

DOI: 10.5846/stxb202202020286

李雪, 夏伟, 范亚文, 杨应增. 扎龙湿地藻类优势种生态位及其种间联结性动态分析. 生态学报, 2023, 43(10): 4098-4108.

Li X, Xia W, Fan Y W, Yang Y Z. Dynamic analysis of niche and interspecific association of dominant algae species in Zhalong wetland. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(10): 4098-4108.

扎龙湿地藻类优势种生态位及其种间联结性动态分析

李 雪¹, 夏 伟¹, 范亚文^{2,*}, 杨应增¹

¹ 茅台学院, 遵义 564507

² 哈尔滨师范大学生命科学与技术学院, 黑龙江省水生生物多样性研究重点实验室, 哈尔滨 150025

摘要: 为了解扎龙湿地藻类群落结构的季节特征和演替规律, 对扎龙湿地藻类群落进行了分析, 主要涉及藻类优势度、生态位、MFG 功能群划分、生态位重叠值及联结系数分析。结果表明: ①在检出的 8 门 311 种藻类中, 夏季种类丰富度最高, 全年优势种为狭形纤维藻和嗜蚀隐藻。②优势种种类和密度季节性差异较大, 春季以金藻-绿藻种类为主, 夏季以绿藻-隐藻种类为主, 秋季以隐藻-绿藻种类为主。③生态位宽度值与 MFG 功能群划分结合分析表明, 优势种可分为 3 个大类别, 不同种类对资源利用情况的差异较大, 各季节广生态位种能较好的反映扎龙湿地水体环境的季节变化趋势。④生态位重叠值在不同季节上有较大差异, $O_{ik} > 0.6$ 的占比分别为 42.86% (春)、28.57% (夏) 和 25.00% (秋), 表明春季优势种种间资源的竞争最为突出, 种间竞争强于夏、秋两季。⑤种间联结性检验结果显示, 扎龙湿地藻类优势种间总体联结上呈正关联关系, 但是种间联结较为松散, 种与种之间相对独立。研究表明, 扎龙湿地藻类群落结构生态位测度均存在明显的季节波动, 较好反映出水环境季节变化特征, 可用来指示湿地水体环境的变化。

关键词: 扎龙湿地; 藻类; 优势种; 生态位; 种间联系

Dynamic analysis of niche and interspecific association of dominant algae species in Zhalong wetland

LI Xue¹, XIA Wei¹, FAN Yawen^{2,*}, YANG Yingzeng¹

¹ Department of Resource and Environment, Moutai Institute, Zunyi 564507, China

² College of Life Science and Technology, Harbin Normal University, Harbin 150025, China

Abstract: To better understand the annually structural changes and succession rules of algal communities, the algal communities was analyzed in Zhalong wetland, which involved the dominant algal group, niched width, MFG (Morpho-Functional Groups), niched overlap and connection coefficient. Results showed that the total of 311 species from 8 phyla were identified. The algal species richness was the highest in summer, and its dominant species in the whole year were *Chlorella stenostis* and *Cryptophyllum rodentuma*. The species and density of dominant species varied with spring (*Chlorophyta* sp. and *Chrysophyta* sp.), summer (*Chlorophyta* sp. and *Cryptophyta* sp.), and autumn (*Cryptophyta* sp. and *Chlorophyta* sp.), indicating that the water environments exhibited the seasonal fluctuation. The dominant algal species were divided into three large niche groups judged by niche width and MFG functional groups. The seasonal variation of dominant algal species reflected the fluctuation of wetland water environment, from "nutrient-poor shallow water type" in spring to "nutrient-poor mixed water type" in summer and "nutrient-neutral still water type" in autumn. The wide niche algal species in each season reflected the seasonal variations and could be used as ecological indicators for reflecting the

基金项目: 贵州省教育厅青年科技人才成长项目 (黔教合 KY 字 [2018] 452, 黔教合 KY 字 [2018] 470, 黔教合 KY 字 [2020] 229); 贵州省林业科研课题 (黔林科合 J [2018] 03)

收稿日期: 2022-02-02; **采用日期:** 2023-02-13

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: fanyaw@163.com

Zhalong wetland water environments changes. The niched overlap values could reflect the competition between dominant species in different seasons, with the proportion of $O_{ik} > 0.6$ was 42.86% (spring), 28.57% (summer) and 25.00% (autumn), respectively. The resource competition among dominant species was the most prominent in spring, with the species of *Chrysospora* sp. dominating. In summer, it reached a relatively stable state, with the dominant species such as *Chlorophyta* sp. dominating, and the competition of *Cryptophyta* sp. intensified in autumn. Interspecific association tests showed that the overall interspecific associated algae were positively correlated, but the algae in Zhalong wetland was relatively less. The results of variance ratio method showed that VR values were all greater than 1, indicating that there was a positive correlation between dominant species of algae communities under independent null hypothesis. Statistical W -value test results showed that the overall association of dominant algal species in Zhalong wetland was not significant in the three season, indicating that the overall association of dominant algal species in Zhalong wetland was loose and tended to be random, and the community structure was unstable due to the great influence of external disturbance on community stability. Based on the Chi-square test results of 18 dominant species throughout the year, only 4 pairs of 171 interspecific pairs were extremely significant positive associations, while the other pairs were not significant, which also indicated that the composition stability of dominant species in Zhalong wetland was poor, and the results of Jaccard index also confirmed this conclusion. The analysis indicated that the niched algal communities in Zhalong wetland exhibited obviously seasonal fluctuations, and could be adopted as the ecological indicators for reflecting the water environment variation in the wetland.

