
受季风影响的河流底栖硅藻集合群落时间动态

董笑语^{1, 2} 李斌¹ 贾兴焕¹ 蔡庆华¹¹

(1. 中国科学院水生生物研究所淡水生态与

生物技术国家重点实验室, 湖北 武汉 430072;

2. 深圳市环境科学研究院生态环境与

可持续发展研究室, 广东 深圳 518001)

【摘要】: 集合群落(Metacommunity)由局地过程和区域过程共同构建和维持。季风区河流水文因子的时间动态对河流集合群落结构和构建方式具有重要影响。自2004年9月至2006年9月,在香溪河调查12个代表性样点,基于集合群落的理论框架,以河流底栖硅藻为研究对象,采用时空交互模型(STI)、集合群落结构组分分析(EMS)、方差分解(Variation Partitioning)等方法,分析河流集合群落结构及构建过程的时间动态,并通过回归分析,探究集合群落时间动态与水文因子的关系。结果表明:河流集合群落结构和构建方式具有明显的时间动态,枯水期和平水期,集合群落分别受扩散限制和环境筛选过程的影响呈现出嵌套结构;丰水期,局地群落间物种的过高扩散产生群块效应,使集合群落呈现出类似Clementsian或Gleasonian的结构。洪水对于河流集合群落构建具有重要作用,7日内的最大流量、群落重置时间,对集合群落构建中空间因子的相对重要性有较为显著的负影响;群落重置时间与集合群落结构呈较为显著的二项式关系,洪水爆发75d后集合群落开始恢复。

【关键词】: 集合群落 时空动态 水文因子 底栖硅藻

【中图分类号】: X524;X173 **【文献标识码】:** A **【文章编号】:** 1004-8227(2021)06-1445-13

群落的时空动态是生态学研究的核心问题之一,其目的在于理解群落的空间格局随着时间是如何变化的。大多数群落的时间动态研究通常将区域内一系列局地群落看作一个整体,而忽视了它们之间的空间变异^[1],或是将区域内的局地群落逐个单独分析而不考虑其之间的相互作用^[2]。而群落的空间格局研究,通常将其视为不变,仅做一次或几次的调查,很少关注群落空间格局的时间动态^[3],或者在分析群落空间格局随时间变化的研究中,仅关注单一格局,尤其是检验格局是否显著区别于随机分布^[4]。然而,生态系统是动态的,即使在很短的时间尺度上,生境可利用性、环境异质性、生境间的连通性等都随着时间而变动^[5],局地群落的丰富度和群落组成也是随时间变化的^[6],因此针对群落时空动态的研究非常必要。

集合群落(Metacommunity)是指一组通过多个潜在相互作用物种的扩散而彼此联系的局地群落^[7]。集合群落理论提供了一个

作者简介: 董笑语(1989~),女,博士研究生,主要研究方向为淡水生态学. E-mail: qingguang0809@163.com

蔡庆华 E-mail: qhcai@ihb.ac.cn

基金项目: 国家重点研发计划项目(2017YFC0506406);中国科学院战略先导A类项目(XDA23080101)

框架,从局地(环境因子的筛选和物种间相互作用)和区域(物种扩散)等多空间尺度上思考和解释群落动态的影响因素。因此可以说群落时空动态研究,即是集合群落的时间动态研究^[8],解释集合群落中不同局地群落的时间动态为什么存在差异。通过集合群落时间动态的研究有利于深化我们对群落时空格局、建群过程与机制的理解。集合群落的研究通常采用两种主要的方法,其中一种是基于机理的观点,通过解析局地的环境筛选过程和区域的物种空间扩散过程在决定群落空间格局中的相对重要性^[9],将集合群落归为4种理论范式(paradigms),即物种筛选范式(Species-Sorting, SS)、群块效应范式(Mass-Effect, ME)、斑块动态范式(Patch-Dynamic, PD)和中性范式(Neutral Model, NM)^[7]。另一种是基于格局的方法,即集合群落结构组分(Elements of Metacommunity Structure, EMS)^[10],通过检验物种的连贯性(Coherence)、物种的周转性(Species Turnover)和边界的聚集性(Boundary Clumping),从Checkerboard、Random、Nested、Evenlyspaced、Gleasonian、Clementsian 6种理想的集合群落结构模型中选出最适的分布格局^[11~14]。

我国华中地区位于东亚季风区,流域内降水和河流流量年际和年内季节性变化巨大,水文情势复杂^[15]。河流的水文节律造成了底栖生物空间格局的时间动态^[16]。河流流量的周期性变动,在空间上引起生境间连通性随时间而变化^[5];生境的异质性与可利用性也随之而变化^[17]。极端水文事件的发生对群落具有重大意义^[18],其通过干扰改变群落的多样性格局与群落构建机制^[19]。研究区域香溪河流域的流量存在明显的季节动态(图1),可划分为4个水文季节:5~9月丰水期、12~2月枯水期,其余为平水期。因此,该流域非常适合进行集合群落时间动态的研究。本研究首先通过集合群落结构组分(Elements of Metacommunity Structure, EMS)的方法来分析河流底栖硅藻集合群落结构的时间动态,而后用方差分解的方法逐月分析环境因子与空间因子对集合群落构建的相对重要性,以研究集合群落时间动态及其与环境、空间因子的关系。最后,将群落参数与水文因子进行回归分析,探究水文过程与集合群落构建过程的关系。

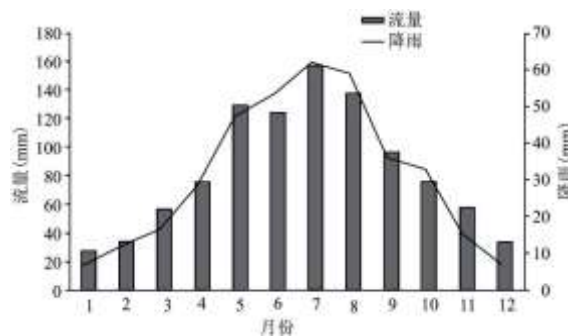


图1 香溪河流域20年月平均流量图(柱状图)及雨量(折线图)

1 材料与方法

1.1 研究区域与样点设置

香溪河发源于湖北西部神农架林区,流经湖北兴山县、秭归县注入长江,是三峡库区坝首的第一大支流,全长94km,流域面积3099km²,有九冲河、古夫河和高岚河3条支流。本研究自2004年9月至2006年9月(25个月),每月中旬于香溪河流域内的12个样点进行月度采样(图2),样点涉及香溪河干流及3个主要支流。

