

DOI: 10.5846/stxb201911262565

董芮, 王玉玉, 吕 偲, 雷光春, 薛彬林, 陈乾阔. 水文连通性对西洞庭湖大型底栖动物群落结构的影响. 生态学报, 2020, 40(22): 8336-8346.

Dong R, Wang Y Y, Lü C, Lei G C, Xue B L, Chen Q K. Effects of hydrological connectivity on the community structure of macrobenthos in West Dongting Lake. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(22): 8336-8346.

水文连通性对西洞庭湖大型底栖动物群落结构的影响

董 芮, 王玉玉, 吕 偲, 雷光春*, 薛彬林, 陈乾阔

北京林业大学生态与自然保护学院, 北京 100083

摘要: 人为活动干扰纵向与横向水文连通性, 对全球景观的生态完整性造成威胁。全球大型河流的洪泛区, 包括中国最大的河流长江, 都面临着水文连通性下降而造成的生物多样性灾难性损失。了解水文连通性如何影响生物在生境之间的扩散潜力, 对于恢复和维持区域和局地生物多样性至关重要。评估了水文连通度对西洞庭湖大型底栖动物群落的影响。沿连通性梯度对 54 个地点进行了采样, 包括河流 27 个样点, 连通湖泊 9 个样点, 阻隔湖泊 9 个样点和改造洲滩 9 个样点。结果表明, 丰富度, Shannon-wiener 指数和 Margalef 指数等 α 多样性指数之间存在显著差异 ($P < 0.05$), 其中连通湖泊与阻隔湖泊的丰富度与丰度较高。连通性最低的改造洲滩 α 与 β 多样性最小。更重要的是, 丰富度替换是造成河流、连通湖泊和阻隔湖泊中群落组成变化的主要因素, 这表明在扩散限制下的中性动态可能是塑造这些生境中底栖动物群落的主要过程。但是, 在改造洲滩中, 嵌套的重要性很高, 可以与丰富度替换相提并论, 这反映了在这种不利的环境中, 由于生态位分化而导致物种消失的非随机过程。广义线性模型证实, 大型底栖动物群落组成空间转换的关键驱动力是水文连通性。研究表明, 维持水文连通对于维持洪泛区生态系统的生态完整性至关重要。

关键词: 连通度; α 多样性; β 多样性; 生境类型; 西洞庭湖

Effects of hydrological connectivity on the community structure of macrobenthos in West Dongting Lake

DONG Rui, WANG Yuyu, LÜ Cai, LEI Guangchun*, XUE Binlin, CHEN Qiankuo

School of Ecology and Nature Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

Abstract: Anthropogenic disturbance to natural hydrological connectivity, both longitudinal, lateral, is threatening ecological integrity of many landscapes across the globe. Floodplains of the world's large rivers, including Yangtze River, the largest river system in China, are facing ecological crisis, such as catastrophic loss of biodiversity due to reduction in hydrological connectivity. Understanding how hydrological connectivity affects dispersal potential of organisms, especially those at lower trophic levels, among habitat patches, is critical for the management of river system aiming to restore and maintain regional and local biodiversity. We evaluated the effect of river-floodplain hydrological connectivity on the macrobenthos assemblage in West Dongting Lake, a Ramsar Wetland that has been threatened mainly by anthropogenic hydrological alternation. We sampled 54 sites along the connectivity gradient from river channels (27 sites), free-connected lakes (9 sites), isolated lakes (9 sites), and modified mudflats (9 sites). Results showed that α diversity indices, including richness, Shannon-wiener index and Margalef index, were significantly different ($P < 0.05$) among different habitats. Connected lakes and isolated lakes had higher richness and abundance. Whereas β diversity generally decreased along the connectivity gradients; and the modified mudflats, with the lowest connectivity, had the smallest overall β

基金项目: 国家重点研发计划项目(2017YFC0405303); 中央高校基本科研业务费专项资金项目(2017ZY15)

收稿日期: 2019-11-26; 修订日期: 2020-05-20

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: Guangchun.lei@foxmail.com

diversity. More importantly, richness replacement contributed to majority of variation in community composition in river, connected- and isolated lakes, indicating that neutral dynamics under dispersal limitation might be the main process shaping the macrobenthos communities. However, in modified mudflats, the importance of nestedness was high and comparable to that of richness replacement, reflecting a non-random process of species loss resulted from niche sorting in the less favorable environment. The generalized linear model confirmed that the key driver of the spatial turnover of macro-invertebrate community composition was hydrological connectivity. Our study demonstrated hydrological connectivity is essential for maintaining ecological integrity of floodplain ecosystems.

Key Words: connectivity; α diversity; β diversity; habitat type; West Dongting Lake

洪泛平原是地球上最独特的景观特征之一,其特点是生物多样性和生产力高^[1]。然而,它们也是世界上受威胁最严重的生态系统之一^[2],其栖息地的生态可持续性直接与河道和洪泛区之间持续的横向水文连通程度有关。大型底栖动物是食物网中重要的一环,为较高营养级的鱼类和鸟类提供食物资源^[3]。同时大型底栖动物具有生命周期长、对外界干扰反应敏感的特点,是水环境监测的重要指示生物,因此,对大型底栖动物群落结构的更好理解对于制定洪泛平原的有效保护和管理策略具有重要意义^[4-5]。

水文连通性以直接或间接的方式影响了大型底栖动物群落结构,与河道之间的自由水交换为底栖动物的生存创造了有利条件。以往研究中,大型底栖动物的丰富度和丰度随着水文连通性的增加而增加^[6],而香农多样性则表现出单峰的响应。也有研究表明,由于水文连通性,大型底栖动物的丰富度增加,在中连接度的地点会达到顶峰^[7]。但大多数研究只关注 α 多样性,关于 β 多样性的研究较少。 β 多样性指不同群落间物种组成的差异^[8-10],可以分为物种周转(或替代)和嵌套(或丰富度差异)两个部分,不同的组成部分揭示了构建群落的不同机制。