Key Words: Zhalong wetland; algae; dominant species; niche; interspecies association

湿地生态系统,是物质循环与能量转换的重要生态载体,对于区域气候调节、生态环境具有重要作用^[1]。受气候变暖和城市化进程加快等因素影响,湿地自然生态问题日益突出,湿地功能和可持续发展面临重大威胁^[2]。藻类是水体中的初级生产者,也是水域生态系统的重要组成部分及湿地环境变化的重要标志^[3]。藻类的群落结构的变化与人类活动和自然环境的季节性变化密切相关^[4-5]。目前,对于湿地藻类的研究主要集中在环境因子对生物群落结构影响方面,而基于生态位和群落演替等方面则较少。

生态位研究在了解群落结构及功能、物种多样性、群落动态演替和种群进化等方面有重要的参考作用^[6]。生态位理论是通过生态位宽度和重叠程度来揭示在特定环境中物种的竞争能力,从而解释其资源利用能力和分布情况^[7-8]。物种间关联研究则是探究物种之间分布格局的关联性^[9]。结合生态位理论和物种间关联研究,对探讨群落结构和功能、群落种间关系、动态演替等有重要作用^[10]。目前,生态位的研究已应用于陆地动植物生态学^[11-15]、水生动物生态学领域^[16-19]。该方面,浮游植物生态位研究多限于空间生态位研究^[20-21],湖泊^[22]、水库^[23]以及河流^[24],利用藻类生态位理论预测水华暴发的预警系统已取得较好效果^[25],但对典型内陆性高寒湿地浮游植物时空生态位分析则少有报道。

本研究以黑龙江省扎龙国家级自然保护区为对象,通过其藻类群落调查,分析生态位测度,结合 MFG 藻类功能群划分^[26],对其藻类优势种开展分析,评估其优势种的生态位和相互关系,为湿地水生态系统的保护提供理论参考。

1 材料和方法

1.1 区域概况及采样点布设

扎龙国家级自然保护区(46°52'—47°32'N, 123°47'—124°37'E)位于黑龙江省西部、齐齐哈尔市东南部松嫩平原、乌裕尔河下游湖沼苇草地带,总面积 2100 km²,是以芦苇沼泽为主的内陆性湿地和水域生态系统^[27]。该研究于 2012 年的 5 月(春季)、7 月(夏季)、9 月(秋季)对扎龙湿地进行藻类植物进行调查和样品的采集。取样点分布见图 1。

根据生态环境的分布特点,将研究区域划分为 4 个采区域,根据区域特点设置 9 个取样点:沼泽开阔型水

体(S1),位于保护区上游区域,属于芦苇沼泽中大型开放水域,水面开阔;小型封闭水体(S2),丹顶鹤养殖区域附近小水域,水域面积小,水体封闭,且受丹顶鹤粪便等影响较大,水体有机污染较为严重;湖泊边缘半封闭水体(S3—S7),芦苇丛生,水位较浅,流速较缓;湖泊型水体(S8—S9),沼泽湿地主要汇水区域,水面开阔,水位较深,芦苇分布较少。

1.2 样品的采集与鉴定

藻类样品采集采用有机玻璃采水器,在表层 0.5m 处采集 1L 水样,现场加入 15mL 鲁格试剂固定保存。带回实验室后,静置沉淀 48h 后,基于虹吸原理,去除上清液,将其浓缩至 30mL,取 0.1mL 浓缩样品于浮游生物计数框中,在 MoticBA200 显微镜下进行种类鉴定并计数。

藻类种类鉴定参照《中国淡水藻类-系统、分类及生态》及《淡水微型生物图谱》等^[28]。

1.3 数据分析

数据分析使用 R 语言平台中的 spaa、vegan 等函数包,数据处理和绘图均在 Microsoft Office、R 语言平台中完成。

1.3.1 藻类物种优势度

利用 Mcnaughton 优势度指数(Y_i)确定优势种,计算公式如下:

$$Y_i = \frac{n_i}{N} f_i \quad (1)$$

式中, n_i 为样点中第 i 种浮游植物的个体数, N 为样点中所有浮游植物的总数, f_i 为该种属在各样点中出现的频率;其中 $Y_i \geq 0.02$ 的藻类确定为优势藻种, $Y_i > 0.1$ 为绝对优势种。

1.3.2 生态位特征

采用改良后的 Levins 公式计算生态位宽度(B_i),公式如下:

$$B_i = \frac{1}{r \cdot \sum_{j=1}^r P_{ij}^2} \quad (2)$$

式中, B_i 为物种 i 的生态位宽度; $P_{ij} = n_{ij}/N_i$ 为物种 i 在第 j 个资源状态(即采样点)下的个体数占该种总数的比例; r 为采样点数。

采用 Pianka 指数公式确定生态位重叠指数(O_{ik}),公式如下:

$$O_{ik} = \frac{\sum_{j=1}^r (P_{ij} \cdot P_{kj})}{\sqrt{\sum_{j=1}^r P_{ij}^2 \cdot \sum_{j=1}^r P_{kj}^2}} \quad (3)$$

式中, O_{ik} 为生态位重叠指数,重叠值介于 0—1; P_{ij} 和 P_{kj} 分别为物种 i 和 k 在第 j 个资源状态下的个体数占该种所有个体数的比例; r 为采样点数。当 $O_{ik} > 0.6$ 时视为重叠度较高, $0.3 \leq O_{ik} \leq 0.6$ 视为重叠度较低, $O_{ik} < 0.3$ 视为重叠度低。

1.3.3 总体联结性检验

物种间总体的关联性测定采用 Schluter 的方差比率法(VR),计算公式如下:

物种相对多度的方差

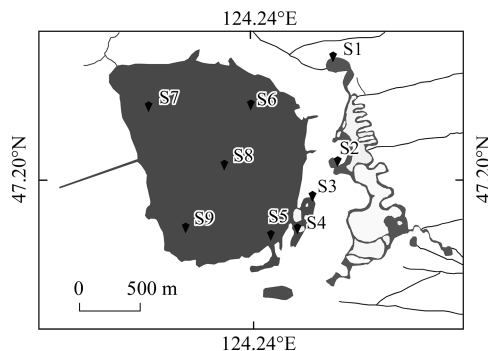


图 1 扎龙湿地取样点示意图

Fig.1 Sampling sites schematic diagram in Zhalong wetland

S: 取样点 Sampling point; 1—9: 取样点编号

$$\delta T^2 = \sum_{i=1}^S P_i (1 - P_i)^2 P_i \quad (4)$$

相对多度频率

$$P_i = \frac{n_i}{N} \quad (5)$$

物种数的方差

$$S T^2 = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N (T_j - t)^2 \quad (6)$$

