

DOI: 10.5846/stxb202205151359

谭琳, 陈慈, 朱昆鹏, 韩诺, 王璐, 韩博平. 南亚热带河流底栖硅藻  $\beta$  多样性及其对空间距离与环境梯度的响应——基于广义非相似性模拟的分析. 生态学报, 2023, 43(10): 4176-4189.

Tan L, Chen C, Zhu K P, Han N, Wang L, Han B P.  $\beta$  diversity of benthic diatoms and its responses to spatial distance and environmental gradients in a subtropical river, southern China: GDM based analysis. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(10): 4176-4189.

# 南亚热带河流底栖硅藻 $\beta$ 多样性及其对空间距离与环境梯度的响应

——基于广义非相似性模拟的分析

谭琳<sup>1</sup>, 陈慈<sup>2</sup>, 朱昆鹏<sup>2</sup>, 韩诺<sup>1</sup>, 王璐<sup>1</sup>, 韩博平<sup>1,\*</sup>

<sup>1</sup> 暨南大学生态学系/水生生物研究中心, 广州 510632

<sup>2</sup> 广东省水文局广州水文分局, 广州 510150

**摘要:**  $\beta$  多样性指不同生境间群落物种组成的差异, 其空间格局及影响因素是生物多样性维持研究的重要内容。以典型的南亚热带中小型河流—广州流溪河为对象, 在对底栖硅藻进行季节调查的基础上, 采用 Baselga 对  $\beta$  多样性的分解框架, 基于 Sørensen 相异性系数将底栖硅藻的  $\beta$  多样性分解为周转和嵌套两个组分, 运用广义非相似性模拟 (Generalized Dissimilarity Modelling, GDM) 分析了空间与环境因子对  $\beta$  多样性及其组分的影响。结果表明: 底栖硅藻  $\beta$  多样性、物种周转和嵌套组分无明显季节差异, 物种周转是流溪河底栖硅藻  $\beta$  多样性的主要组分 (>75%); 环境与空间过程共同影响流溪河底栖硅藻  $\beta$  多样性和物种周转组分格局, 但环境选择是主要的驱动因子; 与枯水期相比, 丰水期的空间因素对  $\beta$  多样性和物种周转组分的影响程度降低。作为一种非线性距离回归方法, GDM 能较好地识别底栖硅藻  $\beta$  多样性及其组分对环境梯度和空间距离的响应。

**关键词:**  $\beta$  多样性; 周转; 嵌套; 广义非相似性模拟; 环境选择; 扩散限制

## $\beta$ diversity of benthic diatoms and its responses to spatial distance and environmental gradients in a subtropical river, southern China: GDM based analysis

TAN Lin<sup>1</sup>, CHEN Ci<sup>2</sup>, ZHU Kunpeng<sup>2</sup>, HAN Nuo<sup>1</sup>, WANG Lu<sup>1</sup>, HAN Boping<sup>1,\*</sup>

<sup>1</sup> Department of Ecology/Institute of Hydrobiology, Jinan University, Guangzhou 510632, China

<sup>2</sup> Guangzhou Bureau of Hydrology, Guangdong Provincial Bureau of Hydrology, Guangzhou 510150, China

**Abstract:**  $\beta$  diversity refers to the spatial variation of species composition, and its pattern and the potentially driving factors are important issues of understanding biodiversity. In the present study, we seasonally investigated benthic diatoms in a subtropical medium river- Liuxihe River in southern China, Guangzhou, Guangdong Province. In Baselga's framework partitioning  $\beta$  diversity, the Sørensen dissimilarities among sampling sites were decomposed into two complementary components: species turnover and nestedness. The relative importance of environmental and spatial processes on  $\beta$  diversity and its components were explored by using generalized dissimilarity modelling (GDM). The results showed that  $\beta$  diversity, and its two components: species turnover and nestedness had no significant seasonality.  $\beta$  diversity was dominated by species turnover (>75%) in all the four investigated seasons. Both environmental selection and spatial process shaped the  $\beta$  diversity and its turnover component in Liuxihe River. Environmental selection plays a major role in influencing the  $\beta$

**基金项目:** 国家自然科学基金项目 (32171538); 广东省水文局流溪河生态监测项目 (2021-03)

**收稿日期:** 2022-05-15; **采用日期:** 2022-08-15

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: tbphan@jnu.edu.cn

diversity and its turnover component. The importance of dispersal limitation increased in the dry season compared to that in the wet season. As a distance-based nonlinear regression method, GDM well identified the community variation of benthic diatoms (i.e.,  $\beta$  diversity) and its two complementary components along both spatial and environmental gradients.

**Key Words:**  $\beta$  diversity; turnover; nestedness; generalized dissimilarity modelling; environmental selection; dispersal limitation

$\beta$  多样性指一定区域内不同生境上生物群落组成的差异或变化<sup>[1-5]</sup>。 $\beta$  多样性主要由物种替换和物种丧失或增加两个过程产生,两个生境之间物种发生替换也称为周转,物种非随机性的丢失导致物种组成的嵌套结构<sup>[6-8]</sup>。Baselga 提出了将  $\beta$  多样性分解为周转和嵌套的框架<sup>[8]</sup>,为认识  $\beta$  多样性的格局提供了生态解读。周转与嵌套对  $\beta$  多样性相对贡献的差异,反映了生物多样性维持的生态过程和随机灭绝的作用<sup>[9-10]</sup>。

在集合群落中,环境选择和扩散被认为是维持  $\beta$  多样性两个主要过程<sup>[11]</sup>。物种都有其适合的生境及其环境因子耐受范围,环境选择指环境对迁入该生境的物种进行筛选和影响的过程<sup>[12]</sup>,环境差异越大,其群落组成的差异就越大<sup>[1, 13-14]</sup>。扩散的作用主要体现在数量效应和扩散限制。数量效应是指扩散能力强的物种在适合生境大量繁殖后,迁入不适合的生境,从而使物种在不利生境中持续存在<sup>[15]</sup>。扩散限制是指扩散能力较弱的物种,物种没有机会拓殖至所有适合的生境,在一定程度上也能减弱环境作用的表现<sup>[16-17]</sup>。这两种机制均会影响  $\beta$  多样性,快速地传播或扩散作用会产生数量效应导致群落的均质化,降低  $\beta$  多样性<sup>[15]</sup>,扩散限制使  $\beta$  多样性增加<sup>[18-19]</sup>。环境筛选和扩散均能导致物种替换,而嵌套则主要与非随机性灭绝及拓殖动态有关<sup>[8, 20]</sup>。

与  $\alpha$  多样性不同, $\beta$  多样性反映了研究群落组成的变化,其对环境梯度的响应可由用“距离方法”进行分析,如 Mantel 检验和 partial-Mantel 检验,利用群落相异矩阵与环境距离矩阵进行线性回归,识别出对群落组成变化影响较大的环境梯度<sup>[21-24]</sup>。通常使用相异性系数度量不同生境之间群落物种组成的变化,自然群落相异程度是由多复杂过程影响,主要涉及两类非线性,即所有的群落相异系数本身具有非线性以及群落变化随环境梯度的非线性。广义非相似性模拟 (generalized dissimilarity modelling, GDM) 方法采用广义线性模型和样条函数,相对合理地处理了这两种非线性,从而更有效地揭示  $\beta$  多样性对环境梯度的响应,预测区域内群落组成的变化<sup>[25-26]</sup>。Xu 等使用广义非相似性模拟方法揭示了热带水库丰水期和枯水期浮游植物群落对相关环境和空间变量的非线性响应差异<sup>[24]</sup>。

底栖硅藻是中小型河流生态系统中的最重要初级生产者,因其固着生活且对环境响应敏感,是河流生物多样性评估和水质评价的重要生物类群<sup>[27-30]</sup>。河流是一个单向水流系统,从上游至下游生境和生态过程具高度异质性,导致底栖硅藻的组成有着明显的空间差异<sup>[31-32]</sup>。此外,南亚热带地区受季风气候影响,丰水期降雨量增加,水流作用增强,水流作用可能增加底栖硅藻的被动扩散能力,数量效应可能使底栖硅藻群落的空间异质性降低。上述特征为研究环境筛选和数量效应对底栖硅藻空间分布的相对作用提供了理想条件。本研究中,我们以典型南亚热带中小型河流—广东省流溪河为例,运用广义非相似性模拟方法,识别底栖硅藻  $\beta$  多样性对环境和空间的非线性响应,了解底栖硅藻  $\beta$  多样性组分格局及其维持机制,为河流生物监测与生态系统管理提供依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 流溪河概况及采样设置

流溪河流域地处亚热带地区,位于广州市北部,珠江三角洲的中北部(图 1),干流长 154.53 km,流域面积约 2300 km<sup>2</sup>。受季风气候影响,降雨量具有明显的季节差异,分为丰水期(4 月—9 月)和枯水期(10 月—3 月),平均年降雨量在 1729—2050 mm 之间,汛期降雨约占年雨量的 80%。流溪河起源于从化桂峰山,从北至