三峡大坝运行后,长江中下游水文节律发生了变化,西洞庭湖位于洞庭湖上游,是洞庭湖 3 个湖区中淤积最严重的湖区,受上游洞庭湖水系降雨及所连通的长江干流水情的影响,洲滩面积出露时间增加,是受江湖关系变化影响最为直接的区域之一^[11]。本研究于 2019 年 4 月对西洞庭湖大型底栖动物进行了调查,通过分析水文连通性对大型底栖动物群落结构的影响,为西洞庭湖的生态环境管理和生物多样性保护提供科学数据支撑。

1 材料与方法

1.1 研究区域与采样点设置

西洞庭湖位于湖南省汉寿县境内,承接松滋、虎渡、藕池三口和沅江、澧水等五支入流,是洞庭湖水文过程最复杂的区域^[12]。该区属中亚热带季风气候,区内湿地类型丰富,为众多野生动植物提供了理想的栖息地,特别是对越冬候鸟保护具有重要意义,属于国家级自然保护区,并于 2002 年被列为国际重要湿地^[13]。

本研究于 2019 年 4 月在西洞庭湖选取 54 个采样点(采样点设置如图 1)。其中,连通湖泊无堤坝阻隔,阻隔湖泊有自然或人工堤坝阻隔,改造洲滩指湖区内曾以杨树种植为主的洲滩,采取挖沟抬垄等措施降低淹水带来的不利影响,使西洞庭湖自然洲滩大面积减少^[14]。依

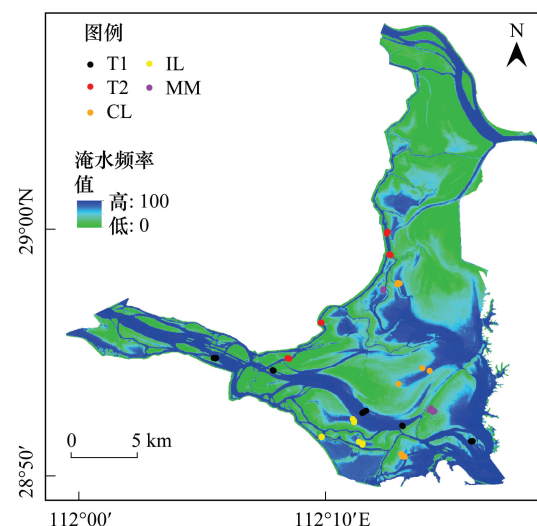


图 1 西洞庭湖采样点分布图

Fig.1 Spatial distribution of the sample sites in West Dongting Lake

T1:沅水, Yuan river; T2:澧水, Li river; CL: 连通湖泊, Connected lakes; IL: 阻隔湖泊, Isolated lakes; MM: 改造洲滩, Modified mudflat

照洞庭湖多年淹水频率遥感图像^[15]将各个样点的淹没频率(Freq, Frequency)提出,并将阻隔生境的外围最低点的淹没频率记为该阻隔生境的连通频率(HC, Hydrological connectivity)。样点特点代号和分组情况见(表 1)。

表 1 西洞庭湖生境类型与采样点设置

Table 1 Habitat types and sampling sites in West Dongting Lake

栖息地分组 Habitat group		代号 Code	样点数 Number	连通频率 Connectivity/%
河流区 River	沉水	T1	15	100
	澧水	T2	12	100
非河流区 Floodplain	连通湖泊	CL	9	83
	阻隔湖泊	IL	9	50
	改造洲滩	MM	9	10

T1:沉水, Yuan river; T2:澧水, Li river; CL:连通湖泊, Connected lakes; IL:阻隔湖泊, Isolated lakes; MM:改造洲滩, Modified mudflat

1.2 生物数据采集与鉴定

1.2.1 底栖动物样品采集与鉴定

使用 1/16 m² 的彼得森采泥器采集底泥, 每个样点 3 次重复。将采集到的泥样用 60 目网筛筛洗, 并转入白磁盘中。将所有大型底栖动物逐一挑出, 并用 10 % 甲醛溶液固定保存。依据相关的文献资料^[16-19], 在显微镜或解剖镜下进行分类和计数, 样品尽量鉴定到属或种, 并用电子天平称重, 称重前用滤纸吸去表面固定液^[20]。

1.2.2 环境因子测定

采用手持声纳测深仪 SM-5A 测定水深(WD, Water depth), 赛氏盘测定透明度(Tran, transparency), 计算 SI(Shade index, 透明度与水深比), 透明度与水深比。FP311 直读式流速仪测定流速(V, Velocity); 采用 YSI ProPlus 手持式多参数水质分析仪现场测定电导率(Cond, Conductivity), 酸碱度(pH), 氧化还原电位(ORP, Oxidation-reduction potential)。根据标准测定方法, 在实验室内测定水样的总氮(TN, Total nitrogen)、总磷(TP, Total phosphorus)、悬浮物固体(SS, Suspended solids)、叶绿素 a(Chl-a, Chlorophyll-a)。目测 2 m×2 m 样方内沉水植物盖度(SPC, Submerged plants coverage)和挺水植物盖度(EPC, Emergent plants coverage), 将底质类型(Sub, Substrate)分为泥(Mud), 泥沙(Muddy Sand)和沙(Sand)^[5]。

1.3 数据处理

检查各样区之间密度及湿重的变化, 若符合方差齐性, 用单因素方差检验, 通过 LSD 进行配对比较。若不符合方差齐性, 通过 Kruskal-Wallis 检验, 然后通过 Bonferroni 校正的 Mann-Whitney 配对比较来评估差异^[5]。