样方中物种数的平均数

$$t = \frac{(T_1 + T_2 + \cdots + T_n)}{N} \quad (7)$$

方差比率

$$VR = \frac{S T^2}{\delta T^2} \quad (8)$$

统计量 W

$$W = VR \times N \quad (9)$$

式中, S 为藻类优势种总种数; N 代表采样点总数; n_i 表示物种 i 出现的样方数; T_j 表示样方 j 内出现的藻类优势种种数。如果 $VR > 1$ 正相关; 如果 $VR < 1$ 负相关; $VR = 1$, 符合所有物种无关联的零假设。统计量 W 用来检验 VR 值偏离 1 的程度。若 $W < \chi^2_{0.95N}$ 或 $W > \chi^2_{0.05N}$, 则物种间总体关联显著 ($P < 0.05$)。若 $\chi^2_{0.95N} < W < \chi^2_{0.05N}$, 则物种间总体关联不显著 ($P > 0.05$)。

1.3.4 种间联结性检验

种间联结性采用 χ^2 统计量定性分析。选取各季节优势种进行种对间联结性及相关性分析。构建种对间的 2×2 列联表, 对 a 、 b 、 c 、 d 的值进行统计。 a 为物种 A 和物种 B 共同占据的样方数; b 为只出现物种 A 的样方数; c 为只出现物种 B 的样方数; d 为物种 A 和物种 B 都不出现的样方数; n 为所有采样点数。将 b 和 d 值加权为 1 以避免分母值为 0, 采用 Yates 的连续校正公式计算卡方值, 进行卡方检验, 公式为:

$$\chi^2 = \frac{(|ad - bc| - 0.5n)^2 n}{(a+b)(a+c)(b+d)(c+d)} \quad (10)$$

式中, N 为取样点数。当 $ad > bc$ 时, 种对间为正联结; 当 $ad < bc$ 时, 种对间为负联结。 $\chi^2 < 3.841$ 表示种对间联结不显著 ($P > 0.05$); $3.841 < \chi^2 < 6.635$ 表示种对间联结显著 ($0.01 < P < 0.05$); $\chi^2 > 6.635$ 表示种对间联结极显著 ($P < 0.01$)。

χ^2 值不能定量区分联结强度。因此, 需要结合联结系数 (A_c)、Jaccard (JD) 等指数对中间联结程度进行进一步分析。若 $ad \geq bc$, 则 $A_c = (ad - bc) / [(a+b)(b+d)]$; 若 $bc > ad$ 且 $d \geq a$, 则 $A_c = (ad - bc) / [(a+b)(a+c)]$; 若 $bc > ad$ 且 $d < a$, 则 $A_c = (ad - bc) / [(b+d)(d+c)]$ 。 A_c 值越趋近 1, 说明种间呈现越强的正联结性; 越趋近 -1, 说明种间呈现越强的负联结性; A_c 值为 0 表示物种间完全独立。 $JD = a / (a+b+c)$, JD 能较准确地反映种对间正联结程度并避免 d 值较高导致 A_c 值偏高或 a 值偏低导致 A_c 值偏低的影响。

2 结果与分析

2.1 扎龙湿地藻类群落结构特征

共鉴定出藻类 8 门 311 种。其中绿藻门 161 种、硅藻门 53 种、蓝藻门 38 种、裸藻门 36 种, 四者占总种数的 91.77%。其它门类相对较少, 黄藻门 8 种, 金藻门 6 种, 甲藻门 11 种, 隐藻门 4 种, 四者仅占总种数的 8.23%。不同季节物种丰富度存在一定差异, 其中夏季最高达 255 个分类单元、春季 224 个分类单元、秋季 227 个分类单元, 见图 2。

全年藻类平均密度为 2.27×10^5 个/L, 各门藻类种类密度季节性变化明显。如图 2 所示, 春季, 藻类各门密度的变化范围为 $(0.008—10.853) \times 10^4$ 个/L, 其中金藻门密度占比最大 (39.48%), 其次是绿藻门和隐藻门 (33.51% 和 13.30%)。夏季, 藻类各门密度的变化范围为 $(0.022—15.085) \times 10^4$ 个/L, 其中绿藻门密度占比最大 (50.74%), 其次是硅藻门和隐藻门 (18.98% 和 12.29%)。秋季, 藻类各门密度的变化范围为 $(0.044—9.767) \times 10^4$ 个/L, 其中绿藻门密度占比最大 (52.38%), 其次是硅藻门和隐藻门 (19.19% 和 14.69%)。各门藻类密度的变化趋势为: 绿藻、硅藻、蓝藻以及甲藻密度均呈现夏高秋低的分布特征; 金藻门仅在春季具有较高密度, 夏秋季节密度极低; 裸藻密度从春季开始, 逐季下降; 黄藻全年密度维持在较低水平。

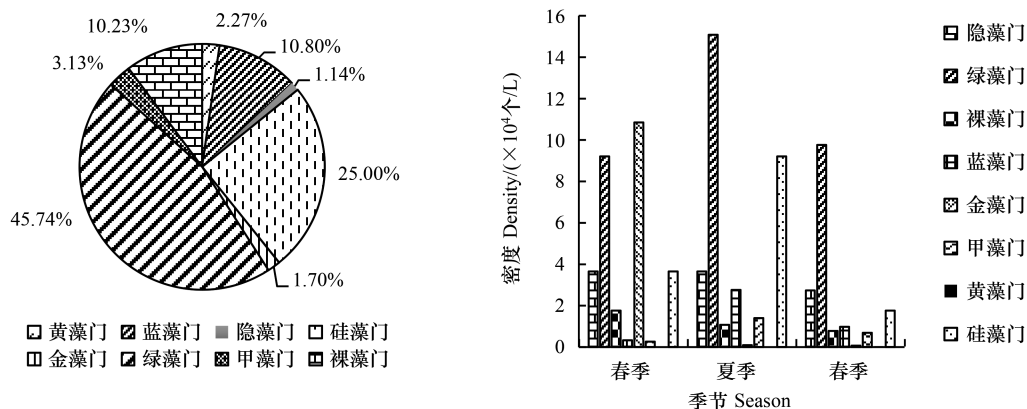


图 2 藻类植物物种组成和密度季节分布

Fig.2 The composition of species and seasonal distribution of algae density

2.2 藻类优势种生态位

2.2.1 丰度和优势度

根据优势度计算结果 ($Y \geq 0.02$), 扎龙湿地藻类优势种 5 门 18 种, 结果如表 1 所示。

全年优势种种数较多, 优势度在不同季节差异较大: 春季优势种有 8 种, 以金藻门和绿藻门的优势种为主, 优势种群显著; 夏季和秋季以绿藻门和隐藻门的优势种为主, 无绝对优势种。绿藻门的狭形纤维藻和隐藻门的啮蚀隐藻为全年优势种, 而部分种属仅在某一季节为优势种属, 如金藻门的密集锥囊藻、长锥形锥囊藻在春季为绝对优势种, 丰度值最高。