南,经珠江三角洲河网流入珠江,流溪河水库以上的上游河道,河道较窄,河床比降较大,水流湍急;中下游河道(良口镇以下)河床比降较小,水流逐渐缓慢。营养盐水平具有明显时空差异,枯水期总氮浓度高于丰水期总氮浓度,总磷浓度在丰水期更高,从上游至下游的营养盐浓度总体呈上升趋势<sup>[33]</sup>。

在流溪河水系中设置 20 个样点,其中 10 个样点位于流溪河水库以上的上游河段,10 个位于流溪河水库以下的下游河段,样点位置、所处河段及底质类型(图 1 和表 1)。于 2018 年的丰水期(6 月和 9 月)和枯水期(3 月和 12 月)共进行 4 次调查。采样点经纬度跨度在 113.2636°E—114.0164°E 和 23.2919°N—23.9317°N,海拔在 76.8—456 m。

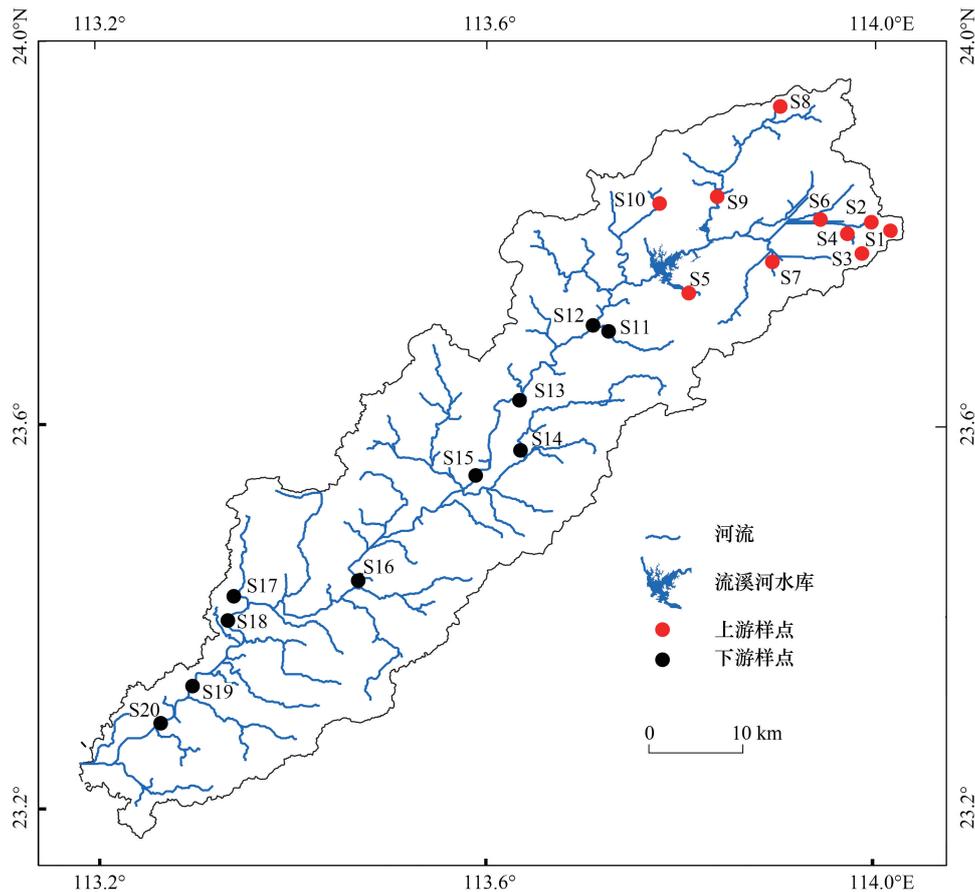


图 1 流溪河 20 个采样点位置

Fig.1 Locations of 20 sampling sites in Liuxihe River

S: 采样点 Sampling site

## 1.2 样品采集与处理

用 GPS 获取采样点的经度、纬度和海拔;用 YSI 6600 水质分析仪现场测定水温(Temp)、pH、电导率(Cond)、溶解氧(DO);开阔水域采集 1 L 水样,参考《水和废水监测分析方法》测定浊度(Turbidity)、总氮(TN)、总磷(TP)、可溶性硅( $\text{SiO}_2$ )浓度<sup>[34]</sup>。使用圆球形悬浮物估算河流表面流速(Vel)<sup>[35]</sup>。

硅藻样品的采集参考刘静等<sup>[36]</sup>建议的方法。每个采样点随机挑选 3 cm×4 cm 大小的鹅卵石至少 5 块,在没有鹅卵石的地方,尽可能选择坚硬的底质,使用牙刷刷取基质向阳面底栖硅藻,将样品装入 100 mL 的透明瓶中,加入甲醛溶液至终浓度为 4%。使用浓硝酸除去底栖硅藻样品中的有机质和难溶性盐,去除上清液,用去离子水冲洗至中性,用去离子水将硅藻重悬,使用封片胶(Naphrax,折射率 1.703)制成永久玻片。使用相差显微镜对硅藻进行鉴定和计数,每个至少计数 600 个个体。底栖硅藻种类参考 Krammer 和 Lange-Bertalot

的《欧洲硅藻鉴定系统》<sup>[37]</sup>和《珠江水系东江流域底栖硅藻图集》<sup>[38]</sup>。

表 1 流溪河样点地理坐标、所处河段及底质类型

Table 1 Spatial coordinates, locations and main substrate types of sampling sites in Liuxihe River

样点名称 Sampling sites	代码 Code	经度(°E) Longitude (°E)	纬度(°N) Latitude (°N)	所处河段 Reaches	主要底质类型 Main substrate types
流溪河源头	S1	114.01	23.80	上游	大卵石、小卵石
桂峰村	S2	114.00	23.81	上游	大卵石、小卵石
石坝河源头	S3	113.99	23.78	上游	小卵石
新联村	S4	113.98	23.80	上游	大卵石、小卵石
三桠塘	S5	113.81	23.74	上游	巨砾、大卵石
吕田	S6	113.95	23.82	上游	沙、泥
牛栏河	S7	113.90	23.77	上游	大卵石、小卵石
下腊坑	S8	113.91	23.93	上游	砾石、沙
北溪	S9	113.84	23.84	上游	大卵石、小卵石
联平村	S10	113.78	23.83	上游	砾石、沙
鸭洞水	S11	113.73	23.70	下游	大卵石、泥
碧水湾	S12	113.71	23.70	下游	沙、泥
腊石场	S13	113.64	23.63	下游	大卵石、小卵石
石海桥	S14	113.63	23.57	下游	大卵石、小卵石
街口大桥	S15	113.59	23.55	下游	沙、泥
太平场	S16	113.47	23.44	下游	砾石、沙
大塘	S17	113.34	23.42	下游	沙、泥
李溪	S18	113.33	23.40	下游	沙、泥
人和大桥	S19	113.30	23.33	下游	沙、泥
蚌湖大桥	S20	113.26	23.29	下游	沙、泥

S: 采样点 Sampling site; 根据底质直径(mm)对底质类型进行划分, 巨砾(>256)、大卵石(64, 256]、小卵石(16, 64]、砾石(2, 16]、沙(0.06, 2]、泥(<0.06)

### 1.3 数据处理与统计分析

参考 Baselga 的方法<sup>[8]</sup>, 基于底栖硅藻物种出现/不出现数据, 即 0—1 数据, 根据 Sørensen 成对相异系数 (pair-wise dissimilarity) 计算 4 个月份样点间总  $\beta$  多样性、周转和嵌套组分。衡量周转和嵌套组分对流溪河底栖硅藻  $\beta$  多样性相对贡献, 了解流溪河底栖硅藻  $\beta$  多样性及其组分的季节变化。总  $\beta$  多样性、周转和嵌套组分的计算公式分别为:  $\beta_{\text{sor}} = \frac{b+c}{2a+b+c}$ ,  $\beta_{\text{sim}} = \frac{\min(b,c)}{a+\min(b,c)}$ ,  $\beta_{\text{sne}} = \frac{|b-c|}{2a+b+c} \times \frac{a}{a+\min(b,c)}$ ,  $\beta_{\text{sor}}$  表示物种组成的变化,  $\beta_{\text{sim}}$  表示因物种周转所造成的物种组成变化,  $\beta_{\text{sne}}$  表示因嵌套格局导致的物种组成变化,  $a$  为两个样点共有的物种数目,  $b$  和  $c$  分别是两个样点特有的物种数。

通过 GDM 分析环境和空间在维持  $\beta$  多样性及其组分格局的作用, 了解  $\beta$  多样性随空间和环境梯度的变化速率。在 GDM 分析中, 分别以 Sørensen 成对相异性系数计算的  $\beta$  多样性及其组分的矩阵为响应变量, 以样点间环境距离和空间距离为解释变量。为处理  $\beta$  多样性的两类非线性, 使用最大似然估计和单调递增的样条函数对解释变量进行转换, 并模拟样点间  $\beta$  多样性与环境梯度和空间距离的响应关系。样点间的环境距离或空间距离的线形组合通过连接函数进行转换<sup>[25]</sup>。本文选用 3 个 I 型样条基函数 ( $mp=3$ ) 对环境因子进行非线性拟合, 详见方法介绍<sup>[26]</sup>。样条函数的最大值表示, 保持其他变量不变的情况下, 该变量对  $\beta$  多样性变化的相对大小。环境变量的样条函数横坐标为原始环境变量, 纵坐标表示经样条基函数转换后的环境变量, 环境变量样条函数的斜率表示  $\beta$  多样性随单位环境梯度的变化速率。空间变量的样条函数横坐标为样点间的空间距离, 纵坐标为样条基函数转换后的空间距离, 样条函数的形状反映  $\beta$  多样性随空间距离的变化。