1.2 底栖硅藻的采集与鉴定

底栖硅藻的采样方法参考美国环境署(USEPA)。在河段内根据底质和生境类型选取若干典型断面,在其上随机选取至少3块石头。用尼龙刷大力刷去特定面积(约23cm²)的附石底栖硅藻,用蒸馏水冲洗干净,最终将所有样品混合成一个综合样,用4%福尔马林现场固定保存。



图2 研究区域与样点布设

对底栖硅藻样品进行酸处理，制成永久干片，在×1000 倍油镜 (Olympus CX21, Japan) 下对硅藻进行分类鉴定计数，至少观察 100 个视野。主要参考《中国淡水藻志》和《欧洲硅藻鉴定系统》等将底栖硅藻鉴定至最低分类单元，最后通过计算，将各物种的总个数转化为生物密度，即每平方厘米的底质上的硅藻细胞数 ($\text{cells} \cdot \text{cm}^{-2}$)^[20]。

1.3 环境因子

由于长期监测所涉及的样本量较小 (12 个)，因此为了多种统计分析的自由度，仅选择 8 个环境指标参与分析，包括：总氮 (TN)、总磷 (TP)、硅酸盐 ($\text{SiO}_2\text{-Si}$)、河宽 (Stream Width)、水深 (Depth)、平均流速 (Mean Velocity)、电导率 (Cond) 和 pH。

采样现场用尺子沿着 3 个具有代表性的断面测量河宽，用流速仪 (LJD 型打印式流速仪，大连) 在其中一个断面上每隔 50cm 测量一组水深和 0.6 倍水深处的流速，每个样点的河宽、水深和流速是这些测量值的平均值，用多参数水质仪 (HoribaW-23XD, 日本) 测定电导率 (Cond) 和 pH。并使用 pH<2 的硫酸处理过的聚乙烯瓶在水下 30cm 左右收集水样 1200mL，加硫酸调节 pH<2，低温保存，带回实验室测定总氮 (TN)、总磷 (TP) 和硅酸盐 ($\text{SiO}_2\text{-Si}$)，总氮使用碱性过硫酸钾消解紫外分光光度法 (GB11894-1989)；总磷使用钼酸铵分光光度法 (GB11893-1989)；硅酸盐使用硅钼蓝分光光度法 (GB1215-1989)。

1.4 空间因子

通过特征函数空间模型 (Eigenfunction-based spatial models) 得到空间因子，由于本研究主要探讨集合群落的构建与水文因子的关系，因此采用基于河流网络距离的空间因子。在 ArcGIS10.0 中运用 Network Analyst extension/OD Cost Matrix tool 模块计算各局地群落间的河流网络距离 (Network distance) 矩阵，即任意两样点间沿河道的最短距离，运用邻体矩阵主坐标分析 (Principal Coordinates of Neighbour Matrices, PCNM) 生成空间变量矩阵，用来模拟沿河道扩散的空间过程^[21, 22]。具体计算运用 R 软件 (Version3.0.0) 中 vegan 包里 pcnm 函数。

1.5 水文因子

水文因子包括距离本次采样前一个月和一周内流量的平均值、标准差和最大值 (Q_{mean} 、 Q_{SD} 、 Q_{max} 和 $Q_{7\text{-mean}}$ 、 $Q_{7\text{-SD}}$ 、 $Q_{7\text{-max}}$)。采用群落重置时间^[23]，即距离上次发生洪水的时长 (Time Since Three Times the Median Discharge) 来研究洪水的干扰，其中洪水流量定义为超过 3 倍于多年日流量中位数的流量大小^[24]。数据来源于兴山水文站，参与统计的资料为 1959 年 1 月 1 日至 2006 年 9 月 30 日的每日流量数据。

1.6 统计分析

首先, 采用多元离差均匀度分析 (Homogeneity of Multivariate Dispersion, PERMDISP) 计算研究时间内每月各局地群落组成的多元离差^[25], 即集合群落的异质性^[26], 将群落数据进行 $\log(x+1)$ 转化后计算 Bray-Curtis 距离, 在 R 软件中 vegan 程序包里由函数 betadisper 完成计算, 然后用单因素方差分析比较样点与其组中心位置的距离在组间是否存在显著差异, 由函数 anova 完成。采用时空交互模型 (Space-time ANOVA models without replications) 检验时间因子与空间因子的主效应 (时间与空间) 及交互作用 (空间格局随时间的变异) 对群落是否有显著影响, 在 R 软件 STI 程序包中的函数 quickSTI 进行计算, 具体方法见^[27]。

采用两种互相补充的方法进行集合群落的分析, 以探究底栖硅藻的群落结构和构建机理。第一, 采用集合群落结构组分 (EMS) 的方法分析集合群落结构, 即分析集合群落中物种的连贯性 (Coherence)、物种的周转性 (Species Turnover) 和边界的聚集性 (Boundary Clumping), 采用 R 软件 metacom 程序包中的函数 Metacommunity 进行计算, 具体方法原理参考^[12,13]。第二, 采用方差分解分析, 将每个月的集合群落变异通过偏冗余分析 (Partial Redundancy Analysis, pRDA) 分解成被环境、空间及二者的共同作用所解释的部分, 并检验每一个可检验部分的显著性。采用 R 软件的 vegan 程序包 rda, anovaandvarpart 和 packfor 程序包里的函数 forward.sel, 具体操作参考^[22]。并根据 Cottenie 的研究^[28]确定集合群落的范式。

为了研究集合群落构建与水文因子的关系, 对所选取的 8 个水文因子与两个群落指标进行回归分析^[23]。第一个群落指标是方差分解分析中空间因子的单独解释率与环境因子单独解释率的比值 (S|E:E|S); 第二个指标是群落组成在无量多标为标定排序 (Non-metric Multidimensional Scaling NMDS) 的第 1 轴上得分的平均值, 排序基于 $\log(x+1)$ 转化后的丰富度数据, 采用 Bray-Curtis 距离对每个单独的局地样点进行, 并将每个月的样点视作同一集合群落, 平均其在第 1 轴上的得分, 具体在 R 软件中的 vegan 程序包中用函数 metaMDS 实现。

2 结果与分析

2.1 底栖硅藻集合群落时间动态

逐月对底栖硅藻进行多元离差均匀度分析, 用距图心平均距离 (Distance to Centroid) 代表各局地群落组成的空间差异大小, 结果表明集合群落的空间异质性具有明显的时间动态 (图 3), 各月的空间异质性差异显著 ($P=0.0006$)。总体来说, 平水期群落的空间异质性最小 (距图心平均距离的均值为 0.29), 其次是丰水期 (距图心平均距离的均值为 0.31); 枯水期群落组成的空间异质性最大 (距图心平均距离的均值为 0.33)。

