C, 鲢鱼卵密度分布较为集中(图 5d)。

3 讨论

3.1 长江上游鲢早期资源的时空动态

本研究在连续系统调查的基础上, 探究了金沙江梯级水电站运行条件下长江上游鲢早期资源的时空分布格局。结果显示, 在空间格局上, 鲢鱼卵仅在泸州和江津江段监测到, 宜宾江段 3 年均未调查到, 这与胡兴坤等^[5]和李祥艳等^[7]研究调查结果一致。大坝建设会降低河流的连通性, 不仅导致鱼类生存空间被迫压缩, 且会导致河流水文条件的改变, 尤其是大坝运行所引起的水温变化会改变鱼类的产卵时间、持续时间和规模^[41], 进而对鱼类种群的繁殖活动产生不利影响^[42]。如向家坝-溪洛渡蓄水后向家坝站 4 月水温较自然状态下降 3.3 °C^[43]。四大家鱼的产卵最低水温需达到 18 °C^[17, 32]。本研究调查结果显示, 2017—2019 年宜宾江段水温初次达到 18 °C 的时间相比于泸州和江津江段延迟了约 14~18 d。Zhao 等^[44]利用 Landsat 热红外图像量化大坝建设对下游江段热状态长期影响表明, 大坝对下游江段热状态影响距离至少能达到 20 km。本研究中, 宜宾江段距离向家坝坝址大约为 38 km, 水温显著低于泸州和江津江段, 说明大坝运行引起的水温下降可能是导致该江段未监测到鲢繁殖活动的主要因素之一。Xia 等^[17]研究结果显示, 成年的鲢鱼往往选择水流缓慢、生物饵料丰富、人为干扰少的栖息地, 而较低的水温和饵料获得性也会影响繁殖亲本数量的分布及繁殖亲鱼能量的投入^[28]。3 个监测江段中宜宾江段透明度最高也侧面说明该江段营养物质含量较少。渔获物调查也显示, 在向家坝坝下江段至岷江汇合口以上宜宾江段未调查到鲢成鱼(另发表数据)。另外, 受向家坝水电站影响, 宜宾江段水文情势相较于其他两个监测江段表现为洪峰幅度变小、频率降低。鲢为产漂流性卵鱼类, 产卵时需要涨水刺激, 而向家坝运作时会限制洪峰涨幅及频率, 进一步影响繁殖亲本的分布。因此,

本研究推测大坝下泄的低温水及大坝以下河流的营养水平匮乏, 减少了鱼类重要食物资源产量^[45], 进而影响鱼类繁殖种群的投入与补充。

对比同时期不同江段的鲢卵径流量发现, 江津江段的卵径流量高于泸州江段, 这可能是因为该江段离坝距离最远, 且宜宾至江津江段中间有岷江、沱江和赤水河等支流的汇入, 使得该江段的水文情势(流量、水温)均更趋于自然状态。同时, 与三峡库区丰都江段^[19]和忠县江段^[46]相比, 江津江段鲢卵径流量高于库区江段, 这说明相较于库区水流较缓的江段, 长江上游库尾以上的流水江段更有利于鲢繁殖活动的产生, 该结论与 Wang 等^[47]的研究结果相一致。在鱼类产卵季节, 水温升高、流量上涨等水文条件的变化是形成鱼类产卵高峰必不可少的因素。本研究调查结果显示, 监测江段水温、流量呈现逐渐升高的趋势, 且产卵高峰期主要集中在 5 月下旬和 6 月中下旬, 该结果与曹文宣等^[11]结果一致。研究表明, 在水温升高至 21 °C 以上时, 其性腺发育将快速完成, 性成熟的家鱼亲鱼开始大规模繁殖^[48]。本研究中, 6 月监测江段平均水温为(21.4±0.8) °C, 这可能也是 6 月鱼卵密度显著高于其他月份的原因。

3.2 产卵场的位置及规模变化

鱼类产卵场是鱼类受精、孵化及育幼的水域, 是鱼类繁殖和生存的重要生境, 确定鱼类产卵场所有利于鱼类种群的保护和恢复。三峡大坝蓄水后, 上游部分江段水体变缓, 使得库区忠县等江段的产卵场消失, 鱼类被迫上移寻找新的产卵场所, 其中长江上游重庆以上水流湍急、河道蜿蜒度更大的江段则成为四大家鱼新的主要产卵场^[3]。根据前人^[18-19, 49]的调查结果, 在长江上游向家坝与三峡大坝之间还存在着四大家鱼的产卵场, 其中朱沱镇至泸州江段为四大家鱼主要产卵场。

