

气候变化对雅鲁藏布江拉萨裂腹鱼生长的影响

苟仕骥¹, 林少卿², 张文敏³, 李大鹏^{1,4,5}, 刘香江^{1,4,5}, 霍 斌^{1,4,5}

1. 华中农业大学 水产学院, 湖北 武汉 430070
2. 西藏自治区动物疫病预防控制中心(畜牧总站), 西藏 拉萨 850032
3. 武汉中科瑞华生态科技股份有限公司, 湖北 武汉 430070
4. 长江经济带大宗水生生物产业绿色发展教育部工程研究中心, 湖北 武汉 430070
5. 池塘健康养殖湖北省工程实验室, 湖北 武汉 430070

摘要: 为揭示裂腹鱼类生长对过往气候变化的长期响应规律, 基于硬组织年代学方法研究重建了拉萨裂腹鱼 (*Schizothorax waltoni*) 50 年的历史生长序列, 并利用混合效应模型探索了生长对过往气候变化的响应。结果显示, 年轮计数法和交叉定年法估算的拉萨裂腹鱼年龄的平均百分比误差 (IAPE) 分别为 5.13% 和 0%, 随着年龄的增长 2 种方法估算年龄的差异逐渐增大。估算的同步生长系数均值为 0.406, 实测轮纹宽度随年龄的增长呈显著减小趋势。构建的生长混合效应模型对拉萨裂腹鱼生长的解释率高达 91.7%, 其中, 内在因子和气候因子的解释率总计为 80.1%。拉萨裂腹鱼生长展现出个体和年际变异性, 其生长稳态在 20 世纪 90 年代发生了转变。气温、北極涛动 (AO)、厄尔尼诺南方涛动 (ENSO) 和印度洋偶极子 (IOD) 均与拉萨裂腹鱼生长呈负的线性关系, 且对其生长的影响存在空间和滞后效应。其中, 印度洋偶极子是关键气候因子, 该因子估算的参数值为 -0.0618 。建议后续研究将性成熟因子和其他环境因子纳入模型构建, 并综合考虑时间、空间和物种等多维尺度, 从而更系统、深入地揭示裂腹鱼类生长对多重环境变化的响应规律。

关键词: 拉萨裂腹鱼; 生长; 硬组织年代学; 气候变化; 混合效应模型

中图分类号: S 931.1

文献标志码: A

开放科学 (资源服务) 标识码 (OSID):



Effects of climate change on growth of *Schizothorax waltoni* in Yarlung Zangbo River

GOU Shiqi¹, LIN Shaoqing², ZHANG Wenmin³, LI Dapeng^{1,4,5}, LIU Xiangjiang^{1,4,5}, HUO Bin^{1,4,5}

1. College of Fisheries, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China
2. Animal Epidemic Disease Prevention and Control Center of Tibet Autonomous Region, Lhasa 850032, China
3. Wuhan Sinoeco Ecological Science & Technology Co., Ltd., Wuhan 430070, China
4. Engineering Research Center of Green Development for Conventional Aquatic Biological Industry in the Yangtze River Economic Belt, Ministry of Education, Wuhan 430070, China
5. Hubei Provincial Engineering Laboratory for Pond Aquaculture, Wuhan 430070, China

Abstract: To elucidate long-term response patterns of Schizothoracine fishes growth to past climate change, we reconstructed a 50-year historical growth chronology of *Schizothorax waltoni* by using hard tissue dendrochronology and explored its growth response to past climate variability through mixed-effects models. The results demonstrate that the index of average percentual error in age estimation between annual ring counting and cross-dating methods was 5.13% and 0%, respectively, with the discre-

收稿日期: 2025-05-26; 修回日期: 2025-06-03

基金项目: 农业农村部财政专项“西南地区重点水域渔业资源与环境调查”

作者简介: 苟仕骥 (1999—), 男, 硕士研究生, 研究方向为渔业资源。E-mail: gsq@webmail.hzau.edu.cn

通信作者: 霍 斌 (1983—), 男, 副教授, 博士, 研究方向为渔业资源。E-mail: huobin@mail.hzau.edu.cn

pancy between the two methods increasing with age. The mean synchrony index of growth chronology was 0.406, and a significant decreasing trend in measured increment width was observed with advancing age. The constructed growth mixed-effects model explained 91.7% of the growth variation in *S. waltoni*, with intrinsic factors and climatic factors collectively accounting for 80.1% of the explanatory power. The growth of *S. waltoni* exhibited both individual and interannual variability, with a growth regime shift occurring in the 1990s. Temperature, Arctic Oscillation (AO), El Niño-Southern Oscillation (ENSO), and Indian Ocean Dipole (IOD) all showed negative linear relationships with fish growth, demonstrating spatial and lag effects on growth patterns. Notably, IOD emerged as the key climatic driver, with an estimated parameter value of -0.061 . Future studies should incorporate sexual maturity and additional environmental factors into model construction while considering temporal scales, spatial scales, and species-specific characteristics to achieve a more comprehensive understanding of schizothoracine fishes' growth responses to multifaceted environmental changes.

Keywords: *Schizothorax waltoni*; Growth; Hard tissue chronology; Climate change; Mixed-effects models

青藏高原位于中国西南部, 总面积约 $3.08 \times 10^6 \text{ km}^2$, 平均海拔达 4 320 m。作为“地球第三极”和“亚洲水塔”, 这里储存着全球仅次于南北极的冰川资源, 为世界三分之一的人口供给淡水资源, 是中国重要的地理和生态安全屏障^[1-2]。其独特的高原地理环境孕育了丰富多样的特有物种, 是全球生物多样性保护的热点区域^[3-5]。雅鲁藏布江是流经青藏高原南部的一条国际河流, 在印度境内称为布拉马普特拉河, 其平均海拔 4 000 m 以上, 是世界上海拔最高的河流之一, 也是中国淡水、生物和能源宝库^[6-8]。雅鲁藏布江流域位于西藏人口密集区域, 为当地社会经济的发展提供了重要的生态支撑, 被称为西藏高原的“母亲河”。该流域作为全球气候变化的敏感区, 近几十年来呈现明显的暖湿化趋势, 其气候变化幅度显著高于全球平均水平^[9-10]。这种变化通过生态级联效应影响水生生物的生境, 导致群落结构、生活史特征及分布格局的改变^[11-14]。鱼类是水域生态系统物质循环和能量流动的关键环节, 横跨从初级消费者到顶级捕食者的多个营养级, 对环境变化极为敏感, 是重要的关键种和指示种^[15-17]。相较于海洋鱼类, 淡水鱼类受地理隔离限制难以向高纬度迁移, 通常只能向高海拔水域扩散以应对气候变化^[11-12]。然而, 随着淡水生态系统破碎化加剧, 人工障碍物阻隔它们的迁移, 迫使许多种类只能通过调整生活史策略来适应新的环境^[18-19]。

裂腹鱼类是主要分布于中亚高山水域的鲤科冷水性鱼类, 目前全球已知裂腹鱼类共 125 种及亚种, 其中中国水域分布有 99 种及亚种^[20-21]。在长期的高原极端环境选择压力下, 裂腹鱼类逐渐演化出寿命长、生长缓慢、繁殖力低和性成熟晚的生活