2.2.2 优势种的生态位宽度

根据生态位宽度的大小将优势种大致分为广生态位 ($B_i > 0.700$)、中生态位 ($0.500 \leq B_i \leq 0.700$) 和窄生态位 ($B_i < 0.500$) 三大类群。扎龙湿地藻类优势种生态位宽度值如表 1 所示, 春季优势种的生态位宽度值变化为 0.197—0.971, 其中属于广生态位的有狭形纤维藻、长锥形锥囊藻和密集锥囊藻, 属于中生态位的有卷曲纤维藻、啮蚀隐藻和群聚锥囊藻, 属于窄生态位的有镰形纤维藻和旋转囊裸藻。夏季优势种的生态位宽度值变化为 0.301—0.504, 均为窄生态位种。秋季优势种的生态位宽度值变化为 0.155—0.754, 其中属于广生态位为啮蚀隐藻, 属于中生态位的有四尾栅藻、尖尾蓝隐藻, 其它属于窄生态位。

根据不同季节生态位宽度将扎龙湿地藻类优势种分为 3 类: 第一类, 在某一季节高生态位宽度和优势度。只在某一个季节成为绝对优势种并具有较高的生态位宽度值, 这一类优势种可利用某些季节特定的生态因子 (如温度) 迅速成为优势种, 在当季具有强的竞争力, 如金藻门的 3 个种: 长锥形锥囊藻、密集锥囊藻和群聚锥囊藻, 春季除小型封闭水体区域外, 其它采样区域均为广生态位优势种; 第二类, 在多个季节均具有较高的生态位宽度值, 此类物种受季节因素限制小, 环境适应能力较强, 具有较广的生态位幅度, 但竞争和利用资源的能力一般, 能在多个季节成为优势种, 优势度值介于 0.02—0.1 之间, 如狭形纤维藻、啮蚀隐藻、尖尾蓝隐藻和旋转囊裸藻, 各采样区域均有分布; 第三类, 在某一季节成为优势种, 但生态位宽度和优势度值低于前两类。

此类物种只在某一季节成为优势种,对生态因子的依赖性强,竞争能力相对前两类较弱,水体生境的变化易对其产生影响,如绿藻门的珍珠角星鼓藻,只在夏季湖泊型水体区域成为优势种。

表 1 优势种的密度(D , $\times 10^4$ 个/L)、优势度(Y)和生态位宽度(B)

Table 1 Density (D , $\times 10^4$ cells/L), dominance(Y) and niched width(B) of dominant algal species

编号 label	门 Phyla	优势种 Dominant species	春季 spring			夏季 summer			秋季 autumn		
			D	Y	B	D	Y	B	D	Y	B
A1	绿藻门 Chlorophyta	卷曲纤维藻 <i>Ankistrodesmus convolutus</i>	0.99	0.028	0.525	—	—	—	—	—	—
A2		镰形纤维藻 <i>Ankistrodesmus falcatus</i>	2.96	0.084	0.416	—	—	—	—	—	—
A3		平卧角星鼓藻 <i>Staurostrum dejectum</i> Breb	—	—	—	—	—	—	0.47	0.027	0.272
A4		四尾栅藻 <i>Scenedesmus quadricauda</i>	—	—	—	—	—	—	0.52	0.029	0.520
A5		狭形纤维藻 <i>Ankistrodesmus angustus</i>	2.24	0.063	0.971	1.04	0.026	0.433	0.84	0.036	0.342
A6		小球藻 <i>Chlorella</i> sp.	—	—	—	0.71	0.027	0.477	—	—	—
A7		小形月牙藻 <i>Selenastrum Minutum</i> (Nag). Coll	—	—	—	0.91	0.03	0.301	—	—	—
A8		针形纤维藻 <i>kistrodesmus acicularis</i>	—	—	—	—	—	—	0.4	0.025	0.233
A9		珍珠角星鼓藻 <i>Staurostrum margaritaceum</i> (Ehr.) Mar.	—	—	—	0.55	0.02	0.402	—	—	—
A10		湖生卵囊藻 <i>Oocystis lacustris</i>	—	—	—	—	—	—	0.64	0.036	0.155
B1	隐藻门 Cryptophyta	尖尾蓝隐藻 <i>Chroomonas acuta</i>	—	—	—	1.39	0.04	0.389	1.06	0.052	0.637
B2		嗜蚀隐藻 <i>Cryptomonas erosa</i>	3.36	0.095	0.631	1.4	0.041	0.353	1.25	0.08	0.754
C1	裸藻门 Euglenophyta	旋转囊裸藻 <i>Trachelomonas volvocina</i>	1.39	0.039	0.197	—	—	—	0.46	0.029	0.394
D1	金藻门 Chrysophyta	密集锥囊藻 <i>Dinobryon serlularia</i>	6.47	0.163	0.739	—	—	—	—	—	—
D2		群聚锥囊藻 <i>Dinobryon sociale</i>	3.04	0.086	0.589	—	—	—	—	—	—
D3		长锥形锥囊藻 <i>Dinobryon bavarium</i>	4.19	0.106	0.799	—	—	—	—	—	—
E1	硅藻门 Bacillariophyta	弯棒杆藻 <i>Rhopalodia gibba</i>	—	—	—	—	—	—	0.36	0.021	0.349
E2		肘状针杆藻 <i>Synedra ulna</i>	—	—	—	0.82	0.024	0.305	—	—	—