所有的统计分析均在 R 语言 (版本 4.1.1) 平台中完成,  $\beta$  多样性的计算使用 betapart 包<sup>[39]</sup>中的 beta.pair 函数完成; GDM 通过 gdm 包中 formatsitepair\_gdm 函数完成。

## 2 结果与分析

### 2.1 环境因子

流溪河主要物理和化学因子具有明显季节特征。由图 2 可知,流溪河全年水温范围在 8.15—34.48 °C 之间,丰水期水温显著高于枯水期水温。浊度范围在 0.05—124.80 NTU(散射浊度单位)之间,4 个月份中,3 月份浊度均值最高。流速范围在 0.01—1.5 m/s 之间,流速的季节差异不显著。总氮浓度范围在 0.46—11.34 mg/L 之间,均值为 1.91 mg/L;总磷浓度范围在 0.007—0.744 mg/L 之间,均值为 0.099 mg/L;硅酸盐浓度在 6.71—23.90 mg/L 之间,均值为 15.28 mg/L;总氮、总磷和可溶性硅浓度季节差异不显著。电导率范围在 26.10—421.00  $\mu\text{S}/\text{cm}$  之间,丰水期电导率均值低于枯水期电导率均值。pH 值在 5.05—8.15 之间,pH 均值呈现:12 月>9 月>6 月>3 月。溶解氧浓度在 2.08—11.49 mg/L,枯水期溶解氧均值高于丰水期溶解氧均值。

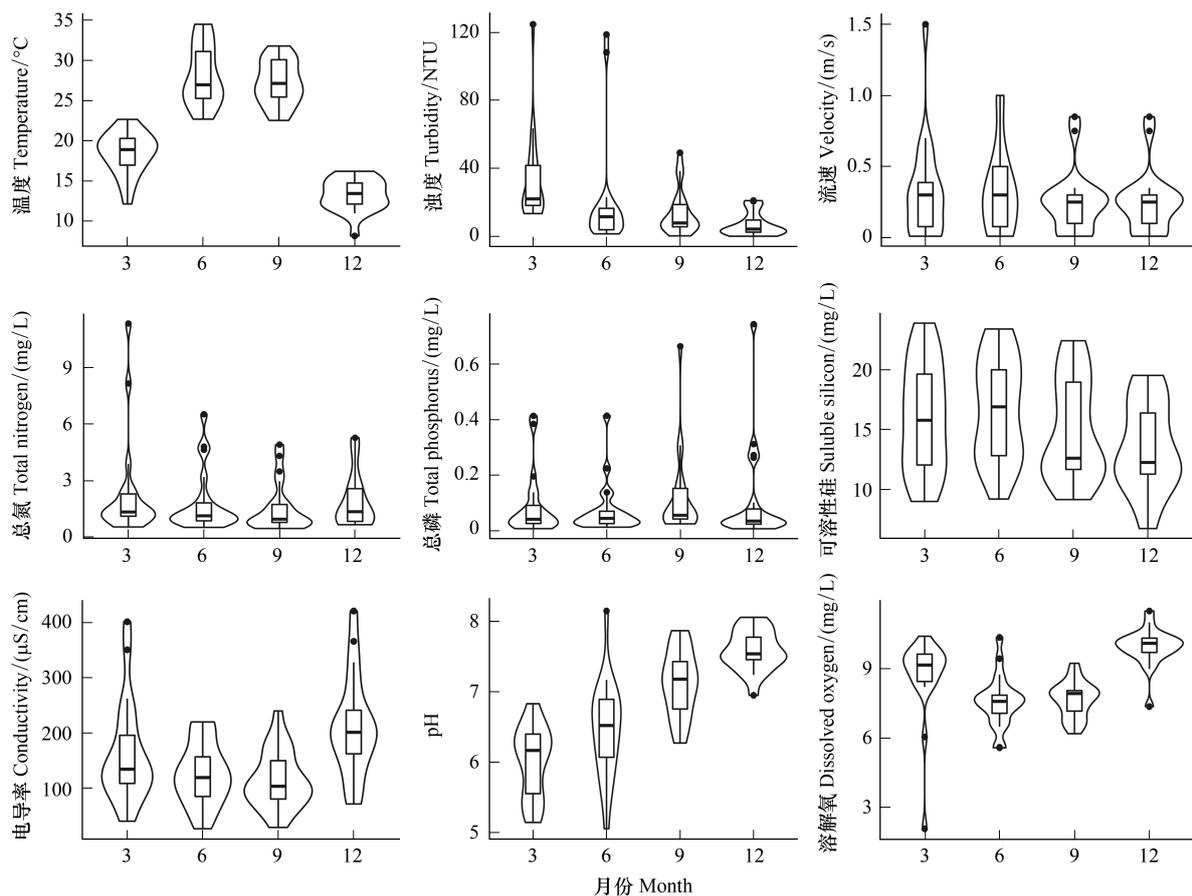


图 2 流溪河水温、浊度、流速、总氮、总磷、可溶性硅、电导率、pH 和溶解氧浓度的季节变化

Fig.2 Seasonal variation of temperature, turbidity, velocity, total nitrogen, total phosphorus, soluble silica, conductivity, pH, dissolved oxygen concentration in Liuxihe River

NTU: 散射浊度单位; 箱形图箱体高度表示四分位距, 中间横线表示中位数, 黑点表示异常值; 小提琴图中曲线包围的区域宽度反映数据的分布密度

### 2.2 种类组成

全年共检出底栖硅藻 9 科 55 属 276 种, 每个样点检出的种类数在 10—78 之间, 样点平均物种丰富度为 39。流溪河底栖硅藻种类组成情况如图 3, 从目水平来看, 双壳缝目 (Biraphidinales, 155 种)、管壳缝目 (Aulonraphidinales, 48 种)、单壳缝目 (Monoraphidinales, 30 种)、圆筛藻目 (Coscinodiscales)、无壳缝目 (Araphidinales) 和短壳缝目 (Raphidionales) 内的种类数分别为 18、15 和 10。科内的种类多样性依次为: 舟形

藻科 (Naviculaceae, 113 种), 菱形藻科 (Nitzschiaceae, 38 种)、曲壳藻科 (Achnantheaceae, 30 种), 桥弯藻科 (Cymbellaceae, 23 种)、圆筛藻科 (Coscinodisceae, 18 种)、异极藻科 (Gomphonemaceae, 19 种)、脆杆藻科 (Fragilariaceae, 15 种)、双菱藻科 (Surirellaceae, 10 种) 和短壳缝科 (Eunotiaceae, 10 种)。菱形藻属 (Nitzschia) 和舟形藻属 (Navicula) 是种类数量最高的两个的属, 分别为 32 种和 31 种; 有 18 个属仅检出 1 种, 如环冠藻属 (Cyclostephanos)、直链藻属 (Melosira) 和冠盘藻属 (Stephanodiscu) 等。

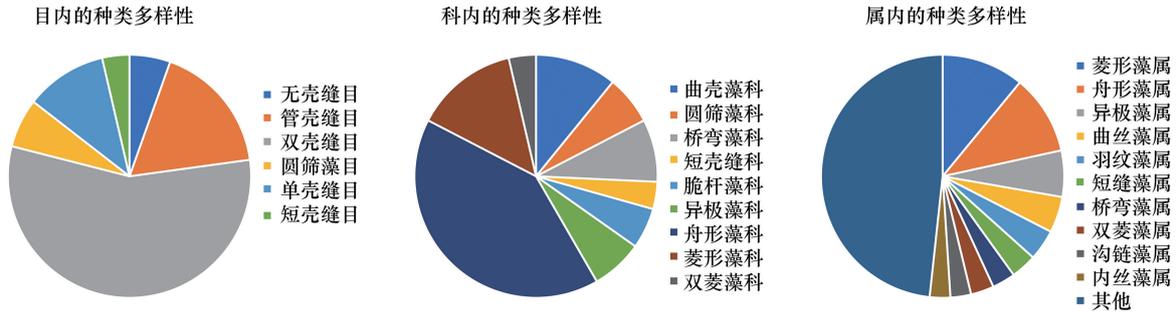


图 3 流溪河底栖硅藻种类组成

Fig.3 Species composition of benthic diatoms in Liuxihe River

4 个月份, 累计检出的底栖硅藻物种数存在季节变化, 丰水期累计检出的物种数 (均值 193) 高于枯水期累计检出的物种数 (均值 164) (图 4)。从目的水平来看, 双壳缝目在丰水期的种类数显著高于枯水期的种类数, 其他 5 个目种类数无明显季节差异。从科的水平看, 舟形藻科在丰水期的种类数均值 (72) 明显高于枯水