史特征, 这些特征使其对气候变化的扰动极其敏感^[6,20,22-24]。Tao 等^[25]探索了气候变化对色林错裸鲤 (*Gymnocypris selincuoensis*) 繁殖物候特征的影响, 发现气候变暖已导致该物种繁殖时间提前, 1970—2000 年期间平均每 10 年提前 2.9 d。随后, Jia 等^[24]对青藏高原 25 种裂腹鱼类的研究进一步表明, 降水量和气温等气候因子已引发裂腹鱼类个体大小、寿命、性成熟年龄以及卵径等生活史特征的演替。这些研究证实, 裂腹鱼类对气候变化的扰动高度敏感, 在天然和人工物理屏障的阻隔下, 它们主要通过生活史特征调整来适应气候变迁。生长是鱼类重要的生活史特性, 是构建鱼类资源评估模型的关键参数, 其细微的演变能够对年龄-长度结构、物候特征、死亡率和繁殖潜力等方面产生持续影响, 并通过生态级联效应传递至种间关系和食物网等高级生态过程, 最终引发种群、群落乃至生态系统结构和功能的改变^[13,26-31]。Tao 等^[32]基于 26 年生长序列评估了气候因子对色林错裸鲤生长的影响, 发现气温等局域气候因子与色林错裸鲤的生长呈显著正相关, 而太平洋年代际涛动 (Pacific Decade Oscillation, PDO) 等全球气候因子则与其生长呈显著负相关; Tao 等^[33]基于 16 年和 13 年生长序列分别研究了气候因子对拉萨裸裂尻鱼 (*Schizopygopsis younghusbandi*) 和尖裸鲤 (*Oxygymnocypris stewartii*) 生长的影响, 发现升温能够显著减缓这 2 种裂腹鱼类的生长, 且处于高营养层级的裂腹鱼类对气候变化具有更高的敏感性; Tao 等^[34]基于 21 年、18 年和 11 年生长序列揭示了 3 种裂腹鱼类对过往气候变化的响应规律, 结果显示升温能显著促进 3 种裂腹鱼类的生长, 厄尔尼诺-南方涛动 (El Niño-Southern Oscillation, ENSO) 与怒江裂腹鱼

(*Schizothorax nukiangensis*) 和热裸裂尻鱼 (*S. thermalis*) 的生长呈正相关, 而与裸腹叶须鱼 (*Ptychobarbus kaznakovi*) 的生长呈负相关, 且处于低营养层级的裂腹鱼类对气候变化具有更高的敏感性; Zhao 等^[35] 探讨了局域、区域和全球尺度气候因子对 8 种高原湖泊裂腹鱼类生长的影响, 发现相较于区域和全球气候因子, 气温和降水量等局域气候因子对 8 种裂腹鱼类的生长贡献率较高, 且裂腹鱼类生长对气候变化的响应特征具有显著的空间和种间差异。这些研究表明, 在气候变化的驱动下, 裂腹鱼类的生长特性已产生显著改变, 且变化幅度和方向存在空间和种间差异。但这些认识仅基于 14 种裂腹鱼类 (约占总种类数的 11%) 的短期生长序列 (不超过 30 年) 分析得出, 对长时间尺度上裂腹鱼类生长如何响应过往气候变化的理解仍不够深入。

拉萨裂腹鱼 (*S. waltoni*, 图 1) 是中国特有的淡水鱼类, 仅分布于雅鲁藏布江中上游及其支流水域, 是该地区重要的原生经济鱼类资源^[6,36]。该物种在雅鲁藏布江中上游主要栖息于峡谷江段, 最长寿命可达 40 龄, 主要以底栖无脊椎动物为食, 平均相对繁殖力为 $13.4 \text{ 粒} \cdot \text{g}^{-1}$ ^[6,37]。为探究长时间尺度气候变化对裂腹鱼类生长的影响, 本研究以拉萨裂腹鱼为研究对象, 基于硬组织年代学法构建了跨度达 50 年的生长年轮序列。通过系统比较年轮计数法和交叉定年法在年龄估算中的准确性, 揭示气候因子对拉萨裂腹鱼生长的影响规律, 并对比上游流域和栖息地气候因子对鱼类生长影响的差异, 以期为全球变化背景下高原鱼类的保护提供科学依据。



图1 拉萨裂腹鱼
Fig. 1 *S. waltoni*

1 材料与方法

1.1 样本采集和耳石处理

分别于 2008、2009、2012、2017 和 2018 年在雅鲁藏布江仁布县江段 ($89^{\circ}54'35.3''\text{E}$, $29^{\circ}20'41.8''\text{N}$) 至谢通门县江段 ($88^{\circ}16'22.8''\text{E}$, $29^{\circ}20'45.7''\text{N}$) 范围内, 在获得当地渔业主管部门的行政许可后, 采用

流刺网等方式采集拉萨裂腹鱼样本 381 尾 (表 1)。采集的样本麻醉后测量体长 (精确至 1 mm) 和体质量 (精确至 0.1 g)。随后解剖样本, 根据性腺的宏观特征鉴定性别, 并摘取 1 对微耳石, 经清洗、晾干后, 保存于 0.5 mL 离心管中。将耳石运回实验室后进行打磨处理, 具体处理方法参照文献^[38]。

表1 雅鲁藏布江拉萨裂腹鱼样本信息

Table 1 Specimen information for *S. waltoni* collected in Yarlung Zangbo River

采样年份 Sampling year	样本量 Sample number	年龄范围 Age range
2008	73	3~36
2009	135	5~41
2012	127	2~32
2017	21	4~28
2018	25	10~26

1.2 年龄鉴定

1.2.1 年轮计数法

在不了解样本背景信息条件下, 由 2 位经验丰富的年龄鉴定人员分别依据微耳石年轮特征对样本进行年龄估算。当 2 次估算结果一致时, 则采用该年龄; 否则由第 3 位年龄鉴定人员重新估算。当第 3 次估算结果与前两次均不一致时, 则剔除该样本; 否则采用第 3 次的估算结果。

1.2.2 交叉定年法

根据每个样本死亡时间, 采用列年法 (List-year) 沿微耳石边缘至核心方向为每个年轮依次标记形成年份^[39]。完成定年的耳石样本使用 Image J 软件 (Version 1.51e), 沿生长轴测量各年轮宽度 (图 2), 建立每个样本的年轮宽度序列, 采用样条函数对年轮宽度序列进行标准化处理, 消除年龄相关的生长趋势^[40]。计算单个序列与群体平均序列

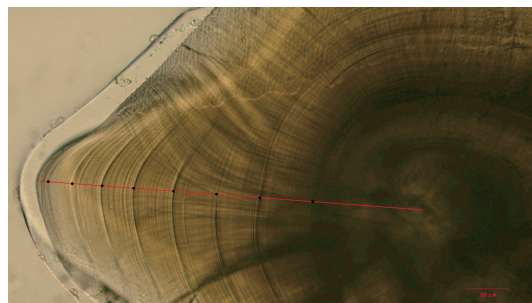


图2 8 龄拉萨裂腹鱼耳石年轮标识与生长轴示意图
Fig. 2 Annual rings and measured growth axis for otolith from 8 year-old individual of *S. waltoni*

的 Pearson 相关系数评估生长同步性,同时结合 ± 10 年时间窗移动检验识别可能的定年误差。对存在误差的样本重新进行定年、测量和检验,直至所有样本通过检验^[41-42]。使用 R 软件的 dplR 包完成交叉定年^[43]。依据微耳石年轮特征由 2 位经验丰富的年龄鉴定人员独立完成样本交叉定年。若 2 次定年结果一致则采用该结果;否则由第 3 位鉴定人员对该样本进行定年。若第 3 次定年结果与前两次不一致则舍掉该样本,否则采用第 3 次的定年结果。

1.3 不同年龄鉴定方法比较

为评估不同年龄鉴定方法的可靠性,本研究采用 2 种统计学验证方式:1) 年龄偏差图^[44];2) 平均百分比误差 (IAPE)。以年轮计数法鉴定的结果为依据划分龄组,然后采用交叉定年法估算每个龄组内所有样本的年龄,并计算同一龄组内估算年龄的均值和标准差。以年轮计数法确定的龄组作为横坐标,以计算得到的均值和标准差为纵坐标,绘制不同年龄鉴定方法的估算结果偏差图,通过 1:1 标准直线(表示 2 种年龄鉴定方法估算结果完全一致)检验偏差分布的差异性。采用 IAPE 指标评估 2 种鉴定方法的精确性,IAPE 误差值域为 0~1,0 代表两方法估算结果完全一致,1 代表两方法估算结果完全不一致。其计算公式为:

$$\text{IAPE} = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N \left(\frac{1}{R} \sum_{i=1}^R \frac{|X_{ij} - X_j|}{X_j} \right) \times 100\% \quad (1)$$