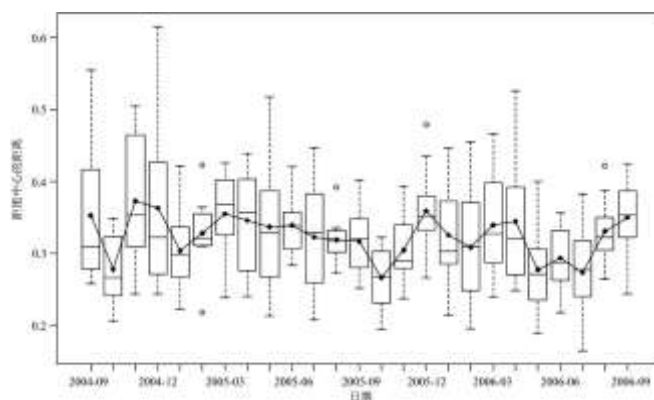


图 3 各样点群落距组中心距离的逐月箱型图

时空双因素方差分析结果表明底栖硅藻群落具有明显的时间动态与空间差异，且时空交互作用显著，即群落的空间格局随着时间发生显著的变化(表 1)。

表 1 基于 STI 的时空双因素方差分析结果

	R ²	F	P (999perm)
交互作用	0.21	1.54	0.001
空间	0.14	6.06	0.001
时间	0.28	6.07	0.001

2.2 底栖硅藻的集合群落结构组分分析

集合群落结构组分(EMS)分析表明在为期 25 个月的研究期间，底栖硅藻的集合群落结构发生显著变化(表 2)。大部分时期(除 2006 年 9 和 10 月，2006 年 1 和 8 月)，连贯性(Coherence)组分均显著，即底栖硅藻集合群落结构均显著区别于随机分布格局。平水期和枯水期(10 月到次年 4 月)，物种通常表现为负周转，即集合群落通常呈现出嵌套或类似嵌套(Nested 或 Quasi-nested)的结构。丰水期(5~9 月)，物种通常表现为正周转，即集合群落沿多重环境梯度分布，有时物种对环境梯度的响应相似而呈现出类似 Clementsian 或 Quasi-Clementsian 的格局，或者物种呈现出个体性的响应从而使得集合群落的物种组成在空间上渐变，而表现出类似 Gleasonian 或 Quasi-Gleasonian 的结构。

2.3 底栖硅藻的集合群落构建方式分析

方差分解分析的结果表明，环境因子与空间因子的相对重要性随时间具有明显变化。大部分月份局地环境因子均能显著影响群落，只有枯水期(2005 年 12 月至 2006 年 2 月)集合群落仅受空间因子的影响。在平水期，环境因子是主导因素，而洪水期或枯水期，空间因子的相对重要性增强(图 4)。

在所研究的 25 个月中，大部分月份(平水期)，集合群落构建过程符合物种筛选范式，在枯水期，由于流量小，生物的扩散受到限制，集合群落符合斑块动态范式；而夏季的洪水期，流量极大，生物会在河道内形成过高扩散从而更接近于群块效应范式(表 4)。

2.4 集合群落时间动态与水文因子的关系

河流底栖硅藻集合群落的时间动态与河流的水文特征息息相关。共采用 7 个水文指标进行分析(表 5)。对于前 6 个水文指标，在所研究的 25 个月份中几乎表现出相同的规律：即丰水期明显高于平水期和枯水期，但采样前一个月的流量数据统计与采样前一周的流量数据统计指标有所差异，这代表这两组水文因子能代表不同的水文信息。

表 2 2004 年 9 月至 2006 年 9 月逐月的 EMS 分析的结果及集合群落类型^[12]

时间	连贯性					周转性					边界的聚集性			类型
	Abs	Z-value	P-value	Simmean	SimSD	Rep	Z-value	P-value	Simmean	SimSD	Moindex	P-value	df	

2004-09	292	-0.62	0.54	273.05	30.57	4087	0.51	0.61	4809.12	1424.55	3.33	0.001	54	Random
2004-10	210	1.73	0.08	241.93	18.50	3769	-1.12	0.26	2815.73	853.61	0.92	0.46	52	Random
2004-11	220	5.34	<0.001	382.5	30.43	15421	-4.79	<0.001	6574.88	1845.66	1.37	0.26	71	Nested
2004-12	257	3.55	<0.001	390.3	37.52	10108	-1.62	0.11	6416.46	2278.02	3.20	<0.001	73	Quasi-nested
2005-01	217	5.68	<0.001	367.21	26.44	12372	-5.06	<0.001	5283.9	1399.65	0.65	0.28	74	Nested
2005-02	287	5.53	<0.001	477.1	34.36	13964	-3.06	0.002	7383.77	2147.09	0.79	0.39	90	Nested
2005-03	357	2.73	0.006	460.1	37.73	10123	-0.95	0.34	8025.4	2201.63	0.74	0.36	85	Quasi-nested
2005-04	340	3.71	<0.001	485.52	39.23	12648	-1.61	0.11	8610.8	2514.28	1.18	0.37	90	Quasi-nested
2005-05	186	6.44	<0.001	378.7	29.94	11049	-3.28	0.001	5547.6	1674.85	3.90	<0.001	74	Nested
2005-06	326	4.35	<0.001	439.38	26.05	14931	-4.01	<0.001	7253.11	1916.91	1.49	0.21	85	Nested
2005-07	265	2.27	0.02	324.9	26.36	3321	1.29	0.20	5006.66	1304.81	1.11	0.40	63	Quasi-Gleasonian
2005-08	208	3.81	<0.001	307.33	26.08	5395	-1.02	0.31	4277.73	1099.04	0	0.04	66	Quasi-nested
2005-09	262	5.25	<0.001	416.77	29.47	8744	-0.98	0.33	7000.19	1773.78	1.75	0.11	80	Quasi-nested
2005-10	219	2.84	0.005	290.19	25.06	4460	-0.50	0.62	3936.05	1048.14	1.34	0.25	61	Quasi-nested
2005-11	320	4.03	<0.001	469.38	37.06	10754	-1.65	0.10	7022.85	2277.62	0.39	0.17	89	Quasi-nested
2005-12	254	5.09	<0.001	484.43	45.28	5024	1.19	0.23	8014.61	2505.93	4.47	<0.001	85	Quasi-Clementsian
2006-01	385	1.52	0.13	456	46.59	7816	0.07	0.94	8025.93	2835.17	1.08	0.43	82	Random
2006-02	231	3.69	<0.001	356.01	33.87	3901	0.64	0.52	4859.08	1503.14	2.06	0.04	67	Quasi-Clementsian
2006-03	233	4.09	<0.001	392.4	38.94	8210	-0.82	0.41	6422.02	2174.49	1.28	0.30	73	Quasi-nested
2006-04	314	4.62	<0.001	465.22	32.71	13452	-2.40	0.02	8029.07	2258.56	0.76	0.37	87	Nested
2006-05	231	2.81	0.005	295.68	23.04	2415	1.39	0.16	4120.85	1225.87	1.09	0.42	68	Quasi-Gleasonian
2006-06	218	5.58	<0.001	374.57	28.05	3024	0.98	0.33	4193.95	1189.75	3.52	<0.001	73	Quasi-Clementsian
2006-07	268	1.95	0.05	322.37	27.90	3477	0.94	0.35	4277.97	1330.59	3.19	<0.001	66	Quasi-Clementsian
2006-08	406	1.51	0.13	465.5	39.49	7804	0.02	0.98	7850.92	2040.75	0.41	0.19	86	Random
2006-09	347	2.76	0.006	454.07	38.78	6554	0.30	0.76	7275.32	2366.50	0.71	0.33	81	Quasi-Gleasonian

