

DOI: 10.20103/j.stxb.202211083206

李晓东, 巢欣, 刘惠秋, 杨清, 杨胜娴, 巴桑. 雅鲁藏布江中游浮游植物群落优势种时空生态位. 生态学报, 2023, 43(18): 7746-7760.

Li X D, Chao X, Liu H Q, Yang Q, Yang S X, Ba S. Spatio-temporal niche of dominant species of phytoplankton community in the middle reaches of Yarlung Zangbo River. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(18): 7746-7760.

雅鲁藏布江中游浮游植物群落优势种时空生态位

李晓东^{1,2}, 巢欣^{1,2}, 刘惠秋^{1,2}, 杨清^{1,2}, 杨胜娴^{1,2}, 巴桑^{1,2,*}

1 西藏大学地球第三极碳中和研究中心, 拉萨 850000

2 西藏大学生态环境学院青藏高原湿地与流域生态系统实验室, 拉萨 850000

摘要:为探究雅鲁藏布江中游浮游植物群落分布格局及其优势种时空生态位特征,于2021年7月、10月对该水域进行浮游植物样品的采集和水体理化因子的测定,鉴定浮游植物物种,计算浮游植物优势种生态位宽度、生态位重叠值、生态响应速率及相对资源占有率,运用共现网络模型分析群落的种间关联性,并对浮游植物优势种与环境因子进行 Pearson 相关性分析。结果表明:该水域共鉴定到浮游植物 644 种,隶属于 8 门 12 纲 25 目 49 科 152 属,其中,优势种 22 种,优势种中硅藻占 90.9%,在群落中占绝对优势;丰水期的肘状针杆藻丰度最大(74.193×10^4 细胞/L)且出现频率最高(0.867),是丰水期绝对优势种;整体上优势种生态位宽度时间(0.833)>空间(0.254),优势种时空生态位宽度主要受空间生态位宽度的影响,空间异质性是影响该水域浮游植物优势种分布的主要因素;优势种时空二维生态位无意义重叠的种对占 40.69%,优势种时空二维的生态位重叠以中、低等级为主,优势种间对时空资源需求异质性强,种间潜在竞争关系较弱;该水域枯水期浮游植物群落的网络结构紧密,群落连通性、群落复杂度和物种间生态位重叠度较丰水期高,两个水文期群落共现网络以正关联为主,种间的协同作用强于竞争作用;该水域水环境因子能驱动群落中优势类群的生态位分化, $\text{NO}_3\text{-N}$ 、WT 是影响雅鲁藏布江中游浮游植物群落优势种生态位分化的主要驱动因子。

关键词:浮游植物; 优势种; 生态位; 雅鲁藏布江中游

Spatio-temporal niche of dominant species of phytoplankton community in the middle reaches of Yarlung Zangbo River

LI Xiaodong^{1,2}, CHAO Xin^{1,2}, LIU Huiqiu^{1,2}, YANG Qing^{1,2}, YANG Shengxian^{1,2}, BA Sang^{1,2,*}

1 Earth's Third Pole Carbon Neutralization Research Center, Tibet University, Lhasa 850000, China

2 Laboratory of Qinghai-Tibet Plateau Wetland and Watershed Ecosystem, College of Ecological Environment, Tibet University, Lhasa 850000, China

Abstract: In order to explore the distribution pattern of phytoplankton community and the temporal and spatial niche characteristics of dominant species in the middle reaches of Yarlung Zangbo River, phytoplankton samples were collected and physical and chemical factors were measured in July and October 2021 to identify phytoplankton species. The niche width, niche overlap value, ecological response rate, and relative resource share of dominant species were calculated. The cooccurrence network model was used to analyze the interspecific associations of the community. Pearson correlation analysis was conducted between the dominant phytoplankton species and environmental factors. The results showed that a total of 644 species of phytoplankton were identified, belonging to 8 phyla, 12 classes, 25 orders, 49 families and 152 genera. Among them, there were 22 dominant species, and 90.9% of the dominant species were diatoms, which were absolutely dominant in the community. The most abundant (74.193×10^4 Cell/L) and the highest occurrence frequency (0.867) were found in *Synedra ulna* during the wet season, which was the absolutely dominant species. The temporal niche width of dominant

基金项目:国家自然科学基金项目(32070418); 2022 年中央支持地方高校发展专项资金项目(藏财预指[2022]01 号)

收稿日期:2022-11-08; **网络出版日期:**2023-05-08

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: hbasang2003@aliyun.com

species (0.833) was higher than that spatial niche width (0.254). The spatial and temporal niche width of the dominant species was mainly affected by the spatial niche width, and spatial heterogeneity was the main factor affecting the distribution of dominant species. The number of niche overlaps of dominant species was 40.69%, and the niche overlaps of dominant species were mainly in middle and low grade. The heterogeneity of demand for spatial and temporal resources among dominant species was high, and the potential competition between species was weak. The network structure of phytoplankton community in dry season was close, and the community connectivity, community complexity and niche overlap between species were higher than those in wet season. The community co-occurrence network of the two hydrological periods was mainly positive, and the synergistic effect between species was stronger than the competition effect. The water environment factors could drive niche differentiation of dominant species in the community, and $\text{NO}_3\text{-N}$ and water temperature were the main driving factors affecting niche differentiation of dominant species in the middle reaches of the Yarlung Zangbo River.

Key Words: phytoplankton; dominant species; niche; middle reaches of the Yarlung Zangbo River

生态位是物种在群落或生境中时间和空间的位置及其在群落中的功能与地位^[1],是现代生态学的重要理论之一,生态位对研究群落结构功能、群落内物种间关系、群落季节演替和种群进化等方面具有指导意义^[2]。作为生态位理论的两个重要量化指标,生态位宽度(niche breath)反映了物种对资源的利用能力,生态位重叠则反映了生态位相似的物种在空间、营养等方面对环境资源的分享或竞争,表现为物种对某种或多种环境资源利用上的差异^[3-4]。生态位宽度和生态位重叠不仅能解释自然群落中不同物种共存与竞争机制,还能反映物种所在群落的稳定性^[5]。浮游植物在水域生态系统中主要充当初级生产者的角色,其群落结构对环境条件的变化会做出直接而快速的响应,是水环境变化的重要标志^[6-7]。优势种是群落中占优势的物种,群落结构变化主要通过优势种和优势类群的时序性变化表现^[8],优势种相对于浮游植物其他种群,优势种群的演替和生物量的时空变化更能直观反映水质的变化过程^[9]。目前,生态位理论在陆生植物^[10-11]、水域生态系统中的浮游动物^[12]和底栖动物^[13-14]等方面研究较多,有关浮游植物生态位研究主要集中于湿地、水库和湖泊^[15-17],河流水域中的报道较少^[18-19]。

青藏高原作为“地球第三极”,备受国内外研究生物起源、进化、区系和迁徙的学者广泛关注^[20]。雅鲁藏布江作为西藏境内最主要的自然水生态系统,具有平均海拔高、水温低、日照时间长、流域面积广等特点,其生态环境十分敏感脆弱^[21],研究雅鲁藏布江水生态系统中浮游植物物种组成和无机生活环境状态等,将对整个流域水生态系统的管理与环境保护有积极的推动作用。目前,有关雅鲁藏布江流域浮游植物的研究主要在各大支流^[22-23],且以群落物种时空分布特征为主^[24-25],对该流域中游河段浮游植物群落分布格局及其优势种生态位研究均未见报道。因此,研究雅鲁藏布江中游浮游植物群落优势种种间相互依存和竞争关系,能揭示高原河流生态系统浮游植物种间相互作用的生态关系及群落演替规律,有助于了解浮游植物在该河段的生存状况及群落结构的稳定性,为该河段河流生态健康评价及水域生态系统的管理提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况与采样点布设

雅鲁藏布江发源于喜马拉雅山北麓的杰马央宗冰川,流域位于冈底斯-念青唐古拉山脉和喜马拉雅山脉之间^[26],中国境内河流全长 2057 km,流域范围在北纬 28°00′—31°16′和东经 82°00′—97°07′之间,平均海拔在 3000 m 以上,是世界上最高、海拔落差最大的河流^[27]。依据流域地形特征与气候类型对河道进行分区:拉孜-派镇为中游,该河段河谷宽窄交错,河流两岸以河漫滩与阶地居多,多为高原温带半干旱气候,年平均降水量 300—600 mm,流域面积 16.5 万 km^2 ,长约 1293 km,总落差 1520 m,占干流总落差的 28.1%^[28-29]。

根据《水质—微型生物群落监测 PFU 法》(GB/T12990-91)和雅鲁藏布江中游自然环境状态及地貌特征,

在雅鲁藏布江中游共设置 30 个样点(干流 11 个,支流 17 个,河流湿地 2 个),如图 1 所示,考虑到样品采集的安全性,所有样点均设置于靠近河岸处,每个采样点均使用 GPS 仪记录经纬度,于 2021 年 7 月(丰水期)和 2021 年 10 月(枯水期)进行浮游植物样品的采集和水体理化因子的测定。