式中: N 代表鉴定年龄的鱼样本数; R 代表每个样本进行年龄鉴定的次数; X_{ij} 代表第 j 个样本进行第 i 次年龄鉴定结果; X_j 代表第 j 个样本的平均年龄。

1.4 气候因子搜集

由于雅鲁藏布江属于国际河流,其水文资料通常保密,故本研究选取气温和降水量作为局域气候因子^[32-35]。气温和降水量采用研究区域附近和上游日喀则气象站 (88°31'48"E, 29°08'60"N) 和拉孜气象站 (87°21'36"E, 29°03'00"N) 的实际观测数据,数据源于中国气象数据网 (<http://data.cma.cn/>)。由于 5—10 月是裂腹鱼类的主要生长期,且研究水域位于青藏高原的南部,受中纬度西风影响相对较弱,故区域气候因子仅选取了印度季风指数 (Indian monsoon Index, IMI) (<http://apdrc.soest.hawaii.edu/projects/monsoon/seasonal-monidx.html>) 和东亚夏季季风指数 (East Asian Summer Monsoon Index, EASMI) (<http://lijianping.cn/dct/page/1>)。厄尔尼诺

南方涛动、北大西洋涛动 (North Atlantic Oscillation, NAO)、太平洋北美模式 (Pacific North Atlantic Oscillation, PNA)、北极涛动 (Arctic Oscillation, AO) 以及印度洋偶极指数 (Indian Ocean Dipole Index, IOD) 等 5 个全球气候因子来源于美国国家气候中心 (<http://www.ncdc.noaa.gov/oa/ncdc.html>)。

1.5 数据分析

1.5.1 混合效应模型

使用层次线性混合效应模型对拉萨裂腹鱼的耳石轮纹宽度序列进行建模,从而评估气候因子对其生长的影响^[45-47]。混合效应模型由随机效应和固定效应两部分组成,其中固定效应又进一步分为内在固定效应和外在固定效应。实际上生长混合效应模型的构建过程就是对随机效应、内在固定效应和外固定效应所对应参数最优组合的选择(表 2)。最为复杂的混合效应模型可以表示为:

$$\begin{aligned} y_{ijkl} &= (\alpha_0 + \alpha_i^F + \alpha_k^Y + \alpha_l^C) + \\ &(\beta_0 + \beta_{ij}^F + \beta_{jk}^Y + \beta_{jl}^C) x_{ijkl} + f(\cdot) + \epsilon_{ijkl} \\ \begin{bmatrix} \alpha_i^F \\ \beta_{ij}^F \end{bmatrix} &\sim N(0, \Sigma_i), \begin{bmatrix} \alpha_k^Y \\ \beta_{jk}^Y \end{bmatrix} \sim N(0, \Sigma_k), \\ \begin{bmatrix} \alpha_l^C \\ \beta_{jl}^C \end{bmatrix} &\sim N(0, \Sigma_l), \epsilon_{ijkl} \sim N(0, \sigma^2) \end{aligned} \quad (2)$$

式中: y_{ijkl} 代表出生于 l 年的第 i 尾鱼在 k 年形成第 j 个年轮的宽度; x_{ijkl} 代表出生于 l 年的第 i 尾鱼在 k 年形成第 j 个年轮时的年龄; ϵ_{ijkl} 代表模型未能解释的残差; α_0 和 β_0 分别代表固定效应的平均截距和斜率; α_i^F 、 α_k^Y 和 α_l^C 分别代表生长在个体、年份和世代方面的随机截距; β_{ij}^F 、 β_{jk}^Y 和 β_{jl}^C 分别代表生长在个体、年份和世代方面随年龄变化的随机斜率; $f(\cdot)$ 代表其他固定因素,如性别和环境因子等。

1.5.2 数据预处理

在正式建模前,需对数据进行预处理以满足模型假设要求:耳石轮纹宽度和年龄数据进行对数转换处理,使其符合正态分布和方差齐性假设;固定效应数据进行标准化处理,以消除量纲的影响,促进模型的收敛和增强参数可解释性^[48]。

1.5.3 随机效应结构

在构建混合效应模型时,首先需要确定最优的随机效应结构。本研究的随机效应由 3 种随机截距和 3 种随机斜率共同组成,其中 3 种随机截距分别为个体、世代和年份,3 种随机斜率分别为年龄|个

表2 混合效应模型参数说明

Table 2 Definition and description of parameters adopted in mixed-effects models

参数 Parameter	效应描述 Effect description	效应类别 Type of effects
个体 Fish ID	鱼类标本的个体编号	R
世代 Cohort	同一年出生的鱼类群体	R
性别 Sex	鱼类个体性别	F
起捕年龄 AAC	鱼类被捕捞时的年龄	F
年龄 Age	每个年轮形成时对应的年龄	R, F
年份 Year	每个年轮形成时对应的年份	R
轮径宽度 Increment width	耳石轮纹宽度 (μm)	因变量 Dependent variable
气温 Temp	研究区域年气温均值 (°C)	F
上游气温 Up_temp	研究区域上游年气温均值 (°C)	F
降水量 Prec	研究区域年总降雨量 (mm)	F
上游降水量 Up_prec	研究区域上游年总降雨量 (mm)	F
滞后气温 Temp_lag	滞后一年研究区域年气温均值 (°C)	F
上游滞后气温 Up_temp_lag	滞后一年研究区域生长年气温均值 (°C)	F
滞后降水量 Prec_lag	滞后一年年总降水量 (mm)	F
上游滞后降水量 Up_prec_lag	滞后一年研究区域上游年总降水量 (mm)	F
印度季风 IMI	印度季风指数均值	F
东亚夏季风 EASMI	东亚夏季风指数均值	F
滞后印度季风 IMI_lag	滞后一年印度季风指数均值	F
滞后东亚夏季风 EASMI_lag	滞后一年东亚季风指数均值	F
北极涛动 AO	北极涛动指数年均值	F
北大西洋涛动 NAO	北大西洋涛动指数年均值	F
太平洋北美模式 PNA	太平洋北美模式指数年均值	F
印度洋偶极子 IOD	印度洋偶极子指数年均值	F
厄尔尼诺南方涛动 ENSO	厄尔尼诺南方涛动指数年均值	F
滞后北极涛动 AO_lag	滞后一年北极涛动指数年均值	F
滞后北大西洋涛动 NAO_lag	滞后一年北大西洋涛动指数年均值	F
滞后印度洋偶极子 IOD_lag	滞后一年印度洋偶极子指数年均值	F
滞后太平洋北美模式 PNA_lag	滞后一年太平洋北美模式指数年均值	F
滞后厄尔尼诺南方涛动 ENSO_lag	滞后一年厄尔尼诺南方涛动指数年均值	F

注：R 和 F 分别表示混合效应模型中的随机效应和固定效应。
Note: R and F represent a random (R) or a fixed (F) predictor for the response in the mixed-effects models, respectively.