本研究结果显示, 长江上游宜宾至江津江段存在着鲢产卵场, 集中分布在江津以上的白沙镇至弥陀镇江段, 与历史调查结果较为一致。与段辛斌等^[18]的调查结果相比, 其产卵规模变化不大, 说明长江上游向家坝与三峡大坝之间的激流生境河段能为产漂流性卵鱼类提供产卵等适宜栖息地条件。根据俞立雄^[50]对长江中游四大家鱼产卵场

研究显示,四大家鱼的产卵场多分布在江面变窄、深潭浅滩处,且局部易形成“泡漩水”生境。生态水力因子显示,较适宜的流速、水深和傅汝德数分别为 0.63~1.53 m/s、12.77~19.93 m 和 0.069~0.109。刘亚^[51]研究结果显示,合江至朱沱江段产卵场地貌特征多为河湾湾顶、河道中心和河道上下游,局部地貌为深槽且伴有“泡漩”等复杂流态。产卵场生境水力因子特征显示:合江至朱沱江段平均水深为 8.2~14.17 m,平均流速为 0.57~0.87 m/s,平均傅汝德数为 0.06~0.07。综上说明,长江上游白沙镇至榕山镇江段地形特征及生态水文因子能为鲢产卵提供适宜的生境条件,满足鱼类稳定的繁殖需求。

3.3 环境因子对鲢时空分布的影响

鱼类早期生活史阶段是鱼类生理及身体各种机能处于逐渐完善的阶段,所以此阶段是生命中相对较为脆弱的阶段,极易受外界环境因素的影响而降低存活率。已有研究证明,影响鱼类早期生活史阶段资源变化的人类活动包括水利工程建设、水污染、挖沙和过度捕捞等^[52],其中水利工程建设导致水文情势变化对鱼类繁殖的影响程度最大。本研究与许多已发表的研究结果一致^[18,28,53],长江上游江段流量、水温、透明度和离坝距离对鲢繁殖活动具有显著影响。

大坝运行所引起的水文变化,会使一些河段的流量峰值大小、频率和持续时间发生变化,从而对鱼类产卵期造成负面影响^[54]。鲢属于典型的产漂流性卵鱼类,产卵活动需要一定的涨水刺激。2017—2019 年采集的流量均达到鲢产卵的最低流量需求^[55]。GAM 模型显示,鲢鱼卵密度随流量的增加呈先上升后下降的趋势,这与中华鲟繁殖期间流量需求趋势相似^[56]。2017—2019 年流量变化表现为宜宾江段平均流量显著低于泸州江段和江津江段(图 4j~4l),且 3 年在宜宾江段均未采集到鲢鱼卵。综上说明,适宜的流量范围内对鲢产卵具有积极作用,而流量过大或过小均会对鲢产卵产生负面影响。此外,流量增长率和涨水持续时间也是影响家鱼繁殖的关键水文指标^[57-58]。本研究调查结果显示,产卵高峰期与涨水持续时间和流量涨幅具有显著正相关($P<0.05$),这表明

监测江段流量上涨有效刺激了鲢自然繁殖活动的发生。

水温作为鱼类各生命阶段中的基本物理因子,对鱼类性腺发育、产卵、胚胎发育和孵化等过程的影响尤为强烈^[41,59]。已有资料显示,在自然条件下,当江水水温上升到 18 °C 时鲢开始产卵,水温低于 18 °C 时则停止繁殖,最佳繁殖水温在 20~24 °C^[57]。在本研究中,3 年监测期间采集到鲢鱼卵的温度范围为 19.9~23.7 °C,与长江中游监测到四大家鱼鱼卵温度范围相近^[60]。宜宾江段初次达到鲢产卵的最低水温在 5 月中下旬,相比于蓄水前延迟约 1 个月,与郝好鑫等^[43]的研究结论相近。其原因可能是因金沙江梯级电站低温下泄水延迟了鱼类性腺发育期的积温,造成了产卵期和性腺成熟期的时间不匹配,导致鱼类繁殖规模下降。向家坝蓄水前,长江上游珍稀特有鱼类国家级自然保护区(以下称“保护区”)江段鲢繁殖期为 5—6 月;蓄水后,长江上游保护区江段受下泄低温水的影响,四大家鱼繁殖期则延迟了 10~20 d^[61],与本研究调查结果相近,进一步说明水温降低对鱼类繁殖产生了严重影响。另外,本研究中,监测到鲢产卵高峰期的水温范围 21~23 °C,与长江中游家鱼繁殖高峰期的水温范围相近^[48],且 GAM 模型拟合也得到一致的结果。综合说明,长江上游鲢适宜产卵的水温范围为 21~23 °C。