“—”表示非当季优势种; D :密度 Density; Y : 麦克诺顿优势指数 Mcnaughton dominance index; B :生态位宽度值 Breadth value; A1—A10:绿藻门优势种编号; B1—B2:隐藻门优势种编号; C1:裸藻门优势种编号; D1—D3:金藻门优势种编号; E1—E2:硅藻门优势种编号

2.2.3 优势种生态位重叠

生态位重叠是指两个或两个以上生态位相似的物种生活于同一空间时分享或竞争共同资源的现象。春季优势种空间生态位重叠指数的变化范围为 0.084—0.893(表 2),其中狭形纤维藻和密集锥囊藻生态位重叠值最大,旋转囊裸藻和群聚锥囊藻生态位重叠值最小。夏季优势种空间生态位重叠指数的变化范围为 0.089—0.939(表 3),其中小形月牙藻和尖尾蓝隐藻生态位重叠值最大,尖尾蓝隐藻和肘状针杆藻生态位重叠值最小。秋季优势种生态位重叠指数变化范围为 0.004—0.902(表 4),其中尖尾蓝隐藻和嗜蚀隐藻生态位重叠值最大,湖生卵囊藻和弯棒杆藻生态位重叠值最小。

表 2 春季藻类优势种生态位重叠指数 (O_{ik})

Table 2 Niche overlaps (O_{ik}) of dominant algal species in spring

优势种编号 Dominant species	O_{ik}						
	A1	A2	A5	B2	C1	D1	D2
A2	0.352						
A5	0.721	0.601					
B2	0.481	0.750	0.782				
C1	0.512	0.105	0.397	0.504			
D1	0.571	0.695	0.893	0.762	0.118		
D2	0.555	0.200	0.839	0.429	0.084	0.754	
D3	0.588	0.569	0.884	0.517	0.105	0.817	0.806

表 3 夏季藻类优势种生态位重叠指数 (O_{ik})

Table 3 Niche overlaps (O_{ik}) of dominant algal species in summer

优势种编号 Dominant species label	O_{ik}					
	A5	A6	A7	A9	B1	B2
A6	0.413					
A7	0.710	0.210				
A9	0.437	0.297	0.638			
B1	0.650	0.343	0.939	0.747		
B2	0.809	0.528	0.268	0.115	0.321	
E2	0.147	0.173	0.117	0.098	0.089	0.166

表 4 秋季藻类优势种生态位重叠指数 (O_{ik})

Table 4 Niche overlaps (O_{ik}) of dominant algal species in autumn

优势种编号 Dominant species	O_{ik}							
	A3	A4	A5	A8	A10	B1	B2	C1
A4	0.600							
A5	0.379	0.664						
A8	0.096	0.686	0.228					
A10	0.179	0.071	0.397	0.003				
B1	0.345	0.835	0.485	0.664	0.243			
B2	0.625	0.878	0.588	0.467	0.283	0.902		
C1	0.284	0.460	0.358	0.162	0.013	0.668	0.577	
E1	0.083	0.506	0.173	0.841	0.004	0.491	0.373	0.121

优势种的生态位重叠指数大于 0.600 的组数,春季为 12 组(42.85%)、夏季为 6 组(28.57%)、秋季为 10 组(27.78%),季节间生态位重叠差异较大,总体上春季高于夏秋两季。

2.3 优势种总体关联性分析

由表 5 可知,扎龙湿地藻类优势种种间总体关联性的方差比率 VR 值均大于 1,表明独立零假设条件下,优势种藻类群落间呈正关联性;统计量 W 值检验结果表明,扎龙湿地 3 个季节藻类优势种总体关联性不显著 ($\chi^2_{0.95N} < W < \chi^2_{0.05N}$),表明扎龙湿地优势种群种间总体联结较为松散,趋于随机性,外界干扰对群落稳定性影响较大,群落结构不稳定。

2.4 优势种种间联结性

种间联结指不同种类在时间或空间分布上的相互关联性。单一的检验方法可能会导致结果存在误差,因此以卡方检验为基础,结合联结系数、Jaccard 指数进一步检验卡方结果联结性不显著的种对,以达到更客观

判断种对间联结关系。扎龙湿地藻类优势种种间联结性检验结果 χ^2 检验结果如表 6 所示。在 171 个种对中, 4 个种对表现出极显著正联结关系($\chi^2>6.635$), 分别是在春季成为优势种的 3 个种对, 密集锥囊藻与群聚锥囊藻(18.12)、密集锥囊藻与长锥形锥囊藻(18.67)、长锥形锥囊藻与群聚锥囊藻(15.07), 该 3 个种对在除小型封闭水体区域外的其它采样区域均有分布。此外, 在秋季成为优势种的 1 个种对, 弯棒杆藻与针形纤维藻(8.70), 该种对主要出现在湖泊型水体区域, 其它种对联结关系不显著($\chi^2<3.841$), Jaccard 指数的结果也印证了这一结论。

表 5 扎龙湿地藻类优势种总体关联性
Table 5 General interspecific associations of dominant algal species

季节 Season	方差比率 Variance ratio	检验统计量 W Test statistics W	自由度 df Degree of freedom	c 临界值 [$\chi^2_{0.95}, \chi^2_{0.05}$] Critical value	效验结果 Verification results
春季 Spring	1.41	12.69	7	[2.71, 14.07]	正关联不显著
夏季 Summer	1.22	11.05	6	[1.64, 12.59]	正关联不显著
秋季 Autumnn	1.09	9.84	8	[2.73, 15.51]	正关联不显著