对物种变量进行对数转换至近似正态性, 以降低密度或生物量占优势的个别物种对群落结构的影响权重。环境变量进行 Z-标准化转换。确定了群落结构的简单描述, 包括物种丰富度(Species Richness), 优势种, Shannon-wiener 指数、Simpson 指数、Pielou 指数和 Margalef 指数。基于 Sørensen 距离计算各生境的 β 多样性及其周转部分与嵌套部分^[9]。为了可视化不同生境之间的 β 多样性关系, 利用配对计算的相异性矩阵进行非度量多维尺度分析(NMDS)^[20]; 使用广义线性模型(Generalized Linear Models, GLM)拟合环境变量对多样性指数的影响。GLM 模型利用最小赤池系数(Akaike information criterion, AICc)选择最佳模型, 利用最大的修正后解释量确定解释量最高的环境变量组合, 使用高斯分布拟合多样性指数^[21]。以上分析均在 R 3.6.1 完成。

2 结果与分析

2.1 西洞庭湖生态环境特征的空间差异

共有 10 个理化变量在各个栖息地类型存在显著差异($P < 0.05$, 表 2), 改造洲滩与阻隔湖泊的电导率、总

氮、总磷的含量显著其他区域,但沉水,澧水,连通湖泊的流速、挺水植物盖度、淹水频率、连通度显著高于阻隔湖泊与改造洲滩。

表 2 西洞庭湖环境理化参数

Table 2 Environment parameters in the five habitats in West dongting Lake

因子 Parameters	生境 Habitats					P
	T1	T2	CL	IL	MM	
水深 Water depth/m	1.12	1.13	0.68	0.83	0.52	0.369
透明度 transparency/m	0.31	0.30	0.285	0.38	0.4	<0.001
透明度与水深比 Shande index	0.47	0.43	0.59	0.74	0.77	0.024
流速 Velocity/(m/s)	0.23	0.21	0.05	0	0	<0.001
电导率 Conductivity/($\mu\text{s}/\text{cm}$)	300.91	227.5	221.44	273.441	422.33	<0.001
酸碱度 pH	7.52	8.16	7.8	6.43	7.78	0.003
氧化还原电位 Oxidation-reduction potential/mV	237.14	268.45	279.37	222.71	236.48	<0.001
总氮 Total nitrogen/(mg/L)	1.2180	1.1981	1.2390	1.3204	1.3535	<0.001
总磷 Total phosphorus/(mg/L)	0.0279	0.0400	0.0455	0.0589	0.0517	<0.001
悬浮物 Suspended solids/(mg/L)	7.28	5.67	6.07	3.93	4.53	0.08
挺水植物盖度 Emergent plants coverage/%	0.22	0.08	0.07	0.03	0	0.35
沉水植物盖度 Submerged plants coverage/%	0	0	0.09	0.12	0	0.006
叶绿素 Chlorophyll-a/(mg/L)	0.6249	1.0416	1.9542	1.488	0.744	0.595
淹水频率 Frequency	0.8333	0.7525	0.5878	0.7193	0.1000	<0.001

2.2 西洞庭湖大型底栖动物群落组成及优势种

共鉴定出底栖动物 49 个分类单位,隶属于 6 纲 14 目 26 科,以软体动物和水生昆虫为主。其中水生昆虫 22 种,占 43.6%;软体动物 18 种,占 36.4%;环节动物 7 种,占 14.5%,其他动物 3 种,占 5.4%。水丝蚓属在各个生境都为优势种,沉水优势类群为摇蚊类,合流与阻隔湖泊为摇蚊类与腹足纲,连通湖泊主要为腹足纲,改造洲滩为鞘翅目与腹足纲。(表 3)。各生境类型的物种丰富度:连通湖泊>阻隔湖泊>澧水>改造洲滩>沉水(图 2)。

表 3 西洞庭湖各生境大型底栖动物种类组成与各生境优势种

Table 3 Species composition and dominant species of macrobenthos in five habitats in West Dongting Lake

物种 Species	生境 Habitats				
	T1	T2	CL	IL	MM
寡毛纲 Oligochaeta					
颤蚓科 Tubificidae					
霍甫水丝蚓 <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>					
水丝蚓属一种 <i>Limnodrilus</i> sp	++	++	++	++	++
正颤蚓 <i>Tubifex tubifex</i>					
尼氏颤蚓 <i>Spirosperma nikolskyi</i>					
苏氏尾鳃蚓 <i>Branchiura sowerbyi</i>					
仙女虫科一种 Naididae					
软体动物门 Mollusca					
腹足纲 Gastropoda					
豆螺科 Bithyniidae					
大沼螺 <i>Parafossarulus eximius</i>			++		
纹沼螺 <i>Parafossarulus striatulus</i>			++		
长角涵螺 <i>Alocinma longicornis</i>			++		
觶螺科 Pomatiopsidae					