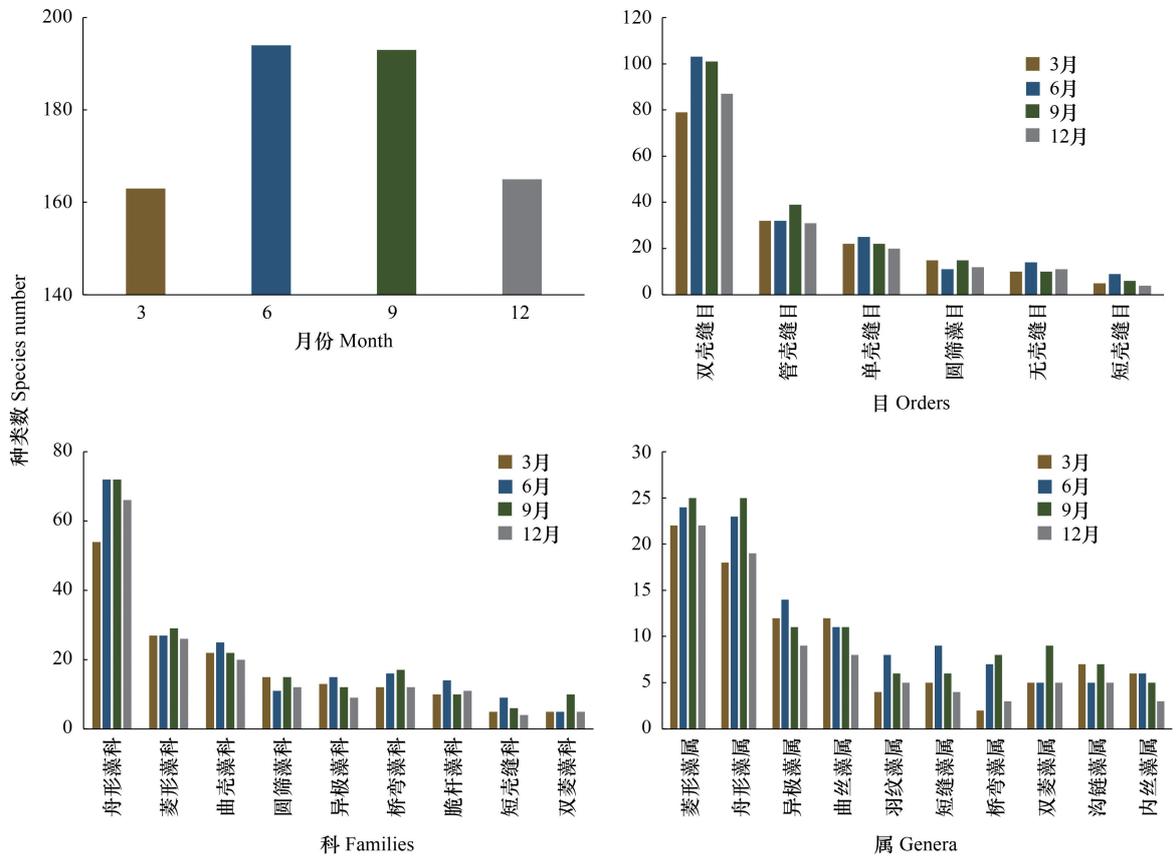


图 4 流溪河底栖硅藻种类数季节变化

Fig.4 Seasonal variation of species numbers of benthic diatoms in Liuxihe River

期的种类数均值(60)。菱形藻属、舟形藻属和桥弯藻属内的种类数具有明显的季节变化,丰水期检出的种类数要高于枯水期检出的种类数。

### 2.3 $\beta$ 多样性及其组分的季节变化

4 个月份的底栖硅藻多样性均以物种周转组分为主,物种嵌套组分对底栖硅藻  $\beta$  多样性的贡献很小(图 5)。以 3 月底栖硅藻  $\beta$  多样性为例,共有 190 个配对样点,配对样点之间的底栖硅藻  $\beta$  多样性(均值为 0.618,标准差为 0.123),主要由物种周转组分(均值为 0.473,标准差为 0.146)贡献,占比为 76.6%,物种嵌套组分(均值为 0.144,标准差为 0.124)对底栖硅藻  $\beta$  多样性的占比为 23.4%。流溪河底栖硅藻  $\beta$  多样性、周转和嵌套组分均无明显季节差异。4 个月份流溪河底栖硅藻  $\beta$  多样性中位数在 0.56—0.63 之间,周转组分中位数范围是 0.42—0.47,嵌套组分中位数范围是 0.09—0.11。

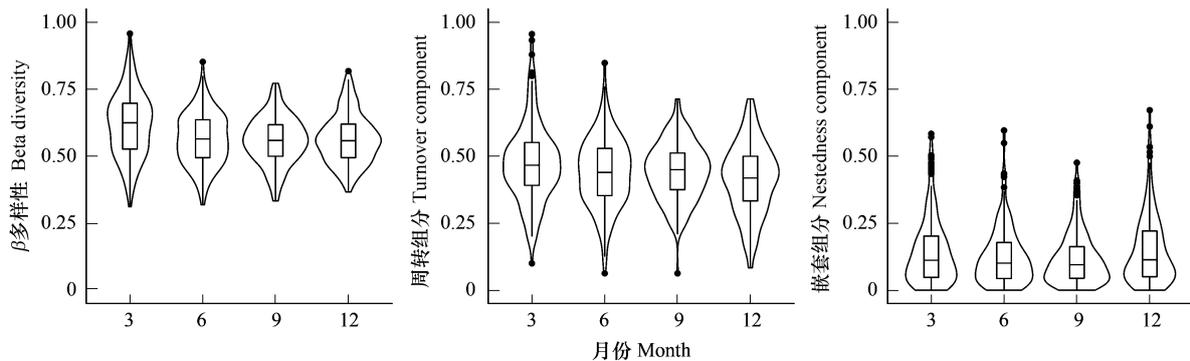


图 5 流溪河底栖硅藻  $\beta$  多样性及其组分的季节变化

Fig.5 Seasonal variation of  $\beta$  diversity and its components of benthic diatoms in Liuxihe River

箱形图箱体高度表示四分位距,中间横线表示中位数,黑点表示异常值;小提琴图中曲线包围的区域宽度反映数据的分布密度

### 2.4 $\beta$ 多样性及其组分与环境因子的关系

#### 2.4.1 $\beta$ 多样性与环境因子的关系

4 个月份底栖硅藻群落  $\beta$  多样性变化的影响因子见表 2。GDM 方法识别出的重要变量梯度对  $\beta$  多样性变化总解释率分别为 51.41% (3 月)、51.42% (6 月)、34.32% (9 月) 和 47.76% (12 月)。4 个月份的空间距

表 2 GDM 识别出的影响底栖硅藻群落  $\beta$  多样性变化的显著重要变量梯度

Table 2 Generalized dissimilarity modelling (GDM) revealed the important environmental variables whose gradients explained variation of  $\beta$  diversity of benthic diatom communities

解释变量 Explanatory variable	相对解释率 Relative explanatory variable/%			
	3 月	6 月	9 月	12 月
地理距离 Geographical distance	11.57	4.69	7.13	17.46
水温 Temperature	—	10.66	—	—
浊度 Turbidity	0.99	1.78	2.56	7.58
流速 Velocity	0.79	—	1.21	1.13
总氮 Total nitrogen	5.02	18.34	6.68	4.09
总磷 Total phosphorus	0.71	—	6.41	—
可溶性硅 Soluble silicon	8.07	2.54	0.41	—
电导率 Conductivity	2.72	5.70	—	4.75
pH	10.02	7.72	6.53	9.83
溶解氧 Dissolved oxygen	11.52	—	3.39	2.92
合计 Sum)	51.41	51.42	34.32	47.76

“—”表示该变量对  $\beta$  多样性变化无影响;解释变量为空间距离和环境距离,其缩写分别表示为:Geo: 地理距离 Geographical distance;Temp: 水温 Temperature;Turbidity: 浊度 Turbidity;Vel: 流速 Velocity;TN: 总氮 Total nitrogen;TP: 总磷 Total phosphorus;SiO<sub>2</sub>: 可溶性硅 Soluble silicon;Cond: 电导率 Conductivity;DO: 溶解氧 Dissolved oxygen

离对  $\beta$  多样性变化均有贡献, 但 9 个环境梯度的累计解释率大于空间距离的解释率。3 月份, 空间距离、pH 梯度、溶解氧浓度和可溶性硅浓度梯度对  $\beta$  多样性变化的相对解释率较高, 总解释率为 41.19%。6 月份, 总氮浓度梯度对  $\beta$  多样性变化的相对解释率最高, 解释率为 18.42%。9 月份, 空间距离、总氮梯度、pH 梯度及总磷梯度解释了 26.74% 的  $\beta$  多样性变化。12 月份, 影响  $\beta$  多样性变化的主要变量为空间距离、pH 梯度、浊度梯度和电导率梯度, 累计解释率为 39.62%。