Jiang 等^[58]采用变化范围分析法(RVA)评估三峡大坝运行后长江中下游水文状况及其空间格局变化。结果表明,在空间格局上,三峡大坝对下游水文流态的影响随离坝距离的增加而减小。尹正杰等^[62]研究也发现,金沙江梯级水库蓄水后,对坝下保护区河段综合水文影响程度表现为从上游至下游江段其水文情势逐渐降低。本研究 GAM 模型显示,随着离坝距离的增加,鲢鱼卵密度呈增加趋势,与 Song 等^[28]和张国^[29]的研究结果一致,这可能是因为向家坝水电站至江津江段沿江有支流(岷江、赤水河和沱江)汇入流量增加。环境因子之间相关性显示,离坝距离与水温具有显著的正相关关系($P<0.05$)。本研究中,离坝距离最近的宜宾江段水温最低,离坝距离最远的江津江段水温最高,与 Wang 等^[63]研究丹江口大坝对沿

江水温的影响效应一致,这也说明大坝对下游江段的影响对坝体附近江段最为明显,其影响程度随坝址距离的增加而逐渐减弱。透明度高的江段其营养物质含量低,鱼类饵料可利用率较低,对鱼类摄食、繁殖和早期资源个体存活率均有负面影响^[28,54]。本研究结果显示,透明度与鱼卵密度具有显著的负相关($P<0.05$),这与前人的研究结果一致^[16,47]。透明度低往往伴随着流量上涨的过程,表明鲢繁殖需要一定的洪水刺激,且在透明度低的条件下产卵也有利于提高鱼类的存活率,对鱼类资源的补充和恢复具有一定的积极影响。

3.4 长江上游江段鲢资源保护建议

金沙江梯级水电站运行后,显著改变了坝下江段水温、流量等水文情势,使得坝下江段鱼类繁殖、生长等方面受到了负面影响。为缓解大坝对鱼类造成的影响,目前长江上游江段已采取建立保护区、增殖放流等一系列保护措施。鉴于本研究调查结果,针对长江上游江段鲢早期资源保护提出以下建议:(1) 优化生态调度。本研究结果表明,鲢鱼卵密度变化与涨水时间和流量涨幅具有积极的响应关系。因此,建议在鱼类主要繁殖季节采用小流量、大流量调度交错进行的方式,调节下泄流量,以满足鲢产卵繁殖的涨水需求,促进鱼类早期资源的扩散和存活。(2) 对鱼类的关键栖息地(如产卵场)实施生态修复措施。根据鱼类的产卵场生境特征,在大型河流梯级水电站运行条件下,进行底质改善、多样性生境营造等生境修复措施,塑造鲢产卵所需的“泡漩水”生境和流速条件,从而提高鱼类繁殖规模。

4 结论

本研究主要探究了金沙江梯级水库运行后,长江上游鲢早期资源分布特征与环境因子的关系。结果显示,相较于靠近大坝的宜宾江段,远离大坝的江津江段其鲢鱼卵资源密度较高;影响长江上游鲢时空分布的主要环境因子为流量、离坝距离、水温 and 透明度;长江上游江段分布着多处产卵场,主要集中分布在长江上游白沙镇-榕山镇江段。长江上游激流生境能够满足鲢繁殖的生境需求,随着长江流域十年禁渔生态保护工作的推

行,笔者建议将长江上游重庆至泸州江段作为鱼类优先保护重点区域,并在鱼类繁殖季节开展生态调度、生境修复等生态补偿措施,以保证鱼类资源的维持和恢复。

参考文献:

- [1] Li C L, Zhou J Z, Ouyang S, et al. Water resources optimal allocation based on large-scale reservoirs in the upper reaches of Yangtze River[J]. Water Resources Management, 2015, 29(7): 2171-2187.
- [2] Li S, Zeng L, Zhang C J, et al. Spatio-temporal variations and propagation from meteorological to hydrological drought in the Upper Yangtze River Basin over last 120 years[J]. Climate Change Research, 2023, 19(3): 263-277. [李帅, 曾凌, 张存杰, 等. 长江上游近 120 年来气象干旱和水文干旱时空变化关系及其传递特征[J]. 气候变化研究进展, 2023, 19(3): 263-277.]
- [3] Jiang W, Liu H Z, Duan Z H, et al. Seasonal variation in drifting eggs and larvae in the Upper Yangtze, China[J]. Zoological Science, 2010, 27(5): 402-409.
- [4] Liu J, Cao W X, Chang J B. The relationship between species diversity of fish and basin characteristics of main rivers in the upper reaches of the Yangtze River[J]. Journal of Jishou University (Natural Science Edition), 2004, 25(1): 42-47. [刘军, 曹文宣, 常剑波. 长江上游主要河流鱼类多样性与流域特征关系[J]. 吉首大学学报(自然科学版), 2004, 25(1): 42-47.]
- [5] Hu X K, Shao K, Que Y F, et al. Dynamic changes of early stage fish resources with drifting eggs in Yibin section of the lower Jinsha River[J]. Journal of Hydroecology, 2023, 44(2): 73-80. [胡兴坤, 邵科, 阙延福, 等. 金沙江下游宜宾段产漂流性卵鱼类早期资源动态变化[J]. 水生态学杂志, 2023, 44(2): 73-80.]
- [6] Cao W X. Water ecological restoration in the cascade development of hydropower in the upper reaches of the Yangtze River[J]. Technology and Economy of Changjiang, 2019, 3(2): 5-10. [曹文宣. 长江上游水电梯级开发的水域生态修复问题[J]. 长江技术经济, 2019, 3(2): 5-10.]
- [7] Li X Y, Tian H W, Pu Y, et al. Study on the status of the early-stage fish resources at Yibin section in the upper reaches of the Yangtze River[J]. Progress in Fishery Sciences, 2022, 43(4): 93-104. [李祥艳, 田辉伍, 蒲艳, 等. 长江上游宜宾江段鱼类早期资源现状研究[J]. 渔业科学进展, 2022, 43(4): 93-104.]
- [8] Yang Z, Tang H Y, Tao J P, et al. The effect of cascaded huge dams on the downstream movement of *Coreius guichenoti* (Sauvage & Dabry de Thiersant, 1874) in the Upper Yangtze River[J]. Environmental Biology of Fishes, 2017, 100(11): 1507-1516.
- [9] Niu X Q, Tan P L. Studies on biological regulation of Three Gorges Project[J]. China Water Resources, 2006(14): 8-10,