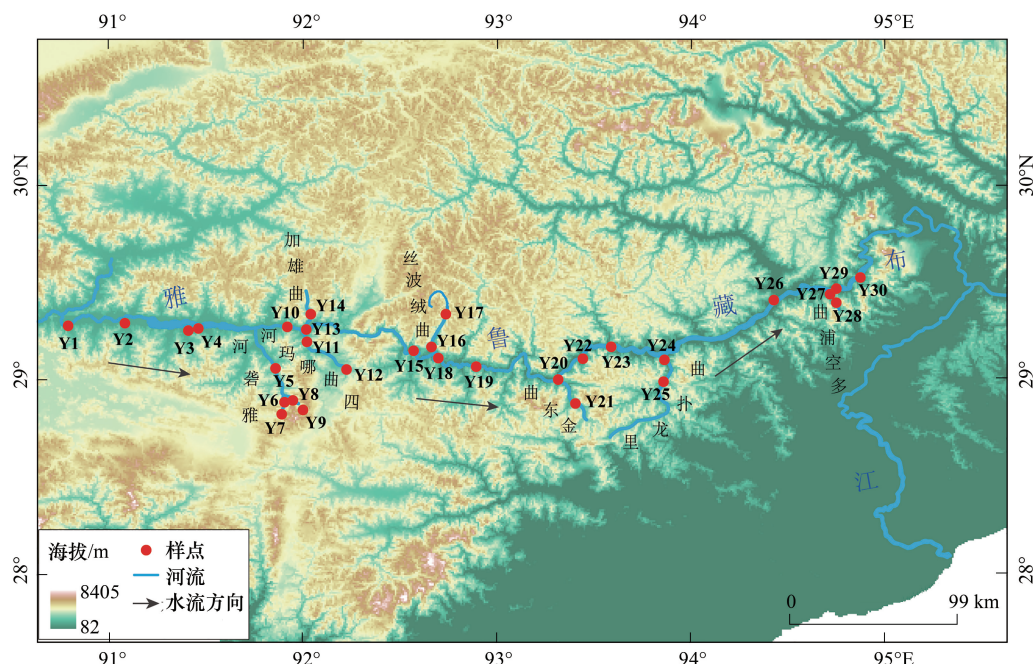


图 1 雅鲁藏布江中游采样点分布图

Fig.1 Distribution of sampling points in the middle reaches of Yarlung Zangbo River

Y: 雅鲁藏布江 Yarlung Zangbo River; 1—30 表示采样点编号

1.2 样品采集及处理

浮游植物的调查方法根据《淡水浮游生物研究方法》^[30]中规定的方法进行采集和鉴定。浮游植物定性样品用 25 号浮游生物网在水体表面下 0.5 m 处以“∞”字形捞取,将采集的滤液样品放入采样瓶中,并用蒸馏水冲洗浮游生物网 2—3 次,以免浮游植物残留在生物网上。浮游植物的定性样品用 4% 体积的甲醛溶液保存,在室内利用 LEICA DM500 研究型光学显微镜鉴定物种。定量样品在 0—0.5 m 处采集 1 L 混合水样,随后立即用鲁哥氏试剂固定,样品带回实验室沉淀 48 h 后浓缩至 50 mL,移取 0.1 mL 浓缩液到 0.1 mL 计数框,在 10×40 倍显微镜下全片计数,每个样品计数 2—3 次。浮游植物鉴定主要参考文献^[31—32]。

现场使用 HI98195 高精度便携式多参数综合水质测试仪(HANNA,意大利)测定水体酸碱度(pH)、电导率(EC)、总溶解盐(TDS)、盐度(Salt)及水温(WT),水流速度(V)采用 FP-111 直读式流速仪(美国产)测定,使用 HI98193 微电脑溶解氧测定仪(HANNA,意大利)测得溶解氧(DO),使用 HI98703 微电脑多量程浊度测定仪(HANNA,意大利)测得浊度(TUR)等,并分别进行 3 个平行检测。严格按照 GB3838—2002《地表水环境的质量标准》对水样进行采集、保存与运输,送有检测资质公司对总磷(TP)、总氮(TN)、硝酸盐氮(NO₃-N)和化学需氧量(COD)等指标进行测定。

1.3 数据处理与分析

1.3.1 优势种

依据 McNaughton 优势度指数(Y)^[33—34]确定优势种,计算公式如下:

$$Y = F_i \times n_i / n$$

式中, F_i 为第 i 种出现的频率, n 为同一样点中个体总数, n_i 为第 i 种的个体数; $Y > 0.02$ 则为优势种, $Y > 0.1$ 为绝对优势种。

1.3.2 生态位宽度

生态位宽度(B_i)采用 Colwell 等加权修正的 Levins 指数^[35],计算公式如下:

$$B_i = 1/r \sum_{j=1}^r P_{ij}^2$$

式中, B_i 为物种的生态位宽度, P_{ij} 为物种 i 在第 j 个样点的个体数占该种所有个体数的比例, $P_i = N_{ij}/N_i$, i 表示物种, j 为资源(季节或样点), N_{ij} 为种群 i 在季节或样点 j 的数量, N_i 为种群 i 的总数量, r 为采样点数。

1.3.3 生态位重叠与生态响应速率

生态位重叠(O_{ik})指数选用 Pinaka 指数^[36],计算公式如下:

$$O_{ik} = \frac{\sum_{j=1}^N (P_{ij} \times P_{kj})}{\sqrt{\sum_{j=1}^N P_{ij}^2 \times \sum_{j=1}^N P_{kj}^2}}$$

$$\Delta O_{ik} = \sum_{k=1} O_{ik} - \sum_{i=1} O_{ik}$$

$$R = B_i / \Delta O_{ik}$$

式中, O_{ik} 为物种 i 与物种 k 的生态位重叠指数,其值越大表示生态位重叠程度最高,其取值范围为 $[0, 1]$; P_{ij} 为物种 i 利用资源状态 j (季节或样点)的个体数占该种个体总数的比例; P_{kj} 为物种 k 利用资源状态 j (季节或样点)的个体数占该种个体总数的比例。 $O_{ik} > 0.3$ 时,认为种对之间生态位重叠有意义, $O_{ik} > 0.6$ 时,认为种对之间有显著的生态位重叠^[37]。当 $i = k$ 时, $\Delta O_{ik} > 0$,说明该种处于发展期, $\Delta O_{ik} < 0$,该种处于衰退期,当 $\Delta O_{ik} = 0$,该种是中性的。 R 表示生态响应速率。

1.3.4 时空生态位

根据 Cody^[38] 和 May^[39] 提出用 2 个原则来估计在多维资源轴上的生态位特征值,浮游植物优势种的时间-空间二维生态位宽度和重叠由浮游植物时间和空间生态位特征值的乘积来表示:

时空生态位宽度值=时间生态位宽度×空间生态位宽度

时空生态位重叠值=时间生态位重叠×空间生态位重叠

式中,时间、空间生态位宽度为 Levins 指数计算结果,时空二维生态位宽度反映物种对时间和空间资源的利用程度,其取值范围为 $[0, 1]$;时间、空间生态位重叠为 Pianka 指数计算结果,时空二维生态位重叠反映不同物种对时间和空间资源利用的相似程度,其取值范围为 $[0, 1]$ 。

1.3.5 数据统计和处理分析

采用 ArcGIS 10.0 软件绘制地图,利用 Excel 2019 软件计算浮游植物优势种丰度、出现频率、生态位宽度、生态位重叠值、生态响应速率和相对资源占有率。应用 Origin 9.0 作图软件对群落结构、生态位宽度、生态位重叠、生态响应速率和相对资源占有率进行作图,群落共现网络在 Gephi 作图软件中被可视化,使用 R 4.0.4 中的 psych、ggtree 包计算并绘制优势种与环境因子相关性图。

2 结果分析

2.1 雅鲁藏布江中游浮游植物群落结构

对雅鲁藏布江中游两个水文期浮游植物进行物种鉴定,共鉴定到浮游植物 644 种,隶属于 8 门 12 纲 25 目 49 科 152 属,各门类浮游植物相对丰度如图 2 所示,从时间上看,丰水期硅藻、绿藻和蓝藻各占浮游植物总丰度的 57.20%、22.95%、15.37%,其它门类仅占 4.48%;枯水期硅藻、绿藻和蓝藻各占浮游植物总丰度的 64.73%、18.58%、12.93%,其它门类仅占 3.76%。从空间上看,硅藻相对丰度干流>支流>湿地,绿藻、蓝藻相对丰度湿地>支流>干流。

2.2 浮游植物群落优势种

2.2.1 优势种

计算雅鲁藏布江中游两个水文期浮游植物优势度指数,共鉴定出优势种 22 种(表 1),肘状针杆藻

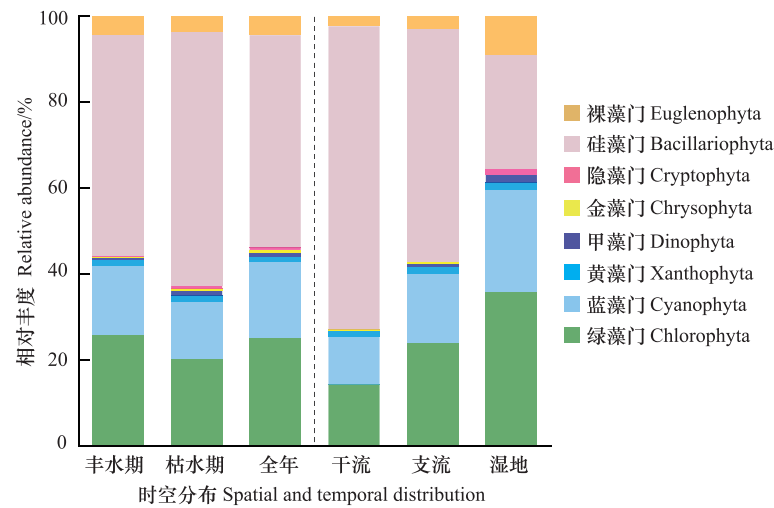


图 2 雅鲁藏布江中游浮游植物群落结构

Fig.2 Phytoplankton community structure in the middle reaches of Yarlung Zangbo River