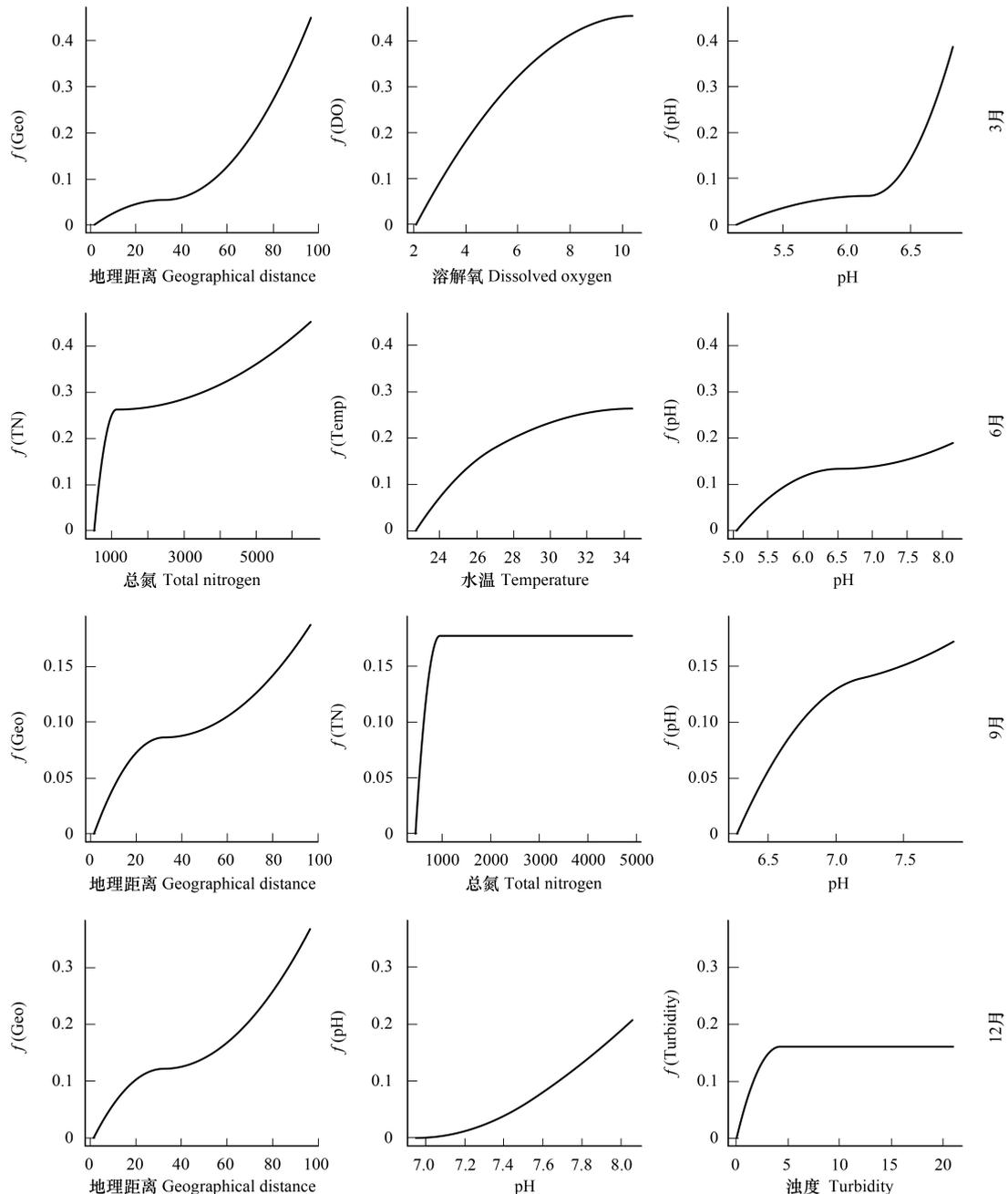


图 6 基于 GDM 所揭示的流溪河底栖硅藻  $\beta$  多样性对空间距离和环境梯度的响应

Fig.6 Generalized dissimilarity modelling (GDM) revealed the responses of benthic diatoms in the  $\beta$  diversity to geographical distance and environmental gradients in Liuxihe River in March, June, September and December

x 轴为解释变量, Geo: 地理距离 Geographical distance; Temp: 水温 Temperature; Turbidity: 浊度 Turbidity; Vel: 流速 Velocity; TN: 总氮 Total nitrogen; TP: 总磷 Total phosphorus;  $\text{SiO}_2$ : 可溶性硅 Soluble silicon; Cond: 电导率 Conductivity; DO: 溶解氧 Dissolved oxygen; y 轴为样条基函数转换后的解释变量, 单位为群落相异性的连接单位, 即  $-\ln(1 - d_{ij})$

4 个月份,空间距离和环境梯度对  $\beta$  多样性的影响见图 6。4 个月份的底栖硅藻  $\beta$  多样性均随空间距离的增加而增加,这种变化趋势在 3 月、9 月和 12 月比较明显。3 月份, $\beta$  多样性变化速率随溶解氧浓度增加而降低,随 pH 增加呈先降低后增加的趋势;6 月份, $\beta$  多样性变化速率随总氮浓度和 pH 的增加呈先降低后增加的趋势,随水温增加而降低;9 月份, $\beta$  多样性变化速率随总氮浓度增加呈降低趋势,随 pH 值增加呈先降低后增加的趋势;12 月份, $\beta$  多样性变化速率随着 pH 增加而增加,随着浊度的增加而降低。

#### 2.4.2 周转组分及嵌套组分与环境因子的关系

4 个月份底栖硅藻群落周转和嵌套组分变化的影响因子见表 3。GDM 方法识别出的重要变量梯度对周转组分变化总解释率分别为 39.82% (3 月)、41.71% (6 月)、19.33% (9 月) 和 32.55% (12 月)。重要变量梯度对嵌套组分变化总解释率分别为 34.12% (3 月)、7.72% (6 月)、39.43% (9 月) 和 14.74% (12 月)。4 个月份的空间距离对周转组分变化的相对解释率均低于 9 个环境梯度累计解释率,空间距离仅解释 9 月底栖硅藻嵌套组分变化的 3.01%。3 月份,空间距离、溶解氧浓度和可溶性硅浓度梯度对周转组分变化的相对解释率较高,总解释率为 29.74%;pH 和可溶性硅浓度梯度对嵌套组分变化的相对解释率较高,总解释率为 24.03%。6 月份,总氮浓度梯度对周转组分变化的相对解释率最高,解释率为 14.22%;溶解氧浓度梯度对嵌套组分变化的相对解释率最高,解释率为 2.93%。9 月份,浊度梯度对周转组分变化的相对解释率最高(5.54%),其次为溶解氧浓度梯度(5.06%);总氮、总磷和 pH 梯度对嵌套组分变化总的解释率为 33.53%。12 月份,7 个环境梯度均影响周转组分,其中 pH 梯度解释率最高(10.84%);4 个环境梯度解释嵌套组分变化,浊度梯度解释率最高(10.37%)。

表 3 GDM 识别出的影响底栖硅藻群落周转和嵌套组分变化的重要变量梯度

Table 3 Generalized dissimilarity modelling (GDM) revealed the important environmental variables whose gradients explained variation of turnover and nestedness component of the  $\beta$  diversity for the benthic diatom communities

解释变量 Explanatory variable	对周转组分的相对解释率/% Relative explanatory rate of explanatory variable to turnover component				对嵌套组分的相对解释率/% Relative explanatory rate of explanatory variable to nestedness component			
	3 月	6 月	9 月	12 月	3 月	6 月	9 月	12 月
Geo	7.24	1.95	0.18	1.18	—	—	3.01	—
Temp	1.25	—	—	—	—	1.98	—	—
Turbidity	1.39	1.76	5.54	—	2.39	—	—	10.37
Vel	2.12	—	1.71	4.04	—	—	2.76	—
TN	—	14.22	0.39	3.08	—	2.46	18.71	0.07
TP	—	3.88	—	5.72	—	—	7.16	—
SiO <sub>2</sub>	5.79	8.70	2.63	3.15	7.70	—	—	3.92
Cond	3.34	—	0.63	1.65	—	0.34	—	—
pH	1.98	6.02	3.20	10.84	24.03	—	7.66	0.37
DO	16.71	5.19	5.06	2.89	—	2.93	0.13	—
合计	39.82	41.71	19.33	32.55	34.12	7.72	39.43	14.74

“—”表示该变量对  $\beta$  多样性变化无影响;解释变量缩写见表 2

空间距离和环境梯度对物种周转组分的影响见图 7,3 月份,底栖硅藻周转组分随空间距离的增加而增加,周转组分变化速率随溶解氧浓度增加而降低,随可溶性硅的增加呈先降低后增加趋势。6 月份,周转组分的变化速率随总氮和可溶性硅浓度增加呈先降低后增加趋势,随 pH 浓度增加而降低。9 月份,周转组分的变化速率随浊度的增加呈先降低后增加趋势;随溶解氧和 pH 梯度的增加而降低。12 月份,周转组分的变化速率随 pH 增加呈先降低后增加趋势,随着总磷浓度增加,先降低后保持不变;随流速增加而降低。

空间距离和环境梯度对物种嵌套组分的影响见图 8,3 月份,底栖硅藻嵌套组分的变化速率随 pH 和可溶性硅浓度的增加而增加,随浊度的增加呈先减少后增加趋势。6 月份,嵌套组分的变化速率随溶解氧和总氮的增加而降低,随水温的增加呈先增加后降低的趋势。9 月份,嵌套组分的变化速率随总氮和总磷浓度增加