24. [钮新强, 谭培伦. 三峡工程生态调度的若干探讨[J]. 中国水利, 2006(14): 8-10, 24.]
- [10] Gao T H, Tian H W, Wang H, et al. Spatial and temporal distributions and influence factors of brass gudgeon (*Coreius heterodon*) eggs in Jiangjin section of the Upper Yangtze River[J]. Journal of Fisheries of China, 2015, 39(8): 1099-1106. [高天珩, 田辉伍, 王涵, 等. 长江上游江津断面铜鱼鱼卵时空分布特征及影响因子分析[J]. 水产学报, 2015, 39(8): 1099-1106.]
- [11] Cao W X, Chang J B, Qiao Y. Fish resources of early life history stages in Yangtze River[M]. Beijing: China Water & Power Press, 2007. [曹文宣, 常剑波, 乔晔. 长江鱼类早期资源[M]. 北京: 中国水利水电出版社, 2007.]
- [12] Wang L F, Tian H W, Yan Z L, et al. Status of early-stage fish resources and hydrological condition response relationship in Luzhou section of Upper Yangtze River[J]. Resources and Environment in the Yangtze Basin, 2022, 31(4): 814-822. [王龙飞, 田辉伍, 严忠奎, 等. 长江上游泸州江段鱼类早期资源现状及其与水文条件响应关系[J]. 长江流域资源与环境, 2022, 31(4): 814-822.]
- [13] Zhang X B, Yang S F, Yang W, et al. The distribution of the early-stage fish resources between Yibin-Jiangjin and Fuling-Fengdu in the upper reaches of the Yangtze River[J]. Freshwater Fisheries, 2021, 51(5): 51-59. [张先炳, 杨胜发, 杨威, 等. 长江上游宜宾-江津与涪陵-丰都江段鱼类早期资源分布研究[J]. 淡水渔业, 2021, 51(5): 51-59.]
- [14] Hua C X, Zhu Q C, Shi Y C, et al. Comparative analysis of CPUE standardization of Chinese Pacific saury (*Cololabis saira*) fishery based on GLM and GAM[J]. Acta Oceanologica Sinica, 2019, 38(10): 100-110.
- [15] Ma J, Huang J L, Chen J H, et al. Analysis of spatiotemporal fish density distribution and its influential factors based on generalized additive model (GAM) in the Yangtze River Estuary[J]. Journal of Fisheries of China, 2020, 44(6): 936-946. [马金, 黄金玲, 陈锦辉, 等. 基于 GAM 的长江口鱼类资源时空分布及影响因素[J]. 水产学报, 2020, 44(6): 936-946.]
- [16] Fang D A, Xue X P, Xu D P, et al. Ichthyoplankton species composition and assemblages from the estuary to the Hukou section of the Changjiang River[J]. Frontiers in Marine Science, 2021, 8: 759429.
- [17] Jian Y, Zhang Y L, Song Y H, et al. Effect of environmental factors on fish distribution based on GAM and GWR model: A case study of *Sillago sihama* in the Shandong coastal waters[J]. Haiyang Xuebao, 2022, 44(7): 103-111. [简盈, 张云雷, 宋业晖, 等. 基于 GAM 和 GWR 模型分析环境因子对鱼类分布的影响——以山东近海多鳞鱈为例[J]. 海洋学报, 2022, 44(7): 103-111.]
- [18] Shono H. Application of the Tweedie distribution to zero-catch data in CPUE analysis[J]. Fisheries Research, 2008, 93(1-2): 154-162.
- [19] Zhang T J, Song L M, Yuan H C, et al. A comparative study on habitat models for adult bigeye tuna in the Indian Ocean based on gridded tuna longline fishery data[J]. Fisheries Oceanography, 2021, 30(5): 584-607.
- [20] Xu W, Yang Z, Yi R, et al. Relationship between environmental variables and egg abundance of the four major Chinese carps, downstream of the Three Gorges Reservoir[J]. River Research and Applications, 2021, 37(8): 1191-1200.
- [21] Chen Y B, Liao W G, Peng Q D, et al. A summary of hydrology and hydrodynamics conditions of four Chinese carps' spawning[J]. Journal of Hydroecology, 2009, 30(2): 130-133. [陈永柏, 廖文根, 彭期冬, 等. 四大家鱼产卵水文水动力特性研究综述[J]. 水生态学杂志, 2009, 30(2): 130-133.]
- [22] Fang D A, Zhou Y F, Ren P, et al. The status of silver carp resources and their complementary mechanism in the Yangtze River[J]. Frontiers in Marine Science, 2022, 8: 790614.
- [23] Xia Y G, Li X H, Yang J P, et al. Elevated temperatures shorten the spawning period of silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*) in a large subtropical river in China[J]. Frontiers in Marine Science, 2021, 8: 708109.
- [24] Duan X B, Tian H W, Gao T H, et al. Resources status of ichthyoplankton in the Upper Yangtze River before the storage of Jinsha River first stage project[J]. Resources and Environment in the Yangtze Basin, 2015, 24(8): 1358-1365. [段辛斌, 田辉伍, 高天珩, 等. 金沙江一期工程蓄水前长江上游产漂流性卵鱼类产卵场现状[J]. 长江流域资源与环境, 2015, 24(8): 1358-1365.]
- [25] Zhao W, Gao L, Duan X B, et al. Status of early stage fish resources in Fengdu section of the Three Gorges Reservoir area[J]. Journal of Hydroecology, 2021, 42(2): 49-55. [赵雯, 高雷, 段辛斌, 等. 三峡库区丰都江段鱼类早期资源现状研究[J]. 水生态学杂志, 2021, 42(2): 49-55.]
- [26] Zhai D D, Cai J, Yu J X, et al. Genetic diversity and population differentiation of silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*) in the upper reaches of the Yangtze River[J]. Journal of Beijing Normal University (Natural Science), 2021, 57(2): 274-282. [翟东东, 蔡金, 喻记新, 等. 长江上游鲢群体遗传多样性和遗传分化[J]. 北京师范大学学报(自然科学版), 2021, 57(2): 274-282.]
- [27] Xiong F, Liu H Y, Duan X B, et al. Age and growth of *Hypophthalmichthys molitrix* in Jiangjin of the upper reaches of the Yangtze River[J]. Journal of Southwest University (Natural Science Edition), 2013, 35(3): 28-35. [熊飞, 刘红艳, 段辛斌, 等. 长江上游江津江段鲢种群的年龄和生长特征[J]. 西南大学学报(自然科学版), 2013, 35(3): 28-35.]
- [28] Song Y Q, Cheng F, Murphy B R, et al. Downstream effects of the Three Gorges Dam on larval dispersal, spatial distribution, and growth of the four major Chinese carps call for reprioritizing conservation measures[J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 2018, 75(1): 141-151.
- [29] Zhang G. Spatial-temporal pattern of early resources of four major fishes in the middle reaches of the Yangtze River[D]. Beijing: University of Chinese Academy of Sciences, 2012. [张国. 长江中游四大家鱼早期资源的时空格局研究[D]. 北京: 中国科学院大学, 2012.]