体、年龄|世代和年龄|年份。基于赤池信息量准则 (AIC_c) 选择最优随机效应结构，具体方法参照文献 [47,49]。确定最优随机效应结构后，提取年份和世代的随机效应无偏预测值并进行可视化分析，以探究鱼类生长的年际和世代变异性^[50]。

1.5.4 内在固定效应结构

在确定最优随机效应结构后，进一步优化模型中的固定效应结构。本研究的内在固定效应组分包括年龄、起捕年龄、性别和年龄性别交互，基于 AIC_c 选择并确定最优内在固定效应结构组分，具

体方法参照文献 [47,49]。确定最优内在固定效应结构后,采用限制性极大似然法 (REML) 对固定效应结构进行无偏估计,提取年龄和性别的固定效应无偏预测值并可视化,以分析鱼类生长的年龄效应和性别差异。同时估算模型的边缘相关系数 (Marginal r^2 , 表征固定效应对鱼类生长变异的解释率) 和条件相关系数 (Conditional r^2 , 表征固定和随机效应组合对鱼类生长变异的解释率) [51]。

1.5.5 外在固定效应结构

在确定最优随机效应和内在固定效应结构后,探究模型中最优外在固定效应结构。本研究的外在固定效应由气温 (Temp)、降水量 (Prec)、IMI、EASMI、ENSO、NAO、PNA、AI 和 IDO 9 个气候组分组成。为探究区域及其上游局域气候因子对拉萨裂腹鱼生长的影响是否存在差异性,揭示气候因子对拉萨裂腹鱼生长的影响是否存在滞后性,同时避免气候因子多重共线性对模型构建的影响,外在固定效应结构选择参照文献 [47-48]。确定最优外在固定效应结构后,采用 REML 对外在固定效应结构进行无偏估计,提取各气候因子的固定效应无偏预测值并可视化,从而探究鱼类生长对气候因子的响应特征。

1.6 统计软件

数据分析使用 R 语言 (版本 4.2.0) 和 Microsoft Excel 2021 软件完成,其中 R 分析主要采用 lme4 (线性混合效应模型)、effects (效应量可视化)、dplyr (数据清洗)、AICcmodavg (模型选择)、tidyr (数据整理) 和 dplR (年轮分析) 等程序包。图形处理采用 Adobe Photoshop CS5 Extended 和 ImageJ (v1.53) 软件。

2 结果

2.1 2 种年龄鉴定方法对比

基于年轮计数法估算拉萨裂腹鱼年龄的 IAPE 为 5.13%, 而基于交叉定年法估算的拉萨裂腹鱼 IAPE 为 0。基于交叉定年法估算的年龄在总体上高于年轮计数法 (图 3: 年轮计数法的年龄估算范围为 2~36 龄, 交叉定年法则为 2~41 龄。此外, 低龄阶段 2 种方法的估算结果高度一致, 随着年龄增长, 年轮计数法的估算值逐渐低于交叉定年法, 且差异逐渐扩大 (图 3)。

2.2 生长年表特征

共采集拉萨裂腹鱼耳石样本 381 个, 剔除轮纹

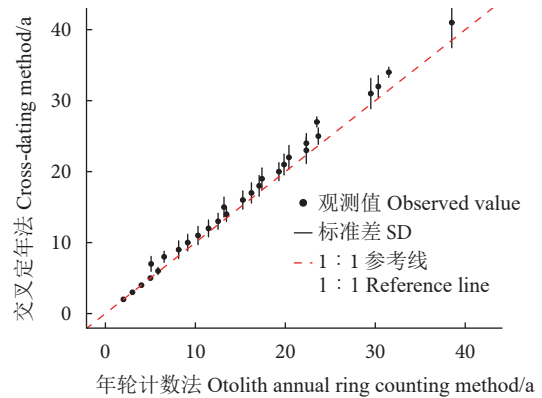


图3 年轮计数法和交叉定年法年龄估算偏差

Fig. 3 Age bias plots for pairwise age comparison between otolith annual ring counting method and cross-dating method

不清晰的样本, 最终用于年龄鉴定的有效样本为 337 个。共测量了 4 141 个拉萨裂腹鱼轮纹宽度, 其平均值为 41.82 μm , 范围介于 1.24~191.38 μm 。结果显示, 轮纹宽度随鱼体年龄增长呈显著减小趋势 (图 4)。基于实测的轮纹宽度, 本研究构建了 1968—2017 年共 50 年的生长序列, 估算的生长同步系数均值为 0.406, 范围介于 0.13~0.92。

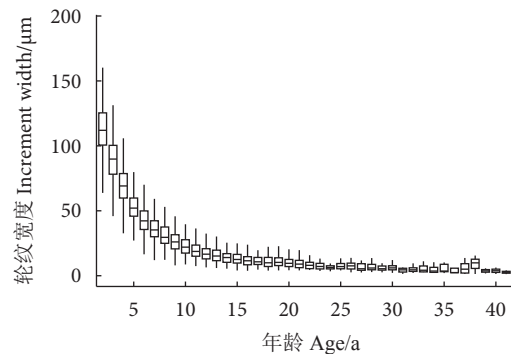


图4 拉萨裂腹鱼各龄组轮纹宽度箱线图

Fig. 4 Box plots of increment width at different age of *S. waltoni*

2.3 内在因素对生长的影响

拉萨裂腹鱼最优随机效应结构分析表明, 其生长具有显著的个体和年际变异, 具体体现在个体 (FishID)、年份 (Year)、年龄|年份 (Age|Year)、年龄|个体 (Age|FishID) 等随机效应项 (表 3)。分析显示, 2000 年前拉萨裂腹鱼的生长速率高于种群平均水平, 而 2000 年后其生长变慢, 生长速率低于种群平均水平, 表明在 20 世纪 90 年代期间, 拉萨裂腹鱼的生长稳态发生了从快速生长阶段到缓慢生长阶段的改变 (图 5)。

模型分析结果显示, 拉萨裂腹鱼的最优内在固定效应结构包括年龄 (Age)、性别 (Sex) 和起捕年

表3 拉萨裂腹鱼最优随机效应参数估算结果
Table 3 Parameter estimates of optimal random models for *S. waltoni*

随机效应 Random effect	方差 (标准差) Variance (SD)	相关系数 Correlation
个体 FishID	0.034 8 (0.186 5)	
年龄 个体 Age FishID	0.039 2 (0.197 9)	0.65
年份 Year	0.007 0 (0.083 4)	
年龄 年份 Age Year	0.021 3 (0.146 1)	0.98
残差 Residual	0.050 8 (0.225 4)	

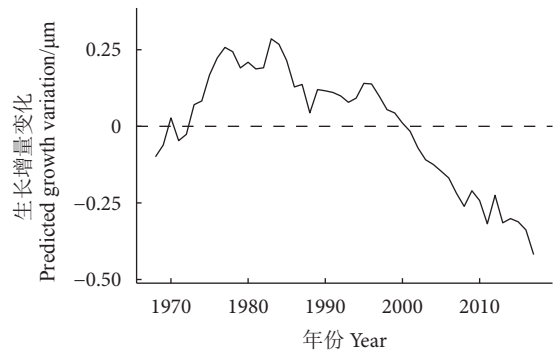


图5 拉萨裂腹鱼生长年际变化
Fig. 5 Temporal variation in annual growth index of *S. waltoni*

龄 (AAC) 3 个关键因子 (表 4)。虽然性别被纳入固定效应, 但拉萨裂腹鱼的生长在整体和各龄组间均未表现出显著性别差异 (图 6)。估算的拉萨裂腹鱼的条件相关系数为 91.7%, 说明构建的模型能解释绝大部分拉萨裂腹鱼生长变异, 而估算的边缘相关系数为 80.1%, 说明固定效应是影响拉萨裂腹鱼生长的关键因素。

2.4 气候因子对生长的影响

拉萨裂腹鱼的最优外在固定效应结构由研究区域上游滞后气温 (Up_temp_lag)、滞后北极涛动 (AO_lag)、滞后厄尔尼诺南方涛动 (ENSO_lag)

表4 拉萨裂腹鱼最优内在固定效应参数估算结果
Table 4 Parameter estimates of optimal intrinsic fixed models for *S. waltoni*

内在固定效应 Intrinsic effect	估计值 (标准差) Estimate (SE)	t 值 t-value
截距 Intercept	3.492 4 (0.020 0)	174.613***
年龄 Age	-0.997 0 (0.028 2)	-35.380***
起捕年龄 AAC	-0.075 9 (0.023 7)	-2.895**
性别 Sex	-0.028 7 (0.018 4)	-1.558

注: **. $p < 0.01$; ***. $p < 0.001$ 。
Note: **. $p < 0.01$; ***. $p < 0.001$.