续表

物种 Species	生境 Habitats				
	T1	T2	CL	IL	MM
湖北钉螺 <i>Oncomelania hupensis</i>					
扁蛭螺科 Planorbidae					
尖口圆扁螺 <i>Hipppeutis cantori</i>					++
肋蛭螺科 Pleuroseridae					
方格短沟蛭螺 <i>Semisulcospira cancellata</i>					
椎实螺科 Lymnaeidae					
耳萝卜螺 <i>Radix ouricularia</i>					++
膀胱螺科 Physidae					
泉膀胱螺 <i>Physafontinalis</i>					++
瓶螺科 Ampullariidae					
福寿螺 <i>Pomacea canaliculata</i>					
田螺科 Viviparidae					
方形环棱螺 <i>Bellamyia quadrata</i>		++	++	++	++
铜锈环棱螺 <i>Bellamyia aeruginosa</i>		++	++	++	++
梨形环棱螺 <i>Bellamyia purificata</i>		++			++
中华圆田螺 <i>Cipangopaludina chinensis</i>					
耳河螺 <i>Rivularia auriculata</i>					
双壳纲 Bivalvia					
蜆科 Corbiculidae					
河蜆 <i>Corbicula fluminea</i>					
蚌科 Unionidae					
中国尖嵴蚌 <i>Acuticostia chinensis</i>					
圆顶珠蚌 <i>Unio douglasiae</i>					
圆背角无齿蚌 <i>Anodonia woodiana epacifica</i>					
昆虫纲 Insecta					
双翅目 Diptera					
摇蚊科 Chironomidae					
摇蚊属一种 <i>Chironomus</i> sp.	++		++	++	
雕翅摇蚊属一种 <i>Glyptotendipes</i> sp.				++	
多巴小摇蚊 <i>Microchironomus tabarui</i>				++	
云集多足摇蚊 <i>Polypedilum hubifer</i>	++				
环足摇蚊属一种 <i>Cricotopus</i> sp.	++				
三段二叉摇蚊 <i>Dicrotendips Kieffer</i>					
花翅前突摇蚊 <i>Procladius choreus</i>		++			
菱附摇蚊属一种 <i>Clinotanypus</i> sp.					
齿斑摇蚊属一种 <i>Stictochironomus</i> sp.					
弯铗摇蚊属一种 <i>Cryptotendip</i> sp.					
凹峡隐摇蚊 <i>Cryptochironomus</i> sp.					
长附摇蚊属一种 <i>Tanytarsus</i> sp.					
中国长足摇蚊 <i>Tanytus chinensis</i>					
大蚊科 Tipulidae					
花翅大蚊属一种 <i>Hexatoma</i> sp.					
螺科一种 Ceratopogonidae		++	++		
长足虻科一种 Dolichopodidae					
沼大蚊科一种 Limoniidae					
蜻蜓目 Odonata					

续表

物种 Species	生境 Habitats				
	T1	T2	CL	IL	MM
春蜓科 Gomphidae					
环尾春蜓属一种 <i>Lamelligomphus</i> .sp					
丝螳科一种 Lestidae					
半翅目 Hemiptera					
划蝽科 Notonectidae					
小划蝽 <i>Sigara substriata</i>					++
多距石蛾科一种 Polycentropodidae					
蜉蝣目 Ephemeroptera					
新蜉科一种 Neophemeridae					
蛭纲 Clitellata					
舌蛭科 Glossiphoniidae					
静泽蛭 <i>Helobdella Blanchard</i>			++		
其他 other					
栉水虱目一种 Asellota					
粗糙沼虾 <i>Macrobrachium asperulum</i>					
钩虾属 <i>Gammarus</i> sp.					

“++”表明优势度大于 0.02

2.3 西洞庭湖大型底栖动物密度与生物量

调查发现西洞庭湖大型无脊椎动物的平均密度和生物量(湿重)分别为 136.20 个/m²和 167.13 g/m²。腹足纲的平均密度最高,双壳纲平均密度最小。寡毛纲密度在阻隔湖泊处最高,腹足纲在连通湖泊和阻隔湖泊处密度较高,双壳纲在改造洲滩处未发现,昆虫纲密度在阻隔湖泊处最高。非参数 Kruskal-Wallis 检验结果表明,腹足纲与昆虫纲的密度在不同栖息地具有极显著差异($P < 0.001$)(表 4)。腹足纲,昆虫纲及其他类群的湿重在�同栖息地具有显著差异($P < 0.05$)(表 5)。

2.4 西洞庭湖大型底栖动物群落的 β 多样性及相似性

NMDS 排序分析图显示连通湖泊与阻隔湖泊有重叠现象,其他分组基本无重叠现象。其中,改造洲滩的样点空间分布最为集中(图 3)。这表明连通湖泊与阻隔湖泊底栖动物群落相似性较高,其他栖息地群落相似性不明显,改造洲滩的大型底栖动物群落结构单一,与其他栖息地类型相差较大。Anosim 检验结果表明,西洞庭湖 5 个区域之间的群落相似性具有显著差异($P < 0.01$)。改造洲滩的 β 多样性为 0.48,物种周转分别占总空间转换的 50%。沅水,澧水,连通湖泊,阻隔湖泊的 β 多样性分别为 0.79,0.77,0.75,0.74。物种周转分别占总空间转换的 86%,94%,89%和 95%(表 6)。

2.5 西洞庭湖大型底栖动物群落的群落多样性及其与环境因子的相关性分析

如图 4 所示,大型底栖动物群落的 Shannon-wiener 指数, Margalef 指数在不同栖息地类型之间具有显著差异。通过 LSD 比较,澧水,连通湖泊与沅水,改造洲滩的 Shannon-wiener 指数具有显著差异($P < 0.01$),连通湖泊与沅水,阻隔湖泊,改造洲滩的 Margalef 指数具有显著的差异($P < 0.01$)。改造洲滩 shannon-wiener 指数与 Margalef 指数均最低,而连通湖泊的均最高。澧水的 shannon-wiener 指数与 margalef 指数均比沅水高。

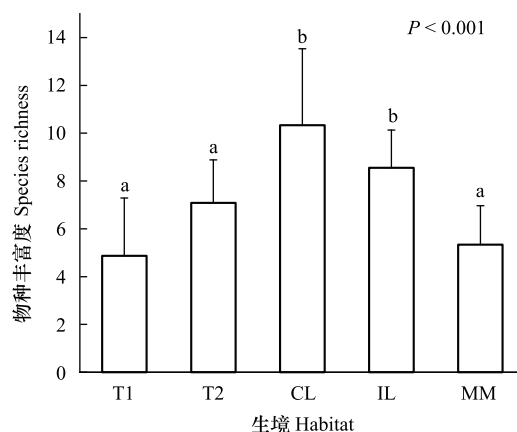


图 2 西洞庭湖大型底栖动物物种丰富度

Fig.2 Species richness of macrozoobenthic in West Dongting Lake (different letters indicate significant difference)

表 4 各分组大型无脊椎动物的密度及非参数检验结果(个/m²,平均值±标准误差)Table 4 Average macrozoobenthic density in different habitats, and their Kruskal-Wallis test results(ind/m², ±SE)