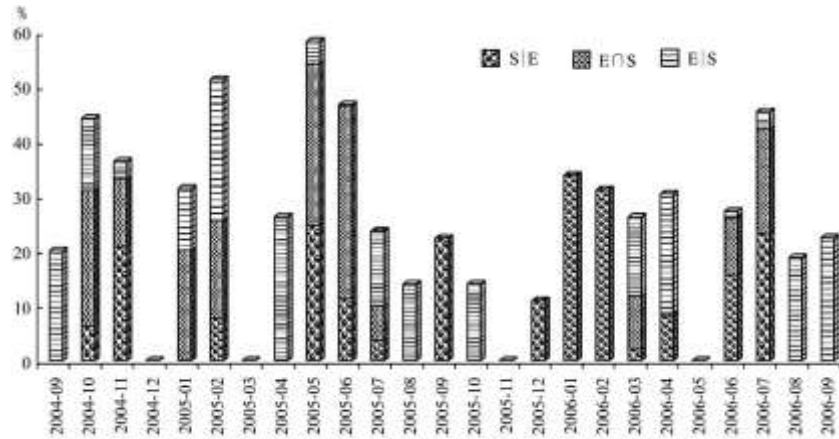


图 4 环境因子与空间因子在构建集合群落中相对重要性的时间动态

表 4 逐月的集合群落范式分析

日期	空间因子单独解释部分 (S E)	环境因子与空间因子共同解释部分 (E∩S)	空间因子单独解释部分 (E S)	集合群落范式	空间因子与环境因子的相对重要性 (S E:E S)
2004-09			19.96	SS	
2004-10	6.2	24.87	12.97	SS	0.48
2004-11	20.69	12.3	3.24	MN/PD	6.39
2004-12				Nofound	
2005-01	0.08	20.01	11.24	SS	0.01
2005-02	7.65	17.9	25.59	SS	0.30
2005-03				Nofound	
2005-04			26.21	SS	
2005-05	24.55	29.49	4.04	SS+ME	6.08
2005-06	11.24	35.06	0.26	Undetermined	43.23
2005-07	3.69	6.22	13.64	SS	0.27
2005-08			13.89	SS	
2005-09	22.23			MN/PD	
2005-10			13.96	SS	
2005-11				Nofound	
2005-12	10.86			MN/PD	

2006-01	33.67			MN/PD	
2006-02	31.02			MN/PD	
2006-03	2.06	9.67	14.41	SS	0.14
2006-04	7.97	0.63	21.71	SS+ME	0.37
2006-05				Nofound	
2006-06	15.57	10.34	1.27	SS+ME	12.26
2006-07	23.21	18.97	3.08	SS+ME	7.54
2006-08			18.7	SS	
2006-09			22.32	SS	

表 5 研究期间各月的水文指标统计结果

日期	Q_{mean} (mm)	Q_{SD} (mm)	Q_{max} (mm)	Q_{T-mean} (mm)	Q_{T-SD} (mm)	Q_{T-max} (mm)	重置时间(天)
2004-09	18.75	9.34	46.00	14.55	14.27	46.00	43
2004-10	24.55	15.36	61.60	10.93	5.70	23.40	69
2004-11	12.43	7.88	30.80	11.37	6.45	22.20	101
2004-12	13.69	8.10	32.00	10.40	7.16	26.10	128
2005-01	14.05	9.07	32.50	6.93	2.70	11.40	162
2005-02	12.57	5.15	23.50	18.46	4.57	23.50	199
2005-03	16.85	7.89	37.60	26.51	6.82	37.60	224
2005-04	23.92	15.48	70.80	41.27	20.42	70.80	5
2005-05	18.67	9.62	39.30	31.06	6.08	39.30	37
2005-06	29.73	25.48	151.00	29.07	15.67	61.00	5
2005-07	39.83	48.87	268.00	49.29	24.86	86.90	0
2005-08	66.05	59.71	317.00	146.36	94.42	317.00	0
2005-09	72.05	73.22	343.00	23.37	9.26	37.40	9
2005-10	19.22	14.63	84.30	11.98	3.32	14.00	30
2005-11	10.79	3.76	20.90	10.47	2.41	13.00	58

2005-12	13.37	2.80	20.90	12.70	0.72	13.70	87
2006-01	8.82	4.63	18.70	3.36	2.10	6.35	124
2006-02	9.53	3.23	15.30	11.28	2.87	15.30	155
2006-03	13.14	4.09	30.10	14.99	0.58	15.30	181
2006-04	17.44	10.10	57.00	22.77	15.42	57.00	214
2006-05	42.77	20.11	109.00	31.53	4.34	36.50	5
2006-06	8.87	5.10	27.80	7.21	5.10	10.70	37
2006-07	46.49	80.60	435.00	27.99	14.49	43.80	12
2006-08	12.06	14.40	80.00	8.61	4.75	16.50	21
2006-09	18.59	16.76	64.20	28.46	9.24	36.50	9

将集合群落中空间因子的单独解释率与环境因子单独解释率的比值 ($S|E:E|S(S|E:E|S)$, 仅选择显著的值, 表 4) 与上述水文指标 (表 5) 进行定量的回归分析 (由于样点较少, 将显著水平定义为 $P < 0.1$), 结果表明 7 日内的最大流量 (Q_{7-max}) 与群落重置时间两个指标对空间因子与环境因子对集合群落构建的相对重要性有显著负影响, 即采样前 7 日的最大流量越大, 空间因子的影响越小; 距离洪水的时间越长, 空间因子的影响越小 (图 5)。将各月份群落在 NMDS 第 1 轴上得分的平均值与上述水文因子进行回归分析, 仅有群落重置时间这个指标显著影响集合群落的结构 (图 6), 且当重置时间很短 (小于 75d) 或很长 (大于 150d), 群落的集合群落的结构趋同。