表 1 雅鲁藏布江中游浮游植物优势种出现频率(f_i)、丰度($A, \times 10^4$ 细胞/L)及优势度(Y)

Table 1 Occurrence frequency (f_i), abundance ($A, \times 10^4$ Cell/L) and dominance (Y) of phytoplankton dominant species in the middle reaches of Yarlung Zangbo River

门 Phylum	编号 No.	物种名称 Species	丰水期 Wet season			枯水期 Dry season		
			Y	A	f_i	Y	A	f_i
硅藻门 Bacillariophyta	S1	近缘曲壳藻 <i>Achnanthes affinis</i>	0.021	8.997	0.600	0.037	9.183	0.733
	S2	短小曲壳藻 <i>Achnanthes exigua</i>	—	4.965	0.500	0.021	7.668	0.500
	S3	弧形蛾眉藻 <i>Ceratoneis arcus</i>	0.077	22.800	0.767	0.051	10.551	0.667
	S4	弧形蛾眉藻线形变种 <i>Ceratoneis arcus</i> var. <i>linearis</i>	—	3.365	0.233	0.055	17.134	0.700
	S5	中型等片藻 <i>Diatoma mesodon</i>	0.029	10.297	0.433	0.034	12.204	0.533
	S6	念珠状等片藻 <i>Diatoma moniliformis</i>	0.051	62.787	0.600	0.085	70.701	0.667
	S7	纤细等片藻 <i>Diatoma tenue</i>	0.035	61.370	0.400	—	1.696	0.200
	S8	普通等片藻 <i>Diatoma vulgare</i>	0.079	56.092	0.767	0.022	13.900	0.733
	S9	钝脆杆藻 <i>Fragilaria capucina</i>	0.029	19.516	0.600	—	6.128	0.300
	S10	克罗顿脆杆藻 <i>Fragilaria crotonensis</i>	—	15.891	0.400	0.050	21.406	0.733
	S11	中型脆杆藻 <i>Fragilaria intermedia</i>	0.085	26.839	0.833	0.058	13.448	0.900
	S12	羽纹脆杆藻 <i>Fragilaria pinnata</i>	—	9.331	0.400	0.034	8.886	0.667
	S13	沃切里脆杆藻 <i>Fragilaria vaucheriae</i>	0.035	13.914	0.633	0.025	11.267	0.733
	S14	尖针杆藻 <i>Synedra acus</i>	0.038	47.872	0.433	—	12.918	0.433
	S15	尖针杆藻极狭变种 <i>Synedra acus</i> var. <i>angustissima</i>	—	4.171	0.333	0.023	40.765	0.467
	S16	两头针杆藻中型变种 <i>S. amphicephala</i> var. <i>intermedia</i>	—	7.687	0.400	0.029	50.706	0.500
	S17	柔嫩针杆藻 <i>Synedra tenera</i>	0.029	7.767	0.800	0.036	14.888	0.900
	S18	肘状针杆藻 <i>Synedra ulna</i>	0.168	74.193	0.867	0.039	21.759	0.867
	S19	肘状针杆藻丹麦变种 <i>Synedra ulna</i> var. <i>danica</i>	0.023	25.143	0.433	—	3.465	0.467
	S20	肘状针杆藻凹入变种 <i>Synedra ulna</i> var. <i>impressa</i>	0.043	24.483	0.567	0.029	10.450	0.600
绿藻门 Chlorophyta	S21	镰形纤维藻 <i>Ankistrodesmus falcatus</i>	—	23.175	0.200	0.032	6.013	0.600
蓝藻门 Cyanophyta	S22	狭细贾丝藻 <i>Jaaginema angustissimum</i>	—	3.776	0.567	0.058	5.155	0.700

S:物种 Species; 1—22 表示优势种编号; — 表示该种在此水文期不是优势种; f_i :出现频率 Frequency of occurrence; A :丰度 Abundance; Y :优势度 Dominance index

(*Synedra ulna*) 等 10 种是两个水文期共有优势种,可能是研究水域的固有物种;短小曲壳藻(*Achnanthes exigua*) 等 12 种仅在一个水文期成为优势种,季节间差异较大,可作为季节变换的指示物种,某些物种也可能是外援汇入物种。其中,丰水期共鉴定出浮游植物优势种 14 种,肘状针杆藻丰度最高(74.193×10^4 细胞/L)且出现频率最高(0.867),为丰水期绝对优势种($Y > 0.1$),说明肘状针杆藻在丰水期分布范围较最大且在群落中占绝对优势,丰度最低的是柔嫩针杆藻(*Synedra tenera*, 7.767×10^4 细胞/L),在群落中处于劣势;出现频率最低的是纤细等片藻(*Diatoma tenue*, 0.400),在丰水期分布范围较小。枯水期共鉴定出浮游植物优势种 18 种,念珠状等片藻(*Diatoma moniliformis*) 丰度最高(70.701×10^4 细胞/L),丰度最低的是狭细贾丝藻(*Jaaginema angustissimum*, 5.155×10^4 细胞/L);出现频率最高的是中型脆杆藻(*Diatoma mesodon*)和柔嫩针杆藻(0.900),说明二者在枯水期分布范围较广,在大多数样点中都有分布,出现频率最低的是尖针杆藻极狭变种(*Synedra acus* var. *angustissima*, 0.467),说明该种在枯水期分布范围较小,生境趋于特化,仅生存于部分样点中。

2.2.2 优势种生态位宽度

雅鲁藏布江中游浮游植物优势种生态位宽度显示(图 3),在时间维度上,浮游植物优势种的生态位宽度平均值为 0.833,近缘曲壳藻(*Achnanthes affinis*)生态位宽度最大,为 0.999,纤细等片藻生态位宽度最小,为 0.528;在空间维度上,浮游植物优势种的生态位宽度的变化幅度较大,变化范围为 0.056—0.633,平均值为 0.254,最大值为狭细贾丝藻(0.633),最小值为镰形纤维藻(*Ankistrodesmus falcatus*, 0.056);在时空维度上,生态位宽度变化范围为 0.034—0.619,平均值为 0.225,最大值为狭细贾丝藻(0.619),最小值为尖针杆藻极狭变种(0.034)。该水域浮游植物优势种时空生态位宽度与空间生态位宽度结果趋于一致,说明该水域的浮游植物优势种时空生态位宽度可能主要受空间生态位宽度变化的制约。

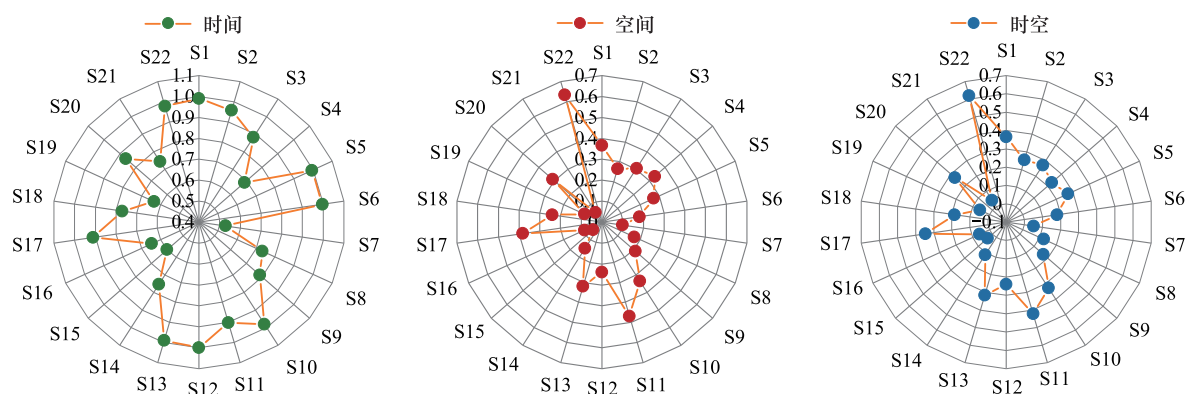


图 3 雅鲁藏布江中游浮游植物优势种时间、空间以及时空二维生态位宽度

Fig.3 Temporal, spatial and spatio-temporal niche widths of phytoplankton dominant species in the middle reaches of the Yarlung Zangbo River