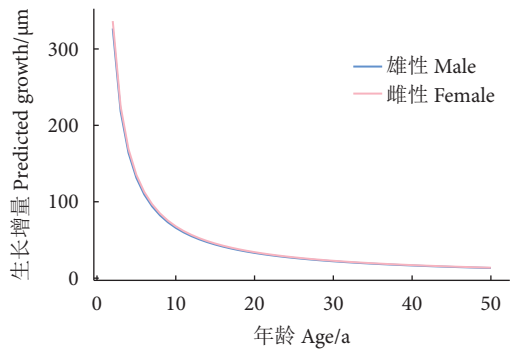


图6 拉萨裂腹鱼生长的年龄效应
Fig. 6 Age effects of growth of *S. waltoni*

和滞后印度洋偶极子 (IOD_lag) 组成 (表 5)。无论是局域气候因子还是全球气候因子, 它们均与拉萨裂腹鱼的生长呈负相关; 同时, 气候因子对拉萨裂腹鱼类生长的影响存在空间和滞后效应 (图 7, 表 6)。

表5 拉萨裂腹鱼最优外在固定效应模型
Table 5 Extrinsic models exploration of *S. waltoni*

类型 Parameter	最优模型 Optimal model	K	ΔAIC_c	LL
研究区域 Study area	IM+AO+IOD	13	15.86	-286.19
区域上游 Upstream region	IM+Up_temperature+AO	13	5.22	-280.88
区域滞后 1-year lagged study area	IM+Up_prec_lag+ NAO_lag+AO_lag+ EASMI_lag+ IOD_lag+IMI_lag	18	10.50	-278.48
上游滞后 1-year lagged upstream region	IM+Up_temp_lag+ AO_lag+ENSO_lag+ IOD_lag	14	0	-277.26

注: IM 表示包含最优随机和内在固定效应的模型; K 表示模型中估算的参数数量; ΔAIC_c 表示当前模型赤池信息值与最小赤池信息值的差值; LL 表示对数似然值。

Note: IM represents the optimal random and intrinsic models selected in the preliminary analysis; K represents the number of estimated parameters; ΔAIC_c represents the difference in AIC_c between the current model and the model with the lowest AIC_c ; LL represents the log likelihood.

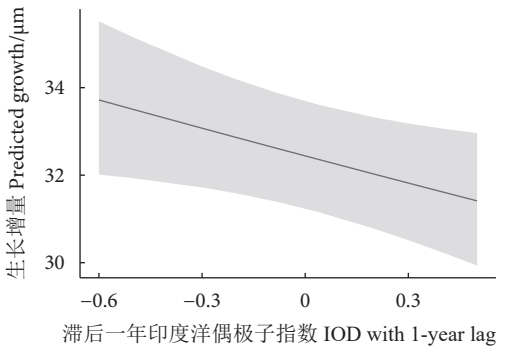


图7 滞后印度洋偶极子指数对拉萨裂腹鱼生长的影响效应
Fig. 7 Predicted effects of IOD with 1-year lag on growth of *S. waltoni*

表6 拉萨裂腹鱼最优外在固定效应参数估算结果
Table 6 Parameter estimates of optimal extrinsic fixed models for *S. waltoni*

外在固定效应 Extrinsic effect	估计值 (标准误) Estimate (SE)	t 值 t-value
上游滞后气温 Up_temp_lag	-0.006 4 (0.014 7)	-0.045
滞后北极涛动 AO_lag	-0.041 9 (0.016 8)	-1.670
滞后厄尔尼诺南方涛动 ENSO_lag	-0.007 8 (0.009 3)	-0.846
滞后印度洋偶极子 IOD_lag	-0.061 8 (0.026 0)	-2.375*

注: *. $p < 0.05$.

Note: *. $p < 0.05$.

3 讨论

3.1 交叉定年

年龄是开展鱼类生物学和生态学特性研究的基础,是准确估算生长速率、种群补充量和死亡率的前提,同时,种群年龄结构也是构建渔业资源评估模型以及评估环境扰动对鱼类种群影响的关键数据^[41,51]。精确性是指年龄鉴定结果的可重复性,而准确性是指年龄鉴定结果趋近于真值的程度。本研究通过对比分析年轮计数法和交叉定年法的年龄估算结果发现,相较于传统的基于视觉的年轮计数法,交叉定年法估算的年龄具有更高的精确性和准确性,能够显著降低年龄偏差。究其原因,鱼类钙化组织生长轮宽度受外界环境因子的调控,栖息于同一水域的同种鱼类不同个体的生长轮宽度时间序列具有相似的变异模式(即宽窄轮时间变异特征,图8),通过对比分析不同个体间生长轮宽度时间变异模式就能识别并修正误判的年轮,从而降低年龄估算结果偏差^[42]。

交叉定年法应用的前提是同一栖息地内同种鱼类个体间的生长具有同步性。本研究表明,拉萨裂腹鱼的生长同步系数均值为0.406,该数值与其他长寿鱼类估算的研究结果相当,如裂腹鱼类拉萨裸裂尻鱼(0.563)、尖裸鲤(0.415)和色林错裸鲤(0.491)^[25,32],海洋鱼类裂吻平鲷(*Sebastes diploproa*) (0.530)、粗尾后竺鲷(*Epigonus crassicaudus*) (0.450)和多棘平鲷(*S. polyspinis*) (0.550)^[41,52-53]。此外,水生固着动物北极蛤(*Arctica islandica*)和太平洋潜泥蛤(*Panopea generosa*)等软体动物处于0.615~0.760之间^[54-56]。对比分析显示,鱼类生长同步系数明显低于水生固着生物,这说明水生固着动物钙化组织中的环境信号强度更高,这种差异可能源于鱼类具有较强的迁移扩散能力,面对外界环境扰动时能够

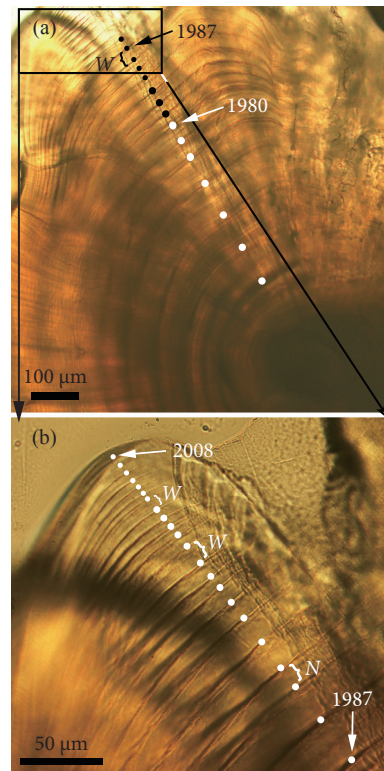


图8 1974—1986年(a)和1987—2008年(b)拉萨裂腹鱼耳石定年结果

注:黑点和白点代表年轮;W代表当前年轮宽度显著大于相邻年轮宽度;N代表当前年轮宽度显著小于相邻年轮宽度。

Fig. 8 Cross-dating result for annual growth increment of *S. waltoni* during 1974–1986 (a) and 1987–2008 (b)

Note: Black and white dots represent annual rings; W represents that the current ring width is significantly greater than the adjacent ring width; N represents that the current ring width is significantly smaller than the adjacent ring width.