3 讨论

3.1 集合群落的时间动态及驱动因子

在本研究中的大部分时期 (21 个月), 集合群落的物种分布具有显著的连贯性 (Coherence 显著 > 0), 说明物种沿着某个梯度而分布^[29]。通过分析物种的周转性, 物种对环境、连通度等梯度的响应主要分为嵌套 (Nested) 和周转 (Turnover) 两种方式^[30], 分别代表物种的增减和物种的更替两种不同的响应过程。研究期间出现最多的是嵌套型结构 (Nested)。一个标准的嵌套型结构是指物种较少的局地群落完全是物种较多的局地群落的子集, 广布种的分布范围要包含非广布种的分布范围^[14]。嵌套型结构中, 导致物种沿着某个梯度而减少或增加的原因有很多, 如物种自身在扩散能力、对栖息地特异的适应性, 或者是对非生物条件的容忍度等方面的差异^[31, 32]; 及栖息地大小 (代表着物种灭绝的可能性)、生境的隔离/联通度 (代表着物种定殖的难度) 或环境的适宜性 (代表物种特异化) 等外部条件^[33], 尤其是当这些因素也呈嵌套型变化或者物种对其呈嵌套型响应时, 嵌套性更明显^[34]。河流生态系统的纵向连续统^[35]和网络结构^[36]使得这些外部条件天然具有嵌套性, 已有研究证实了大型无脊椎底栖动物和鱼类等在河流中存在嵌套型格局^[13, 37], 本研究证实了底栖硅藻也存在嵌套型格局, 并且主要出现在平水期和枯水期。较之丰水期, 平、枯水期的环境异质性 (图 7) 及生境连通性较低, 在环境异质性较低的区域中, 特化种定殖的概率下降^[13, 38], 物种在局地样点间的周转和更替不强烈 ($Turnover < 0$); 较低的连通性, 使得弱扩散能力的物种在局地群落间可能受到扩散限制^[13, 14], 从而沿连通度等梯度表现出物种顺序的增长或消失。Fernandes 等^[17]在研究巴西潘塔纳尔湿地洪泛平原的鱼类集合群落结构时发现, 在雨季到来的初期, 由于扩散限制, 鱼类集合群落呈嵌套型结构。在丰水期, 局地群落间的连通性增强, 使得弱扩散能力的物种也能够到达区域内任意的局地样点, 并与强扩散物种发生竞争作用。加之降雨的扰动, 环境异质性增强, 局地环境这时充当了“筛子”的作用, 物种依据自身生态位的要求沿着环境梯度周转和更替, 当群落作为整体, 各物种对环境梯度的响应相似时, 集合群落呈现出

Clementsian (或 Quasi-Clementsian) 的格局, 而当物种呈现出个体性的响应时则表现出 Gleasonian (或 Quasi-Gleasonian) 的结构。Henriques-Silva 等^[13] 的研究也发现增强局地样点的连通性更容易使集合群落的结构由嵌套型 (Nested) 变成 Clementsian 型, Fernandes 等^[17] 也发现洪水爆发后, 由于局地样点的连通性, 生物扩散不受限制, 集合群落结构由嵌套型转变为 Quasi-Clementsian 型。