- [30] Hu M L, Yang Q J, Shi Z M, et al. Species composition and abundance of egg and larval fish in the lower reaches of Ganjiang River under cascaded development[J]. Applied Ecology and Environmental Research, 2022, 20(2): 1229-1240.
- [31] Chen D Q. Handbook of fish monitoring in the Yangtze River[M]. Beijing: Science Press, 2013. [陈大庆. 长江鱼类监测手册[M]. 北京: 科学出版社, 2013.]
- [32] Yi B L, Yu Z T, Liang Z S, et al. Water conservancy project construction and Fishery Ecology Research Collection: Gezhouba water control project and four famous fishes in Yangtze River[M]. Wuhan: Hubei Science and Technology Press, 1988. [易伯鲁, 余志堂, 梁秩桑, 等. 水利枢纽建设与渔业生态研究专集: 葛洲坝水利枢纽与长江四大家鱼[M]. 武汉: 湖北科学技术出版社, 1988.]
- [33] Wang Y Y, Kao Y C, Zhou Y M, et al. Can water level management, stock enhancement, and fishery restriction offset negative effects of hydrological changes on the four major Chinese carps in China's largest freshwater lake?[J]. Ecological Modelling, 2019, 403: 1-10.
- [34] Xiao Y, Deng J H, Yang S F, et al. Study on the spawning habitat suitability of four major Chinese carps in the fluctuating backwater area of the Three Gorges Reservoir[J]. Ecological Indicators, 2022, 143: 109314.
- [35] Ma W, Gao C X, Qin S, et al. Do two different approaches to the season in modeling affect the predicted distribution of fish? A case study for *Decapterus maruadsi* in the offshore waters of southern Zhejiang, China[J]. Fishes, 2022, 7(4): 153.
- [36] Long X Y, Wan R, Li Z G, et al. Spatio-temporal distribution of *Konosirus punctatus* spawning and nursing ground in the South Yellow Sea[J]. Acta Oceanologica Sinica, 2021, 40(8): 133-144.
- [37] Tweedie M C K. An Index Which Distinguishes Between some Important Exponential Families. Statistics: Applications and New Directions[M]. Proceedings of the Indian Statistical Institute Golden Jubilee International Conference, 1984.
- [38] Pedersen E J, Miller D L, Simpson G L, et al. Hierarchical generalized additive models in ecology: An introduction with mgcv[J]. PeerJ, 2019, 7: e6876.
- [39] Zhang Y X, Bian X D, Shan X J, et al. Spatio-temporal distribution of chub mackerel (*Scomber japonicus*) spawning grounds and its relationship with environmental factors in the offshore waters of Yantai-Weihai[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2022, 29(4): 618-632. [张雨轩, 卞晓东, 单秀娟, 等. 烟威近岸海域鲈产卵场时空分布及其与环境因子的关系[J]. 中国水产科学, 2022, 29(4): 618-632.]
- [40] Song M J, Choi S, Bae W B, et al. Identification of primary effectors of N₂O emissions from full-scale biological nitrogen removal systems using random forest approach[J]. Water Research, 2020, 184: 116144.
- [41] Zhang P, Qiao Y, Grenouillet G, et al. Responses of spawning thermal suitability to climate change and hydropower operation for typical fishes below the Three Gorges Dam[J]. Ecological Indicators, 2021, 121: 107186.
- [42] Zhang H, Kang M, Wu J M, et al. Increasing River temperature shifts impact the Yangtze ecosystem: Evidence from the endangered Chinese sturgeon[J]. Animals: an Open Access Journal from MDPI, 2019, 9(8): 583.
- [43] Hao H X, Yang X, Yang M F, et al. Impacts of the cascade reservoirs of Jinshajiang River on water temperature and fish spawning time[J]. Journal of Lake Sciences, 2023, 35(1): 247-257. [郝好鑫, 杨霞, 杨梦斐, 等. 金沙江下游梯级水库对水温及鱼类适宜产卵时间的影响[J]. 湖泊科学, 2023, 35(1): 247-257.]
- [44] Zhao J Y, Li H, Cai X B, et al. Long-term (2002–2017) impacts of Danjiangkou Dam on thermal regimes of downstream Han River (China) using Landsat thermal infrared imagery[J]. Journal of Hydrology, 2020, 589: 125135.
- [45] Zhang G, Wu L, Li H T, et al. Preliminary evidence of delayed spawning and suppressed larval growth and condition of the major carps in the Yangtze River below the Three Gorges Dam[J]. Environmental Biology of Fishes, 2012, 93(3): 439-447.
- [46] Li M Z, Ma Q, Chen L, et al. Natural reproduction and hydrologic requirements of pelagophil fish in the Three Gorges Reservoir[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2019, 43(S1): 84-96. [黎明政, 马琴, 陈林, 等. 三峡水库产漂流性卵鱼类繁殖现状及水文需求研究[J]. 水生生物学报, 2019, 43(S1): 84-96.]
- [47] Wang Z, Cheng F, Hou G, et al. Distribution of *Botia superciliaris* (Günther, 1892) ichthyoplankton in the upper mainstem of the Yangtze River preimpoundment and postimpoundment of the upstream dam cascade[J]. River Research and Applications, 2019, 35(7): 1053-1061.
- [48] Li B, Gao X C, Huang T, et al. Effects of ecological operation of Three Gorges Reservoir on spawning of four major Chinese carps in Yichang section of Yangtze River[J]. Resources and Environment in the Yangtze Basin, 2021, 30(12): 2873-2882. [李博, 郜星辰, 黄涛, 等. 三峡水库生态调度对长江中游宜昌江段四大家鱼自然繁殖影响分析[J]. 长江流域资源与环境, 2021, 30(12): 2873-2882.]
- [49] Wang H L, Li M Z, Gao X, et al. The status of the early stage fish resources in the Fengdu section of the Three Gorges Reservoir[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2015, 39(5): 954-964. [王红丽, 黎明政, 高欣, 等. 三峡库区丰都江段鱼类早期资源现状[J]. 水生生物学报, 2015, 39(5): 954-964.]
- [50] Yu L X. Study on the topography and hydrodynamic characteristics of the four major Chinese carps' typical spawning grounds in the middle reaches of the Yangtze River[D]. Chongqing: Southwest University, 2018. [俞立雄. 长江中游四大家鱼典型产卵场地形及水动力特征研究[D]. 重庆: 西南大学, 2018.]
- [51] Liu Y. Spawning grounds of drift spawning fish in the upper reaches of the Yangtze River study on hydrodynamic characteristics[D]. Chongqing: Chongqing Jiaotong University, 2022. [刘亚. 长江上游产漂流性卵鱼类产卵场水动力特征研究[D]. 重庆: 重庆交通大学, 2022.]