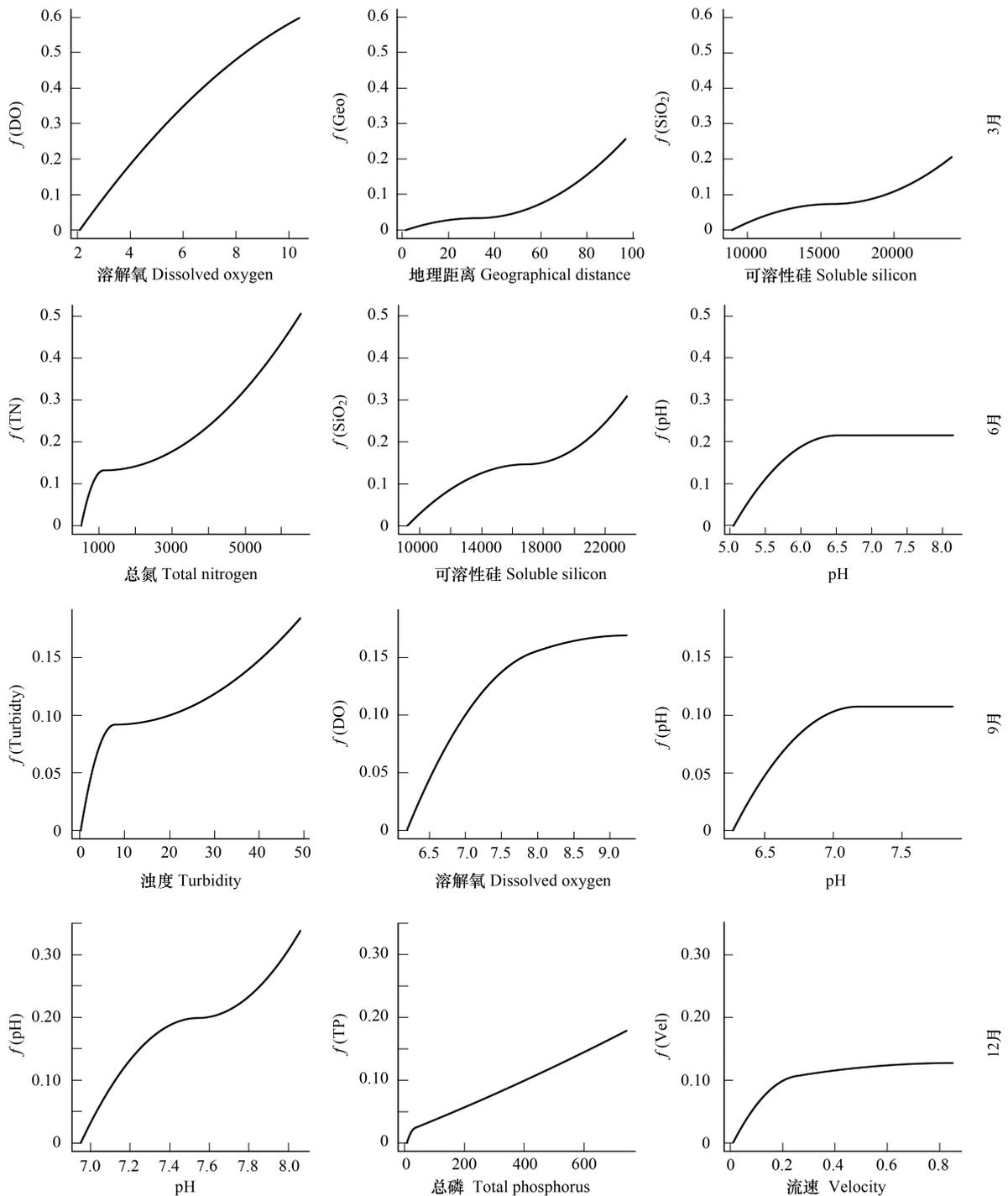


图 7 基于 GDM 所揭示的流溪河底栖硅藻周转组分对空间距离和环境梯度的响应

Fig.7 Generalized dissimilarity modelling (GDM) revealed the responses of benthic diatoms in the turnover component of the  $\beta$  diversity to geographical distance and environmental gradients in Liuxihe River in March, June, September and December

$x$  轴为解释变量;  $y$  轴为样条基函数转换后的解释变量, 单位为群落相异性的连接单位, 即  $-\ln(1 - d_{ij})$

呈降低趋势; 随 pH 的增加而增加。12 月份, 嵌套组分的变化速率随浊度增加而降低; 随可溶性硅浓度和 pH 增加呈增加趋势。

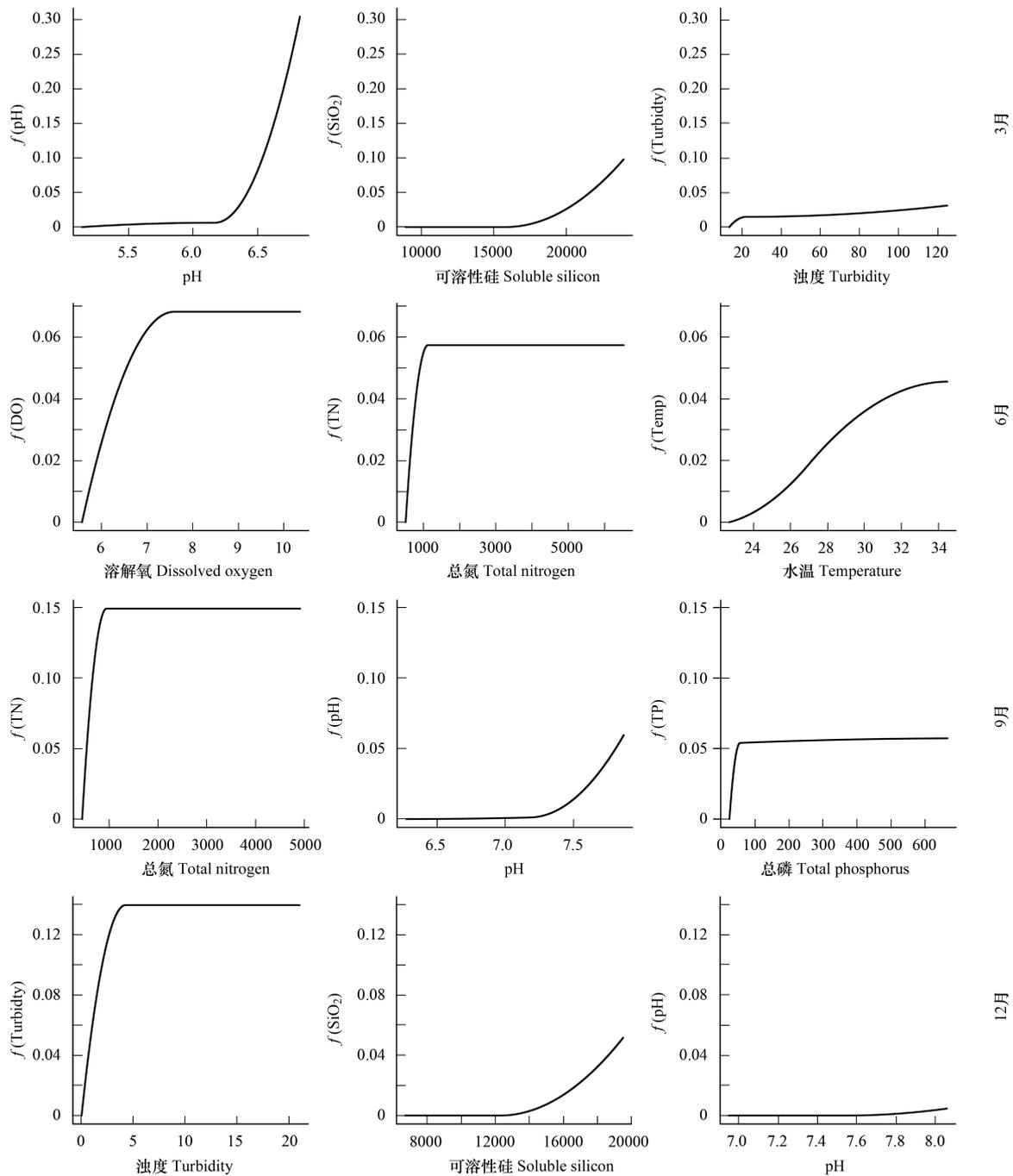


图8 基于 GDM 所揭示的流溪河底栖硅藻嵌套组分对环境梯度的响应

Fig.8 Generalized dissimilarity modelling (GDM) revealed the responses of benthic diatoms in the nestedness component of the  $\beta$  diversity to environmental gradients in Liuxihe River in March, June, September and December

### 3 讨论

#### 3.1 $\beta$ 多样性的周转和嵌套组分的相对贡献及其季节变化

本研究中,在4个月份中,流溪河底栖硅藻  $\beta$  多样性两个组份中,物种周转组份均为主要组份,这表明流溪河底栖硅藻  $\beta$  多样性是由物种周转组份所主导,即样点间的物种组成差异主要来源于样点之间的物种替换,且样点之间没有很大程度上的物种丧失或增加,样点之间的物种丰富度变化相对较小。这可能是因为流