表 6 藻类优势种的 χ^2 统计量检验
Table 6 χ^2 correlation test of the dominant algal species

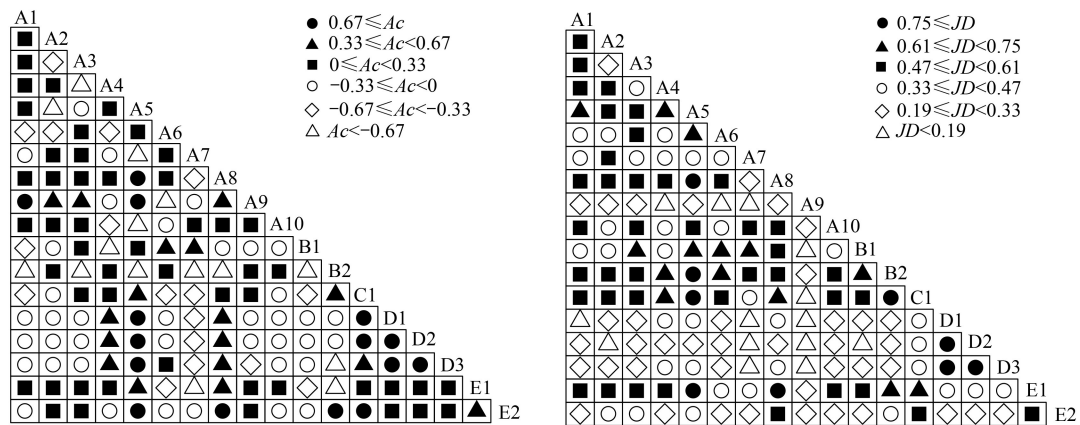
编号 Species number	χ^2																
	A1	A2	A3	A4	A5	A6	A7	A8	A9	A10	B1	B2	C1	D1	D2	D3	E1
A2	0.02																
A3	0.02	1.63															
A4	0.19	0.02	2.40														
A5	0.42	0.81	0.24	0.42													
A6	0.19	0.94	0.97	1.69	0.42												
A7	0.17	0.23	0.00	0.17	1.05	0.17											
A8	0.19	0.02	0.97	0.19	3.80	0.19	1.52										
A9	1.50	0.29	0.13	0.03	0.01	3.71	0.08	0.03									
A10	0.48	0.00	1.34	0.94	0.81	0.02	0.23	0.02	2.40								
B1	1.09	0.04	1.80	3.75	0.27	2.69	6.24	0.02	0.00	0.04							
B2	0.07	0.22	0.13	0.07	0.42	0.07	0.33	0.07	0.06	0.22	0.02						
C1	0.24	0.00	0.07	0.24	1.51	0.24	1.18	2.17	0.21	0.00	0.08	0.01					
D1	0.56	0.04	0.22	1.09	0.27	0.02	2.72	1.09	0.00	0.04	0.01	0.02	1.68				
D2	0.02	0.34	0.01	0.60	0.15	0.02	1.51	0.60	0.05	0.10	0.17	0.00	1.24	18.12			
D3	0.19	0.02	0.02	0.19	0.42	0.19	1.52	1.69	0.03	0.48	0.02	1.69	0.24	18.67	15.07		
E1	0.02	0.34	0.01	0.02	1.02	0.60	2.03	8.70	0.81	0.10	0.30	0.00	0.00	2.29	1.74	2.92	
E2	0.02	0.00	0.22	0.02	0.81	0.48	0.23	3.24	0.22	0.00	0.04	0.22	3.36	0.04	0.34	0.02	1.46

从图 3 可以看出 171 种对中有 15 组种对间联结程度较高($Ac \geq 0.67$), 表现出强的正联结性, 占总数的 8.77%; $0.33 \leq Ac < 0.67$ 的有 17 对, 表现出正联结程度一般, 占总数的 9.94%; $-0.33 \leq Ac < 0.33$ 的有 106 对, 种对间趋于独立, 占总数的 61.99%; $-0.67 \leq Ac < -0.33$ 的有 17 对, 表现出负联结程度一般, 占总数的 9.94%; $Ac < -0.67$ 的有 16 对, 表现出强的负联结性占总数的 9.36%。从 Jaccard(JD)结果可以看出 $JD \geq 0.75$ 的种对有 8 对, 表现出非常紧密的联结性, 占比 4.68%; $JD < 0.19$ 的种对有 13 个。表现出无联结性, 占比 7.60%。

3 讨论

3.1 优势度和生态位宽度

扎龙湿地春季优势种中, 广生态位种为绿藻门的狭形纤维藻、金藻门的长锥形锥囊藻和密集锥囊藻。狭

图3 藻类优势种种间联结系数(A_c)和 Jaccard 指数(JD)半矩阵Fig. 3 Semi-matrix of association coefficient (A_c) and (JD) of dominant algal species

形纤维藻为普生性种类,广泛存在各类水体中,因而对水体指示性不强,而广生态位种金藻种类根据 MFG 功能群划分 1a/2a(有鞭毛混合营养型金藻门种类大个体/小个体)功能群,一般情况下有利于它们生长繁殖的环境条件主要是温度较低,透明度较大,溶解有机质含量低的水体,并且对温度变化感应灵敏^[29]。表明春季水体环境为贫营养的小型浅水水体。夏季与春季优势种差异较大,长锥形锥囊藻和密集锥囊藻夏季不在是优势种,绿藻门、硅藻门小个体优势种增多,且生态位均为窄生态位种。杨文焕等^[30]研究表明,窄生态位种出现在特定的时空条件,是敏感型指示种。夏季优势种根据 MFG 功能群划分为 8b/9d(无鞭毛自养型其他藻类单细胞大个体/小个体)功能群,表明此时水体环境处于贫营养混合浅水状态,该状态为更多藻类提供了发展空间。秋季嗜蚀隐藻成为唯一的广生态位种,优势种根据 MFG 功能群划分为 2d(有鞭毛混合营养隐藻门小个体)功能群,指示水体秋季状态为中营养的浅水静水水体。监测周期内,扎龙湿地水体环境由春季“贫营养的小型浅水水体”向夏季“贫营养混合浅水水体”和秋季“中营养的静水浅水水体”进行季节性转变,这与于洪贤等^[31]的结果一致。