S:物种 Species; 1—22 表示优势种编号;S1:近缘曲壳藻 *Achnanthes affinis*;S2:短小曲壳藻 *Achnanthes exigua*;S3:弧形蛾眉藻 *Ceratoneis arcus*;S4:弧形蛾眉藻线形变种 *Ceratoneis arcus* var. *linearis*;S5:中型等片藻 *Diatoma mesodon*;S6:念珠状等片藻 *Diatoma moniliformis*;S7:纤细等片藻 *Diatoma tenue*;S8:普通等片藻 *Diatoma vulgare*;S9:钝脆杆藻 *Fragilaria capucina*;S10:克罗顿脆杆藻 *Fragilaria crotonensis*;S11:中型脆杆藻 *Fragilaria intermedia*;S12:羽纹脆杆藻 *Fragilaria pinnata*;S13:沃切里脆杆藻 *Fragilaria vaucheriae*;S14:尖针杆藻 *Synedra acus*;S15:尖针杆藻极狭变种 *Synedra acus* var. *angustissima*;S16:两头针杆藻中型变种 *S. amphi-cephala* var. *intermedia*;S17:柔嫩针杆藻 *Synedra tenera*;S18:肘状针杆藻 *Synedra ulna*;S19:肘状针杆藻丹麦变种 *Synedra ulna* var. *danica*;S20:肘状针杆藻凹入变种 *Synedra ulna* var. *impressa*;S21:镰形纤维藻 *Ankistrodesmus falcatus*;S22:狭细贾丝藻 *Jaaginema angustissimum*

2.2.3 优势种生态位重叠

在时间维度上,克罗顿脆杆藻(*Fragilaria crotonensis*)和狭细贾丝藻时间生态位重叠值最大($O_{ik} > 0.999$),纤细等片藻和尖针杆藻极狭变种的时间生态位重叠值最小($O_{ik} = 0.129$)。在 231 种对优势种中,时间生态位

重叠值在 0.6 及以上的有 199 种对, 占总种对数的 86.15%; 有 27 种对重叠度较低 ($0.3 \leq O_{ik} \leq 0.6$), 占总种对数的 11.69%; 剩余 5 种对生态位重叠值在 0.3 以下, 属于重叠度低等级, 占总种对数的 2.16%, 表明该水域浮游植物优势种时间维度的生态位重叠以高等级为主 (图 4)。在空间维度上, 尖针杆藻极狭变种和两头针杆藻中型变种 (*S. amphicephala* var. *intermedia*) 的生态位重叠值最大 ($O_{ik} = 0.959$), 两头针杆藻中型变种和镰形纤维藻的生态位重叠值最小 ($O_{ik} = 0.008$); 优势种空间生态位重叠高、中、低等级分别占 10.39%、43.29%、46.32%, 表明该水域浮游植物优势种空间生态位重叠以中、低两个等级为主 (图 4)。总体来看, 时间生态位重叠值普遍高于空间生态位重叠值, 说明该水域浮游植物优势种在时间 (季节) 上对资源利用相似程度较空间 (区域) 上对资源利用相似程度大, 在时间上优势种间的竞争作用较在空间上大, 也说明了该水域浮游植物群落季节演替不明显且具有空间异质性。

在时空维度上, 尖针杆藻极狭变种和两头针杆藻中型变种生态位重叠值最大 ($O_{ik} = 0.958$), 肘状针杆藻和镰形纤维藻的生态位重叠值最小 ($O_{ik} = 0.111$); 优势种时空生态位重叠高、中、低等级分别占 14.29%、45.02%、40.69%, 表明该水域浮游植物优势种时空二维的生态位重叠以中、低等级为主 (图 5)。通过对比时间、空间和时空生态位重叠结果, 时空生态位重叠与空间生态位重叠结果基本一致, 说明该水域的浮游植物优势种时空生态位重叠特征主要受空间生态位重叠变化的影响。



图 4 雅鲁藏布江中游浮游植物优势种时间、空间生态位重叠

Fig. 4 Temporal and spatial niche overlap of dominant phytoplankton species in the middle reaches of the Yarlung Zangbo River

2.2.4 优势种相对资源占有量、生态响应速率

雅鲁藏布江中游流域浮游植物群落优势种的相对资源占有量 (ΔO_{ik}) 如图 6 所示, 时间维度上, 普通等片藻 (*Diatoma vulgare*) 等 7 种优势种同属于衰退型 ($\Delta O_{ik} < 0$), 生长空间呈缩小趋势; 弧形蛾眉藻 (*Ceratoneis*

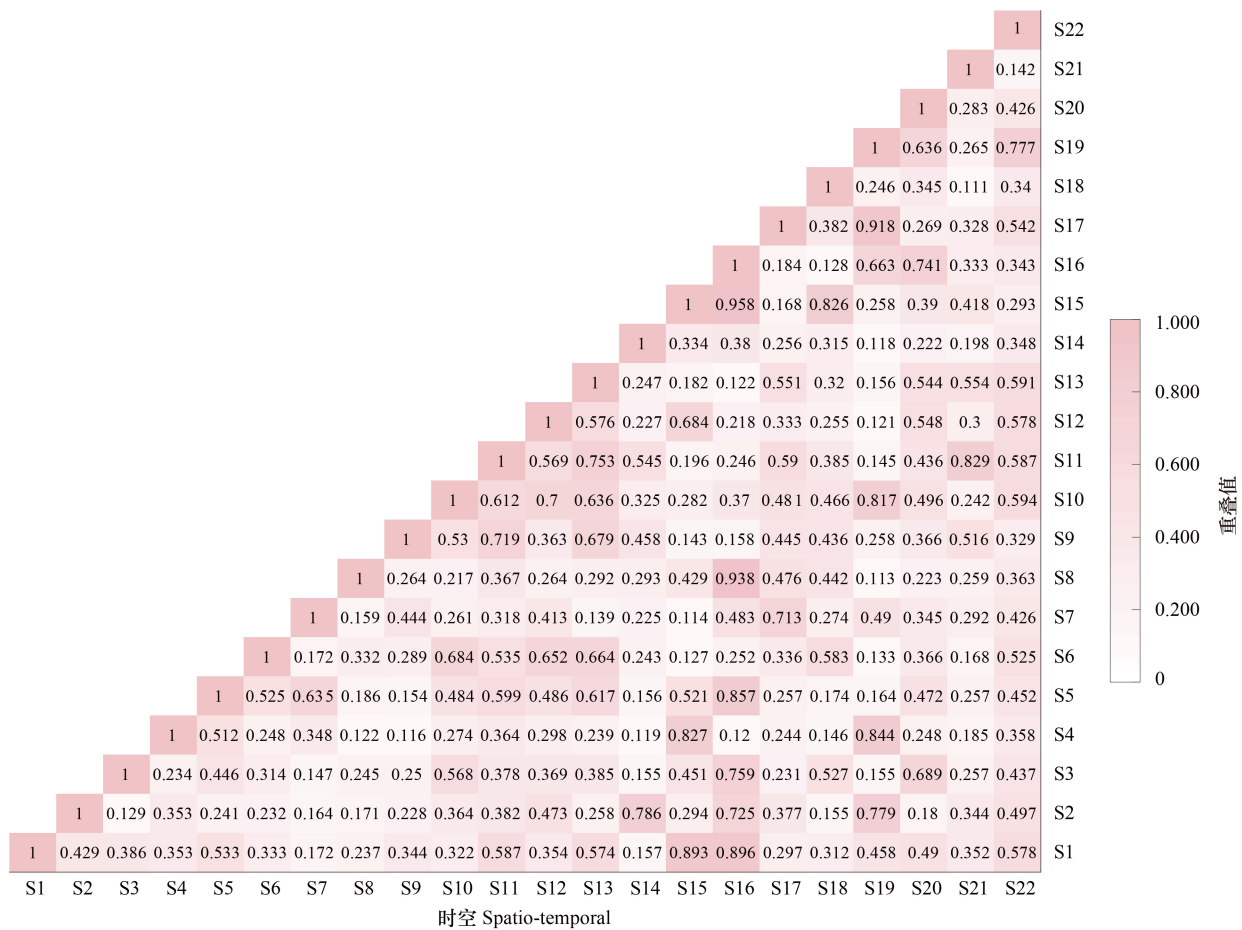


图 5 雅鲁藏布江中游浮游植物优势种时空生态位重叠

Fig.5 Spatial and temporal niche overlap of dominant phytoplankton species in the middle reaches of Yarlung Zangbo River

arcus) 等 15 种优势种同属于发展型 ($\Delta O_{ik} > 0$), 生长空间呈增大趋势; 尖针杆藻极狭变种有最大的负 ΔO_{ik} (-93.671), 表明该优势种在时间维度上衰退空间最大, 沃切里脆杆藻 (*Fragilaria vaucheriae*) 有最大的正 ΔO_{ik} (37.915), 表明该优势种在时间维度上发展空间最大。空间维度上, 肘状针杆藻丹麦变种 (*Synedra ulna* var. *danica*) 等 9 种属于衰退型, 其他各优势种处于发展型, 镰形纤维藻有最大负的 ΔO_{ik} (-119.673), 表明该种在空间维度上衰退空间最大, 中型脆杆藻则有最大的发展空间 ($\Delta O_{ik} = 68.757$)。时空维度上, 尖针杆藻 (*Synedra acus*) 等 9 种属于衰退型, 其它优势种均处于发展型, 镰形纤维藻有最大负的 ΔO_{ik} (-103.785), 表明该种在时空维度上衰退空间最大, 与其它优势种在资源竞争上占据劣势地位, 发展空间最大的是中型脆杆藻 ($\Delta O_{ik} = 66.642$), 与其它优势种在资源竞争上占据优势地位。