- [52] Lei H, Xie W X, Huang D M, et al. The early evolution of the fish with pelagic eggs resources in the upstream of Danjiangkou Reservoir after the cascade development[J]. Journal of Lake Sciences, 2018, 30(5): 1319-1331. [雷欢, 谢文星, 黄道明, 等. 丹江口水库上游梯级开发后产漂流性卵鱼类早期资源及其演变[J]. 湖泊科学, 2018, 30(5): 1319-1331.]
- [53] Peng Y X, Fang D, Xu D P, et al. Correlation between the temporal and spatial characteristics of larval *Ctenopharyngodon idellus* resource and hydrological factors in the Anqing section of the Yangtze River[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2022, 29(2): 314-324. [彭云鑫, 方弟安, 徐东坡, 等. 长江安庆段草鱼仔稚鱼资源时空动态特征与水文因子的相关性[J]. 中国水产科学, 2022, 29(2): 314-324.]
- [54] Yang Z, Zhu Q G, Cao J, et al. Using a hierarchical model framework to investigate the relationships between fish spawning and abiotic factors for environmental flow management[J]. Science of the Total Environment, 2021, 787: 147618.
- [55] Yi Y J, Wang Z Y, Yang Z F. Impact of the Gezhouba and Three Gorges Dams on habitat suitability of carps in the Yangtze River[J]. Journal of Hydrology, 2010, 387(3-4): 283-291.
- [56] Luo H H. Study on key environmental factors and suitability of Chinese sturgeon reproduction[D]. Beijing: China Institute of Water Resources and Hydropower Research, 2013. [骆辉煌. 中华鲟繁殖的关键环境因子及适宜性研究[D]. 北京: 中国水利水电科学研究院, 2013.]
- [57] Guo W X, Jin Y G, Zhao R C, et al. The impact of the ecohydrologic conditions of Three Gorges Reservoir on the spawning activity of four major Chinese carps in the middle of Yangtze River, China[J]. Applied Ecology and Environmental Research, 2021, 19(6): 4313-4330.
- [58] Jiang L Z, Ban X A, Wang X L, et al. Assessment of hydrologic alterations caused by the Three Gorges Dam in the middle and lower reaches of Yangtze River, China[J]. Water, 2014, 6(5): 1419-1434.
- [59] Pankhurst N W, Munday P L. Effects of climate change on fish reproduction and early life history stages[J]. Marine and Freshwater Research, 2011, 62(9): 1015.
- [60] Xu W, Yang Z, Chen X J, et al. Three gorges reservoir ecological operation effect on the spawning of the four major Chinese carps[J]. Research of Environmental Sciences, 2020, 33(5): 1129-1139. [徐薇, 杨志, 陈小娟, 等. 三峡水库生态调度试验对四大家鱼产卵的影响分析[J]. 环境科学研究, 2020, 33(5): 1129-1139.]
- [61] Wang K, Xiao Y, Mao J Q, et al. Study on the spawning period of typical fishes in the lower reaches of Jinsha River under the influence of water temperature change[J]. Journal of Hohai University (Natural Sciences), 2023, 51(2): 50-55. [王康, 肖洋, 毛劲乔, 等. 水温变化影响下金沙江下游典型鱼类繁殖期研究[J]. 河海大学学报(自然科学版), 2023, 51(2): 50-55.]
- [62] Yin Z J, Xu J J, Tian H W, et al. Flow regime alteration in the National Nature Reserve for rare and endemic fishes in the upper reaches of the Yangtze River[J]. Freshwater Fisheries, 2014, 44(6): 37-43. [尹正杰, 许继军, 田辉伍, 等. 长江上游珍稀特有鱼类保护区水文情势时空变化特征初步分析[J]. 淡水渔业, 2014, 44(6): 37-43.]
- [63] Wang Y K, Tao Y W, Qiu R J, et al. A framework for assessing river thermal regime alteration: A case study of the Hanjiang River[J]. Journal of Hydrology, 2022, 610: 127798.