分纲 Class	生境 Habitats					P
	T1	T2	CL	IL	MM	
寡毛纲 Oligochaeta	10.67±5.13	12.00±3.56	17.19±7.05	69.33±46.64	15.41±8.01	0.416
腹足纲 Gastropoda	10.31±2.49	39.11±23.37	93.63±26.13	89.48±35.00	59.85±8.45	<0.001
双壳纲 Bivalvia	1.42±0.61	6.67±2.75	6.51±3.73	2.37±1.70	0.00±0.00	0.058
昆虫纲 Insecta	44.80±11.92	28.89±6.81	65.78±23.94	122.07±36.84	11.85±5.15	0.041
其他 Other	2.13±0.84	4.44±1.38	5.33±3.84	21.33±13.60	0.00±0.00	0.068

表 5 各分组大型无脊椎动物的湿重及非参数检验结果(g/m²,平均值±标准误差)Table 5 Average macrozoobenthic wet weight and their Kruskal-Wallis test results(g/m², ±SE)

分纲 Class	生境 Habitats					P
	T1	T2	CL	IL	MM	
寡毛纲 Oligochaeta	0.0032±0.0014	0.0051±0.0016	0.0072±0.0032	0.0183±0.0092	0.0064±0.0032	0.348
腹足纲 Gastropoda	97.4100±79.81	104.4500±65.42	98.2400±26.86	179.2900±64.04	44.3900±2.84	0.025
双壳纲 Bivalvia	7.1800±3.60	89.3300±53.23	114.4300±44.88	115.3200±103.19	0.0000±0.00	0.067
昆虫纲 Insecta	0.4500±0.41	0.3700±0.34	3.7100±1.07	2.9200±1.39	6.3400±2.47	0.015
其他 Others	0.1000±0.05	1.2800±0.57	0.3700±0.20	1.9000±1.07	0.0000±0.00	0.043

表 6 西洞庭湖大型底栖动物群落 β 多样性

Table 6 Beta diversity of macrobenthos community in West Dongting Lake

生境 Habitats	β 多样性 β diversity	周转 Turnover	嵌套 Nestedness
全湖 Whole lake	0.85	0.79(93%)	0.06(7%)
沅水 Yuan River	0.79	0.68(86%)	0.11(14%)
澧水 Li River	0.77	0.72(94%)	0.05(6%)
连通湖泊 Connected lakes	0.75	0.67(89%)	0.04(11%)
阻隔湖泊 Isolated lakes	0.74	0.70(95%)	0.04(5%)
改造洲滩 Modified mudflat	0.48	0.24(50%)	0.24(50%)

基于 Sørensen 的 β 多样性都是在两个空间尺度上计算的,整个湖泊和每种生境类型的总体多样性;括号中显示贡献百分比

如表 7 所示,Shannon-wiener 指数最优模型均选择连通度、底质类型与透明度与水深比、电导率与叶绿素 a 作为最佳解释变量组合,解释变量分别为为 31%。其中连通度,底质类型与透明度与水深比为最重要的环境变量。Simpson 指数模型选择连通度、流速与水深,解释变量为 22%。Pielou 指数模型选择挺水植物盖度、连通度与底质类型,解释变量为 7%。Margalef 指数模型选择连通度、总磷、氧化还原电位与水深,解释变量为 27%。在所有的模型中,HC 均被选择。

表 7 西洞庭湖大型底栖动物多样性的最优广义线性模型

Table 7 Summary of the generalized linear models for macrobenthos diversity in West Dongting Lake

多样性指数 Diversity index	变量 Variables	赤池系数 Akaike information criterion	权重 Weight	修正后解释量 Adjusted R-Squares	P
Shannon-wiener 指数 Shannon-wiener index	HC, Sub, SI, Cond, Chla	-61.3	0.003	0.31	<0.001
Simpson 指数 Simpson index	HC, WD, V	-222.7	0.153	0.22	0.002
Pielou 指数 Pielou index	EPC, HC, Sub	-40.4	0.004	0.07	0.08
Margalef 指数 Margalef index	HC, TP, ORP, WD	125.1	0.124	0.27	0.002

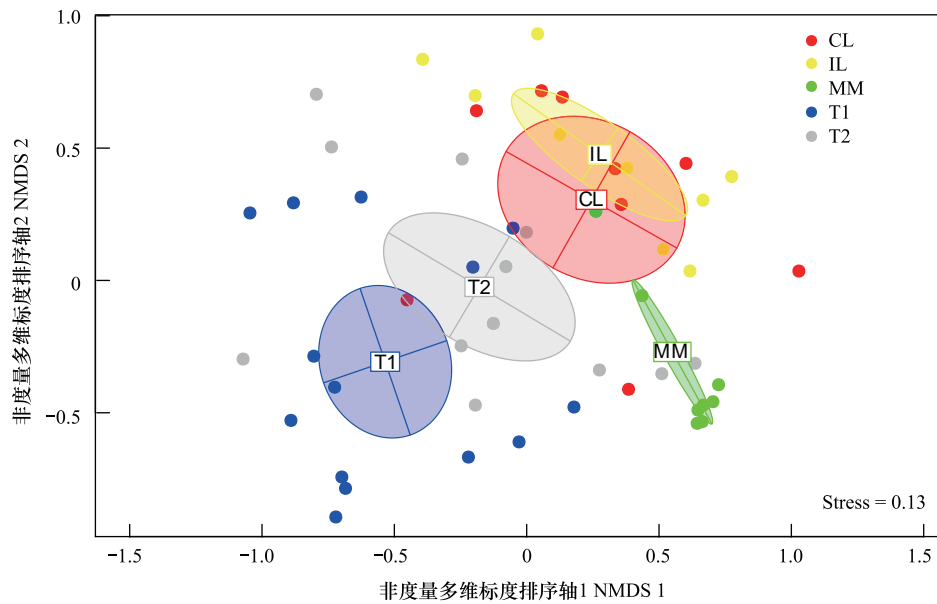


图 3 基于大型底栖动物密度的 Bray-Curtis 相似性系数的非度量多维标度排序图

Fig.3 Ordination plot of macrozoobenthic communities based on Bray-Curtis similarity coefficients