雅鲁藏布江中游浮游植物群落优势种的生态响应速率 (R) 结果如图 6 所示, 时间维度上, 尖针杆藻的发展趋势最强烈 ($R = 0.1.241$), 沃切里脆杆藻的发展趋势最弱 ($R = 0.026$); 镰形纤维藻的衰退趋势最为强烈 ($R = -0.654$), 尖针杆藻极狭变种的衰退趋势最弱 ($R = -0.006$)。空间维度上, 中型等片藻的发展趋势最强烈 ($R = 0.314$), 克罗顿脆杆藻的发展趋势最弱 ($R = 0.006$); 弧形蛾眉藻的衰退趋势最为强烈 ($R = -0.084$), 镰形纤维藻的衰退趋势最弱 ($0 > R > -0.001$)。时空维度上, 弧形蛾眉藻的发展趋势最为强烈 ($R = 0.068$), 念珠状等片藻、克罗顿脆杆藻、中型脆杆藻、羽纹脆杆藻和沃切里脆杆藻的发展趋势最弱 ($R = 0.006$); 短小曲壳藻 (*Achnanthes exigua*) 的衰退趋势最为强烈 ($R = -0.010$), 镰形纤维藻的衰退趋势最弱 ($0 > R > -0.001$)。总体上看, 雅鲁藏布江中游浮游植物群落优势种在时间、空间和时空维度上生态响应速率之和均为正数 (2.188 、 0.375 、 0.185), 表明该水域浮游植物群落正处于发展阶段^[15]。

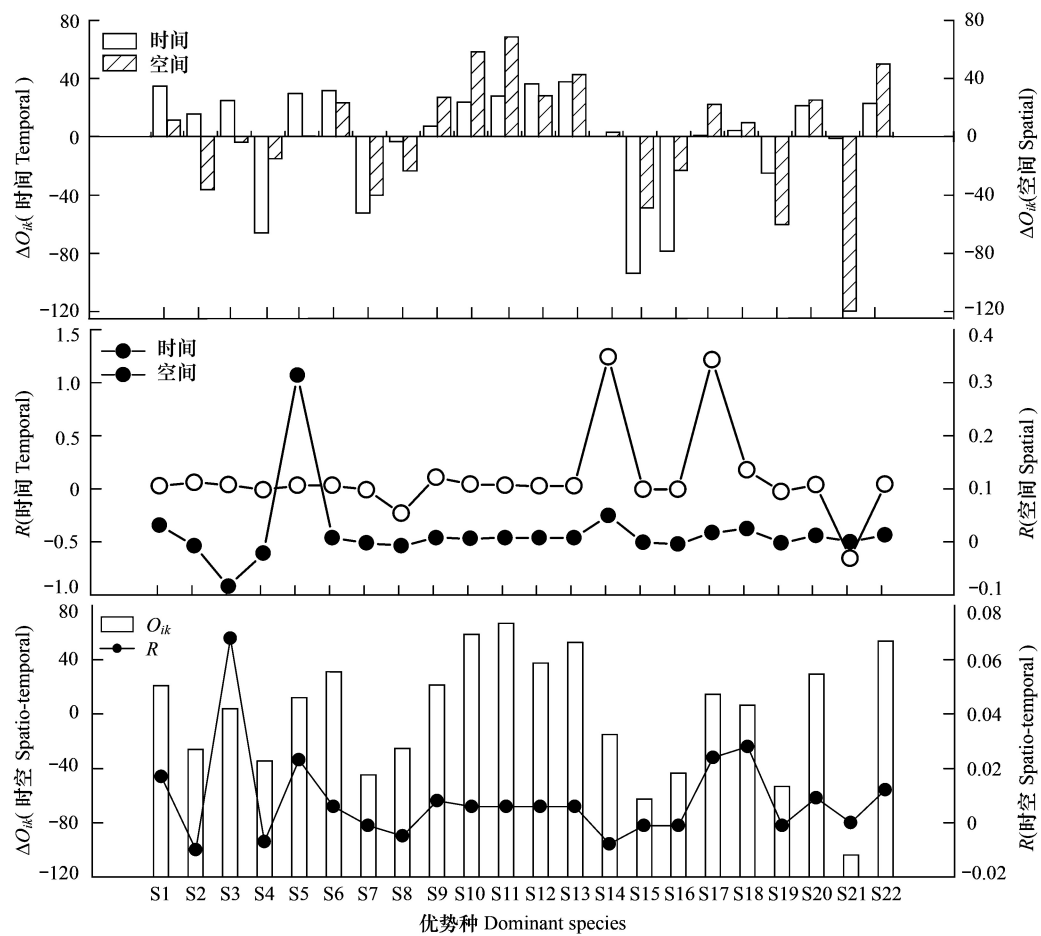


图6 雅鲁藏布江中游浮游植物优势种相对资源占有量、生态响应速率

Fig.6 Relative resource availability and ecological response rate of dominant phytoplankton species in the middle reaches of the Yarlung Zangbo River

2.3 浮游植物群落物种关联性

筛选全年各样点出现频率大于0.1的物种进行群落共现网络模型分析,结果如图7、表2所示,群落共现网络边数为枯水期(1429)>全年(898)>丰水期(796),说明该水域枯水期浮游植物群落物种间的关联性较丰水期大;平均度为枯水期(9.401)>全年(5.612)>丰水期(5.054);平均加权度为枯水期(12.189)>全年(6.766)>丰水期(6.117);图密度为枯水期(0.031)>全年(0.018)>丰水期(0.016);网络模块化系数为丰水期

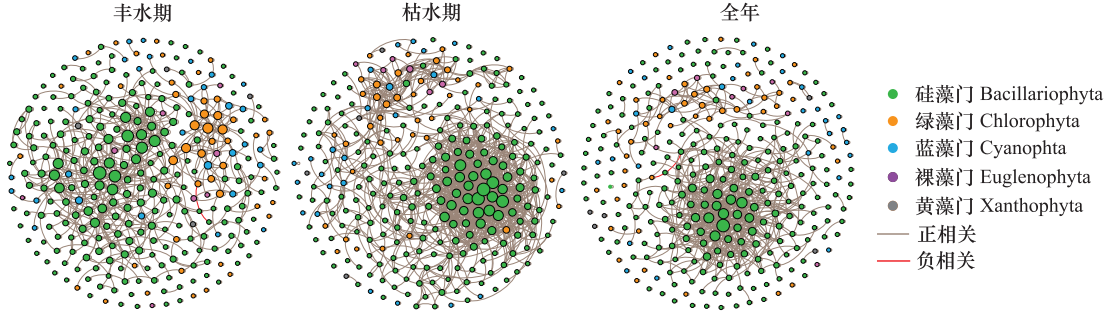


图7 雅鲁藏布江中游浮游植物群落共现网络模型

Fig.7 Co-occurrence network model of phytoplankton community in the middle reaches of Yarlung Zangbo River

(0.725)>全年(0.501)>枯水期(0.486);平均聚类系数为全年(0.659)>枯水期(0.644)>丰水期(0.640);平均路径长度为丰水期(5.773)>枯水期(4.676)>全年(3.65)。无论是丰水期还是枯水期,群落物种间的正相关占比均比负相关大,说明群落物种间协同作用大于竞争作用。

表 2 雅鲁藏布江中游浮游植物群落共现网络拓扑结构参数

Table 2 Topological parameters of phytoplankton co-occurrence network in the middle reaches of Yarlung Zangbo River

参数 Parameter	丰水期 Wet season	枯水期 Dry season	全年 All
节点数 Number of nodes	315	304	320
边数 Number of edges	796	1429	898
平均度 The average degree of	5.054	9.401	5.612
平均加权度 Average weight degree	6.117	12.189	6.766
正相关占比(%) Positive correlation ratio/%	99.87	100	99.89
负相关占比(%) Negative correlation ratio/%	0.13	0	0.11
图密度 The density of figure	0.016	0.031	0.018
模块化系数 Coefficient of modularity	0.725	0.486	0.501
平均聚类系数 Average clustering coefficient	0.640	0.644	0.659
平均路径长度 Average clustering coefficient	5.773	4.676	3.65

2.4 浮游植物群落特征与环境因子相关性

对浮游植物群落优势种丰度与环境因子进行 Pearson 相关分析,结果如图 8 所示,镰形纤维藻(S21)与 EC、TDS、Salt、COD、NO₃-N 呈极显著正相关($P<0.001$),柔嫩针杆藻(S17)与 WT 呈极显著正相关($P<0.01$); WT 与 6 个优势种(S6、S8、S11、S14、S17、S21)呈正相关($P<0.05$),NO₃-N 与 9 个优势种(S6、S8、S9、S10、S11、