较快地迁移至适宜的生境中,而固着水生动物受限于迁移能力,其生长更易受外界环境变化的影响。

3.2 内在因素对生长的影响

拉萨裂腹鱼的最优内在固定效应结构包含年龄组分和起捕年龄组分,其中年龄组分是最显著的内在固定因子,其与拉萨裂腹鱼的生长呈负相关,即裂腹鱼类的生长速度随年龄增长呈逐渐下降趋势,验证了鱼类生长主要受个体发育调控的经典理论^[34-35,49-50,57-58]。起捕年龄组分是第二显著的内在固定因子,其与拉萨裂腹鱼的生长同样呈负相关,这表明生长速度慢的个体一般寿命较长,而生长速度快的个体一般寿命较短。这种现象可能与寿命、性成熟和摄食等生活史特征的权衡策略、新陈代谢率差异性以及捕捞选择性(生长速度快的个体越容易被网具选择)密切相关^[47,57,59]。

3.3 外在因素对生长的影响

河流是一种在纵向上相互连通的流水生态系

统,上游气候条件的改变能够将河流水文情势的演变传导至下游,进而改变生境条件并影响水生生物的生活史过程^[60-61]。本研究发现,相较于研究区域局域气候因子,研究区域上游局域气候因子对拉萨裂腹鱼生长的影响更为显著,且上游局域气候因子与拉萨裂腹鱼的生长呈负相关。这一现象可从以下机制解释:鱼类是变温脊椎动物,在适温范围内,水温升高能够加快鱼类的新陈代谢率,提高水体初级生产力,最终促进鱼类的生长^[25,27,58]。但雅鲁藏布江是以降水和冰雪融水为主要补给源的高原河流,降水和冰雪融水对雅鲁藏布江总径流量的贡献率高达83.8%,且补给时间与裂腹鱼类生长季节高度重叠^[62-63]。气温升高会加速冰雪融化,引发栖息地水温下降,最终导致裂腹鱼类生长减缓^[33,64]。

除了局域气候因子外,本研究还发现厄尔尼诺南方涛动、北极涛动和印度洋偶极子等全球性气候因子也对拉萨裂腹鱼的生长产生显著的负面影响。全球气候因子能够引发大气环流模式演变,不同环流模式通过海-气遥相关途径作用于亚洲季风和中纬度西风,最终引发青藏高原局域环境因子的改变而间接调控裂腹鱼类的生长^[32,34-35]。例如,厄尔尼

诺事件期间,冬季赤道地区中东太平洋海表温度异常升高引发沃克环流的逆转,造成南亚季风异常增强,最终导致青藏高原夏季降水异常增多^[65-68]。北极涛动是一种重要的北半球冬季大气环流模式,其正相位模式能够弱化东亚冬季风强度并增加中纬度西风强度,从而弱化高纬度冷空气南下的强度并增强海洋暖气流的影响,最终导致青藏高原冬春季气温的异常升高^[69-71]。东西印度洋海表温度的异常差异能够引发印度洋偶极子事件,正偶极子事件通常伴随南亚夏季风的增强,从而导致青藏高原夏季降水的异常增多^[66,72]。20世纪90年代北极涛动和印度洋偶极子由负相位向正相位演变,加之厄尔尼诺事件发生频率的增大,青藏高原气候条件逐渐向暖湿方向转变(图9、图10)^[66]。这种改变能够引发水体物理性质、水文情势、种间关系和营养状况等方面的演替,最终导致裂腹鱼类栖息生境稳态的变化^[13,25,29,63,73]。例如,气候变化可导致水生生物物候不匹配,引发水域生态系统中原有耦合关系的解体和新建,最终改变生态系统的结构与功能^[25,29,74]。这种由多种海洋-大气耦合模式引发的生境稳态变化可能是20世纪90年代拉萨裂腹鱼生长由快速阶段向缓慢阶段转变的关键驱动因素(图5)。

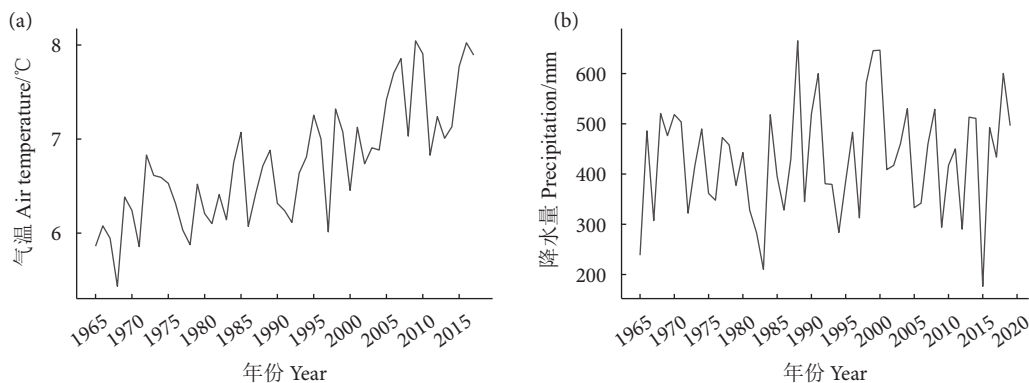
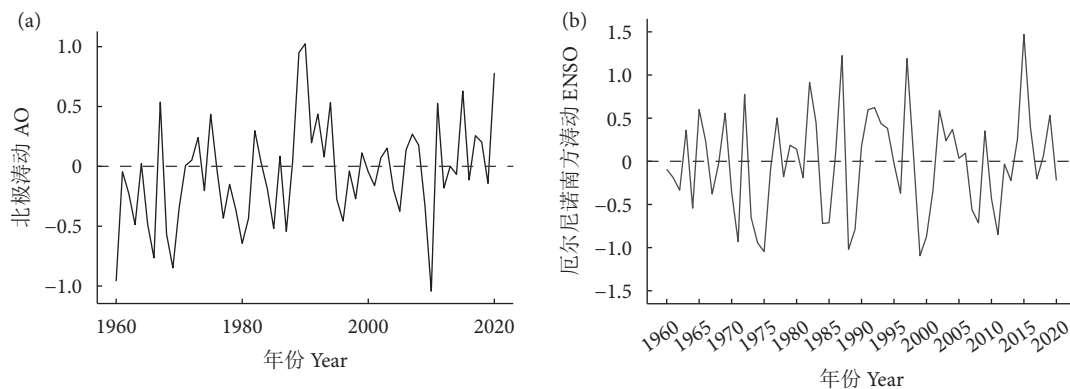


图9 研究区域气温(a)和降水量(b)的年际变化趋势

Fig. 9 Annual variation of air temperature (a) and precipitation (b)



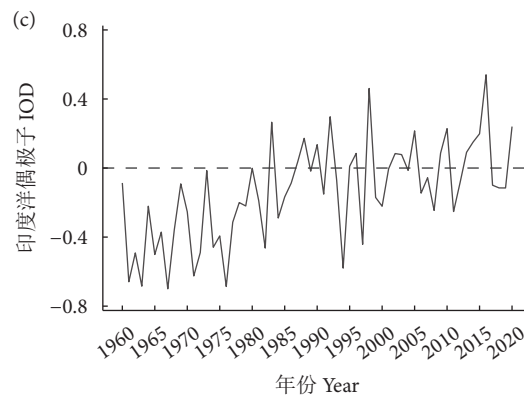


图10 北极涛动(a)、厄尔尼诺南方涛动(b)和印度洋偶极子(c)年际变化趋势

Fig. 10 Annual variation of Arctic Oscillation Index (a), El Niño Southern Oscillation Index (b) and Indian Ocean Dipole Index (c)

4 展望

本研究在更长时间尺度上评估了拉萨裂腹鱼对过往气候变化的响应特征,但在研究内容和方法上仍存在一定局限性,这些局限为未来研究提供了参考方向:

1) 鱼类能量分配机制在性成熟时会发生重大转变,性成熟前能量主要用于躯体生长,而性成熟后能量则同时分配给躯体生长和性腺发育,表明气候变化对幼鱼和成鱼生长的影响可能存在差异。因此,建议后续研究将性成熟因子纳入生长模型构建。

2) 气候变化的幅度和方向上存在时空差异,加之裂腹鱼类对气候变化的敏感性存在种间差异,建议未来研究应同时考虑时间、空间和物种尺度,以更全面深入地理解裂腹鱼类生长对气候变化的响应规律。

3) 除气候因子外,裂腹鱼类还受到捕捞、水利工程和生物入侵等因素的共同作用,建议后续研究将其他环境扰动因子纳入生长模型构建,以评估多重环境因子对裂腹鱼类生长的长期影响。