溪流从上游到下游环境梯度明显,有利于样点之间物种的替换,人类干扰程度增加,改变了流域内河流生境,底栖硅藻适应策略的不同导致群落组成的变化。许多淡水生物  $\beta$  多样性组分的分解具有类似的占比特点<sup>[40-43]</sup>。对细菌、鱼类、鸟类等多个生物类群的分析发现,不同生物类群的物种周转组分通常是  $\beta$  多样性的主要构成<sup>[44]</sup>。对浑太河流域的底栖硅藻群落研究发现,基于底栖硅藻分类学的  $\beta$  多样性主要是由周转驱动,但基于底栖硅藻性状的  $\beta$  多样性更多的是由嵌套驱动<sup>[45]</sup>。

不同的季节环境异质性和扩散限制格局不同,从而影响着群落中的物种组成。研究发现,河流水环境的季节变化导致底栖硅藻群落组成表现出明显的季节差异<sup>[46-49]</sup>。在丰水期,强降雨事件使河流水体流速增加,水流冲刷作用可能使上游底栖硅藻种类出现在下游生境中,从而导致群落同质化<sup>[50-51]</sup>。因此,与枯水期相比,丰水期的底栖硅藻群落  $\beta$  多样性理论上应该更低。然而,本研究中流溪河底栖硅藻  $\beta$  多样性并无明显季节变化,枯水期底栖硅藻  $\beta$  多样性中位数为 0.60,丰水期底栖硅藻  $\beta$  多样性中位数为 0.56。丰水期降雨量的增加并未使底栖硅藻  $\beta$  多样性明显降低,表明水流冲刷作用不足以使流溪河底栖硅藻群落趋于均质化。这可能与流溪河水系建有流溪河水库、黄龙带水库等 14 个的梯级电站有关,水利调蓄改变了河流水文的自然季节性,增加硅藻在水库内的沉降率,减弱了数量效应对下游底栖硅藻群落的影响<sup>[52-53]</sup>。

### 3.2 $\beta$ 多样性对环境和空间梯度的响应及其季节变化

环境选择和扩散限制是维持  $\beta$  多样性格局的两个重要机制<sup>[54-55]</sup>。基于 GDM 的分析表明,4 个月份流溪河底栖硅藻  $\beta$  多样性和物种周转组分格局是环境筛选和扩散限制共同塑造,环境筛选是维持  $\beta$  多样性格局的主要过程。这可能是流溪河流域内水环境因子(如流速、总氮浓度、总磷浓度、硅酸盐浓度和 pH)具有明显的空间异质性,对底栖硅藻种类形成了环境压力差异。研究表明,同一物种库内,环境异质性是决定  $\beta$  多样性格局的主要驱动因子<sup>[11, 17]</sup>。扩散限制对维持河流底栖硅藻  $\beta$  多样性及周转组分格局也发挥一定的作用。与丰水期相比,枯水期扩散限制的相对重要性增加,这可能是因为随水流进行扩散是底栖硅藻主要的扩散途径<sup>[53]</sup>。在丰水期,降雨量大,流速大且较为稳定,扩散限制的作用较弱<sup>[51, 56]</sup>。对底栖硅藻物种嵌套组分分析发现,4 个月份,空间距离仅在 9 月份显著解释了 3.01% 的嵌套组分变化,环境解释了嵌套组分的绝大部分变异,这表明环境筛选是流溪河物种嵌套组分格局形成的主要驱动力,但 6 月和 12 月份的环境对该组分的解释率均较低,有超过 85% 的变异未被解释,可能是因为其他生态过程是驱动物种嵌套格局的潜在驱动力,如物种间的相互作用等<sup>[57]</sup>。

本研究中,空间距离对  $\beta$  多样性和周转组分的影响相对较小, $\beta$  多样性和周转组分随着空间距离的增加而明显增加。GDM 识别出多个环境变量影响  $\beta$  多样性及其组分变化,流溪河底栖硅藻  $\beta$  多样性随环境变量的变化趋势呈现出三种响应模式:(1)  $\beta$  多样性变化速率逐渐增加,如  $\beta$  多样性的变化速率对电导率浓度的响应;(2)  $\beta$  多样性变化速率逐渐降低,如  $\beta$  多样性的变化速率对水温和总磷浓度的响应;(3)  $\beta$  多样性变化速率先降低后增加,如  $\beta$  多样性的变化速率对 pH 的响应。

本研究中,空间距离和环境梯度显著解释底栖硅藻群落  $\beta$  多样性变化,解释率较高(>34%),Wu 等<sup>[45]</sup>使用 db-RDA 和方差分解等线性方法量化环境变量、地理气候和空间因素对底栖硅藻基于分类  $\beta$  多样性的解释率较低(<25%)。分析生物群落多使用线性方法,如李明家等<sup>[58]</sup>、董建宇等<sup>[59]</sup>使用基于矩阵的多元线性回归分析西藏横断山区溪流细菌、莱州湾东岸潮下带底栖动物  $\beta$  多样性的驱动因素。在分析环境梯度和空间距离对  $\beta$  多样性的影响时,线性矩阵回归方法(如 Mantel)假设  $\beta$  多样性随环境梯度的变化速率是恒定的,但实际上群落组成的变化对环境梯度的响应存在不一致的非线性<sup>[25]</sup>。基于 GDM 的  $\beta$  多样性及其组分对环境梯度的偏响应关系,不仅能反映变量对  $\beta$  多样性及其组分的相对作用大小,还能进一步了解  $\beta$  多样性及其组分变化速率对变量的响应<sup>[26, 60]</sup>。

综上所述,在区域尺度上,环境选择与扩散限制共同驱动流溪河底栖硅藻物种周转组分和嵌套组分差异,物种周转是底栖硅藻  $\beta$  多样性的主要组分。与枯水期相比,丰水期的扩散作用增强,其对物种周转组分变化的相对重要性降低。GDM 提供了一种非线性方法来揭示物种组成变化的驱动因素,可以作为底栖硅藻  $\beta$  多