Spatial and temporal distribution of *Hypophthalmichthys molitrix* early-stage resources in the upper reaches of the Yangtze River under the operation condition of cascade hydropower station

PU Yan^{1,3}, DENG Huatang¹, TIAN Huiwu¹, WU Xinghua², TANG Xiliang², YANG Hao^{1,4}, WANG Min^{1,3}, DUAN Xinbin¹, CHEN Daqing^{1,3}

1. National Agricultural Science Observing and Experimental Station of Chongqing; Yangtze River Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Science, Wuhan 430223, China;
2. China Three Gorges Corporation, Wuhan 430010, China;
3. Key Laboratory of Freshwater Fish Reproduction and Development (Ministry of Education); School of Life Sciences, Southwest University, Chongqing 400715, China;
4. Fisheries and Aquaculture Biotechnology Laboratory, College of Fisheries, Southwest University, Chongqing 400715, China

Abstract: Dam construction alters natural river flows and hydrological regimes, including water temperature regimes, and this is a key environmental factor influencing fish reproduction. The aim of this study was to investigate the distribution and replenishment mechanism of the early population of silver carp, *Hypophthalmichthys molitrix* under the influence of the cascade hydropower station on Jinsha River Dam. Based on the early resource survey data of three sections [Yibin (YB), Luzhou (LZ) and Jiangjin (JJ)] in the upper Yangtze River reaches taken from May to July of 2017 to 2019, generalized additive models with Tweedie distribution were used to analyze the major environmental factors influencing their temporal and spatial patterns. The results revealed that the density of silver carp eggs showed a consistent trend from 2017 to 2019. Spatially, no *H. molitrix* egg was collected at YB, which was closest to the dam in the three river sections, whereas the density of *H. molitrix* eggs was highest at JJ, which was the farthest from the dam with the highest flow and water temperature and the lowest water transparency. Temporally, the density of fish eggs in June was significantly higher than that in May and July, suggesting that June was the peak breeding period of *H. molitrix* in the upper reaches of the Yangtze River. Generalized additive model analysis indicated that water discharge, distance from the dam, water transparency, and water temperature were the main environmental factors significantly affecting the spatial distribution of fish egg density with different relative contributions, together explaining more than 48.9% of total deviance observed ($P < 0.05$). The highest interpretation rate of the deviation of the flow was 29.4%, followed by 8.7% by the distance from the dam. Density distribution of *H. molitrix* egg were mainly in the range of water temperature 21–23 °C, flow rate 6000–14000 m³/s, and transparency of less than 50 cm. Comprehensive analysis indicates that the low-temperature, low-flow, and high-transparency water released by the dam operation impact the natural reproduction of *H. molitrix* in the river section near the dam, while the degree of dam impact on fish reproduction is gradually weakened by increasing distance on the dam and the inflow of tributaries along the river, thus forming the longitudinal recovery gradients. The correlation analysis between spawning yield and hydrological indexes showed that the quantity of fish eggs was positively correlated with the duration of water rise and the increase of discharge ($P < 0.05$). The natural reproduction of *H. molitrix* in the upper reaches of the Yangtze River benefits when the duration of water rise lasts for more than four days and the cumulative increase of flow exceeds 5030 m³/s. Additionally, the spawning activities of *H. molitrix* showed a tendency to migrate upstream in the post-dam of the Three Gorges Dam, and the upper reaches of the Yangtze River from Baisha Town to Rongshan Town were the main spawning grounds of *H. molitrix*. Hence, the river sections further away from the dam, especially the Chongqing-Luzhou section above the reservoir tail, are suggested to be protected as the key breeding area for the growth and sustenance of *H. molitrix* population.

Key words: *Hypophthalmichthys molitrix*; spatial-temporal distribution; environmental factors; Tweedie-GAM model; the upper reaches of Yangtze River

Corresponding author: TIAN Huiwu. E-mail: tianhw@yfi.ac.cn