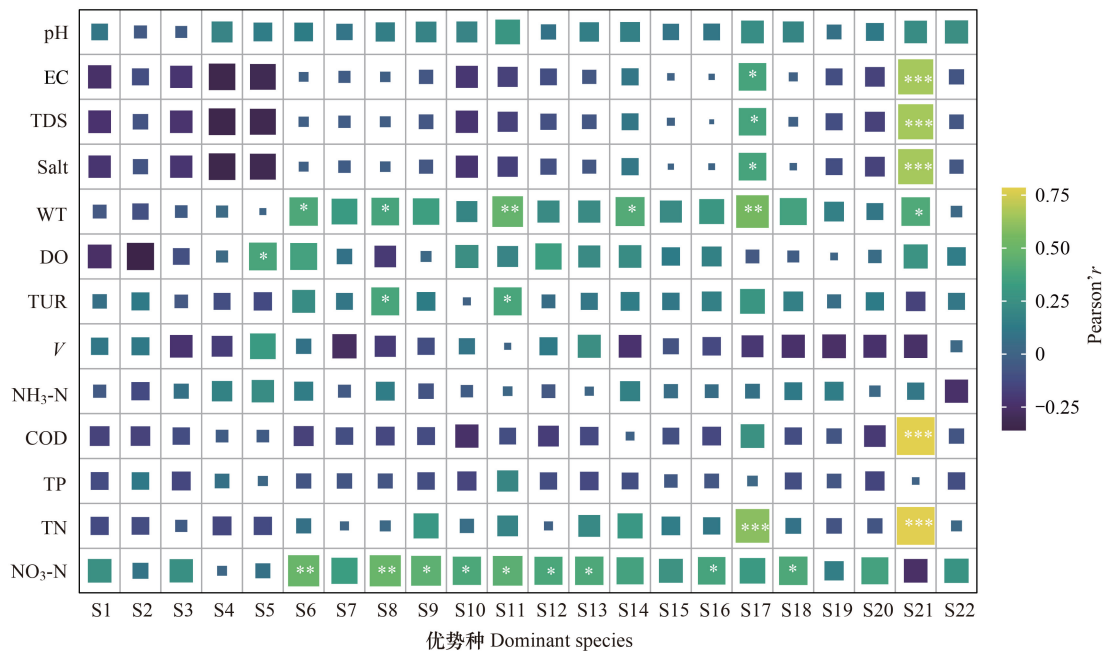


图 8 雅鲁藏布江中游浮游植物优势种与环境因子的关系

Fig.8 Relationship between dominant phytoplankton species and environmental factors in the middle reaches of Yarlung Zangbo River

pH:酸碱度 potential of Hydrogen;EC:电导率 Electric Conductivity;TDS:可溶解固体总量 Total Dissolved Solids;Salt:盐度 Salinity;WT:水温 Water Temperature;DO:溶解氧 Dissolved Oxygen;TUR:浊度 Turbidity;V:流速 Velocity of flow;NH₃-N:氨氮 Ammonia Nitrogen;COD:化学需氧量 Chemical Oxygen Demand;TP:总磷 Total Phosphorous;TN:总氮 Total Nitrogen;NO₃-N:硝态氮 Nitrate Nitrogen;*表示具有相关性($P<0.05$);**表示显著相关($P<0.01$);***表示极显著相关($P<0.001$)

S12、S13、S16、S18) 呈正相关, TUR 与 S8、S11 呈正相关。

4 讨论

4.1 优势种生态位宽度

雅鲁藏布江中游浮游植物群落优势种硅藻占 90.9%, 硅藻在该水域浮游植物群落中占有绝对优势。雅鲁藏布江属高原河流(平均海拔 3000 m), 高原河流低温、日照时间长。相比于其它浮游植物, 硅藻在此生境中适应性较强, 在群落中占据较大的生存空间, 主要原因可能是大多数硅藻属狭冷性物种^[15], 适合在低水温环境中生存、繁殖, 该水域浮游植物常年在较低温水环境下生存, 已形成了以硅藻占优势的群落结构特征。作为丰水期绝对优势种, 肘状针杆藻在丰水期细胞丰度最高(74.193×10^4 细胞/L)且出现频率最高(0.867), 在两个水文期均成为优势种, 肘状针杆藻在种群数量最多、分布最广, 在时间、空间尺度上对环境的适应能力较强, 可能是由于肘状针杆藻属附生性藻类^[40], 在面对河流水力扰动和水环境的变化中对生存空间有更多的选择, 河流季节的变化和空间的异质性对其影响较小, 在群落中保持较稳定的代谢速率, 对资源的获取占有较大的优势。

生态位宽度是种群对资源的利用程度和对环境的适应能力的总体表现^[41], 时间生态位宽度反映了物种与资源随时间变化的多维动态依存关系^[42], 时间生态位宽度值越大, 说明物种在时间序列上分布较均匀, 反之, 说明物种在时间序列上分布呈波动性, 具有明显的季节性^[43]。近缘曲壳藻的时间生态位宽度值最大, 该物种在雅鲁藏布江中游在群落季节演替中具有较强的生态适应性, 为该水域两个水文期中的广布种^[17], 在季节变化过程中始终保持一定的竞争力。近缘曲壳藻的出现频率和丰度值在 22 个优势种中相对较低, 但生态位宽度值最高, 原因可能是该物种在河流水体的季节变化过程中, 自身对水环境因子的变动具有较强的适应性, 是维持群落稳定的关键种^[41]。纤细等片藻的时间生态位宽度值最小, 该种在该水域出现的时间最短, 其生存的空间和位置在群落季节演替过程中容易被其它类群代替^[19]。空间生态位宽度可以反映物种在空间维度上的分布范围和均匀程度^[44], 空间生态位宽度值越大, 说明物种在空间分布上越广泛, 反之, 说明物种在具有明显的区域性^[17]。本研究中, 狭细贾丝藻的空间生态位宽度值最大, 说明其在该水域分布最广泛, 与其它物种竞争能力也最强, 在该水域出现频率和细胞丰度也较高, 在多样化生境中有较强的适应能力。镰形纤维藻的空间生态位宽度值最小, 其在该水域的分布最狭窄, 适应多样化生境的能力较弱且对水环境条件变化比较敏感, 这一类群可作为雅鲁藏布江中游的指示种^[45], 镰形纤维藻是群落中唯一属绿藻门的优势种, 研究水域水温较低(13.64 °C), 水温或成为喜高温的绿藻代谢与繁殖的限制因子^[7], 在群落中相比于硅藻在资源竞争中处于劣势, 仅存在于某些海拔较低(干流)的生境中。时空二维生态位更能准确的反映物种对时间和空间资源的利用程度^[46]。雅鲁藏布江中游浮游植物优势种时空二维生态位宽度的变化幅度(极差:0.585)受空间维度生态位的宽度(极差:0.577)影响比较明显, 优势种时空生态位宽度主要受空间生态位宽度的影响, 如狭细贾丝藻在空间、时空维度上生态位宽度值均最大, 其它优势种的生态位宽度在空间、时空维度上变化趋势基本一致, 本研究的水域面积较大且采样点间的地理气候差异明显, 空间异质性或影响该水域浮游植物优势种分布的主要因素。

4.2 优势种生态位重叠

生态位重叠是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^[47-48], 能反映不同物种之间对资源利用、栖息环境的相似程度以及潜在的竞争关系^[49-50], 时间生态位重叠反映了不同物种对时间资源利用的相似程度^[51]。在时间维度上, 克罗顿脆杆藻和狭细贾丝藻的生态位重叠值最高, 二者在该水域内对资源利用的时间同步性最强, 竞争也最激烈, 克罗顿脆杆藻和狭细贾丝藻仅在枯期为优势种, 两个物种的生态位重叠值与浮游植物分布的时间(水文期)重合情况相一致。该水域浮游植物群落优势种时间重叠值高($O_{ik} \geq 0.6$)的种对占 86.15%, 种对间达到有意义重叠的水平较高, 大部分浮游植物对时间资源的利用接近程度较高, 季节的变化对群落中大多数类群的生存和代谢影响较小, 呈现出浮游植物优势种的时间生态位重叠

较高的现象。

空间生态位重叠反映了不同物种对空间资源利用的相似程度^[42]。在复杂的生物群落中,各物种的生态位总是倾向于分享其它物种的基础生态部分,引起多个物种对某些资源的共同需求,使不同物种的生态位之间常处于不同程度的重叠状态^[15]。尖针杆藻极狭变种和两头针杆藻中型变种的空间生态位重叠值最高,二者在该水域空间资源分布上的同域性最强,对资源的竞争也最激烈,原因可能是这两种藻类同属于针杆藻属,体积大小基本相似^[32],对营养盐成分的获取也基本相似,从而产生了激烈的竞争关系。两头针杆藻中型变种和镰形纤维藻空间生态位重叠程度最低,可能与这两种类群的生活习性有关,镰形纤维藻多分布在水温较高、静水的环境中^[52],两头针杆藻中型在河流低水温、较高水流速度下也能保持一定的代谢速率,使得两个类群在空间分布上具有较大差异。该水域浮游植物优势种空间生态位重叠以中、低等级(43.29%、46.32%)为主,可能是受该河段干流和支流间水环境特征差异的影响,本研究水体环境因子 pH、WT、NO₃-N、TUR、V 和 TN 在支流和干流间均具有显著性差异($P < 0.01$),造成生活在不同生境下的浮游植物优势种对营养盐的吸收和环境适应性也不尽相同,在空间上生态位分化明显,使得优势种间在空间上对资源利用相似性不高,种间的竞争关系相对较弱。