3.2 生态位重叠值

春季扎龙湿地优势种重叠值高的种对在 3 个季节中最多为 12 对,除与旋转囊裸藻配对的种对外,其它种对间生态位重叠值较高,尤其是出现狭形纤维藻的种对,表明各优势种在空间资源分布上的同域性强,对资源的竞争也最激烈。原因可能是春季随着气温回升和光照时间、强度的增加,适合贫营养混合浅水的单细胞种类,争夺资源的趋势加剧,导致竞争激烈。夏季优势种重叠值与春季相差较大,具有高重叠值的狭形纤维藻、尖尾蓝隐藻种对均为 3 对、小型月牙藻和珍珠角星鼓藻 1 对,表明夏季物种对资源的利用共性小,竞争态势相对均衡,种群间趋于稳定发展。原因可能是经历了春季激烈竞争后,一些种类逐渐衰退(如金藻门种类),季节因素影响下,各类资源较为充足,水体环境向混合营养型转变,各优势种占据各自的空间发展,减小了种间竞争。秋季重叠值高的种对比例进一步降低,其中狭形纤维藻已无高重叠值种对,种对间重叠值最高的为嗜蚀隐藻和尖尾蓝隐藻种对。可能受秋季温度下降、光照时长和强度降低等因素影响,部分种类逐渐进入衰退状态,竞争能力下降,大量有机质中营养元素的释放,水体开始向有机质丰富的中营养状态转变,为嗜蚀隐藻和尖尾蓝隐藻快速发展创造了机会。同时从全年优势种狭形纤维藻与嗜蚀隐藻生态位重叠值变化规律看,两者呈现相反的变化趋势。狭形纤维藻与其它优势种呈现春季向秋季逐渐降低的趋势,嗜蚀隐藻反之,这可能与水体温度和有机质变化趋势有关,嗜蚀隐藻在温度较低的有机质丰富的水体中竞争力更强^[32]。优势种生态位重叠值受季节因素影响较大,各季节间存在较大差异。春季优势种间资源的竞争最为突出,以金藻门种类为主,夏季达到相对稳定状态,绿藻门等优势种占据主导,秋季隐藻门竞争开始加剧。

3.3 优势种种间联结性

卡方检验结果表明,种间联结性最为显著的是金藻门的 3 个种对,表现为只在春季成为优势种,且广泛分布于除小型封闭水体区域外的其它采样区域,这与金藻门耐低温、对温度变化敏感以及水质要求清洁密切相关。此外,弯棒杆藻与针形纤维藻种对种间联结性也极为显著,表现为春、夏两季广泛分布于各采样区域,但生物量低,秋季在湖泊型水体区域成为优势种,湖泊区域作为湿地的营养物质的汇集区,秋季较为肥沃的水体为其发展提供了条件。总体而言,171 个种对中仅 4 对呈显著相关,其它 167 个种对种间联结性不显著,种对种之间趋近于相对独立,这一结果可能与湿地水域宽阔,水流平缓,易形成局部小环境,导致整体关联度下降有关。但卡方检验只能对种间联结性做定性判断,无法区分其大小,且在检验中联结性表现不显著的种对也可能存在关联。联结系数 A_c 显示处于显著正联结(32 对)和显著负联结(33 对)对数接近,一般来说,负关联比较多的群落处于演替初期,随着演替的进行物种间逐渐趋于正关联,而正负关联比越高,群落结构越趋于稳定^[33]。显然扎龙湿地水环境中藻类群落尚未达到稳定阶段,与包头南海湖的发展状况相类似,这可能与较长的冻融期对藻类的影响有关^[34]。

4 结论

1) 本研究共检出藻类 8 门 311 种,表明扎龙湿地水域藻类物种丰富度较高,尤其在夏季。藻类群落中绿藻门种类占据优势,全年共鉴定藻类优势种 18 种,以绿藻门种类为主,全年优势种为狭形纤维藻和嗜蚀隐藻。其优势种类随季节变化明显,春季金藻门种类优势度明显、夏季绿藻门优势种为主,秋季隐藻门优势度进一步体现。

2) 优势种的季节性变化反映了扎龙湿地水体环境的变化趋势:由春季“贫营养的小型浅水水体”向夏季“贫营养混合浅水体”和秋季“中营养的静水浅水水体”变化,因此利用生态位宽度较大的优势种来指示扎龙湿地水体有可靠的生态学意义。

3) 生态位重叠值大小可以较好反映优势种间不同季节的竞争关系情况,春季优势种间资源的竞争最为突出,以金藻门种类为主,夏季达到相对稳定状态,绿藻门等优势种占据主导,秋季隐藻门竞争开始加剧。

4) 种间联结性分析结果表明,扎龙湿地水体中藻类种间总体联结上呈正关联关系,但是藻类群落中绝大多数优势种间联结性不显著,种间联结较为松散,种与种之间相对独立。

扎龙湿地藻类群落结构生态位测度均存在明显的季节波动,并且较好反映出水环境季节变化特征,运用生态位测度来反映扎龙湿地水体水环境的变化,具有参加价值和生态学意义。

参考文献(References):

- [1] 贾鹏,范亚文,陆欣鑫. 基于功能类群分析呼兰河口湿地浮游植物群落结构特征. 生态学报, 2021, 41(3): 1042-1054.
- [2] 杨雨晴,宫阿都,张玉红,陈艳玲. 1980—2015 年扎龙湿地景观动态变化分析. 北京师范大学学报:自然科学版, 2021, 57(5): 624-630.
- [3] 叶然,刘莲,王琼,齐平,陈丹琴,俞海波,杨晴,鲁水,金余娣,叶仙森,费岳军. 春季浙北海域浮游植物群落的空间分布. 中国环境科学, 2017, 37(4): 1492-1504.
- [4] Litchman E, Edwards K F, Klausmeier C A, Thomas M K. Phytoplankton niches, traits and eco-evolutionary responses to global environmental change. Marine Ecology Progress Series, 2012, 470: 235-248.
- [5] Ying R, Cao Y T, Yin F M, Guo J L, Huang J R, Wang Y Y, Zheng L M, Wang J X, Liang H L, Li Z F, Feng J X. Trophic structure and functional diversity reveal pelagic-benthic coupling dynamic in the coastal ecosystem of Daya Bay, China. Ecological Indicators, 2020, 113: 106241.
- [6] 张金屯. 数量生态学. 2 版. 北京: 科学出版社, 2011.
- [7] 高原,王超,刘乾甫,彭松耀,麦永湛,赖子尼. 珠三角河网不同水文期浮游动物优势种及生态位. 水生态学杂志, 2019, 40(6): 37-44.
- [8] 王乃江,张文辉,陆元昌,范少辉,王勇. 陕西子午岭森林植物群落种间联结性. 生态学报, 2010, 30(1): 67-78.
- [9] 张盟,郑俊鸣,万佳艺,任可,荣俊冬,郑郁善. 福建省东门屿优势木本植物的生态位与种间联结. 森林与环境学报, 2022, 42(1): 11-19.