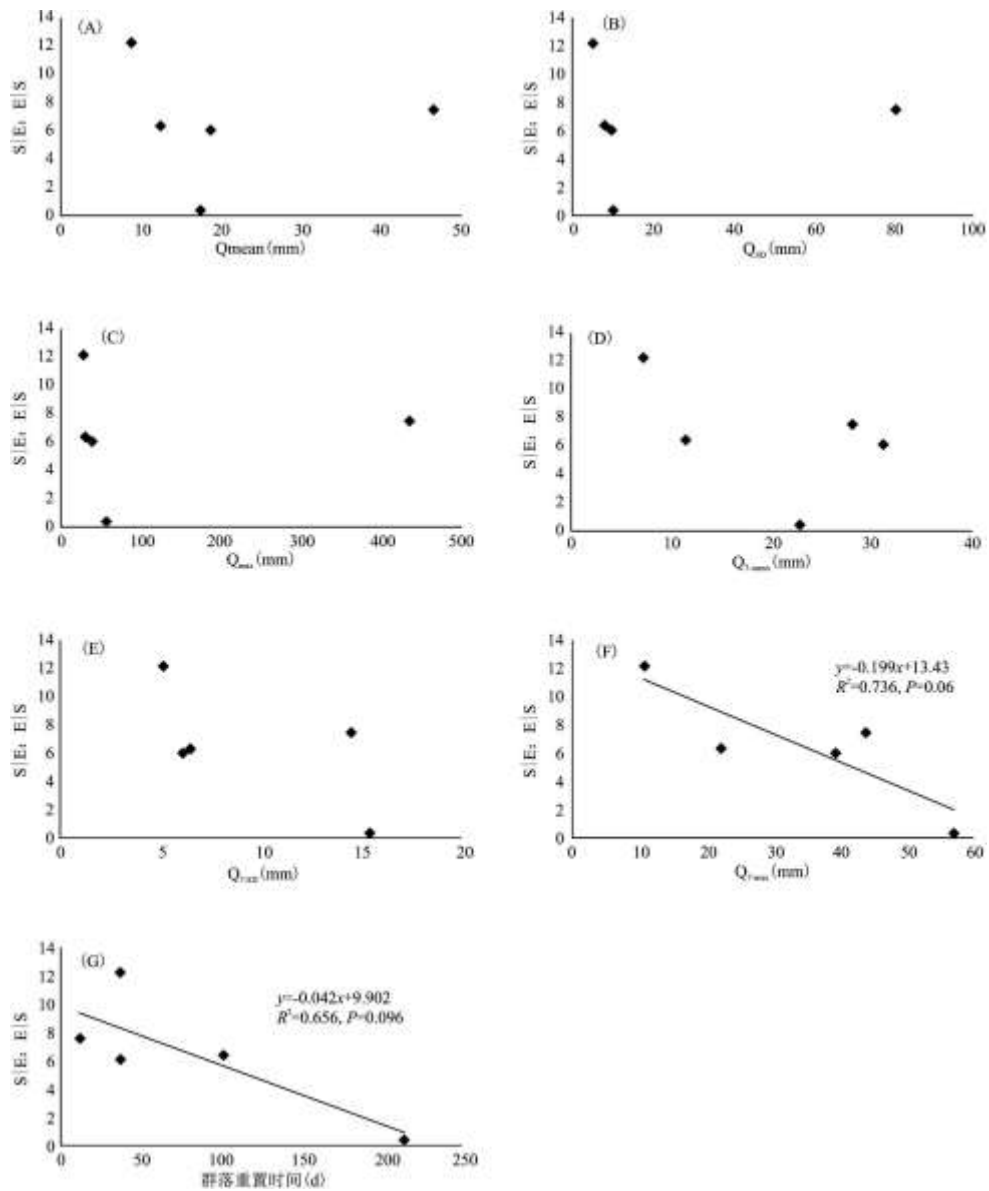


图 5 集合群落参数与水文因子的关系

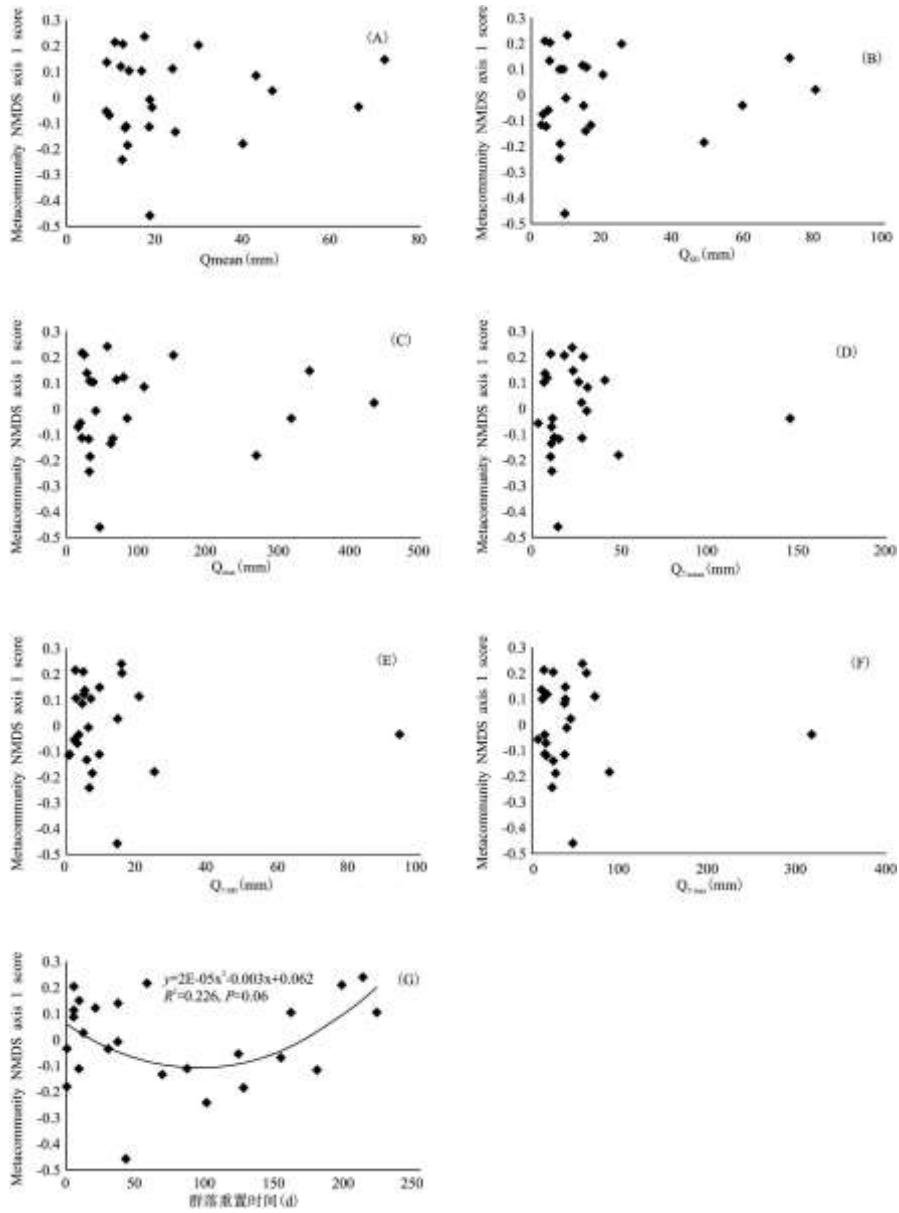


图 6 每月的群落组成(NMDS 第 1 轴)与水文因子的关系

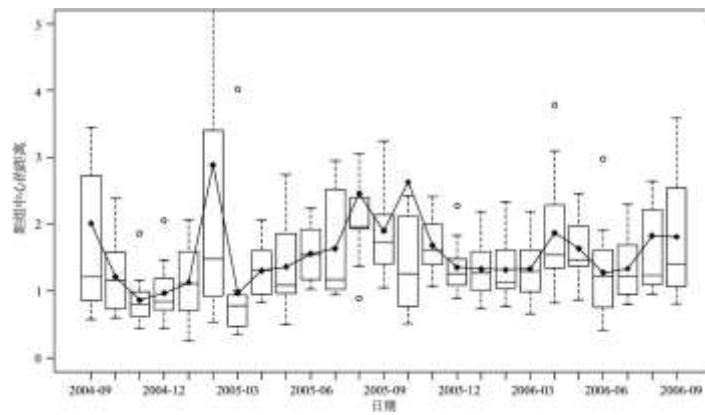


图 7 各月各样点距组中心的环境距离的箱型图

在另外 4 个月(2004 年 9 和 10 月, 2006 年 1 和 8 月)集合群落表现出随机分布格局, 表明不同物种并没有响应同一个环境梯度, 而受多个环境因素的驱动^[37], 这可能与洪水或干旱(2006 年 1 月是研究期间流量最小的月份)等极端水文事件相关。研究表明极端水文事件的干扰可以促进物种随机定殖或灭绝的过程^[39]。Bloch 等^[6]发现受到强烈干扰后的集合群落易形成随机分布的格局, 在其研究中陆地腹足类动物时受到飓风干扰后, 群落的空间结构多为随机分布, 而随着森林在次生演替中恢复, 空间异质性减低, 集合群落逐渐转变为嵌套格局。方差分解分析的结果也证实了 EMS 分析的集合群落结构, 在平水期, 环境因子是主导因子, 物种沿环境梯度形成嵌套结构, 而枯水期或洪水期, 空间因子(代表着样点连通性或物种扩散能力信息)的相对重要性增强, 说明了扩散限制或过度扩散的存在^[22], 从而出现了沿连通度梯度的嵌套格局、受环境筛选的物种周转格局和随机格局。

本研究之所以出现“Quasi-”这种“类似一”的格局, 是由于在现实中, 群落的构建因子的驱动作用比理想状态下更弱, 如 Quasi-Clementsian, 虽然其周转性为正值, 但并不显著, 然而其聚集的边界性却显著为正, 即物种表现出了明显的聚集性, 共同以相似的方式响应环境梯度。因此, 在本研究中将二者等同进行讨论。