时空二维生态位重叠值能更好地衡量种间的关系^[53]。时空二维生态位重叠值最高的种对是尖针杆藻极狭变种和两头针杆藻中型变种,二者同属附生性藻类^[52],在时间同步性与空间同域性较强,对时空二维资源的利用趋于一致,存在种间竞争或共存关系,在资源丰富时,两者是共存的关系;在资源不充足时,两者竞争激烈^[54]。肘状针杆藻和镰形纤维藻时空二维生态位重叠值最低,肘状针杆藻属附生性藻类而镰形纤维藻在水体中生活方式为浮游状态,二者本身就具有明显的生态位分化,物种间相关性较低,两个物种营养盐成分需求、生态适应性均存在较大差异。该水域浮游植物优势种时空二维生态位显著重叠的种对仅占 14.29%,无意义重叠值的种对占 40.69%,重叠程度较低且时空生态位重叠与空间生态位重叠结果基本一致,研究河段支流平均海拔(3650 m)大于干流(3133 m),海拔落差会造成水体理化性质的差异,水体理化性质的差异能直接影响各优势类群的生理生化活动^[15],或是造成优势种对资源需求异质性高、物种间时空生态位重叠较低的主要原因。

4.3 优势种相对资源占有量与生态响应速率

相对资源占有量的大小能反映物种所占有空间资源能力的强弱和分布范围的广泛程度情况^[55]。基于 R 值可进一步确定不同水文期优势种对生境条件的生态响应状况^[54]。时间维度上,尖针杆藻极狭变种衰退空间最大($\Delta O_{ik} = -93.671$)且衰退趋势最弱($R = -0.006$),说明其生长空间呈缩小趋势且衰退缓慢,随着季节的变化,水体中可供自身利用的资源变少,所占据的生存空间将被其它优势类群替代;沃切里脆杆藻发展空间最大($\Delta O_{ik} = 37.915$)且发展趋势最弱($R = 0.026$),说明其生长空间呈增大趋势但较为缓慢,随着季节的变化,水环境因子的变化可能限制了其它优势类群的繁殖,在资源利用中具有较强的竞争力。空间维度上,弧形蛾眉藻衰退空间最小,中型等片藻(*Diatoma mesodon*)的发展空间最小,表明弧形蛾眉藻和中型等片藻在群落中将维持相对稳定的种群数量、分布范围,在群落中将长时间占据一定的优势。时空维度上,中型脆杆藻发展空间最大($\Delta O_{ik} = 66.642$),将会逐渐代替其他衰退型的优势类群,而衰退空间较大的浮游植物,如镰形纤维藻($\Delta O_{ik} = -103.785$)将会逐渐减少。中型脆杆藻发展空间最大但呈现最弱的发展趋势($R = 0.006$),可能的原因是中型脆杆藻在丰水期分布范围达到了峰值,随着季节演替,到了枯水期则衰退趋势较明显。

4.4 群落物种共现模式

生物群落中各种生物之间存在共生、竞争、等相互作用,这些相互作用决定了生物共存的模式^[56]。微生物共生模型广泛用于研究自然环境中微生物之间的共存关系^[57]。群落共现网络分析结果显示,群落共现网络的连接数枯水期(1429)大于丰水期(796),网络连接数的大小能反映群落间的连通性,具有较高连通性的网络对于环境干扰反应更为迅速^[58-60],说明该水域丰水期浮游植物的群落复杂度较低,物种之间的相互作用更简单或生态位重叠低,枯水期浮游植物群落的连通性高于丰水期且对于环境干扰反应更为迅速,物种间

生态位重叠度高,网络结构更为紧密。在共现网络中,两个节点间边的正、负相关分别代表相连物种之间的互惠和竞争关系,网络节点之间正相关所占比例越大,表明物种间的协同关系越强^[61],同类群生物往往由于对资源的竞争普遍存在拮抗作用^[62]。雅鲁藏布江中游丰水期、枯水期物种间共现网络以正关联为主,浮游植物群落物种间的协同作用强于竞争作用,可能是该水域河流落差较大、河道坡度大,水体流速较高,群落的组装受扩散限制驱动使得物种间的共发生联系更多,物种选择和扩散的平衡介导了浮游植物群落中物种共存。

4.5 优势种生态位分化

$\text{NO}_3\text{-N}$ 是影响浮游植物生长和繁殖的营养盐成分^[63],可为浮游植物生长直接提供氮元素^[64]。优势种与水环境因子 Pearson 相关分析显示(图 8), $\text{NO}_3\text{-N}$ 与 9 个优势种(均为硅藻)呈正相关,是与优势种相关性最多的水环境因子,原因可能是优势种自身对生境的适应性及对营养盐的获取存在特异性,且硅藻多以单细胞的形式存在^[65],个体较小,对水环境中 $\text{NO}_3\text{-N}$ 浓度的变化较为敏感。水温作为浮游植物自身新陈代谢的重要驱动力,可通过控制浮游植物光合作用的酶促反应或者呼吸作用的强度^[66-67]。相关性分析结果显示,WT 与 6 个优势种呈正相关,可能由于优势类群在低水温的环境中能维持自身较稳定的营养盐吸收速率和细胞分裂周期,能在水体中保持一定的种群数量,在群落中占据较大生存空间;而低水温的环境则限制了对低温耐受性较差类群的增殖,在与其它类群的资源竞争中失去了优势,在群落中占据的空间逐渐减小,浮游植物优势类群对获取营养盐以及对水环境变化响应机制存在特异性,水环境因子能驱动群落中优势种的生态位分化, $\text{NO}_3\text{-N}$ 、WT 是影响该水域浮游植物群落优势种生态位分化的主要驱动因子。

5 结论

(1) 雅鲁藏布江中游浮游植物群落共鉴定出优势种 22 种,硅藻占 90.9%,在群落中占绝对优势,丰水期的肘状针杆藻丰度最大(74.193×10^4 细胞/L)且出现频率最高(0.867),为丰水期绝对优势种($Y > 0.1$)。

(2) 该水域浮游植物优势种生态位宽度时间(0.833)大于空间(0.254),优势种时空生态位宽度主要受空间生态位宽度的影响,空间异质性是影响该水域浮游植物优势种分布的主要因素。优势种时空二维生态位无意义重叠的种对占 40.69%,优势种时空二维的生态位重叠以中、低等级为主,优势种间对时空资源需求异质性强,物种间潜在竞争关系较弱。

(3) 该水域枯水期浮游植物群落的网络结构紧密,群落连通性、群落复杂度和物种间生态位重叠度较丰水期高,浮游植物群落共现网络以正关联为主,物种间的协同作用强于竞争作用。

(4) 该水域水环境因子能驱动群落中优势类群的生态位分化, $\text{NO}_3\text{-N}$ 、WT 是影响该水域浮游植物群落优势种生态位分化的主要驱动因子。

参考文献(References):

- [1] Soberon J, Peterson A T. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2005, 2: 1-10.
- [2] 张金屯. 数量生态学. 2 版. 北京: 科学出版社, 2011.
- [3] 梁士楚, 李铭红. 生态学. 武汉: 华中科技大学出版社, 2015.
- [4] 陈丝露, 赵敏, 李贤伟, 范川, 肖宝茹. 柏木低效林不同改造模式优势草本植物多样性及其生态位. *生态学报*, 2018, 38(1): 143-155.
- [5] 张桂莲, 张金屯. 关帝山神尾沟优势种生态位分析. *武汉植物学研究*, 2002, 20(3): 203-208.
- [6] 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.
- [7] 沈会涛, 刘存歧. 白洋淀浮游植物群落及其与环境因子的典范对应分析. *湖泊科学*, 2008, 20(6): 773-779.
- [8] Avolio M L, Forrester E J, Chang C C, La Pierre K J, Burghardt K T, Smith M D. Demystifying dominant species. *New Phytologist*, 2019, 223(3): 1106-1126.
- [9] 钱奎梅, 陈宇炜, 宋晓兰. 太湖浮游植物优势种长期演化与富营养化进程的关系. *生态科学*, 2008, 27(2): 65-70.
- [10] 姚慧芳, 卢杰, 屈兴乐, 王超, 张新生, 王建科. 藏东南华山松林下灌草主要植物的生态位特征. *林业资源管理*, 2021(6): 69-75.