NMDS: Non-metric multidimensional scaling analysis

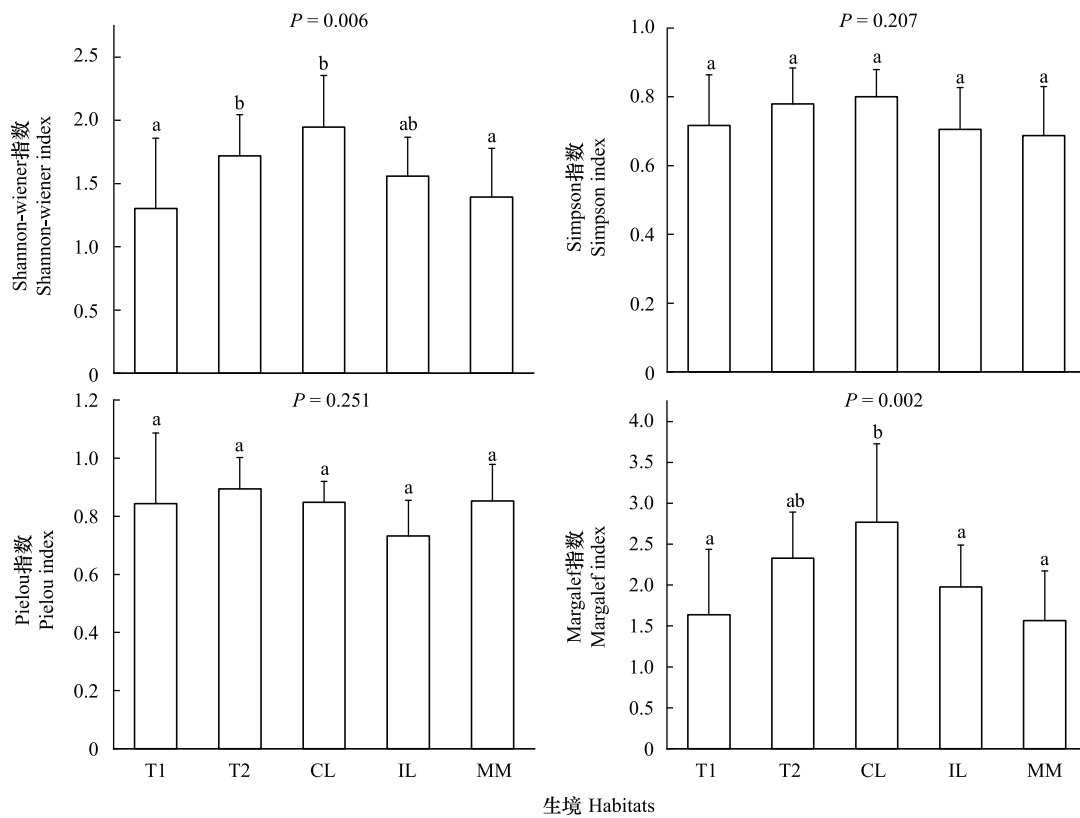


图 4 大型底栖动物多样性指数图

Fig.4 α diversity indices of macrozoobenthic communities (different letters indicate significant difference)

3 讨论

3.1 水文连通性对环境特征、群落组成及 α 多样性的影响

阻隔生境所处环境梯度的特点是高营养水平,高电导率与高透明度。连通生境所处的环境梯度是高淹水频率,高连通度,高悬浮物固体浓度等,河流底质类型丰富,这与 Krystian Obolewski(2011)的研究结果一致:高有机质泥是停滞、孤立水体的典型特征,而激流水体的底质则为表面粗糙,渗透性高的矿物基质^[22]。河流物种丰富度与密度较小,湖泊的物种丰富度与密度较大,改造洲滩物种丰富度与密度也较小,显然支持了中度干扰假说^[23]。连通湖泊与阻隔湖泊腹足纲密度较多,与沉水植物为其提供食物与生活环境密切相关^[24]。与其他生境相比,改造洲滩优势种较为独特,为水丝蚓属,环棱螺属与尖口圆扁螺、耳萝卜螺、泉膀胱螺和小划蝽。水丝蚓属与环棱螺属属于广布种,但扁卷螺科,椎实螺科,膀胱螺科是临时池塘的优势类群^[25]。鞘翅目,蜻蜓目与异翅目的物种丰富度通常在低连通度和高有机质含量的环境最高^[7]。

5 个区域的 Shannon-wiener 指数与 Margalef 指数均具有显著差异,且这两个指数的 GLM 最优模型均选择了连通度作为最佳解释变量组合成员。横向连通性是洪泛区水体中生物群结构和功能的主要驱动力^[26]。洪泛区与河流脱离连接,将会导致生物多样性丧失。连通度最低的人工改造洲滩的生物多样性指数在洪泛区最低^[27]。洪水之后,与河流脱离连接的水体开始富营养化,然后逐渐陆地化^[28]。由于对环境质量变化耐受的物种逐渐占主导地位,生物多样性减少^[29]。阻隔湖泊与有更高连通度的连通湖泊相比,多样性也降低。

本研究中,影响 Shannon-wiener 多样性的最重要环境因子还包括底质类型,透明度与水深比。底质类型对大型底栖动物的生物量和多样性影响很大,泥沙底质是滤食者和食底泥者的适宜栖息地。沙质基质多由于流速较高,冲刷而成,不适宜大多数物种生存,多样性与生物量最低^[5]。透明度与水深比沿着连通梯度降低,在流水环境中,水深较大,由于水体扰动,透明度较低。较深的水和低的透明度是限制水生高等植物生存的主要环境因子^[30]。沉水植物提供了多样化的栖息、繁殖以及避难的场所,从而扩大了底栖动物的生存空间,提高了多样性^[24]。