样性分析的有力工具。

#### 参考文献 (References):

- [ 1 ] Whittaker R H. Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 1960, 30(3): 279-338.
- [ 2 ] Whittaker R H. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 1972, 21(2/3): 213-251.
- [ 3 ] 陈圣宾, 欧阳志云, 徐卫华, 肖焱. Beta 多样性研究进展. *生物多样性*, 2010, 18(4): 323-335.
- [ 4 ] Magurran A E, McGill B J. *Biological Diversity: Frontiers in Measurement and Assessment*. Oxford: Oxford University Press, 2011.
- [ 5 ] 张金屯, 米湘成, 曹科. Beta 多样性度量方法研究进展. *山西大学学报: 自然科学版*, 2022, 45(3): 826-843.
- [ 6 ] Harrison S, Ross S J, Lawton J H. Beta diversity on geographic gradients in Britain. *Journal of Animal Ecology*, 1992, 61(1): 151-158.
- [ 7 ] Lennon J J, Koleff P, Greenwood J J D, Gaston K J. The geographical structure of British bird distributions: diversity, spatial turnover and scale. *Journal of Animal Ecology*, 2001, 70(6): 966-979.
- [ 8 ] Baselga A. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 2010, 19(1): 134-143.
- [ 9 ] 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.
- [ 10 ] 斯幸峰, 赵郁豪, 陈传武, 任鹏, 曾嶝, 吴玲兵, 丁平. Beta 多样性分解: 方法、应用与展望. *生物多样性*, 2017, 25(5): 464-480.
- [ 11 ] Leibold M A, Holyoak M, Mouquet N, Amarasekare P, Chase J M, Hoopes M F, Holt R D, Shurin J B, Law R, Tilman D, Loreau M, Gonzalez A. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 2004, 7(7): 601-613.
- [ 12 ] Kraft N J B, Adler P B, Godoy O, James E C, Fuller S, Levine J M. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology*, 2015, 29(5): 592-599.
- [ 13 ] Qian H, Ricklefs R E. A latitudinal gradient in large-scale beta diversity for vascular plants in North America. *Ecology Letters*, 2007, 10(8): 737-744.
- [ 14 ] Xing D L, He F L. Environmental filtering explains a U-shape latitudinal pattern in regional  $\beta$ -diversity for eastern North American trees. *Ecology Letters*, 2019, 22(2): 284-291.
- [ 15 ] Mouquet N, Loreau M. Community patterns in source-sink metacommunities. *The American Naturalist*, 2003, 162(5): 544-557.
- [ 16 ] Hubbell S P. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. New Jersey: Princeton University Press, 2001.
- [ 17 ] Heino J, Melo A S, Bini L M. Reconceptualising the beta diversity-environmental heterogeneity relationship in running water systems. *Freshwater Biology*, 2015, 60(2): 223-235.
- [ 18 ] Soininen J. Environmental and spatial control of freshwater diatoms—a review. *Diatom Research*, 2007, 22(2): 473-490.
- [ 19 ] Qian H. Beta diversity in relation to dispersal ability for vascular plants in North America. *Global Ecology and Biogeography*, 2009, 18(3): 327-332.
- [ 20 ] Si X F, Baselga A, Leprieur F, Song X, Ding P. Selective extinction drives taxonomic and functional alpha and beta diversities in island bird assemblages. *Journal of Animal Ecology*, 2016, 85(2): 409-418.
- [ 21 ] Mantel N. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research*, 1967, 27(2): 209-220.
- [ 22 ] Smouse P E, Long J C, Sokal R R. Multiple regression and correlation extensions of the Mantel test of matrix correspondence. *Systematic Biology*, 1986, 35(4): 627-632.
- [ 23 ] Legendre P. Comparison of permutation methods for the partial correlation and partial mantel tests. *Journal of Statistical Computation and Simulation*, 2000, 67(1): 37-73.
- [ 24 ] Xu Y P, Xiang Z L, Rizo E Z, Naselli-Flores L, Han B P. Combination of linear and nonlinear multivariate approaches effectively uncover responses of phytoplankton communities to environmental changes at regional scale. *Journal of Environmental Management*, 2022, 305: 114399.
- [ 25 ] Ferrier S, Manion G, Elith J, Richardson K. Using generalized dissimilarity modelling to analyse and predict patterns of beta diversity in regional biodiversity assessment. *Diversity and Distributions*, 2007, 13(3): 252-264.
- [ 26 ] 韩博平, 李秋华, 徐玉萍, 唐鹤辉. 生物群落梯度分析方法的由来、发展及广义非相似性模拟方法与应用. *贵州师范大学学报: 自然科学版*, 2022, 40(2): 1-10.
- [ 27 ] Chessman B C, Bate N, Gell P A, Newall P. A diatom species index for bioassessment of Australian rivers. *Marine and Freshwater Research*, 2007, 58(6): 542-557.
- [ 28 ] Stevenson J. Ecological assessments with algae: a review and synthesis. *Journal of Phycology*, 2014, 50(3): 437-461.
- [ 29 ] 邓培雁, 张婉, 王旭涛, 曾宝强, 刘翔, 刘威. 水质对东江流域附生硅藻群落的影响. *生态学报*, 2015, 35(6): 1852-1861.
- [ 30 ] 陈向, 周伟奇, 李伟峰. 北京河流底栖硅藻沿城乡梯度带空间分布及其季节变化. *生态学报*, 2017, 37(10): 3586-3595.
- [ 31 ] Ward J V, Tockner K, Arscott D B, Claret C. Riverine landscape diversity. *Freshwater Biology*, 2002, 47(4): 517-539.
- [ 32 ] Wu N C, Qu Y M, Guse B, Makarevičiūtė K, To S, Riis T, Fohrer N. Hydrological and environmental variables outperform spatial factors in structuring species, trait composition, and beta diversity of pelagic algae. *Ecology and Evolution*, 2018, 8(5): 2947-2961.
- [ 33 ] 卓泉龙, 林罗敏, 王进, 黄小兰, 唐鹤辉, 韦桂峰. 广州流溪河氮磷浓度的季节变化和空间分布特征. *生态学杂志*, 2018, 37(10): 3100-3109.

- [34] 国家环境保护总局,《水和废水监测分析方法》编委会. 水和废水监测分析方法(第四版). 北京: 中国环境科学出版社, 2002.
- [35] Gierke J S. ENG5300 Engineering Applications in the Earth Sciences; *Measuring River Discharge* [D]. Houghton: Michigan Technological University, 2002.
- [36] 刘静, 林秋奇, 邓培雁, 李爱芬, 韩博平. 东江水系底栖硅藻群落及生物监测. 北京: 中国环境出版社, 2014.
- [37] 克拉默, 兰格-贝尔塔洛. 欧洲硅藻鉴定系统. 广州: 中山大学出版社, 2012.
- [38] 刘静, 韦桂峰, 胡韧, 张成武, 韩博平. 珠江水系东江流域底栖硅藻图集. 北京: 中国环境出版社, 2013.
- [39] Baselga A, Orme C D L. betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 2012, 3(5): 808-812.
- [40] Angeler D G. Revealing a conservation challenge through partitioned long-term beta diversity: increasing turnover and decreasing nestedness of boreal lake metacommunities. *Diversity and Distributions*, 2013, 19(7): 772-781.
- [41] Tisseuil C, Leprieux F, Grenouillet G, Vrac M, Lek S. Projected impacts of climate change on spatio-temporal patterns of freshwater fish beta diversity: a deconstructing approach. *Global Ecology and Biogeography*, 2012, 21(12): 1213-1222.
- [42] Wetzel C E, De C, Bicudo D, Ector L, Lobo E A, Soininen J, Landeiro V L, Bini L M. Distance decay of similarity in neotropical diatom communities. *PLoS One*, 2012, 7(9): e45071.
- [43] Viana D S, Figuerola J, Schwenk K, Manca M, Hobæk A, Mjelde M, Preston C D, Gornall R J, Croft J M, King R A, Green A J, Santamaría L. Assembly mechanisms determining high species turnover in aquatic communities over regional and continental scales. *Ecography*, 2016, 39(3): 281-288.
- [44] Soininen J, Heino J, Wang J J. A meta-analysis of nestedness and turnover components of beta diversity across organisms and ecosystems. *Global Ecology and Biogeography*, 2018, 27(1): 96-109.
- [45] Wu N C, Zhou S C, Zhang M, Peng W Q, Guo K, Qu X D, He F Z. Spatial and local environmental factors outweigh geo-climatic gradients in structuring taxonomically and trait-based  $\beta$ -diversity of benthic algae. *Journal of Biogeography*, 2021, 48(8): 1842-1857.
- [46] Yang G Y, Tang T, Dudgeon D. Spatial and seasonal variations in benthic algal assemblages in streams in monsoonal Hong Kong. *Hydrobiologia*, 2009, 632(1): 189-200.
- [47] Passy S I, Larson C A. Succession in stream biofilms is an environmentally driven gradient of stress tolerance. *Microbial Ecology*, 2011, 62(2): 414-424.
- [48] Tang T, Jia X H, Jiang W X, Cai Q H. Multi-scale temporal dynamics of epilithic algal assemblages: evidence from a Chinese subtropical mountain river network. *Hydrobiologia*, 2016, 770(1): 289-299.
- [49] Wu N C, Wang Y C, Wang Y X, Sun X M, Faber C, Fohrer N. Environment regimes play an important role in structuring trait-and taxonomy-based temporal beta diversity of riverine diatoms. *Journal of Ecology*, 2022, 110(6): 1442-1454.
- [50] Cottenie K. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology Letters*, 2005, 8(11): 1175-1182.
- [51] Verreydt D, De Meester L, Decaestecker E, Villena M J, Van Der Gucht K, Vannormelingen P, Vyverman W, Declerck S A J. Dispersal-mediated trophic interactions can generate apparent patterns of dispersal limitation in aquatic metacommunities. *Ecology Letters*, 2012, 15(3): 218-226.
- [52] Poff N L R, Olden J D, Merritt D M, Pepin D M. Homogenization of regional river dynamics by dams and global biodiversity implications. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104(14): 5732-5737.
- [53] Liu J, Soininen J, Han B P, Declerck S A J. Effects of connectivity, dispersal directionality and functional traits on the metacommunity structure of river benthic diatoms. *Journal of Biogeography*, 2013, 40(12): 2238-2248.
- [54] Condit R, Pitman N, Leigh Jr E G, Chave J, Terborgh J, Foster R B, Núñez P, Aguilar S, Valencia R, Villa G, Muller-Landau H C, Losos E, Hubbell S P. Beta-diversity in tropical forest trees. *Science*, 2002, 295(5555): 666-669.
- [55] Lindström E S, Forslund M, Algesten G, Bergström A K. External control of bacterial community structure in lakes. *Limnology and Oceanography*, 2006, 51(1): 339-342.
- [56] Bennett J R, Cumming B F, Ginn B K, Smol J P. Broad-scale environmental response and niche conservatism in lacustrine diatom communities. *Global Ecology and Biogeography*, 2010, 19(5): 724-732.
- [57] Wang X G, Wiegand T, Anderson-Teixeira K J, Bourg N A, Hao Z Q, Howe R, Jin G Z, Orwig D A, Spasojevic M J, Wang S Z, Wolf A, Myers J A. Ecological drivers of spatial community dissimilarity, species replacement and species nestedness across temperate forests. *Global Ecology and Biogeography*, 2018, 27(5): 581-592.
- [58] 李明家, 吴凯媛, 孟凡凡, 沈吉, 刘勇勤, 肖能文, 王建军. 西藏横断山区溪流细菌  $\beta$  多样性组分对气候和水体环境的响应. *生物多样性*, 2020, 28(12): 1570-1580.
- [59] 董建宇, 孙昕, 詹启鹏, 张宇洋, 张秀梅. 莱州湾东岸潮下带大型底栖动物群落  $\beta$  多样性格局及其驱动因素. *生物多样性*, 2022, 30(3): 21388.
- [60] 戴美霞, 朱艺峰, 林霞, 毛硕乾. 象山港浮游动物  $\beta$  多样性及其成分变化的环境因子解释. *生态学报*, 2017, 37(17): 5780-5789.