3.2 河流生态系统中水文因素的重要性

河流生态系统的季节变化强烈, 与其天然的水文节律相关, 水文因子对河流生物多样性及集合群落的构建有着重要意义^[40]。本研究发现与集合群落时间动态相关的水文因子为: 采样前 7 日的最大流量($Q_{7\text{-max}}$)及群落的重置时间。首先, 采样前 7 日的最大流量($Q_{7\text{-max}}$)与空间因子的相对重要性呈负相关, 也即 7 日内的最大流量越大, 则空间因子的相对重要性对集合群落结构的解释率越小。关于这种状况, 存在以下两种可能的解释: 第一, 当流量适当增大(小于本研究的洪水定义值 $63.3\text{ m}^3/\text{s}$), 有利于提高局地群落间的连通性, 生物在区域内的扩散不受限制, 从而使生物能够选择最适宜的栖息地, 因此生物主要受到环境筛选的过程而沿环境梯度分布; 第二, 高流量的干扰有利于提高河道环境异质性(图 7), 环境异质性高则环境梯度长, 群落与环境因子的关系更为强烈^[39]。本研究还发现距离洪水的时间越长, 空间因子的作用越小, 环境因子的作用越大(图 5)。这说明在洪水干扰初期, 扩散的作用增强, 从而引起生物过度扩散过程; 但随着时间推移, 流量逐渐恢复, 环境筛选过程逐渐增强。这与 Campbell 等^[23]的结果相反, 但其研究中群落的重置时间为 0~8d, 而本研究中最长的群落重置时间为 214d(2006 年 4 月), 因此可以推测在集合群落构建中环境因子与空间因子的相对重要性与群落重置时间的关系与所研究的时间尺度有关, 其研究的过程可能仅为本研究时间过程的某一阶段; 再者, 这种相反的结果也可能由于本研究中参与分析的数据点较少(仅 5 次数据同时得到了显著的单独环境作用与空间作用), 因此所得到的结论并不完善。

本研究发现群落结构与群落重置时间存在二项式的关系(图 6G), 拟合结果表明洪水爆发后大约 75d 以内, 集合群落的结构与物种组成相似; 75~150d, 群落发生显著变化, 表明群落在这期间逐渐恢复至洪水发生前的状态; 而 150d 之后群落结构与刚受到洪水干扰时趋同。此过程中, 环境因子与空间因子在群落构建中的相对重要性阶段性的变化, 在受洪水干扰初期, 空间因子在集合群落构建的作用强于环境因子, 这是由于高流量导致生物的过度扩散, 出现群块效应而使得群落趋同; 群落恢复期, 随着流量消退局地群落间的连通性减弱, 环境筛选过程的重要性逐渐增强; 而长时间持续低流量, 则逐渐出现扩散限制, 从而表现为空间因子再次成为集合群落结构的主要驱动因素。Li 等^[41]也认为极端气候洪水事件后, 香溪河流域森林河流大型底栖无脊椎动物密度丰富度的恢复时间约为 5 个月, 这说明底栖硅藻由于其生活史周期短, 因此其重定殖及恢复的过程所需的时间更短。Campbell 等^[23]则发现底栖动物集合群落结构与群落重置时间存在着正的线性关系, 这可能是由于所研究的类群不同, 更重要的原因则应该是所研究的时间尺度差异很大。

本研究仅在集合群落的时间动态和水文因子方面做了初步尝试, 限于长期监测过程中人力物力, 样点数并不充足(仅 12 个), 为了满足统计分析的要求, 因而所选择的环境变量有限, 这也许在许多月份并未得到显著的环境影响的原因之一(集合群落与未测的环境因子有关)^[42]。虽然在本研究中底栖硅藻集合群落已表现出季节差异, 但由于所研究的时间不长(2 年), 导致每个月份的重复观测值较少, 离差大, 变异多, 所以得出的规律并不明显。Bottin 等^[16]认为多次数据平均能够降低离差从而得到很好的拟

合结果。从这个角度,我们更加理解长期监测在生态学研究中的重要性。但关于集合群落时间动态的研究刚刚起步,现有的研究仅做了某次洪水事件前后的有限次的分析^[17],或者同一个月份的多年数据^[3,29,37],基于连续监测的案例并不多见,本研究对于理解群落时间动态,重建恢复机制等具有一定参考意义。

4 结论

底栖硅藻集合群落的构建具有明显的时间动态(包括显著的季节变化和年际间的差异),这种时间动态与河流的水文因子的时间动态有密切的关系。平水期和枯水期,底栖硅藻集合群落通常呈现出嵌套结构;而丰水期,集合群落则呈现出类似 Clementsian 或 Gleasonian 的结构,群落始终响应着一个或多个环境梯度。水文因子的时间动态不仅影响环境梯度的变化,同时也通过调节底栖硅藻随水流的扩散能力来改变集合群落的构建方式。在平水期,环境因子是集合群落构建的主导因素,扩散过程不受限制,而洪水期或枯水期,空间因子的相对重要性增强,证明除了环境筛选的过程,扩散限制或过高扩散的过程也同时影响群落的构建。

参考文献:

- [1]贾兴焕,吴乃成,唐涛,等.香溪河水系附石藻类的时空动态[J].应用生态学报,2008,19(4):881-886.
- [2]PORTILLO M C,ANDERSON S P,FIERER N.Temporal variability in the diversity and composition of stream bacterioplankton communities[J].Environmental Microbiology,2012,14(9):2417-2428.
- [3]EROS T,SALY P,TAKACS P,et al.Temporal variability in the spatial and environmental determinants of functional metacommunity organization stream fish in a human-modified landscape[J].Freshwater Biology,2012,57(9):1914-1928.
- [4]ELMENDORF S C,HARRISON S P.Temporal variability and nestedness in California grassland species composition[J].Ecology,2009,90(6):1492-1497.
- [5]DATRY T,BONADA N,HEINO J.Towards understanding the organisation of metacommunities in highly dynamic ecological systems[J].Oikos,2016,125(2):149-159.
- [6]BLOCH C P,HIGGINS C L,WILLIG M R.Effects of largescale disturbance on metacommunity structure of terrestrial gastropods:Temporal trends in nestedness[J].Oikos,2007,116(3):395-406.
- [7]LEIBOLD M A,HOLYOAK M,MOUQUET N,et al.The metacommunity concept:A framework for multi-scale community ecology[J].Ecology Letters,2004,7(7):601-613.
- [8]LEGENDRE P,GAUTHIER O.Statistical methods for temporal and space-time analysis of community composition data[J].Proceedings of the Royal Society of London B:Biological Sciences,2014,281(1778):20132728.
- [9]VIANA D S,CHASE J M.Spatial scale modulates the inference of metacommunity assembly processes[J].Ecology,2019,100(2):e02576.
- [10]SCHMERA D,PODANI J,BOTTA-DUKAT Z,et al.On the reliability of the elements of metacommunity structure framework for separating idealized metacommunity patterns[J].Ecological indicators,2018,85:853-860.