3.2 水文连通性对大型底栖动物群落 β 多样性的影响

空间尺度上物种生态位分化和扩散过程,即生态位过程和中性过程在群落构建中具有重要的作用^[31]。在一定程度内,区域面积越大,相应的环境异质性可能增加,导致 β 多样性增大。河流与湖泊的群落组成转换(β 多样性)通常高,这是因为其水域的环境变异性较高^[32]。河流与连通湖泊、阻隔湖泊、改造洲滩的群落不相似,主要由于水动力条件不同。水文因子(流速)是决定大型底栖动物定性和定量结构的重要因素^[33],湖泊区水动力条件稳定,连通湖泊流速较低,阻隔湖泊无流速,底质均为泥,河道水体扰动较大,底质多为泥沙。而连通湖泊与阻隔湖泊的物种组成相似,但低水文连通度降低改造洲滩群落与其他生境的相似性。

丰富度差异和物种替代的相对重要性不是随机的,而是与各种物种性状相关的(例如,扩散能力或调节体温的能力)^[10]。扩散能力高的物种可以分布在所有合适的栖息地,其 β 多样性可能会通过丰富度差异和物种替代而产生。相比之下,扩散能力差的物种定居受限,通常会由于一些物种离开避难所导致物种损失而导致嵌套模式^[34]。

Sarremejane 等人(2017)对低地河流的研究结果表明,群落结构的模式可能源于栖息地连通性和扩散潜力之间的相互作用^[35]。栖息地隔离和扩散限制特别影响扩散能力较弱的物种^[36],而具有较强扩散能力的物种通常与环境变异性弱相关。改造洲滩与其他生境相比, β 多样性最小,未发现双壳纲与其他类群(栉水虱目,钩虾属等)的存在(表 2)。其群落的组成差异 50% 由于物种替换所导致(物种周转),50% 是物种丰富度差异(嵌套组分),其他区域的群落组成差异主要由于物种替换所致。千岛湖中小岛繁殖鸟类和蜥蜴 β 多样性研究表明,扩散能力弱的蜥蜴因局部灭绝使得嵌套导致的 β 多样性值更高^[37]。和腹足纲相比,双壳纲分布范围更窄。另外,双壳纲一般营半底埋生活,运动扩散能力比腹足纲弱。改造洲滩的群落均质化很可能是由于扩散限制和选择性灭绝共同导致的,低水文连通性限制了一些扩散能力弱的物种迁入,并且改造洲

滩一年中大多数时间的水分来自于降水与地下水补给,干旱事件时有发生,部分耐受性强的螺类可以钻入土内寻求水分。这导致耐受性弱的物种消失,间接影响 β 多样性。

4 结论

研究表明,连通生境与阻隔生境在环境因子上有显著差异。大型底栖动物的物种丰富度、密度、湿重、 α 和 β 多样性都受到低连通度的负面影响:物种丰富度下降,密度减少,湿重降低,生物多样性降低,均质性增加,连通性降低改变了湖泊中物种周转的程度,除了改造洲滩以外,其他区域的空间周转都决定了生境水平的总 β 多样性。这表明在扩散限制下的中性动态可能是塑造这些生境中底栖动物群落的主要过程。在改造洲滩中,由于生态位分选而导致的物种流失的非随机过程很重要。建议维持洪泛区与河流的一定程度的连接,从而恢复洪泛区的生态完整性。

参考文献 (References):

- [1] Tockner K, Stanford J A. Riverine flood plains: present state and future trends. *Environmental Conservation*, 2002, 29(3): 308-330.
- [2] Wang X Z, Cai Q H, Jiang W X, Qu X D. Inter-annual patterns in the stability and persistence of stream macroinvertebrate communities: relationship with water physicochemical parameters. *Journal of Freshwater Ecology*, 2013, 28(1): 79-90.
- [3] Covich A P, Austen M C, BÄRlocher F, Chauvet E, Cardinale B J, Biles C L, Inchausti P, Dangles O, Solan M, Gessner M O, Statzner B, Moss B. The role of biodiversity in the functioning of freshwater and marine benthic ecosystems. *Bioscience*, 2004, 54(8): 767-775.
- [4] Cai Y J, Gong Z J, Qin B Q. Benthic macroinvertebrate community structure in Lake Taihu, China: effects of trophic status, wind-induced disturbance and habitat complexity. *Journal of Great Lakes Research*, 2012, 38(1): 39-48.
- [5] Wang H Z, Xu Q Q, Cui Y D, Liang Y L. Macrozoobenthic community of Poyang Lake, the largest freshwater lake of China, in the Yangtze floodplain. *Limnology*, 2007, 8(1): 65-71.
- [6] Paillex A, Dolédec S, Castella E, Mériçoux S. Large river floodplain restoration: predicting species richness and trait responses to the restoration of hydrological connectivity. *Journal of Applied Ecology*, 2009, 46(1): 250-258.
- [7] Skern M, Zweimüller I, Schiemer F. Aquatic Heteroptera as indicators for terrestrialisation of floodplain habitats. *Limnologica-Ecology and Management of Inland Waters*, 2010, 40(3): 241-250.
- [8] Li B, Tan W Z, Wen L, Zhao X F, Peng B F, Yang J F, Lu C, Wang Y Y, Lei G C. Anthropogenic habitat alternation significantly decreases α - and β -diversity of benthopelagic metacommunity in a large floodplain lake. *Hydrobiologia*, 2020, 847(1): 293-307.
- [9] Baselga A. Separating the two components of abundance-based dissimilarity: balanced changes in abundance vs. abundance gradients. *Methods in Ecology and Evolution*, 2013, 4(6): 552-557.
- [10] Baselga A. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 2010, 19(1): 134-143.
- [11] 朱轶, 吕偲, 胡慧建, 王忠锁, 贾亦飞, 何木盈, 黄小军, 雷光春. 三峡大坝运行前后西洞庭湖鱼类群落结构特征变化. *湖泊科学*, 2014, 26(6): 844-852.
- [12] 蔡佳, 王丽婧, 陈建湘, 田泽斌, 汪星, 黄代中, 刘德富. 西洞庭湖入湖河流磷的污染特征. *环境科学研究*, 2018, 31(1): 70-78.
- [13] 关蕾. 水文情势变化对洞庭湖雁类食物资源和分布的影响[D]. 北京: 北京林业大学, 2015.
- [14] 刘云珠, 史林鹭, 朵海瑞, 彭波涌, 吕偲, 朱轶, 雷光春. 人为干扰下西洞庭湖湿地景观格局变化及冬季水鸟的响应. *生物多样性*, 2013, 21(6): 666-676.
- [15] Pekel J F, Cottam A, Gorelick N, Belward A S. High-resolution mapping of global surface water and its long-term changes. *Nature*, 2016, 540(7633): 418-422.
- [16] 刘月英. 中国经济动物志: 淡水软体动物. 北京: 科学出版社, 1979.
- [17] 张瑞雷. 中国多足摇蚊属系统学研究(双翅目: 摇蚊科)[D]. 天津: 南开大学, 2005.
- [18] 姜永伟. 中国摇蚊属系统学研究[D]. 天津: 南开大学, 2011.
- [19] 王俊才, 王新华. 中国北方摇蚊幼虫. 北京: 中国言实出版社, 2011.
- [20] 王璐, 杨海军, 李昆, 李玲, 南晓飞, 张振兴. 长白山源头溪流底栖动物群落结构季节动态. *生态学报*, 2018, 38(13): 4834-4842.
- [21] 李胜利, 易茂红, 陈凯, 丁宁, 王备新, 姚花荣. 渭河底栖动物性状和功能对空间尺度环境变量响应的生态区差异性. *生态学报*, 2018, 38(7): 2566-2578.
- [22] Obolewski K. Macrozoobenthos patterns along environmental gradients and hydrological connectivity of oxbow lakes. *Ecological Engineering*, 2011, 37(5): 796-805.