- [11] 孙成, 秦富仓, 李龙, 杨振奇, 董晓宇, 李艳. 砒砂岩区不同立地类型人工油松林下草本种群生态位特征及其环境解释. 生态学报, 2022, 42(9): 3613-3623.
- [12] 张鹏, 刘洋, 安瑞志, 乔楠茜, 达珍, 巴桑. 西藏拉萨河中下游原生动物优势种时空生态位. 林业科学, 2022, 58(1): 78-88.
- [13] 叶学瑶. 竺山湖主要小型鱼类资源利用状况及其生态位研究[D]. 上海: 上海海洋大学, 2021.
- [14] 叶深, 杨蕊, 丁朋朋, 彭欣, 刘伟成. 浙江南部近海主要鱼类的时空生态位及种间联结性. 海洋学报, 2022, 44(1): 48-62.
- [15] 潘成梅, 刘洋, 安瑞志, 黄香, 巴桑. 西藏麦地卡湿地的浮游植物——1.优势种的时空生态位. 湖泊科学, 2021, 33(6): 1805-1819.
- [16] 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.
- [17] 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.
- [18] 魏秘, 朱爱民, 王瑞, 胡菊香. 赤水河春季浮游植物群落结构变化及其优势种生态位分析. 水生态学杂志, 2022, 43(5): 49-58.
- [19] 李秋华, 马一明. 桐梓河浮游植物优势种生态位与种间联结性分析. 贵州师范大学学报: 自然科学版, 2022, 40(2): 11-18.
- [20] 孙鸿烈, 郑度, 姚檀栋, 张德铨. 青藏高原国家生态安全屏障保护与建设. 地理学报, 2012, 67(1): 3-12.
- [21] 王纤纤, 刘乐乐, 杨学芬, 杨瑞斌, 刘海平. 基于周丛藻类的雅鲁藏布江流域水生生态系统健康评价. 水生生物学报, 2022, 46(12): 1816-1831.
- [22] 君珊, 王东波, 周健华, 白晓宇, 白凯. 拉萨河流域浮游植物群落结构特征及与环境因子的关系. 生态学报, 2019, 39(3): 787-798.
- [23] 巴桑, 杨欣兰, 黄香, 贵确亚培. 拉萨河下游春、夏季浮游植物群落特征与水质评价. 高原科学研究, 2017, 1(1): 25-38.
- [24] 刘海平, 叶少文, 杨雪峰, 张良松, 钟国辉, 李钟杰. 西藏尼洋河水生生物群落时空动态及与环境因子的关系: 1.浮游植物. 湖泊科学, 2013, 25(5): 695-706.
- [25] 裴国风, 曹金象, 刘国祥. 尼洋河不同河段浮游植物群落多样性差异研究. 长江流域资源与环境, 2012, 21(1): 24-29.
- [26] 张瑞, 徐宗学, 刘晓婉, 刘江涛, 白君瑞. 1980—2015 年雅鲁藏布江流域土地利用时空演变格局分析. 中国农村水利水电, 2019(3): 106-111.
- [27] 关志华, 陈传友. 西藏河流与湖泊. 北京: 科学出版社, 1984.
- [28] 王塞, 王思诗, 樊风雷. 基于时间序列分割算法的雅鲁藏布江流域 NDVI (1985—2018) 变化模式研究. 生态学报, 2020, 40(19): 6863-6871.
- [29] 刘慧, 李晓英, 姚正毅. 1961—2015 年雅鲁藏布江流域降雨侵蚀力. 中国沙漠, 2019, 39(2): 166-176.
- [30] 章宗涉, 黄祥飞. 淡水浮游生物研究方法. 北京: 科学出版社, 1991.
- [31] 朱蕙忠, 陈嘉佑. 中国西藏硅藻. 北京: 科学出版社, 2000.
- [32] 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.
- [33] Austin M P. Relationships among functional properties of Californian grassland. *Nature*, 1968, 217(5134): 1163.
- [34] Habib O A, Tippet R, Murphy K J. Seasonal changes in phytoplankton community structure in relation to physico-chemical factors in Loch Lomond, Scotland. *Hydrobiologia*, 1997, 350(1): 63-79.
- [35] Colwell R K, Futuyma D J. On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology*, 1971, 52(4): 567-576.
- [36] Pianka E R. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1973, 4: 53-74.
- [37] Krebs C J. *Ecological Methodology*. New York: Harper Collins Publishers, 1989.
- [38] Cody M L. *Competition and the structure of bird communities*. Princeton, N.J.: Princeton University Press, 1974.
- [39] May R M. Some notes on estimating the competition matrix, *A. Ecology*, 1975, 56(3): 737-741.
- [40] 韩佳民. 雅鲁江大河湾着生藻类群落研究与河流健康度评价[D]. 重庆: 西南大学, 2022.
- [41] 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.
- [42] 徐开达, 卢衍尔, 卢占晖, 戴乾. 韭山列岛自然保护区虾类优势种生态位. 生物多样性, 2018, 26(6): 601-610.
- [43] 魏志兵, 柴毅, 罗静波, 郭坤, 谭凤霞, 杨德国, 何勇凤. 长湖浮游植物优势种季节演替及生态位分析. 水生生物学报, 2020, 44(3): 612-621.
- [44] 徐春燕, 俞秋佳, 徐凤洁, 胡雪芹, 由文辉. 淀山湖浮游植物优势种生态位. 应用生态学报, 2012, 23(9): 2550-2558.
- [45] 索雨泽, 刘洋, 刘宇康, 王陈, 巴桑. 雅鲁藏布江中上游浮游植物污染指示种及水质评价. 环境生态学, 2021, 3(3): 26-32.
- [46] 苗中博, 王思凯, 彭彪彪, 赵峰, 庄平. 长江口盐沼湿地鱼类群落优势种的时空生态位特征. 中国水产科学, 2020, 27(10): 1210-1221.
- [47] 覃林. 统计生态学. 北京: 中国林业出版社, 2009.
- [48] Sagar T, Wilson P. Niches of common bryophytes in a semi-arid landscape. *The Bryologist*, 2009, 112(1): 30-41.
- [49] 刘坤, 俞存根, 许永久, 江新琴, 郑基, 于南京, 张佩怡, 蒋巧丽, 牛威震, 王慧君. 浙江披山海域主要鱼类时空生态位. 应用生态学报, 2021, 32(3): 1069-1079.

- [50] 刘明华, 梁君, 徐汉祥. 中街山列岛海洋保护区虾类优势种时空生态位. 应用生态学报, 2020, 31(5): 1746-1752.
- [51] 吴佳梦, 徐娜娜, 张文珺, 许丽, 胡婧, 朱旭辉. 浙江舟山定海护城河浮游植物优势种生态位与种间联结性季节性分析. 湖泊科学, 2019, 31(2): 429-439.
- [52] 米文梅, 施军琼, 杨燕君, 杨宋琪, 何书晗, 吴忠兴. 三峡库区支流梅溪河附石藻类群落变化及其与环境因子的关系. 环境科学, 2020, 41(4): 1636-1647.
- [53] 于振海, 金显仕, 李显森. 黄海中南部主要鱼种的生态位分析. 渔业科学进展, 2010, 31(6): 1-8.
- [54] 安瑞志, 张鹏, 达珍, 乔楠茜, 汤秋月, 巴桑. 西藏麦地卡湿地不同水文期原生动物优势种生态位及其种间联结性. 林业科学, 2021, 57(2): 126-138.
- [55] 蒋万祥, 傅小城, 唐涛, 蔡庆华. 香溪河水系大型底栖动物的群落结构及生态位. 应用与环境生物学报, 2009, 15(3): 337-341.
- [56] Liu L M, Chen H H, Liu M, Yang J R, Xiao P, Wilkinson D M, Yang J. Response of the eukaryotic plankton community to the cyanobacterial biomass cycle over 6 years in two subtropical reservoirs. The ISME Journal, 2019, 13(9): 2196-2208.
- [57] Proulx S R, Promislow D E L, Phillips P C. Network thinking in ecology and evolution. Trends in Ecology & Evolution, 2005, 20(6): 345-353.
- [58] Deng Y, Jiang Y H, Yang Y F, He Z L, Luo F, Zhou J Z. Molecular ecological network analyses. BMC Bioinformatics, 2012, 13: 113.
- [59] Zhou J Z, Deng Y, Luo F, He Z L, Tu Q C, Zhi X Y. Functional molecular ecological networks. mBio, 2010, 1(4): e00169-e00110.
- [60] Zhang B G, Zhang J, Liu Y, Shi P, Wei G H. Co-occurrence patterns of soybean rhizosphere microbiome at a continental scale. Soil Biology and Biochemistry, 2018, 118: 178-186.
- [61] 杨清, 张鹏, 安瑞志, 乔楠茜, 达珍, 巴桑. 拉萨河中下游纤毛虫群落时空分布模式及其驱动机制. 生物多样性, 2022, 30(6): 136-150.
- [62] Selbmann L, Egidio E, Isola D, Onofri S, Zucconi L, de Hoog G S, Chinaglia S, Testa L, Tosi S, Balestrazzi A, Lantieri A, Compagno R, Tignini V, Varese G. Biodiversity, evolution and adaptation of fungi in extreme environments. Plant Biosystems - an International Journal Dealing With All Aspects of Plant Biology, 2013, 147: 237-246.
- [63] 葛优, 周彦锋, 王晨赫, 尤洋. 阳澄西湖浮游藻类功能群演替特征及其与环境因子的关系. 中国环境科学, 2019, 39(7): 3027-3039.
- [64] 杨丽, 张玮, 尚光霞, 张军毅, 王丽卿, 魏华. 淀山湖浮游植物功能群演替特征及其与环境因子的关系. 环境科学, 2018, 39(7): 3158-3167.
- [65] 潘成梅, 刘洋, 安瑞志, 巴桑. 西藏麦地卡湿地的浮游植物——2. 功能群特征及其与环境因子的关系. 湖泊科学, 2022, 34(4): 1115-1126.
- [66] 严广寒, 殷雪妍, 汪星, 王丽婧, 李莹杰, 李虹, 陈威. 长江三口-西洞庭湖环境因子对浮游植物群落组成的影响. 中国环境科学, 2019, 39(6): 2532-2540.
- [67] 李俊龙, 郑丙辉, 刘录三, 唐静亮. 长江口浮游植物群落特征及其与环境的响应关系. 环境科学研究, 2013, 26(4): 403-409.