参考文献:

- [1] IMMERZEEL W W, van BEEK L P H, BIERKENS M F P. Climate change will affect the Asian water towers[J]. *Science*, 2010, 328 (5984): 1382-1385.
- [2] 张德钊,李炳元,刘林山,等.再论青藏高原范围[J]. *地理研究*, 2021, 40(6): 1543-1553.
- [3] QIU J N. China: the third pole[J]. *Nature*, 2008, 454: 393-396.
- [4] LIU J, MILNE R I, CADOTTE M W, et al. Protect Third Pole's fragile ecosystem[J]. *Science*, 2018, 362(6421): 1368.
- [5] 傅伯杰,欧阳志云,施鹏,等.青藏高原生态安全屏障状况与保护对策[J]. *中国科学院院刊*, 2021, 36(11): 1298-1306.
- [6] 谢从新,霍斌,魏开建,等.雅鲁藏布江中游裂腹鱼类生物学与资源保护[M].北京:科学出版社,2019: 1-397.
- [7] WANG Q. Prevention of Tibetan eco-environmental degradation caused by traditional use of biomass[J]. *Renew Sustain Energy Rev*, 2009, 13(9): 2562-2570.
- [8] LIU Z, YAO Z, HUANG H, et al. Land use and climate changes and their impacts on runoff in the Yarlung Zangbo River Basin, China[J]. *Land Degrad Dev*, 2014, 25(3): 203-215.
- [9] YOU Q L, KANG S C, WU Y H, et al. Climate change over the Yarlung Zangbo River Basin during 1961-2005[J]. *J Geogr Sci*, 2007, 17: 409-420.
- [10] LIU C Y, LI Y G, JI X, et al. Observed changes in temperature and precipitation extremes over the Yarlung Tsangpo River Basin during 1970-2017[J]. *Atmosphere*, 2019, 10(12): 815.
- [11] COMTE L, BUISSON L, DAUFRESNE M, et al. Climate-induced changes in the distribution of freshwater fish: observed and predicted trends[J]. *Freshw Biol*, 2013, 58(4): 625-639.
- [12] COMTE L, GRENOUILLET G. Do stream fish track climate change? Assessing distribution shifts in recent decades[J]. *Eco-graphy*, 2013, 36(11): 1236-1246.
- [13] FICKE A D, MYRICK C A, HANSEN L J. Potential impacts of global climate change on freshwater fisheries[J]. *Rev Fish Biol Fish*, 2007, 17: 581-613.
- [14] LYNCH A J, MYERS B J E, CHU C, et al. Climate change effects on North American inland fish populations and assemblages[J]. *Fisheries*, 2016, 41(7): 346-361.
- [15] HEITHAUS M R, FRID A, WIRSING A J, et al. Predicting ecological consequences of marine top predator declines[J]. *Trends Ecol Evol*, 2008, 23(4): 202-210.
- [16] HEATH M R, SPEIRS D C, STEELE J H. Understanding patterns and processes in models of trophic cascades[J]. *Ecol Lett*, 2014, 17(1): 101-114.
- [17] LENNOX R J, CROOK D A, MOYLE P B, et al. Toward a better understanding of freshwater fish responses to an increasingly drought-stricken world[J]. *Rev Fish Biol Fish*, 2019, 29: 71-92.
- [18] GRILL G, LEHNER B, THIEME M, et al. Mapping the world's free-flowing rivers[J]. *Nature*, 2019, 569(7755): 215-221.

- [19] SPINTI R A, CONDON L E, ZHANG J. The evolution of dam induced river fragmentation in the United States[J]. *Nat Commun*, 2023, 14(1): 3820.
- [20] 马宝珊, 魏开金, 赵天一, 等. 裂腹鱼类系统进化及高原适应性研究进展[J]. *湖泊科学*, 2023, 35(3): 808-824.
- [21] DU T Q, DING C Z, YANG K, et al. A global dataset on species occurrences and functional traits of Schizothoracinae fish[J]. *Sci Data*, 2024, 11(1): 272.
- [22] CHEN F, CHEN Y F, HE D K. Age and growth of *Schizopygopsis younghusbandi younghusbandi* in the Yarlung Zangbo River in Tibet, China[J]. *Environ Biol Fish*, 2009, 86: 155-162.
- [23] LI X Q, CHEN Y F, HE D K, et al. Otolith characteristics and age determination of an endemic *Ptychobarbus dipogon* (Regan, 1905) (Cyprinidae: Schizothoracinae) in the Yarlung Tsangpo River, Tibet[J]. *Environ Biol Fish*, 2009, 86: 53-61.
- [24] JIA Y T, SUI X Y, CHEN Y F, et al. Climate change and spatial distribution shaped the life-history traits of schizothoracine fishes on the Tibetan Plateau and its adjacent areas[J]. *Glob Ecol Conserv*, 2020, 22: e01041.
- [25] TAO J, HE D K, KENNARD M J, et al. Strong evidence for changing fish reproductive phenology under climate warming on the Tibetan Plateau[J]. *Glob Change Biol*, 2018, 24(5): 2093-2104.
- [26] THACKERAY S J, SPARKS T H, FREDERIKSEN M, et al. Trophic level asynchrony in rates of phenological change for marine, freshwater and terrestrial environments[J]. *Glob Change Biol*, 2010, 16(12): 3304-3313.
- [27] NEUHEIMER A B, GRØNKJÆR P. Climate effects on size-at-age: growth in warming waters compensates for earlier maturity in an exploited marine fish[J]. *Glob Change Biol*, 2012, 18(6): 1812-1822.
- [28] THACKERAY S J, HENRYS P A, FEUCHTMAYR H, et al. Food web de-synchronization in England's largest lake: an assessment based on multiple phenological metrics[J]. *Glob Change Biol*, 2013, 19(12): 3568-3580.
- [29] ASCH R G, STOCK C A, SARMIENTO J L. Climate change impacts on mismatches between phytoplankton blooms and fish spawning phenology[J]. *Glob Change Biol*, 2019, 25(8): 2544-2559.
- [30] CAROZZA D A, BIANCHI D, GALBRAITH E D. Metabolic impacts of climate change on marine ecosystems: implications for fish communities and fisheries[J]. *Glob Ecol Biogeogr*, 2019, 28(2): 158-169.
- [31] MORRONGIELLO J R, HORN P L, MAOLAGÁIN C Ó, et al. Synergistic effects of harvest and climate drive synchronous somatic growth within key New Zealand fisheries[J]. *Glob Change Biol*, 2021, 27(7): 1470-1484.
- [32] TAO J, CHEN Y F, HE D K, et al. Relationships between climate and growth of *Gymnocypris selincuoensis* in the Tibetan Plateau[J]. *Ecol Evol*, 2015, 5(8): 1693-1701.
- [33] TAO J, KENNARD M J, JIA Y T, et al. Climate-driven synchrony in growth-increment chronologies of fish from the world's largest high-elevation river[J]. *Sci Total Environ*, 2018, 645: 339-346.
- [34] TAO J, HUANG M R, DING L Y, et al. Low-trophic level fishes and riverbank trees showed similar growth responses to climate warming on the Tibetan Plateau[J]. *Ecol Freshw Fish*, 2023, 32(2): 233-246.
- [35] ZHAO Y T, ZHU R, TANG B L, et al. Weak monsoon signals detected in growth chronologies of lake fish on the Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *Environ Res*, 2025: 121024.
- [36] 马宝珊, 王思博, 邵俭, 等. 雅鲁藏布江异齿裂腹鱼种群资源状况及其养护措施[J]. *中国水产科学*, 2020, 27(1): 106-118.
- [37] 李雷, 马波, 金星, 等. 西藏雅鲁藏布江中游裂腹鱼类优先保护等级定量评价[J]. *中国水产科学*, 2019, 26(5): 914-924.
- [38] 马宝珊. 异齿裂腹鱼个体生物学和种群动态研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2011: 20-24.
- [39] YAMAGUCHI D K. A simple method for cross-dating increment cores from living trees[J]. *Can J For Res*, 1991, 21(3): 414-416.
- [40] ROUNTREY A N. Life histories of juvenile woolly mammoths from Siberia: stable isotope and elemental analyses of tooth dentin[D]. Michigan: The University of Michigan, 2009: 1-30.
- [41] BLACK B A, BOEHLERT G W, YOKLAVICH M M, et al. Using tree-ring crossdating techniques to validate annual growth increments in long-lived fishes[J]. *Can J Fish Aquat Sci*, 2005, 62(10): 2277-2284.
- [42] BLACK B A, GILLESPIE D C, MACLELLAN S E, et al. Establishing highly accurate production-age data using the tree-ring technique of crossdating: a case study for Pacific geoduck (*Panopea abrupta*) [J]. *Can J Fish Aquat Sci*, 2008, 65(12): 2572-2578.
- [43] BUNN A G. Statistical and visual crossdating in R using the dplR library[J]. *Dendrochronologia*, 2010, 28(4): 251-258.
- [44] CAMPANA S E, ANNAND M C, MCMILLAN J I. Graphical and statistical methods for determining the consistency of age determinations[J]. *Trans Am Fish Soc*, 1995, 124(1): 131-138.
- [45] WEISBERG S, SPANGLER G, RICHMOND L S. Mixed effects models for fish growth[J]. *Can J Fish Aquat Sci*, 2010, 67(2): 269-277.
- [46] ZUUR A F, IENO E N, WALKER N J, et al. Mixed effects models and extensions in ecology with R[M]. New York: Springer, 2009: 37-140.
- [47] MORRONGIELLO J R, THRESHER R E. A statistical framework to explore ontogenetic growth variation among individuals and populations: a marine fish example[J]. *Ecol Monogr*, 2015, 85(1): 93-115.
- [48] WIDDRINGTON J B, REIS-SANTOS P, MORRONGIELLO J R, et al. Otolith growth chronologies reveal distinct environmental sensitivities between and within shallow- and deep-water snappers[J]. *Rev Fish Biol Fish*, 2025, 35(1): 217-240.
- [49] BURNHAM K P, ANDERSON D R. Multimodel inference: understanding AIC and BIC in model selection[J]. *Sociol Method Res*, 2004, 33(2): 261-304.