- [10] 邓小艳, 刘建国, 郭朋军, 俞存根, 张平, 郑基, 谢旭, 苗露. 小洋山邻近海域主要游泳动物生态位及种间联结性. 海洋学报, 2018, 40(1): 96-105.
- [11] 尹才佳, 马龙, 朱大海, 邹书珍, 康迪. 地震滑坡体自然恢复后次生植物群落物种组成及生态位特征. 生态学报, 2022, 41(8): 1525-1534.
- [12] 冯彬, 胡露, 赵姗姗, 董鑫, 冯万举, 张栋耀, 张晋东, 周材权, 白文科. 同域分布中华鬣羚与中华斑羚时空生态位特征. 生态学报, 2022, 42(13): 5275-5284.
- [13] 孙红斌, 甘先华, 赵晴, 李一凡, 张卫强, 刘薛杰, 刘梦芸, 张皎. 深圳田头山自然保护区森林群落优势种生态位特征. 林业与环境科学, 2022, 38(1): 75-86.
- [14] 刘江丽, 吕倩, 刘俊杰, 陈小红, 范川, 李贤伟. 林窗尺度对马尾松人工林林下灌草层优势种生态位的早期影响. 西北植物学报, 2022, 42(2): 312-325.
- [15] 王壮壮, 朱时应, 张秋涵, 何梦萨, 普布. 亏祖山秋季不同海拔土壤纤毛虫优势种生态位及其与环境因子的关系. 生态学报, 2022(9), 42(09): 3494-3503.
- [16] 戚诗婷, 唐以杰, 郑梓琼, 汪琦, 张心怡, 陈静芳, 叶浩生, 陈姿旭. 广州南沙湿地大型底栖动物优势种生态位分析. 湿地科学与管理, 2021, 17(3): 13-17.
- [17] 刘坤, 俞存根, 郑基, 许永久, 江新琴, 于南京, 张佩怡, 蒋巧丽, 牛威震. 舟山群岛近岸海域春秋季主要鱼类功能群特征及其生态位分析. 浙江大学学报: 理学版, 2021, 48(5): 592-605.
- [18] 蒋巧丽, 许永久, 郑基, 俞存根. 浙江披山海域主要虾蟹类时空生态位及种间联结性. 应用生态学报, 2021, 32(7): 2604-2614.
- [19] 罗欢, 吴琼, 陈倩, 陈文龙, 陈华香, 沈振乾, 曾志鹏, 王珂. 生态修复后九曲湾水库浮游动物优势种演替及生态位特征分析. 生态环境学报, 2021, 30(2): 320-330.
- [20] Brun P, Vogt M, Payne M R, Gruber N, O'Brien C J, Buitenhuis E T, Le Quéré C, Leblanc K, Luo Y W. Ecological niches of open ocean phytoplankton taxa. Limnology and Oceanography, 2015, 60(3): 1020-1038.
- [21] Yiming Ma, Qiuhua Li, Shaopu Pan, Chen Liu, Mengshu Han, Anton Brancelj, Niche and interspecific associations of *Pseudoanabaena limnetica*-Exploring the influencing factors of its succession stage, Ecological Indicators, Volume 138, 2022, 108806.
- [22] 汪志聪, 吴卫菊, 左明, 李敦海. 巢湖浮游植物群落生态位的研究. 长江流域资源与环境, 2010, 19(6): 685-691.
- [23] 马一明, 李秋华, 潘少朴, 旷攀, 金爽. 贵州高原花溪水库浮游植物优势种生态位及种间联结性动态分析. 湖泊科学, 2021, 33(3): 785-796.
- [24] 刘凌, 朱良珍, 叶键, 邢小蕾. 张福河浮游植物群落结构及生态位特征. 水资源保护, 2021, 37(3): 7-12.
- [25] 陶敏, 岳兴建, 岳珊, 代丽娜, 韩文文, 王永明, 刘果, 李斌. 四川丘陵区水库浮游植物群落结构与蓝藻水华风险——基于优势种生态位与种间联结研究. 生态学报, 2021, 41(23): 9457-9469.
- [26] 胡韧, 蓝于倩, 肖利娟, 韩博平. 淡水浮游植物功能群的概念、划分方法和应用. 湖泊科学, 2015, 27(1): 11-23.
- [27] 代存芳, 易映彤, 刘妍, 巴秋爽, 范亚文. 扎龙湿地硅藻植物群落季节变化及其对环境的响应. 生态学报, 2017, 37(8): 2818-2827.
- [28] 胡鸿钧, 魏印心. 中国淡水藻类: 系统、分类及生态. 北京: 科学出版社, 2006.
- [29] 谢树莲, 冯佳. 中国淡水金藻门植物研究进展. 世界科技研究与发展, 2007, 29(6): 1-6.
- [30] 李兴, 李建茹, 李畅游. 内蒙古乌梁素海浮游植物优势种的生态位分析. 水生态学杂志, 2017, 38(6): 40-47.
- [31] 于洪贤, 赵菲. 扎龙湿地浮游植物群落结构特征与水质评价. 东北林业大学学报, 2012, 40(11): 99-101, 119.
- [32] 夏爽, 刘国祥, 胡征宇. 武汉东湖隐藻门植物的分类学研究. 植物科学学报, 2011, 29(2): 250-255.
- [33] 丛晓峰, 陈艳, 陈昊, 李为民, 李思锋, 柏国清. 秦巴山区中段草本药用植物种间联结性与海拔的关系. 西北林学院学报, 2021, 36(6): 159-166.
- [34] 杨文焕, 申涵, 周明利, 李卫平, 张生. 包头南海湖浮游植物优势种生态位及种间联结性季节分析. 中国环境科学, 2020, 40(1): 383-391.