- [23] Connell J H. Diversity in tropical rain forests and coral reefs - high diversity of trees and corals is maintained only in a non-equilibrium state. *Science*, 1978, 199(4335): 1302-1310.
- [24] 陈博, 李卫明, 陈求稳, 刘德福. 夏季漓江不同底质类型和沉水植物对底栖动物分布的影响[J]. *环境科学学报*, 2014, 34(7): 1758-1765.
- [25] Boix D, Batzer D. Invertebrate assemblages and their ecological controls across the world's freshwater wetlands//Batzer D, Boix D, eds. *Invertebrates in Freshwater Wetlands: An International Perspective on their Ecology*. Cham: Springer, 2016: 601-639.
- [26] Miranda L E, Andrews C S, Kröger R. Connectedness of land use, nutrients, primary production, and fish assemblages in oxbow lakes. *Aquatic Sciences*, 2014, 76(1): 41-50.
- [27] Sieczko A, Peduzzi P. Origin, enzymatic response and fate of dissolved organic matter during flood and non-flood conditions in a river-floodplain system of the Danube (Austria). *Aquatic Sciences*, 2014, 76(1): 115-129.
- [28] Paillex A, Castella E, Zu Ermgassen P S E, Aldridge D C. Testing predictions of changes in alien and native macroinvertebrate communities and their interaction after the restoration of a large river floodplain (French Rhône). *Freshwater Biology*, 2015, 60(6): 1162-1175.
- [29] Obolewski K, Glińska-Lewczuk K, Bąkowska M. From isolation to connectivity: the effect of floodplain lake restoration on sediments as habitats for macroinvertebrate communities. *Aquatic Sciences*, 2018, 80(1): 4.
- [29] Zhang Y, Cheng L, Tolonen K E, Yin H B, Gao J F, Zhang Z M, Li K Y, Cai Y J. Substrate degradation and nutrient enrichment structuring macroinvertebrate assemblages in agriculturally dominated Lake Chaohu Basins, China. *Science of the Total Environment*, 2018, 627: 57-66.
- [30] Cai Y J, Xu H, Vilmi A, Tolonen K T, Tang X M, Qin B Q, Gong Z J, Heino J. Relative roles of spatial processes, natural factors and anthropogenic stressors in structuring a lake macroinvertebrate metacommunity. *Science of the Total Environment*, 2017, 601-602: 1702-1711.
- [31] 刘海丰, 薛达元, 桑卫国. 暖温带森林功能发育过程中的物种扩散和生态位分化. *科学通报*, 2014, 59(24): 2359-2366.
- [32] Kärnä O M, Grönroos M, Antikainen H, Hjort J, Ilmonen J, Paasivirta L, Heino J. Inferring the effects of potential dispersal routes on the metacommunity structure of stream insects: as the crow flies, as the fish swims or as the fox runs? *Journal of Animal Ecology*, 2015, 84(5): 1342-1353.
- [33] Rennella A M, Quirós R. The effects of hydrology on plankton biomass in shallow lakes of the pampa plain. *Hydrobiologia*, 2006, 556(1): 181-191.
- [34] Dobrovolski R, Melo A S, Cassemiro F A S, Diniz-Filho J A F. Climatic history and dispersal ability explain the relative importance of turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 2012, 21(2): 191-197.
- [35] Sarremejane R, Mykrä H, Bonada N, Aroviita J, Muotka T. Habitat connectivity and dispersal ability drive the assembly mechanisms of macroinvertebrate communities in river networks. *Freshwater Biology*, 2017, 62(6): 1073-1082.
- [36] Tonkin J D, Stoll S, Jähnig S C, Haase P. Contrasting metacommunity structure and beta diversity in an aquatic-floodplain system. *Oikos*, 2016, 125(5): 686-697.
- [37] Si X F, Baselga A, Ding P. Revealing beta-diversity patterns of breeding bird and lizard communities on inundated land-bridge islands by separating the turnover and nestedness components. *PLoS One*, 2015, 10(5): e0127692.