- [50] SMOLIŃSKI S, MIRNY Z. Otolith biochronology as an indicator of marine fish responses to hydroclimatic conditions and ecosystem regime shifts[J]. *Ecol Indic*, 2017, 79: 286-294.
- [51] LIN Y J, TZENG W N. Validation of annulus in otolith and estimation of growth rate for Japanese eel *Anguilla japonica* in tropical southern Taiwan[J]. *Environ Biol Fish*, 2009, 84(1): 79-87.
- [52] MATTA M E, HELSER T E, BLACK B A. Intrinsic and environmental drivers of growth in an Alaskan rockfish: an otolith biochronology approach[J]. *Environ Biol Fish*, 2018, 101: 1571-1587.
- [53] MOYANO G, PLAZA G, CERNA F, et al. Local and global environmental drivers of growth chronologies in a demersal fish in the south-eastern pacific ocean[J]. *Ecol Indic*, 2021, 131: 108151.
- [54] BLACK B A. Climate-driven synchrony across tree, bivalve, and rockfish growth-increment chronologies of the northeast Pacific[J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 2009, 378: 37-46.
- [55] BLACK B A, GRIFFIN D, van der SLEEN P, et al. The value of crossdating to retain high-frequency variability, climate signals, and extreme events in environmental proxies[J]. *Glob Change Biol*, 2016, 22(7): 2582-2595.
- [56] PEHARDA M, VILIBIĆ I, BLACK B A, et al. Using bivalve chronologies for quantifying environmental drivers in a semi-enclosed temperate sea[J]. *Sci Rep*, 2018, 8(1): 5559.
- [57] SMOLIŃSKI S. Sclerochronological approach for the identification of herring growth drivers in the Baltic Sea[J]. *Ecol Indic*, 2019, 101: 420-431.
- [58] TORVINEN E S, FALKE J A, ARP C D, et al. Lake trout (*Salvelinus namaycush*) otoliths indicate effects of climate and lake morphology on growth patterns in Arctic lakes[J]. *Ecol Freshw Fish*, 2023, 32(1): 166-180.
- [59] REIS-SANTOS P, CONDINI M V, ALBUQUERQUE C Q, et al. El Niño-Southern Oscillation drives variations in growth and otolith chemistry in a top predatory fish[J]. *Ecol Indic*, 2021, 121: 106989.
- [60] THORP J H, THOMS M C, DELONG M D. The riverine ecosystem synthesis: biocomplexity in river networks across space and time[J]. *River Res Appl*, 2006, 22(2): 123-147.
- [61] PALMER M A, LETTENMAIER D P, POFF N L R, et al. Climate change and river ecosystems: protection and adaptation options[J]. *Environ Manage*, 2009, 44: 1053-1068.
- [62] ZHANG F, ZENG C, WANG G X, et al. Runoff and sediment yield in relation to precipitation, temperature and glaciers on the Tibetan Plateau[J]. *Int Soil Water Conserv Res*, 2022, 10(2): 197-207.
- [63] LUTZ A F, IMMERZEEL W W, SHRESTHA A B, et al. Consistent increase in High Asia's runoff due to increasing glacier melt and precipitation[J]. *Nat Clim Change*, 2014, 4(7): 587-592.
- [64] XU Z, CHENG L, LUO P, et al. A climatic perspective on the impacts of global warming on water cycle of cold mountainous catchments in the Tibetan Plateau: a case study in Yarlung Zangbo River Basin[J]. *Water*, 2020, 12(9): 2338.
- [65] SI Y J, JIN F M, YANG W C, et al. Change and teleconnections of climate on the Tibetan Plateau[J]. *Stoch Environ Res Risk Assess*, 2023, 37(10): 4013-4027.
- [66] LI G P, YU Z B, LI Y P, et al. Interaction mechanism of global multiple ocean-atmosphere coupled modes and their impacts on South and East Asian Monsoon: a review[J]. *Glob Planet Change*, 2024: 104438.
- [67] MIYAKODA K, KINTER III J L, YANG S. The role of ENSO in the South Asian monsoon and pre-monsoon signals over the Tibetan Plateau[J]. *J Meteorol Soc Jpn Ser II*, 2003, 81(5): 1015-1039.
- [68] LI G P, YU Z B, WANG W G, et al. Analysis of the spatial distribution of precipitation and topography with GPM data in the Tibetan Plateau[J]. *Atmos Res*, 2021, 247: 105259.
- [69] THOMPSON D W J, WALLACE J M. Annular modes in the extratropical circulation. Part I: month-to-month variability[J]. *J Clim*, 2000, 13(5): 1000-1016.
- [70] GONG D Y, WANG S W, ZHU J H. East Asian winter monsoon and Arctic oscillation[J]. *Geophys Res Lett*, 2001, 28(10): 2073-2076.
- [71] HE S P, GAO Y Q, LI F, et al. Impact of Arctic Oscillation on the East Asian climate: a review[J]. *Earth-Sci Rev*, 2017, 164: 48-62.
- [72] SWAPNA P, KRISHNAN R. Equatorial undercurrents associated with Indian Ocean Dipole events during contrasting summer monsoons[J]. *Geophys Res Lett*, 2008, 35(14). DOI:10.1029/2008GL033430.
- [73] HUANG X, SILLANPÄÄ M, GJESSING E T, et al. Water quality in the southern Tibetan Plateau: chemical evaluation of the Yarlung Tsangpo (Brahmaputra)[J]. *River Res Appl*, 2011, 27(1): 113-121.
- [74] KHAROUBA H M, EHRLÉN J, GELMAN A, et al. Global shifts in the phenological synchrony of species interactions over recent decades[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2018, 115(20): 5211-5216.