-
- [11]LEIBOLD M A,MIKKELSON G M.Coherence,species turnover,and boundary clumping:Elements of meta-community structure[J].Oikos,2002,97(2):237-250.
- [12]PRESLEY S J,HIGGINS C L,WILLIG M R.A comprehensive framework for the evaluation of metacommunity structure[J].Oikos,2010,119(6):908-917.
- [13]HENRIQUES-SILVA R,LINDO Z,PERES-NETO P R.Acommunity of metacommunities:Exploring patterns in species distributions across large geographical areas[J].Ecology,2013,94(3):627-639.
- [14]HEINO J,NOKELA T,SOININEN J,et al.Elements of metacommunity structure and community-environment relationships in stream organisms[J].Freshwater Biology,2015,60(5):973-988.
- [15]DUDGEON D.Large-Scale Hydrological Changes in Tropical Asia:Prospects for Riverine Biodiversity:The construction of large dams will have an impact on the biodiversity of tropical Asian rivers and their associated wetlands[J].Bio Science,2000,50(9):793-806.
- [16]BOTTIN M,SOININEN J,FERROL M,et al.Do spatial patterns of benthic diatom assemblages vary across regions and years?[J].Freshwater Science,2014,33(2):402-416.
- [17]FERNANDES I M,HENRIQUES-SILVA R,PENHA J,et al.Spatiotemporal dynamics in a seasonal metacommunity structure is predictable:The case of floodplain-fish communities[J].Ecography,2014,37(5):464-475.
- [18]LAYMAN C A,MONTANA C G,ALLGEIER J E.Linking fish colonization rates and water level change in littoral habitats of a Venezuelan floodplain river[J].Aquatic Ecology,2010,44(1):269-273.
- [19]VANSCHOENWINKEL B,WATERKEYN A,JOCQU M,et al.Species sorting in space and time-the impact of disturbance regime on community assembly in a temporary pool metacommunity[J].Journal of the North American Benthological Society,2010,29(4):1267-1278.
- [20]董笑语,李斌,贾兴焕,等.树枝状河网结构中干支流相互作用及其等级性对底栖硅藻群落及多样性格局的影响[J].生态毒理学报,2018,13(04):38-48.
- [21]DRAY S,LEGENDRE P,PERES-NETO P R.Spatial modelling:A comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM)[J].Ecological Modelling,2006,196(3):483-493.
- [22]DONG X Y,LI B,HE F Z,et al.Flow directionality,mountain barriers and functional traits determine diatom metacommunity structuring of high mountain streams[J].Scientific Reports,2016,6:24711.
- [23]CAMPBELL R E,WINTERBOURN M J,COCHRANE T A,et al.Flow-related disturbance creates a gradient of metacommunity types within stream networks[J].Landscape Ecology,2015,30(4):667-680.
- [24]CLAUSEN B,BIGGS B.Relationships between benthic biota and hydrological indices in New Zealand streams[J].Freshwater Biology,1997,38(2):327-342.

-
- [25] ANDERSON M J. Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions[J]. *Biometrics*, 2006, 62(1): 245-253.
- [26] HEINO J, GRONROOS M. Does environmental heterogeneity affect species co-occurrence in ecological guilds across stream macroinvertebrate metacommunities?[J]. *Ecography*, 2013, 36(8): 926-936.
- [27] LEGENDRE P, CACERES M D, BORCARD D. Community surveys through space and time: Testing the space-time interaction in the absence of replication[J]. *Ecology*, 2010, 91(1): 262-272.
- [28] KARL C. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics[J]. *Ecology Letters*, 2005, 8(11): 1175-1182.
- [29] EROS T, SALY P, TAKACS P, et al. Quantifying temporal variability in the metacommunity structure of stream fishes: The influence of non-native species and environmental drivers[J]. *Hydrobiologia*, 2014, 722(1): 31-43.
- [30] BASELGA A. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2010, 19(1): 134-143.
- [31] PATTERSON B D, ATMAR W. Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos [J]. *Biological Journal of the Linnean Society*, 1986, 28(1-2): 65-82.
- [32] ULRICH W, ALMEIDA-NETO M. On the meanings of nestedness: Back to the basics [J]. *Ecography*, 2012, 35(10): 865-871.
- [33] WRIGHT D H, PATTERSON B D, MIKKELSON G M, et al. A comparative analysis of nested subset patterns of species composition[J]. *Oecologia*, 1997, 113(1): 1-20.
- [34] HYLANDER K, NILSSON C, GUNNAR JONSSON B, et al. Differences in habitat quality explain nestedness in a land snail meta-community[J]. *Oikos*, 2005, 108(2): 351-361.
- [35] EROS T, GROSSMAN G D. Fish biodiversity in two Hungarian streams: A landscape-based approach[J]. *Archiv für Hydrobiologie*, 2005, 162(1): 53-71.
- [36] LOWE W H, LIKENS G E, POWER M E. Linking scales in stream ecology[J]. *Bio Science*, 2006, 56(7): 591-597.
- [37] TONKIN J D, STOLL S, JAHNIG S C, et al. Elements of metacommunity structure of river and riparian assemblages: Communities, taxonomic groups and deconstructed trait groups[J]. *Ecological complexity*, 2016, 25: 35-43.
- [38] CHASE J M. Drought mediates the importance of stochastic community assembly[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104(44): 17430-17434.
- [39] LEPORI F, MALMQVIST B. Deterministic control on community assembly peaks at intermediate levels of disturbance[J]. *Oikos*, 2009, 118(3): 471-479.

[40]GRABA M, SAUVAGE S, MOULIN F Y, et al. Interaction between local hydrodynamics and algal community in epilithic biofilm[J]. Water Research, 2013, 47(7) :2153-2163.

[41]LI F Q, CAI Q H, JIANG W X, et al. Flow-related disturbances in forested and agricultural rivers: Influences on benthic macroinvertebrates[J]. International Review of Hydrobiology, 2012, 97(3) :215-232.

[42]CHANG L W, ZELENY D, LI C F, et al. Better environmental data may reverse conclusions about niche-and dispersal-based processes in community assembly[J]. Ecology, 2013, 94(10) :2145-2151.